Wirkung der Schwerkraft auf die Plasmaviskosität.

Von

Gisela und **Friedl Weber.**

(Aus dem pflanzenphysiologischen Institute der Universität Graz.)

Mit 11 Textfiguren.

Einleitung.

Nach beendigter Reizung sind zunächst unsichtbare Vorgänge am Werke, „die auf die Reaktion hinarbeiten, d. h. die äußerlich sichtbare Bewegung vorbereiten. Nennen wir sie einmal die unsichtbaren Vorläufer der Krümmung“ (Fitting, 5, S. 252). Um die Erforschung dieser „unsichtbaren“ Vorläufer der sichtbaren Reizreaktionen ist man schon lange bemüht. G. Kraus (25) hat gezeigt, daß im horizontal gelegten Sproß der Zuckergehalt der Unterseite zunächst zunimmt, während der Säuregehalt abnimmt. In neuester Zeit suchten Czapek (2), Grottian (10), Grafe und Linsbauer (8, 9) und Schley (34) nach Stoffwechselvorgängen als primäre Folge geotropischer Reizung. Linsbauer (9, S. 2) hat aber schon darauf hingewiesen, daß der „primäre Reizeffekt, i. e. die erste Zustandsänderung infolge der Reizwirkung“, vielleicht „überhaupt nicht chemischer, sondern physikalischer Natur“ sein könnte. Tatsächlich hat Lepeschkin (26) [und Tröndle (36)] eine physikalische Änderung des Plasmas durch den Lichtreiz nachgewiesen, indem er zeigte, daß das Licht die Permeabilität des Protoplasmas beträchtlich steigert und daß auch umgekehrt durch Verdunkelung in den Geweben photonastischer Pflanzen eine Abnahme der Plasmapermeabilität vor sich geht. Nicht nur nach chemisch-physikalischen Veränderungen als unmittelbarem Effekt verschiedener Reize wurde geforscht, sondern auch nach cyto-

logischen. Hierher gehören die Untersuchungen von Neměc (29) und Georgewitch (7), die am Plasma resp. Kern geotropisch gereizter Zellen eigenartige aktive Umlagerungen beobachten konnten, ferner die die Statolithentheorie begründenden Arbeiten von Haberlandt und Neměc. Die in den letzterwähnten Publikationen beschriebenen Veränderungen in geotropisch gereizten Zellen wurden im wesentlichen erschlossen an nach erfolgter Reizung getöteten, fixierten Pflanzenteilen. Erst 1912 berichtete Heilbronn (18), daß es möglich sei, an Schnitten von *Phaseolus* und anderen Keimlingen in lebenden, unversehrten Zellen das Sinken der Statolithenstärke unmittelbar zu beobachten[1]).

Heilbronn bemerkte außerdem in den Zellen der Schnitte eine sich nach dem Sinken der Stärke einstellende Plasmaströmung. Über die Ursache dieser Plasmarotation vermutet Heilbronn (18, S. 145), „daß entweder der Reiz der Schwerkraft selbst es sei, auf den die Zelle durch eine Bewegung ihrer lebenden Substanz reagiert, oder aber, daß das Plasma durch die infolge des Schwerezuges nach unten gleitenden Stärkekörner gezerrt zu einer weiteren Bewegung veranlaßt wird.“ Haberlandt, der auch diese Plasmarotation schon vor Heilbronn beobachtet hat, hielt sie für eine Folge der Verwundung (12, S. 267 und 15, S. 488). Zunächst jedoch tritt (18, S. 142) als Folge der Schnittverletzung, als eine Art Wundchokwirkung, eine so hochgradige Zunahme der Plasmaviskosität, ein Starrezustand des Plasmas, auf, daß jegliche Bewegung der Stärke unterbleibt. Diese Starre klingt innerhalb 10 bis 15 Min. aus, so daß nach Ablauf dieser Zeit nach Umlagerung der Schnitte um 180° die Sinkbewegung einsetzt. In vielen Zellen stellt sich dann nach Heilbronn alsbald die oben erwähnte Plasmaströmung ein, die naturgemäß die Sinkgeschwindigkeit der Stärke beeinflußt. Aber auch in Zellen ohne sichtliche Plasmaströmung kann — wie Heilbronn in einer weiteren Publikation angibt (19) — bei wiederholtem Drehen um 180° eine Beschleunigung der Fallgeschwindigkeit der Statolithen eintreten, die „naturgemäß nur zurückzuführen sein kann auf das Nachlassen der Widerstände, welche das Plasma der fallenden Stärke entgegensetzt“ (19, S. 364, vgl. Tabelle 5, S. 365). Was ist die Ursache dieser Viskositäts-

1) Es sei daran erinnert, daß in einzelnen Fällen schon Haberlandt in lebenden Zellen direkt das Wandern der Stärke im Mikroskop beobachtet hat (12, S. 266 und 15, S. 490).

verringerung? Nach Heilbronns Beobachtungen war die Vermutung eines kausalen Zusammenhanges zwischen Schwerewirkung und Viskositätsänderung des Plasmas naheliegend; doch hat Heilbronn selbst diese Vermutung in den oben zitierten Publikationen nicht direkt ausgesprochen.

Es ist nun das Hauptziel vorliegender Untersuchungen festzustellen, ob tatsächlich auf Lageveränderungen hin, also als Reizeffekt der Schwerkraftswirkung eine Plasma-Viskositätsveränderung erfolgt und in welchem Sinne. Ist eine solche einmal festgestellt, so ist in der mit Hilfe der Heilbronnschen Methode — Messung der Wanderzeit der Stärke — konstatierbaren Zähigkeitsänderung des Plasmas eine primäre Reizreaktion gegeben, die eine weitere Analyse des geotropischen Reizvorganges zu ermöglichen verspricht.

So muß z. B. eine derartige Viskositätsänderung ein willkommenes Kriterium zur Konstatierung einer Reizperzeption abgeben, in Fällen, wo eine makroskopisch sichtbare, geotropische Reizreaktion (Krümmungsbewegung) unterbleibt.

Nach kurzen Angaben über die Versuchsmethode seien im folgenden unsere Versuchsreihen mitgeteilt und die aus denselben unmittelbar resultierenden Tatsachen besprochen. In einer Diskussion der Versuchsergebnisse werden schließlich die Beziehungen derselben zueinander und insbesondere auch zur Statolithentheorie erörtert.

Versuchsmethode.

Obwohl die Methode im wesentlichen derjenigen Heilbronns gleicht, sei immerhin darüber in Kürze Mitteilung gemacht.

Als Versuchspflanzen kamen ausschließlich Keimlinge von *Phaseolus multiflorus* zur Verwendung und zwar — wo nichts Anderes erwähnt wird — ungekrümmte Dunkelkeimlinge. Sie wurden in feuchten Sägespänen gezogen. Die Mehrzahl der Versuche kam in den Winter- und Frühlingsmonaten (1914) zur Ausführung, und war daher die Temperatur im Aufzuchtsraume (Dunkelkammer ohne Gasleitung) meist ziemlich niedrig (ca. 15—18° C), was zur Folge hatte, daß die Keimlinge erst im Alter von etwa 14 Tagen die zu den Versuchen geeignetste Höhe von 10—15 cm erreichten.

Aus dem oberen Teil eines solchen Keimlings — in einer Region von ungefähr 3—5 cm Entfernung von der Spitze — wurden möglichst rasch Tangential- oder Radialschnitte angefertigt; diese durften, um die mikroskopische Beobachtung nicht zu behindern, nicht zu dick sein, mußten aber doch mindestens eine oder zwei Zellreihen der Stärkescheide unversehrt enthalten. Je ein derartiger Schnitt kam auf den Objektträger in Leitungswasser und wurde mit einem Deckglas bedeckt, dem Glassplitterchen unterlegt waren, um jeden Druck auf das Präparat zu vermeiden. Vor der Reizung der Zellen durch Lageveränderung wurden die Objektträger mit den Präparaten so aufgestellt, daß die Zellen dieselbe Lage im Raume wie im Gewebsverbande (im Keimling) inne hatten. In dieser Stellung verblieben die Präparate stets mindestens 15 Min., um die Wundchokwirkung ausklingen zu lassen. Alsdann wurden die Objektträger mit den Präparaten auf das horizontal gestellte Mikroskop geklemmt. Dieses war nicht um 90° umgelegt, sondern als ganzes in horizontaler Lage an einer kräftigen Drehscheibe befestigt und konnte so mit dieser beliebig gedreht werden. Die Beleuchtung des Gesichtsfeldes geschah mittels zweier Spiegel, die zu den Seiten des Mikroskopes so standen, daß nach jeder Drehung der Scheibe um 180° das Licht richtig einfiel.

Es war jedesmal während der ganzen Versuchsdauer ein und dieselbe Zelle im Auge zu behalten; bei der horizontalen Lage und den wiederholten Drehungen des Mikroskopes kam es bei unserem Instrument leicht zu Störungen in der Zentrierung des Objekttisches, deshalb wurde eben das ganze Mikroskop an der erwähnten Drehscheibe befestigt und, ohne den Objekttisch zu bewegen, mit dieser die Drehungen um 180° durchgeführt; auf diese Weise war man der Mühe des öfteren sorgfältigen Zentrierens ganz enthoben und konnten die Drehungen leicht ausgeführt werden, ohne eine bestimmte Zelle aus dem Gesichtsfeld zu verlieren.

Jeder Schnitt wurde zunächst vertikal aufrecht eingestellt, d. h. so, daß das Sinken der Stärkekörner auf die untere Querwand einer Zelle der Stärkescheide erfolgen mußte. (Nur in wenigen Fällen, besonders bei den ersten Versuchsreihen, mag es durch Verwechselung vorgekommen sein, daß Schnitte auch in vertikalinverser Lage zunächst aufs Mikroskop gebracht wurden.) In einer Stärkescheidenzelle kam nun das Sinken eines Statolithenkornes zur Beobachtung, nachdem der Schnitt (das Mikroskop) um 180°

gedreht worden war. Um eine größere Anzahl von Fallgeschwindigkeitsmessungen an ein und demselben Schnitte ausführen zu können, wurden die Schnitte nicht nur einmal, sondern wiederholte Male um 180° gedreht, so daß also nach der II. Drehung die Zellen wieder in die aufrecht vertikale, nach der III. Drehung zum zweiten Mal in die invers vertikale Lage kamen und so fort. Wo möglich, beobachteten wir das Sinken der Stärke nicht nur in ein und derselben Zelle, sondern auch an ein und demselben Korn.

Um stets gleiche Wegstrecken vergleichen zu können, kam ein Okularmikrometer zur Verwendung und wurde bei allen Versuchen mittels Stoppuhr die Zeit gemessen, die die Stärkekörner brauchten, um die Entfernung von 10 Teilstrichen des Okularmikrometers — bei der verwendeten Vergrößerung = einem Gesamtweg von 33 μ — zu durchfallen.

Verglichen wurden immer nur die Fallzeiten der Stärkekörner in Schnitten, die demselben Keimling und der gleichen Region entstammten. An jedem Schnitt (i. e. in einer Zelle desselben) konnten, wie erwähnt, eine Reihe von Fallzeitmessungen vorgenommen werden und zwar durch wiederholtes Drehen desselben um 180°. Die Messungsergebnisse werden einerseits in Tabellen wiedergegeben, andererseits aber auch graphisch dargestellt und zwar ist: auf der Abszisse verzeichnet die Zahl der Umdrehungen um 180°, auf der Ordinate die dazugehörige Fallzeit der Stärkekörner (in Sek.), das ist also die Fallzeit, die nach der betreffenden Umdrehung ein Stärkekorn aufwies. Steht demnach z. B. der erste Kurvenpunkt bei 20, so heißt das: ein Stärkekorn braucht nach der I. Umdrehung um 180° 20 Sek. zum Durchfallen der Wegstrecke von 33 μ; steht der zweite Kurvenpunkt bei 15, so bedeutet es demgemäß: nach der II. Umdrehung des Schnittes (der Zelle) braucht dasselbe Korn zum Zurücklegen desselben Weges 15 Sek. u. s. f. Die Beobachtung der Stärkefallzeit wurde gewöhnlich bis nach der VIII.—X. Umdrehung fortgesetzt; in den Tabellen sollen aber die Fallzeiten nur bis nach der VI. Umdrehung mitgeteilt werden; dagegen laufen die Kurven weiter, lassen daher die Fallzeiten den Messungen noch den weiteren Umdrehungen entsprechend entnehmen.

Schon an dieser Stelle sei hervorgehoben, daß eine Plasmarotation nur in den allerseltensten Fällen von uns zur Beobachtung kam, während Heilbronn eine solche sowohl bei *Vicia Faba* als

auch bei *Phaseolus* feststellen konnte. Er sagt hierüber u. a. folgendes (19, S. 364): „Wählt man zur Untersuchung nur Tangentialschnitte, so kann einem die Strömung, falls sie nicht sehr intensiv ist, leicht entgehen, denn sie ist eine Rotationsbewegung, die in der Regel in der Radialrichtung verläuft und zwar so, daß der Strom an der Innenseite aufsteigt und an der Außenwand niederfällt. Entnimmt man die Schnitte einer tiefer gelegenen Stelle des Sprosses, so ist die Wahrscheinlichkeit, Zellen ohne Strömung anzutreffen, größer. Es hat den Anschein, als ob die Regionen der Pflanze, die in Streckung begriffen sind, am häufigsten und intensivsten Plasmaströmung aufwiesen.“ An unseren Schnitten — es waren sowohl Radial- als auch Tangentialschnitte — konnte, wie gesagt, Plasmaströmung, obwohl darauf besonders geachtet wurde, nur ganz vereinzelt gesehen werden. Ob dies mit den Kulturbedingungen oder damit zusammenhängt, daß die Schnitte einer etwas tieferen Stelle des Keimlings — jedenfalls aber noch der wachsenden Region — entnommen wurden, oder ob die Keimlinge älter waren als die von Heilbronn verwendeten und solche seltener Plasmarotation aufweisen, wurde nicht untersucht. Im übrigen wird später in einem eigenen Abschnitt begründet werden, daß bei unseren Versuchen die Veränderung der Stärkefallzeiten nicht durch verschieden starke Plasmaströmung erklärt werden kann.

Wie erwähnt, hat Heilbronn nicht nur eine Plasmaströmung, sondern auch (von dieser unabhängig) eine Plasmaviskositätsänderung beobachtet, sich aber über die Ursache der letzteren nicht näher ausgesprochen; das Ziel seiner Untersuchungen war vielmehr zunächst absolute Werte für die Plasmazähigkeit zu berechnen. Die von ihm in dieser Hinsicht ermittelten absoluten Werte gelten für Zellen, die ± lange Zeit hindurch in Wasser gelegen sind. Die Möglichkeit besteht natürlich, daß durch das Verweilen der Schnitte in Wasser sich mit der Zeit die Plasmaviskosität der Zellen ändert, was aber für unsere Ergebnisse irrelevant ist, da es sich für uns nur um relative Viskositätswerte handelt und die durch Lageveränderung gereizten und die nicht gereizten Zellen (Schnitte) in gleicher Weise und gleich lang im Wassertropfen zu liegen kamen.

Versuchsreihen [1]).

I. Reizung in horizontaler Stellung. Querkraft (einseitig und allseitig).

Eine eigentlich „geotropische" Reizung der Zellen war in den Versuchen Heilbronns (18 u. 19) nicht erfolgt, da die Schnitte nicht um 90° in die optimale geotropische Reizlage gedreht wurden, sondern stets um 180° in eine neue, die labiale, geotropische Gleichgewichtslage. Aber auch das Verweilen in dieser neuen Lage — in der, wie wir später sehen werden, eine Schwerkraftwirkung ausgelöst werden kann — war stets nur von relativ kurzer Dauer, nämlich so lange, bis die Statolithenstärke einen bestimmten Weg — 11 μ bei Heilbronn — durchsunken war, „und nach jeder Beobachtung wurde der Objekttisch sofort um 180° gedreht und abermals die Zeit gemessen, die das Korn zum Durchfallen der gleichen Strecke brauchte" (19, S. 365). Unsere im folgenden zu besprechenden Versuche bezwecken vor allem die Beantwortung der Frage, ob nach längerem Verweilen in einer neuen Lage — zunächst einmal in einer geotropischen Reizlage — eine Veränderung der Plasmaviskosität vor sich geht.

Versuchsreihe I.

Möglichst geraden Lichtkeimlingen wurden je drei Schnitte entnommen, alle drei zum Abklingen der Wundchokwirkung gleich lange Zeit hindurch vertikal gestellt, der eine hierauf einer allseitigen Schwerewirkung durch Rotation an der horizontalen Achse eines Pfefferschen Klinostaten ausgesetzt [2]), der zweite ebensolang durch Horizontallegen einer einseitigen Schwerkraftwirkung, der dritte aber unterdessen in der vertikalen Ruhelage noch weiter belassen. Nach 12—60 Min. währender derartiger Behandlung kamen die Schnitte zur Feststellung der Stärkefallzeiten an das horizontal stehende Mikroskop [3]).

---

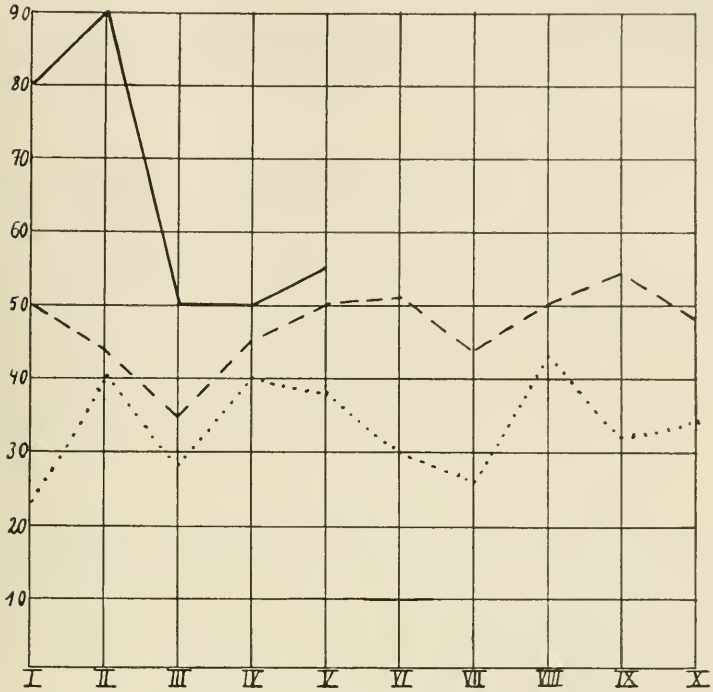
1) Der experimentelle Teil ist im Mai 1914 abgeschlossen worden; aus äußeren Gründen (Krankheit) war eine Fortführung desselben bisher nicht möglich und wird auch voraussichtlich in nächster Zeit nicht durchführbar sein. Deshalb haben wir uns trotz mancher Lücken in diesem Teile zur Publikation entschlossen. Eine „Vorläufige Mitteilung" über die Arbeit ist übrigens bereits 1914 erschienen (38).

2) Der Objektträger mit dem Schnitt war mittels einer gabelartigen Klemme am Klinostaten befestigt.

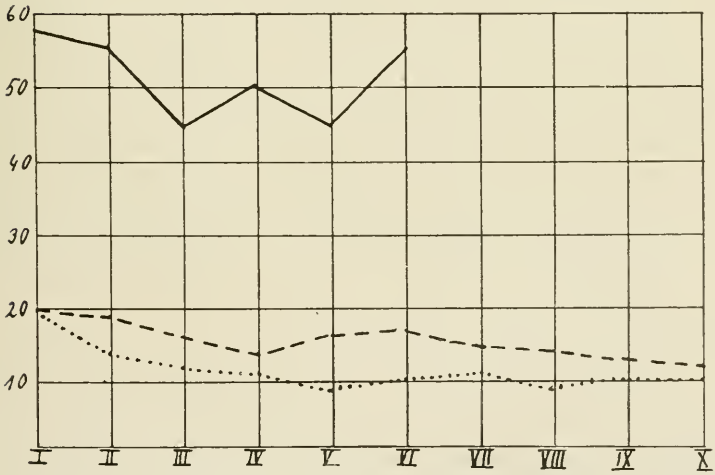
3) Näheres hierüber unter „Versuchsmethode".

Tabelle I.

Versuchs-Nr.		I					II					III					IV					V				
Dauer der Exposition (in Minuten)		25					60					10					10					30				
Zahl der Umdrehungen		I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
Fallzeit (in Sekunden) der Stärkekörner nach Ablauf der Expositionszeit	bei Rotation am Klinostaten	23	40	28	40	38	58	30	24	22	21	28	26	32	20	31	20	14	12	11	9	16	10	18	15	18
	bei horizontaler Lage	50	44	35	45	50	65	52	50	54	40	55	53	51	42	46	20	19	16	14	16	21	20	30	28	30
	bei vertikaler Lage	80	90	50	50	55	90	84	44	54	55	30	32	38	40	35	58	56	45	50	45	30	32	27	26	22



Kurve Ia. Versuchs-Nr. I.



Kurve Ib. Versuchs-Nr. IV.

Ergebnis:

1. Die Zellen der drei verschieden vorbehandelten Schnitte (einseitig-, allseitig-, ungereizt) weisen Verschiedenheiten in der Fallgeschwindigkeit ihrer Statolithen auf.
2. Die größte Sinkgeschwindigkeit zeigen im allgemeinen die (am Klinostat gedrehten) allseitig gereizten, eine geringere die (horizontal gestellten) einseitig gereizten, die geringste die (in vertikaler Ruhelage belassenen) nicht gereizten Zellen.
3. Da eine Plasmaströmung nicht beobachtet wurde (und auch — wie später gezeigt werden soll — nicht vorhanden gewesen sein kann), ist die ermittelte Veränderung der Stärkefallzeiten eine Folge einer nach der erwähnten Vorbehandlung eingetretenen Veränderung der Plasmaviskosität.
4. Die Plasmazähigkeit wird auf die genannten Lageveränderungen hin verringert, m. a. W. die Veränderung der Schwerkraftsrichtung hat eine Verringerung der Plasmazähigkeit zur Folge, muß also von der Zelle perzipiert worden sein.
5. Da eine Zunahme der Fallgeschwindigkeit der Stärke bedingt ist durch die Abnahme der Plasmazähigkeit und umgekehrt, ergibt sich also: den geringsten Grad der Plasmaviskosität besitzen die allseitig-, den größten die nichtgereizten Zellen, eine Mittelstellung nehmen die einseitiggereizten Zellen ein.
6. Sowohl bei einseitiger Reizung in horizontaler Stellung als auch bei allseitiger Reizung am Klinostaten wird die Plasmaviskosität im Vergleich zu der nichtgereizter Zellen verringert, also gleichsinnig beeinflußt, und zwar verringert gleichlange diffuse Reizung die Plasmaviskosität im höheren Maße als einseitige Reizung.
7. Da die diffuse Reizung am Klinostaten einen Reizeffekt auslöst, so ist hiermit eine Geoperzeption bei Rotation an der horizontalen Klinostatenachse erwiesen.

Während wir bisher mit Jost (21, S. 588) nur sagen konnten, „der Klinostat verhindert nicht die Reizung, sondern nur die sicht-

bare Reaktion"[1]), ist nunmehr in der Plasmaviskositätsverringerung eine (mit Hilfe des Mikroskopes) feststellbare Reaktion gegeben, die sich als Folge der Reizung an der horizontalen Klinostatenachse einstellt.

Ein Versuchsergebnis bedarf noch einer besonderen Erklärung. Wieso kommt es, daß die diffuse Reizung am Klinostaten einen stärkeren Effekt erzielt, als eine gleichlange einseitige?

Die zugeführte Reizmenge ist ja in beiden Fällen gleich groß. Dazu ist folgendes zu bemerken: das Reizmengengesetz gilt nur für Minimalreize[2]), in unserem Falle für eine Reizung innerhalb der Präsentationszeit. Bei einer Reizung über diese Zeit hinaus nimmt die Erregung in einem langsameren Verhältnis zu, als es dem Reizmengengesetz entspricht. Bei der Reizung am Klinostaten handelt es sich nun — wie M. M. Riß (33, S. 169) sehr richtig bemerkt — um einen intermittierenden Reiz. Ist die Umdrehungsgeschwindigkeit des Klinostaten nicht eine abnorm langsame, werden die einzelnen Flanken des Keimlings (oder die einzelnen Zellen der Schnitte) stets von Minimalimpulsen getroffen, von denen jeder eine dem Reizmengengesetz entsprechende Erregung auslöst, die sich zu einem Gesamteffekt summieren können. Bei einem einer Dauerreizung ausgesetzten Keimling jedoch (oder bei dauernd in gleicher Stellung gereizten Zellen der Schnitte), der also über die Präsentationszeit hinaus gereizt wird, muß die Erregung allmählich immer langsamer ansteigen und bleibt infolgedessen mit zunehmender Reizdauer mehr und mehr zurück.

Ob das verlangsamte Ansteigen der Erregungskurve mit Ermüdungserscheinungen, Akkommodation oder mit dem Eintritt einer sich immer mehr geltend machenden Gegenreaktion[3]) zusammenhängt, ist eine andere Frage, die hier nicht zu diskutieren ist. Jedenfalls sind wir in der Lage, den erhöhten Effekt bei allseitiger Reizung auf Grund empirischer Erfahrungen verständlich zu machen. Unsere Anschauung hat übrigens den Vorteil, einer experimentellen Beweisführung zugänglich zu sein; im Falle ihrer Richtigkeit müßte

---

1) Vor Fitting (4, S. 285) wurde ja sogar die Möglichkeit einer Geoperzeption am Klinostaten bezweifelt und konnte nur für Grasknoten von Elfving (1884) indirekt erschlossen werden.

2) Fröschel (6, S. 60), auch Jost (21, S. 585) sagt: das Reizmengengesetz hat „zweifellos keine unbegrenzte Gültigkeit".

3) Daß eine „Gegenreaktion" bei dauernder Reizung auch beim Geotropismus tatsächlich auftritt, haben die Versuche von Simon (35) und Tröndle (37) ergeben.

nämlich der Unterschied im Effekt erst bei einer über die Präsentationszeit hinaus andauernden Reizung auftreten. Die experimentelle Prüfung derartiger Detailfragen, die gar keine Schwierigkeiten bieten kann, muß zukünftigen Untersuchungen vorbehalten bleiben.

Versuchsreihe II.

Wie erwähnt, kamen in Versuchsreihe I die Schnitte in vertikaler Lage auf den Objekttisch des Mikroskopes, d. h. so, daß nach den Drehungen um 180° die Statolithen von Quer- zu Querwand der Zellen fallen mußten. Diesen Versuchsmodus hat ebenso Heilbronn eingehalten, da ja in den in der Richtung der Organlängsachse gestreckten Stärkescheidenzellen das Fallen der Körner leichter von Quer- zu Quer-, als von Längs- zu Längswand zu beobachten ist.

Die Versuche dieser Reihe sollten entscheiden, ob die Fallgeschwindigkeit beim Sinken der Stärke von Längs- zu Längswand in gleicher Weise von einem Schwerkraftsreiz beeinflußt wird wie beim Fallen von Quer- zu Querwand.

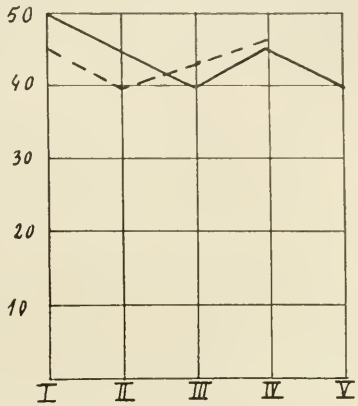
Je zwei Schnitte aus einem Keimling wurden eine bestimmte Zeitlang in horizontaler Lage aufgestellt, also einseitig gereizt; der eine kam dann in vertikaler, der andere in horizontaler Lage zur Beobachtung auf das Mikroskop.

Tabelle II.

Versuchs-Nr.		I					II				
Dauer der Exposition in horizontaler Lage (in Minuten)		—					10				
Zahl der Umdrehungen		I	II	III	IV	V	I	II	III	IV	V
Fallzeit (in Sekunden) der Stärkekörner nach Ablauf der Expositionszeit	von Längswand zu Längswand	50	45	40	45	40	15	13	15	12	—
	von Querwand zu Querwand	45	40	43	46	—	14	12	12	11	—

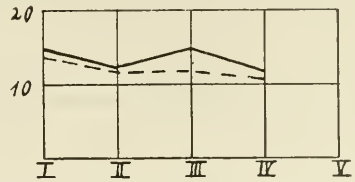
Ergebnis.

1. Die Stärke sinkt ebenso schnell in der Richtung von Quer- zu Querwand, als in der von Längs- zu Längswand. Die Unterschiede überschreiten die individuellen Verschiedenheiten nicht. (Dabei kann es sich natürlich nur um den Vergleich der aus den Einzelmessungen nach den jeweiligen Umdrehungen zusammengenommenen Durchschnittswerte handeln.)



Kurve IIa. Versuchs-Nr. I.

2. Vergleicht man auch die Fallzeiten der Versuchsnummern I u. II einerseits beim Sinken von Längs- zu Längswand, andererseits von Quer- zu Querwand, so ergibt sich: Eine geotropische Reizung verringert die Fallzeit der Statolithen in gleicher Weise, ob die Stärkekörner nun von Quer- zu Querwand oder von Längs- zu Längswand zum Sinken kommen.



Kurve IIb. Versuchs-Nr. II.

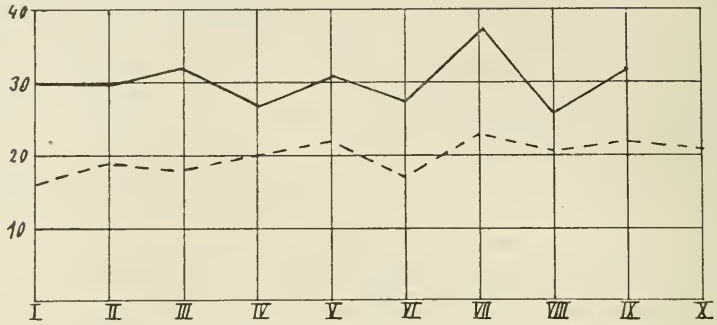
Wir werden später sehen, daß diese Versuchsergebnisse dafür sprechen, daß eine Plasmaströmung an dem Zustandekommen der Unterschiede zwischen den Fallzeiten gereizter und ungereizter Zellen nicht beteiligt ist.

Versuchsreihe III.

Eine geotropische Krümmung kommt zustande durch differentes Längenwachstum gegenüberliegender Seiten; die Schwerkraft löst also an den antagonistischen Flanken verschiedene Effekte aus, wobei es möglich ist, daß diese Effekte bloß quantitativ verschieden

sind oder auch qualitativ; in beiden Fällen kommt ja eine Krümmung zustande. Vgl. Jost (21, S. 577).

Diesem ungleichen Wachstum muß natürlich eine ungleich große Turgordehnung an den beiden Seiten vorausgehen. Ein zeitlich noch früher sich einstellender Schwerkraftseffekt ist in der Verringerung der Plasmaviskosität gegeben.



Kurve IIIa. Versuchs-Nr. II.

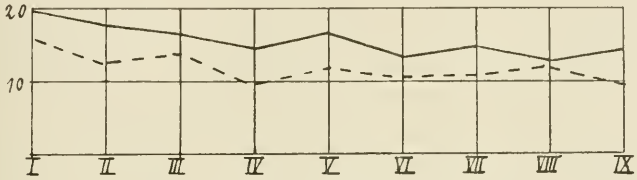
Es war daher von Interesse zu untersuchen, in welcher Weise bei orientierter Einwirkung der Schwerereiz die Plasmazähigkeit der Ober- und Unterseite beeinflußt.

Tabelle III.

Versuchs-Nr.		I						II					
Zahl der Umdrehungen		I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI
Fallzeit (in Sekunden) der Stärkekörner in Zellen	der Stengel-oberseite	20	23	22	25	28	26	30	30	32	27	31	28
	der Stengel-unterseite	16	15	13	16	17	15	16	19	18	20	22	17

Zu den diese Frage entscheidenden Versuchen wurden phototropisch gekrümmte Keimlinge verwendet; dies deshalb, um mit Organen operieren zu können, die ohne mechanische Zwangsmittel längere Zeit hindurch sich in gleicher Schräglage (geotropischer

Reizlage) sich befinden. Phototropisch gekrümmten Keimlingen wurden je zwei Schnitte entnommen, und zwar der eine der Stengeloberseite, der andere der Stengelunterseite. Die zum Ausklingenlassen der Wundchokwirkung nötige Zeit blieben beide Schnitte in der gleichen Stellung, die möglichst ihrer Lage in den gekrümmten Keimlingen entsprach und mit der Horizontalen ungefähr einen Winkel von 45° bildete. Nach dieser Zeit erfolgte in gewöhnlicher Weise (in Vertikallage) die Messung am Mikroskop.



Kurve IIIb. Versuchs-Nr. V.

Ergebnis:

Bei in einer geotropischen Reizlage sich befindenden (phototropisch gekrümmten) Keimlingen ist die Fallgeschwindigkeit der Stärke in den Zellen der

Tabelle III.

III						IV						V					
I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI
32	24	28	29	34	30	40	30	32	26	23	22	20	18	17	15	17	14
21	22	24	26	24	27	26	30	28	25	23	25	16	13	14	10	12	11

Oberseite geringer, als die in denen der Unterseite; bei gerichteter (geotropischer) Reizung[1])

1) Das Licht hat ja nach Heilbronn (19, S. 364) keinen wesentlichen Einfluß auf die Plasmaviskosität.

ist somit in den Zellen der Stengelunterseite eine geringere Plasmaviskosität vorhanden, als in den Zellen der Stengeloberseite.

Der Versuchsreihe I ist zu entnehmen, daß in geotropischer Reizlage die Plasmaviskosität gegenüber der in der geotropischen Ruhelage herabgesetzt wird, der Reihe III, daß in den Zellen der Unterseite bei geotropischer Reizung die Viskosität eine geringere ist als in denen der Oberseite; hält man beide Tatsachen zusammen, so ergibt sich:

Der geotropische Reiz wirkt auf die beiden Flanken eines gekrümmten Keimlinges in gleichsinniger Weise ein, löst aber an den antagonistischen Seiten einen quantitativ ungleichen Effekt aus.

[Auffallen wird zunächst, daß in der schiefen Lage, die der phototropisch gekrümmte Keimling ja schon lange inne hat, noch immer ein Reizeffekt zu beobachten ist, obwohl wir auch bei dieser Schwerkraftsreizreaktion das Vorkommen einer „Gegenreaktion", „Rückregulation" anzunehmen haben werden. Eine solche wird wohl auch in diesem Falle mitspielen, aber sie scheint eben doch noch nicht so weit gediehen zu sein, daß sie (die Gegenreaktion) den Effekt der Reaktion (Plasmaviskositätsverringerung eines bestimmten Grades) wieder ganz ausgeglichen hätte. Abgeschwächt kann die Gegenreaktion die Wirkung der geotropischen Reizung ja wohl haben, es fehlen uns Versuche, die dies feststellen ließen. Nach kürzerem Verweilen in einer geotropischen Reizlage — bevor in dieser sich eine Rückregulation bemerkbar macht — müßte die quantitative Differenz zwischen der Plasmaviskosität der Ober- und Unterseite dann noch größer sein.]

Aus dem Ergebnis der Versuchsreihe III läßt sich auch noch folgendes ableiten: Die phototropisch gekrümmten Keimlinge perzipieren in ihrer Lage den Schwerkraftreiz und dieser löst auch einen entsprechenden Effekt aus, nämlich die Verringerung der Plasmaviskosität. Es ist also beim Zusammenwirken von Photo- und Geotropismus nicht jede Wirkung des letzteren aufgehoben[1]). Der Effekt des letzteren läßt sich sogar genauestens verfolgen.

Es sei darauf hingewiesen, daß ein prinzipieller Unterschied besteht zwischen den Versuchen der Reihe I und denen der Reihe III.

---

1) Was mit v. Guttenbergs Versuchsergebnissen wohl übereinstimmt (11).

In ersteren sind nur einzelne Zellgruppen (Schnitte, theoretisch nur einzelne lebende Zellen) in die optimale geotropische Reizlage gebracht worden, von einer Organ- (oder auch nur Organteil-) Unter- und Oberseite kann dabei nicht die Rede sein. Dagegen wurden in Versuchsreihe III die ganzen Organe (Keimlinge) geotropisch gereizt und die Schnitte erst nach der Reizung ausgeführt. Hier können wir Zellen unterscheiden, die der Oberseite des Organes und solche, die dessen Unterseite angehört haben, und hier sehen wir auch die graduell verschiedene Wirkung der Schwerkraft. Es kann also nur die Lage im Organ sein, die es bewirkt, daß eine Zelle einmal in bezug auf die Plasmaviskositätsverringerung einen stärkeren Effekt aufweist, einmal einen schwächeren, je nachdem sie gerade der Stengelober- oder -unterseite angehört. Das gewinnt im Hinblick auf folgende zutreffende Ansicht Fittings (5, S. 262) an Interesse. Nach Fitting kann „nicht der Unterschied im Reizzustand der Zellen auf opponierten Flanken des vielzelligen Organs Anlaß zur tropistischen Krümmung sein. Beruht die Geoperzeption auf einer Druckwirkung . . ., so macht sich diese Druckwirkung in allen sensiblen Zellen des Organquerschnittes in gleicher Weise und in gleicher Stärke geltend, ohne daß die Zellen auf der dem Erdzentrum zugewendeten Seite des horizontal gelegten Organs in einen anderen Reizzustand versetzt wären, als auf der von der Erde abgewendeten Seite.“ Obwohl also die Zellen der Ober- und Unterseite sich im gleichen Reizzustand befinden, so weisen sie trotzdem einen graduell verschiedenen Effekt in der Verringerung der Plasmaviskosität auf, ebenso wie sie schließlich zu ungleichem Wachstum angeregt werden. Wir müssen daraus entnehmen, daß die Plasmaviskositätsabnahme nicht etwa die allererste rein physikalische Wirkung der Schwerkraft ist, sondern ebensogut eine Reizwirkung wie das schließlich zustande kommende ungleichseitige Wachstum.

Wieso, obwohl der Reizzustand in den Zellen der opponierten Flanken gleich ist, der hier studierte Reizeffekt ober- und unterseits graduell verschieden sein kann, bleibt natürlich ebenso unverständlich wie die Ungleichheit desjenigen Reizeffektes, der unmittelbar zum geotropischen Krümmungsvorgang führt.

Versuchsreihe IV.

Die bisher mitgeteilten Versuche wurden mit Stärkescheidenzellen der wachsenden Stengelregion ausgeführt, die reichlich mit Stärke ausgestattet waren. Zur Beurteilung der Statolithentheorie ist die Frage von prinzipiellem Interesse, ob auch in Zellen ohne Statolithen die Plasmaviskosität unter dem Einfluß der Schwere ebensolche Veränderungen erleidet wie in Zellen mit beweglicher Stärke. Dies ist mit Hilfe der Heilbronnschen Methode nicht zu entscheiden, da diese eben durch die Beobachtung der Fallzeit spezifisch schwererer Körperchen die Bestimmung der Plasmaviskosität ermöglicht. Immerhin glauben wir, daß das Ergebnis folgender Versuche für die aufgeworfene Frage nicht völlig wertlos ist.

Nachdem eine bestimmte Region eines Keimlings einmal „ausgewachsen" ist, kann sie keine geotropischen Krümmungen mehr ausführen, die geotropische Reaktionsfähigkeit ist dann also erloschen. In den Stärkescheidenzellen einer solchen ausgewachsenen Region sind noch ± lange Zeit hindurch Statolithen vorhanden, die jedoch einem allmählichen Auflösungsprozeß unterworfen erscheinen.

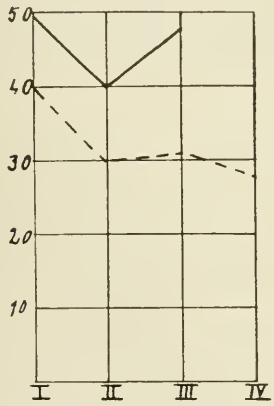
Geht nun in derartigen Zellen, die nur mehr Reste ihrer ursprünglichen Stärkegarnitur besitzen, die Plasmaviskositätsänderung in gleicher Weise vor sich, wie in Zellen der wachsenden, krümmungsfähigen Region mit reichlicher, intakter Stärke?

Die zu den folgenden Versuchen verwendeten Keimlinge hatten ein Alter von ungefähr 30 Tagen und eine Höhe von 30—40 cm. Die Schnitte wurden der Stengelbasis entnommen, die jedenfalls nicht mehr im Wachstum begriffen war. Die in den Stärkescheidenzellen dieser Basalregion enthaltenen Statolithen waren bereits bis auf einen ganz kleinen Rest geschwunden, d. h. es fanden sich bei einigem Suchen in vereinzelten Zellen kleine Anhäufungen von Körnchen, die wahrscheinlich den letzten Stärkerest darstellten. (Ihre chemische Natur wurde übrigens nicht untersucht und ist für die uns interessierende Frage bedeutungslos.)

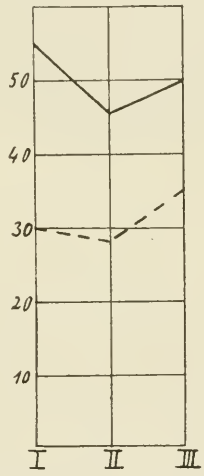
Aus den Keimlingen wurden je zwei Schnitte hergestellt, der eine kam eine Zeit hindurch in die Horizontallage, wurde also gereizt, der andere blieb unterdessen ungereizt in der vertikalen Ruhelage; die Versuche entsprachen also denen der ersten Reihe.

Tabelle IV.

Versuchs-Nr.		I			II			III		
Dauer der Exposition (in Minuten)		5			5			10		
Zahl der Umdrehungen		I	II	III	I	II	III	I	II	III
Fallzeit (in Sekunden) der Stärkekörner nach Ablauf der Expositionszeit	bei horizontaler Lage	40	30	31	30	28	35	24	20	25
	bei vertikaler Lage	50	40	48	55	46	50	55	35	49



Kurve IVa. Versuch Nr. I.



Kurve IVb. Versuch Nr. II.

Ergebnis.

1. In den in horizontaler Lage gereizten Zellen ist die Fallgeschwindigkeit der Reste der Stärke größer als in den nicht gereizten Zellen, die Plasmaviskosität dort also geringer.

2. Auch in Zellen der „ausgewachsenen“ Region, die nur mehr Reste von Statolithen enthalten, wird durch Schwerkraftswirkung eine Plasmaviskositätsverringerung ausgelöst, sie müssen also ebenfalls den Reiz perzipieren, obwohl sie nicht mehr die normale Statolithenzahl besitzen.
3. Auch in der „ausgewachsenen“ Region (eines *Phaseolus*-Keimlings), die die geotropische Reaktionsfähigkeit natürlich nicht mehr besitzt, erfolgt in geotropischer Reizlage eine Verringerung der Plasmazähigkeit, sie ist demnach zu einer Geoperzeption befähigt.

Ausständig sind noch Versuche, auf Grund deren man feststellen könnte, ob nach gleicher Reizung in Zellen mit intakten Statolithen ein größerer Reizeffekt auftritt, als in solchen mit verringerter Statolithenzahl. Solche Versuche wären leicht durchzuführen, indem man aus ein und demselben Keimling einmal der wachsenden, ein andermal der ausgewachsenen Region Schnitte entnimmt, diese „geotropisch“ reizt und dann vergleicht, in welchen von beiden eine weitergehende Plasmaviskositätsverringerung zu verzeichnen ist. [M. M. Riß kommt zu der Überzeugung, daß die Zahl der Stärkekörner beim Geoperzeptionsvorgang keine Rolle spielt (32, S. 204)].

II. Reizung in vertikaler Stellung. Längskraft.

Nach Graf H. Luxburg (28, S. 449 f.) „ist es kaum angängig, irgend eine Stellung eines Organes als reizlose Lage in bezug auf die Schwerkraft zu bezeichnen . . .“ Es wird demnach auch in der tropistischen Ruhelage der Schwerereiz perzipiert. G. Hering (20, S. 499) stellt sich die Frage, ob die Schwerkraft, die bei Ablenkung aus der Vertikalstellung eine Wachstumsbewegung auslöst, auch in der Ruhelage parallel zur Lotrichtung irgend einen Einfluß auf das Wachstum der Pflanzen ausübt.

Seine Versuche ergaben insbesondere, daß die Überführung geotropischer Organe in die inverse Vertikallage eine Hemmung des Längenwachstums zur Folge hat.

Pfeffer (31, S. 631) äußert sich in dieser Frage folgendermaßen: „Da aber schließlich keine Änderung der Außenbedingungen

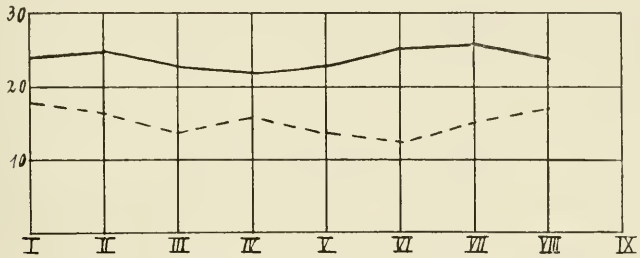
spurlos an dem Organismus vorübergeht, so befindet sich dieser schon deshalb in der tropistischen Gleichgewichtslage in einem modifizierten Reizzustand.“ Nach Abschluß der eigenen Versuchsreihen erschien die interessante Arbeit von M. M. Riß (32), in der gezeigt wurde, daß die in der Längsrichtung wirkende Schwerkraft, „Längskraft“, als „Hemmungsreiz“ wirkt.

Unsere Versuche bezwecken zunächst zu prüfen, ob und welchen Einfluß die Schwerkraft in der stabilen und labilen Ruhelage auf die Plasmaviskosität nimmt.

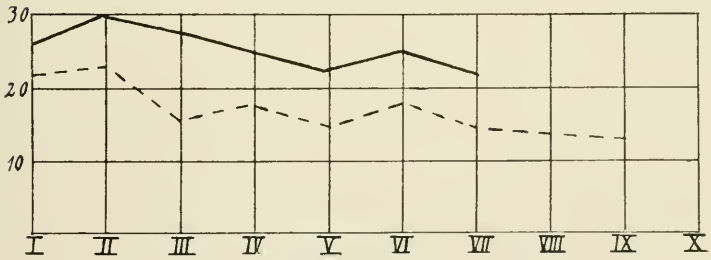
A. In der stabilen Ruhelage.

Versuchsreihe V.

Von Schnitten der Ober- oder Unterseite gekrümmter Lichtkeimlinge wurde der eine eine Zeit hindurch (während 30—60 Min.) aufrecht gestellt, der zweite ebenso lange in der ursprünglichen Stengellage belassen.



Kurve Va. Versuch Nr. IV.



Kurve Vb. Versuch Nr. II.

Tabelle V[1]).

Versuchs-Nr.			I						II						III						IV					
Dauer der Exposition (in Minuten)			30						30						30						60					
Zahl der Umdrehungen			I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	IV
Fallzeit (in Sekunden) der Stärkekörner nach Ablauf der Expositionszeit	in der Stengeloberseite	bei vertikaler Lage	14	14	20	22	22	20	27	31	30	32	40	28	24	22	24	28	26	28	18	17	14	16	14	13
		bei schiefer Lage	30	30	32	27	31	28	32	24	28	29	34	30	40	30	32	26	23	22	24	25	23	22	23	25
	in der Stengelunterseite	bei vertikaler Lage	14	13	10	14	12	17	22	23	16	18	15	18	15	12	10	8	9	10						
		bei schiefer Lage	16	19	18	20	22	18	26	30	28	25	23	25	16	13	14	10	12	11						

1) Zum Verständnis der Tabelle sei bemerkt, daß darauf nicht verzeichnet wurde, daß alle Zellen außer der bestimmten Reizung während der „Expositionszeit“ noch der länger dauernden vorhergehenden geotropischen Reizung in der durch den Phototropismus des Keimlings bedingten schiefen Lage ausgesetzt waren.

Ergebnis.

1. Werden Zellen aus einer schiefen Lage, in der sie länger verweilt haben, in die stabile geotropische Ruhelage gebracht, so wird die Fallgeschwindigkeit ihrer Statolithen vergrößert, somit die Plasmaviskosität vermindert.
2. Es muß demnach auch in der geotropischen Ruhelage die Schwerkraft perzipiert werden und als Reiz wirken können, die stabile Ruhelage ist also keine „Reizlose Lage“ [1]). Auch die in der Längsrichtung des Organes wirkende Schwerkraft „Längskraft“ kann einen Reiz ausüben.

[Ein „geotropischer“ Effekt kann natürlich die von der Längskraft ausgelöste Reaktion nicht sein; vgl. hierzu M. M. Riß (32, S. 203)].

Die Tatsache, daß auch in der „Ruhelage“ die Schwerkraft auf die Plasmaviskosität ebenso wirkt, wie in einer geotropischen Reizlage, ist jedenfalls zunächst überraschend. Wir müssen sie uns daher verständlich zu machen suchen.

Wir nehmen an, daß in einer geotropischen Reizlage das Plasma in ganz bestimmter Weise deformiert wird [2]). Diese Deformation löst einen Reiz aus, der Effekt davon ist eine Plasmaviskositätsverringerung. Der Effekt selbst aber wird (auch bei dauernder Einwirkung des Reizes) durch Gegenwirkung rückgängig gemacht, genau so wie nach Simon und Tröndle [3]), auch der geotropische Effekt „während die Schwerkraft noch wirkt“ autotropisch ausgeglichen wird. Die Plasmaviskosität strebt autonom [4]) dem normalen Grad zu. Die geotropische „Reizlage“ wird in bezug auf den Effekt der Plasmaviskosität von einer geotropischen „Ruhelage“ nicht mehr zu unterscheiden sein, sie wird also selbst gewissermaßen zu einer neuen sekundären Ruhelage. Wird

---

1) Übereinstimmung mit Pfeffers Ansicht und den neuestens von M. M. Riß ermittelten Tatsachen.

2) Auf die Berechtigung dieser Annahme wird in der „Diskussion“ näher eingegangen.

3) Wie oben erwähnt.

4) Wir wählen lieber die Bezeichnung „autonom“ als „autotropisch“, obwohl nach Josts Definition (21, S. 577) auch dieser spezielle Rückregulationsvorgang als „autotropisch“ bezeichnet werden könnte.

nun die Zelle in die Vertikallage zurückgebracht, so wird natürlich rein physikalisch wieder eine bestimmte Deformation des Plasmas durch die Schwerkraft bewirkt; diese neue Deformation wirkt als neuer Reiz, die Plasmazähigkeit wird aufs neue vorübergehend verringert. Die stabile „Ruhelage" ist zu einer „Reizlage" geworden. Natürlich tritt auch dann wieder die Rückregulation[1]) des neuen Reizeffektes — insofern die neue Lage lange genug eingenommen wird — ein, die stabile Ruhelage wird nun erst zur Gleichgewichtslage. (Eine ergänzende Annahme möchten wir noch machen: Durch die Gegenreaktion wird der Effekt der Schwerkraftsreizung mit der Zeit ausgeglichen, ob nun diese Reizung in der Vertikalen oder in einer anderen Lage erfolgt ist. Wir möchten nun meinen, daß die Gegenreaktion rascher, leichter und vielleicht auch vollkommener verläuft, wenn es sich um den Ausgleich einer Reaktion handelt, die von der Längskraft ausgelöst wurde, als wenn es sich um den Reizeffekt einer Querkraft handelt. Das Plasma ist eben daran gewöhnt, den Effekt der stets auf sie einwirkenden Längskraft rückzuregulieren. Die Folge davon wäre, daß die aufrechte Vertikallage rascher, leichter und vollkommener zur Ruhelage werden kann, bei länger währendem Verweilen in derselben als irgend eine andere Lage; sie ist die „absolute" Ruhelage, jede andere kann bloß zu einer „relativen" Ruhelage werden.)

Wird aber irgend eine Lage (sei es nun eine geotropische Reizlage, sei es die stabile geotropische Ruhelage) nicht so lange ununterbrochen hindurch eingenommen, daß sie zur relativen Ruhelage werden könnte, dann wirkt auch eine Rückkehr in die Ausgangsstellung nicht als Reiz.

In dieser Beziehung herrscht eine vollkommene Analogie mit anderen Reizvorgängen, z. B. dem diffusen Lichtreiz. Der Übergang aus dem Dunkel ins Licht wirkt ebenso als Reiz, wie die Rückkehr ins Dunkle, vorausgesetzt, daß die Pflanze Zeit hatte, sich an die Helligkeit zu akkommodieren; erfolgt die Rückkehr jedoch früher, so löst die Lichtverminderung natürlich keinen Reiz aus; nur so ist ja eine Summierung intermittierender Lichtreize

1) Ob dieser Vorgang der „Rückregulation" (Gegenwirkung) wirklich autonom vor sich geht oder aitionom als Wirkung des gleichen aber nunmehr länger andauernden Reizes, soll hier nicht erörtert werden; in letzterem Falle könnte man sagen, daß bei zunehmender Reizmenge eine Umschaltung der Reizreaktion erfolgt, so daß nunmehr der Viskositätsgrad nicht mehr verringert, sondern erhöht wird.

möglich und ebenso intermittierender Schwerkraftsreize, wie sie bei neueren Versuchen am Klinostaten zur Einwirkung kamen.

Die gewonnene Einsicht können wir in folgender Weise formulieren.

Die Veränderung jeder längere Zeit hindurch eingenommenen[1]) „gewöhnten" Lage wird als Reiz empfunden. Daraus folgt nun wieder:

1. In jeder Lage — also auch in der stabilen geotropischen Ruhelage — kann[2]) die Schwerkraft (perzipiert werden und) eine Verringerung der Plasmaviskosität auslösen.
2. Jede Lage — also auch eine geotropische Reizlage — kann[3]) zu einer sekundären Ruhelage werden. (Das gilt ohne weitere Prüfung natürlich nur für den hier studierten Reizvorgang.)
3. Erfolgt eine bestimmte Zeit hindurch keine Lageveränderung (keine Reizung), so strebt das Plasma autonom einem spezifischen für die betreffende Zelle normalen Visikositätsgrad zu.

Weitere Versuche müßten erst ergeben, wie lange Zeit nötig ist, bis eine bestimmte (neue) Lage zu einer „gewöhnten" wird, so daß also eine neuerliche Lageveränderung wieder als Reiz empfunden wird.

Für die horizontale Lage — also die optimale geotropische Reizlage — haben wir einige diesbezügliche Versuche angestellt. Schnitte aus geraden Lichtkeimlingen wurden 1 Stunde und länger horizontal gestellt; die einen davon nunmehr 12 Minuten lang vertikal aufrecht, die anderen blieben währenddessen noch in der horizontalen Lage.

Das Ergebnis war, daß die Stärkekörner in den Zellen der Schnitte, die nach dem Verweilen in der horizontalen Lage noch eine Zeit (12 Min.) in der Vertikalen blieben, bedeutend schneller sanken, als in den die ganze Zeit hindurch horizontal gestellten. Nach unserer Auffassung muß also das einstündige Verweilen in der optimalen geotropischen Reizlage genügt haben, um diese zu

---

1) Und dadurch zu einer sekundären („relativen") Ruhelage gewordenen.

2) Wenn diese Lage nur „neu" ist und nach einer „gewöhnten" Stellung eingenommen wird.

3) Insofern sie nur lange genug eingenommen (gewöhnt) wird.

einer „gewöhnten“ Lage (sekundären Ruhelage) zu machen, so daß die Rückversetzung in die lotrechte Lage als neuer Reiz empfunden wurde, der eine neuerliche Zähigkeitserniedrigung zur Folge hatte. Nach einstündiger Abwesenheit aus einer gewöhnten Lage wird diese also neuerdings als Reizlage empfunden.

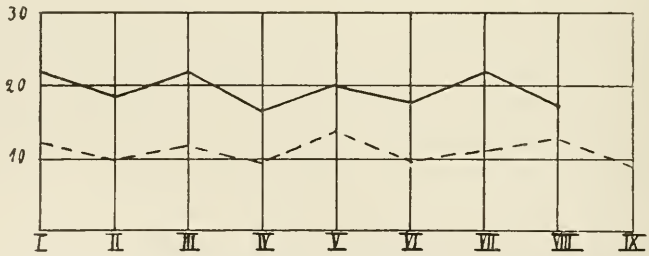
B. In der labilen Ruhelage.

Versuchsreihe VI.

War einmal ein Schwerkraftseffekt in der stabilen geotropischen Ruhelage erwiesen, so konnte von vornherein auch in der labilen ein solcher erwartet werden[1]). Fraglich dagegen war es, ob ein Unterschied zwischen stabiler und labiler Lage perzipiert wird.

Tabelle VI.

Versuchs-Nr.		I						II					
Dauer der Exposition (in Minuten)		10						10					
Zahl der Umdrehungen		I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI
Fallzeit (in Sekunden) der Stärkekörner nach Ablauf d. Expositionszeit	bei vertikaler Lage	40	41	48	39	36	34	40	36	32	33	36	35
	bei inverser Lage	38	35	25	32	31	30	14	12	10	9	10	8



Kurve VIa. Versuch Nr. IV.

1) In beiden Lagen wirkt ja die Schwerkraft als „Längskraft“ im Sinne M. M. Riß'.

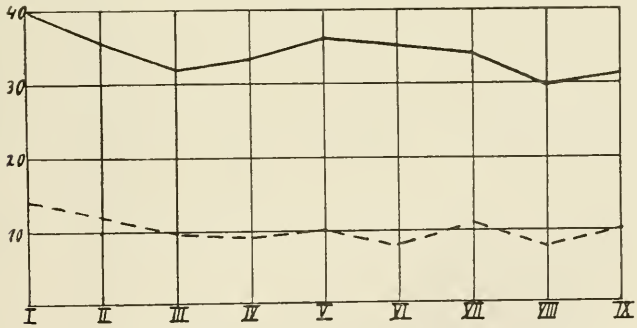
Schnitte aus geraden Dunkelkeimlingen blieben nach ihrer Ausführung eine Zeitlang in ihrer Ruhelage stehen; hierauf kamen die einen um 180° gedreht, also in inverser Vertikallage, zur Aufstellung; so blieben sie z. B. 12 Minuten stehen, die anderen ebenso lange noch weiter in ihrer aufrechten Stellung.

Ergebnis.

1. Bei Inversstellung der Zellen aus der gewohnten aufrechten Vertikallage wird die Plasmazähigkeit erniedrigt.
2. Auch in der labilen geotropischen Gleichgewichtslage wird die Schwerkraft perzipiert.
3. Die Zelle vermag zwischen aufrechter und inverser Lage zu unterscheiden, sie merkt es also, wenn sie „auf den Kopf“ und nicht normal aufrecht vertikal steht.

Tabelle VI.

III						IV					
12						12					
I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI
20	18	20	20	17	20	22	19	22	17	20	18
15	12	15	14	16	16	12	10	12	10	14	10



Kurve VIb. Versuch Nr. II.

4. Auf die Richtung, in welcher die Schwerkraft zur Längsachse des Organes einwirkt, kommt es also allein nicht an; diese ist ja sowohl in der stabilen als auch in der labilen Lage die gleiche „Längsrichtung".

Obwohl in beiden Lagen die Richtung[1]), Dauer und Intensität der einwirkenden Kraft gleich ist, perzipiert die Zelle doch die Verlagerung aus der aufrechten in die inverse Stellung. Dies ist nur verständlich, wenn in der Zelle eine diesbezügliche Polarität ausgebildet ist.

(Genau so liegen übrigens die Verhältnisse bezüglich der Querkraft, wenn eine Pflanze, die horizontal gelegt ist, eine Drehung um 180° aus dieser ersten Horizontallage heraus perzipiert und ihr Krümmungsbestreben nunmehr nach der anderen Seite hin gerichtet erscheint; auch hier ändert sich nichts an Richtung[1]), Dauer und Intensität der Schwerkraft. Es scheint uns, daß die Schwerkraft, ob sie nun als Quer- oder Längskraft wirkt, außer den sonstigen Reizeffekten stets eine polarisierende Wirkung auszuüben imstande ist.)

Versuchsreihe VII.

Wir sind zu dem Ergebnis gelangt, daß jede Lage zu einer sekundären Ruhelage werden kann und daß jede Veränderung einer gewöhnten Lage als Reiz wirkt; ist dies richtig, so muß folgendes zutreffend sein: Steht eine Zelle längere Zeit hindurch in einem Winkel von 45° zur Horizontalen geneigt, so wird für sie diese Lage zu einer sekundären Ruhelage; gelangt sie nun aber in die Horizontale oder in die Vertikale, so wird in beiden neuen Lagen eine gleich intensive Reizwirkung der Schwerkraft zu erwarten sein.

Diese Versuche wurden in folgender Weise durchgeführt: Aus heliotropisch gekrümmten Keimlingen, die in einem Winkel von 45° geneigt waren, wurden je drei Schnitte angefertigt. Sie blieben zunächst eine Zeitlang in ihrer ursprünglichen schiefen Lage, hierauf kam der eine in die horizontale, der andere in die vertikale Lage, währenddem der dritte noch schief stehen blieb.

---

1) Im Raume und zur Organachse.

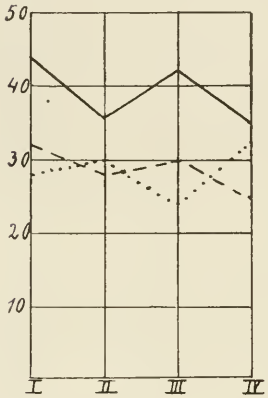
Tabelle VII.

Versuchs-Nr.		I				II				III				IV			
Dauer der Exposition (in Minuten)		10				10				10				10			
Zahl der Umdrehungen		I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
Fallzeit (in Sekunden) der Stärkekörner nach Ablauf der Expositionszeit	bei horizontaler Lage	28	30	24	32	28	22	24	21	23	28	30	20	28	26	28	25
	bei vertikaler Lage	32	28	30	25	30	26	24	28	30	22	31	23	24	28	25	22
	bei schiefer Lage	44	36	42	35	38	35	40	38	42	34	41	43	41	42	40	43

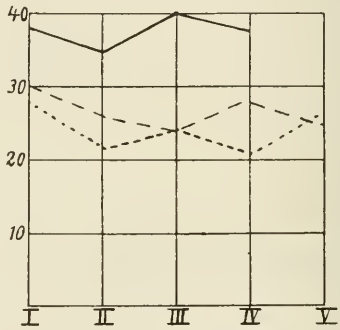
Ergebnis.

1. Die in eine der beiden „neuen“ Lagen gebrachten Zellen weisen gegenüber den in der alten (schiefen) Lage belassenen eine Verringerung der Plasmaviskosität auf und zwar ist die Zähigkeitsabnahme ungefähr gleich groß bei denen, die in die geotropische Reizlage, und denen, die in die geotropische Ruhelage gebracht wurden.
2. Die Schwerkraft muß also beim Übergang aus der 45°-Lage[1]) in die Vertikale den gleichen Effekt auslösen, wie beim Übergang in die Horizontale.

Das Ergebnis entspricht also unserer Erwartung.



Kurve VII a. Versuch Nr. I.



Kurve VII b. Versuch Nr. II.

III. Schüttelversuche.

In seiner Abhandlung „Zur Statolithentheorie des Geotropismus“ (15) berichtet Haberlandt über Geoperzeption bei stoßweiser Reizung (Schütteln). Zunächst wurden Organe in der Vertikalebene, während sie sich in der Horizontallage befanden, geschüttelt. Das Ergebnis war, daß geotropisch orthotrope Organe in der Horizontallage sich rascher krümmen, wenn sie während der Induktion gestoßen werden, als wenn sie ruhig bleiben[2]). In einer weiteren Arbeit (16) ließ Haberlandt Pflanzen auch in

1) Die zur sekundären Ruhelage geworden war.

2) Bekanntlich hat auch Darwin ähnliche Schüttelversuche mit gleichem Erfolge angestellt (3).

vertikaler Lage schütteln; sie weisen dabei keine Abkürzung der geotropischen Reaktionszeit auf.

Uns interessierte zunächst die Frage: Hat das Schütteln überhaupt einen Einfluß auf die Plasmaviskosität und kommt ein solcher auch bei vertikalem Schütteln zur Geltung?

Zu den Schüttelversuchen konnten wir den von Gasser konstruierten Originalapparat Haberlandts benützen[1]). Der Objektträger mit dem Schnitt war an einer Klemmvorrichtung befestigt und diese konnte wieder am Schüttelapparat angeschraubt werden.

Die Zahl der Stöße war bei allen Versuchen gleich und zwar betrug sie 3,8 in der Sekunde.

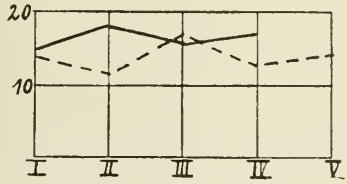
Ausdrücklich sei erwähnt, daß ein direkter Vergleich unserer und Haberlandts Schüttelversuche im einzelnen weder angestrebt noch möglich ist, dies besonders wegen der Verschiedenheit in den Versuchspflanzen, in der Stoßzahl in der Sekunde, der Hubhöhe und Schütteldauer.

A. Schütteln in vertikaler Lage.

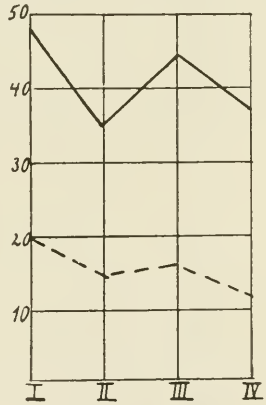
Versuchsreihe VIII.

Je zwei Schnitte aus geraden Dunkelkeimlingen wurden nach Ausklingen der Wundchokwirkung in folgender Weise behandelt: der eine in vertikaler Lage geschüttelt, der andere unterdessen in der Lotrechten ruhig stehen gelassen.

Die Hubhöhe betrug hier 1,5 mm.



Kurve VIIIa. Versuch Nr. II.



Kurve VIIIb. Versuch Nr. IV.

1) Siehe die Beschreibung bei Haberlandt (15, S. 490) und (16, S. 346).

Tabelle VIII.

Versuchs-Nr.		I				II				III			
Dauer der Exposition (in Sekunden)		3				5				10			
Zahl der Umdrehungen		I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
Fallzeit (in Sekunden) der Stärkekörner nach Ablauf d. Expositionszeit	bei vertikalem Schütteln	30	31	34		14	12	17	13	12	10	11	12
	bei vertikaler Lage	30	32	38		15	18	16	17	30	26	34	22

Ergebnis.

1. Bei einer Schüttelzeit von nur 3 Sekunden (oder kürzer) ist kein Unterschied in der Stärkefallgeschwindigkeit geschüttelter und nicht geschüttelter Zellen bemerkbar[1]).
2. Bei länger als 3 Sekunden, aber kürzer als 60 Sekunden andauerndem Schüttelreiz nimmt die Fallgeschwindigkeit der Stärke (im Sinne länger andauernden Schüttelns) stetig zu.
3. Wird länger als 60 Sekunden hindurch ununterbrochen vertikal geschüttelt, dann nimmt die Fallgeschwindigkeit der Stärke wieder ab.
4. Es tritt also wie bei anderen Reizvorgängen bei allzu starker Intensität des Reizes eine Umschaltung der Reaktionsrichtung (Umstimmung) ein.
5. Jedenfalls wirkt auch das Schütteln in der Vertikalen als Reiz, der — eine bestimmte Intensität und Einwirkungsdauer vorausgesetzt — ebenso wie die Schwerkraft eine Verringerung der Plasmaviskosität auslöst.

1) Haberlandt (15, S. 498) gibt überhaupt an, daß durch das Schütteln „die Wanderzeit der Stärkekörner keine nennenswerte Abkürzung erfährt“.

Tabelle VIII.

IV				V				VI				VII			
15				30				60				120			
I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
20	15	16	12	28	24	28	23	14	16	20	22	30	28	32	
48	35	44	37	40	32	38	30	30	22	26	23	40	34	36	40

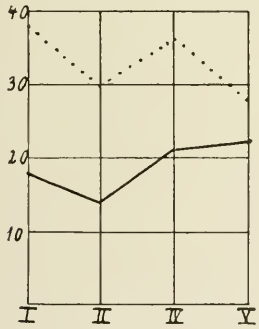
Eine eingehendere Deutung dieser und der folgenden Ergebnisse unserer Schüttelversuche scheint uns erst im Rahmen der allgemeinen Diskussion möglich.

B. Schütteln in horizontaler Lage.

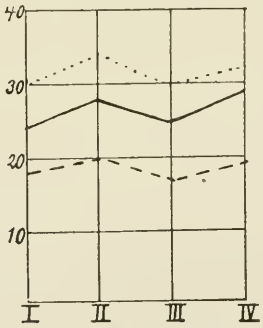
Versuchsreihe IX.

Hubhöhe 1,5 mm.

Die Versuche wurden ganz analog den vorigen durchgeführt, nur eben hier die Schnitte horizontal geschüttelt, die Vergleichsschnitte horizontal gestellt. Zum Vergleich wurden außerdem auch Schnitte herangezogen, die sich — während der Schüttelzeit der ersteren — nicht in horizontaler, sondern in vertikaler Lage befanden.



Kurve IXa. Versuch Nr. III.



Kurve IXb. Versuch Nr. VI.

Tabelle IX.

Versuchs-Nr.		I				II				III				IV				V				VI				VII			
Dauer der Exposition (in Sekunden)		5				25				30				60				90				120				180			
Zahl der Umdrehungen		I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
Fallzeit (in Sekunden) der Stärkekörner nach Ablauf der Expositionszeit	bei horizontalem Schütteln	50	48	40	44	40	50	32	36	38	30	36	34	60	75	60	58	30	30	35	—	30	34	30	32	35	34	40	—
	bei vertikaler Lage	44	46	30	—	24	26	38	32	18	14	16	17	38	30	34	28					24	28	25	29	35	28	30	27
	bei horizontaler Lage																	32	30	30	—	18	20	17	19	25	23	24	24

Ergebnis.

Die Stärke der geschüttelten Zellen sank am langsamsten, die Viskosität war also bei diesen am höchsten; sie mußte im Vergleich zu der horizontal liegender (geotropisch gereizter) und der vertikal stehender (nicht gereizter) Zellen zugenommen haben.

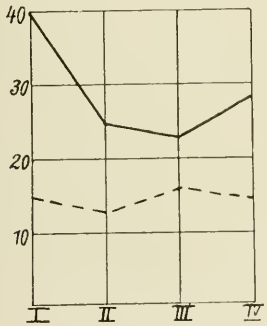
Es lag nahe, für diese Steigerung der Plasmaviskosität die vorhin erwähnte Umstimmungserscheinung bei hoher Reizintensität verantwortlich zu machen[1]).

Zur Prüfung dieser Annahme wurde zunächst bei den folgenden Versuchen die Hubhöhe auf 0,5 mm reduziert.

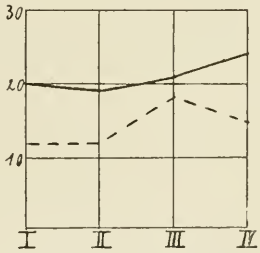
Versuchsreihe X.

Hubhöhe 0,5 mm.

Bei der Richtigkeit obiger Annahme — die sich nunmehr erwies — mußte, um wenigstens eine beiläufige Vorstellung davon zu bekommen, innerhalb welcher Grenzen das horizontale Schütteln die Plasmaviskosität verringert, die Schüttelzeit bedeutend variiert werden. Im übrigen gleichen diese Versuche den vorigen, nur daß, wie gesagt, die Hubhöhe auf 0,5 mm reduziert ist.



Kurve Xa. Versuchs-Nr. I.



Kurve Xb. Versuchs-Nr. III.

1) Auch Haberlandt hat bei allzu kräftigem Schütteln keine Abkürzung der geotropischen Reaktionszeit beobachten können und schreibt dies einer Überreizung oder Art Chokwirkung zu; er macht es auch wahrscheinlich (14), daß eine ebensolche Chokwirkung bei den Versuchsbedingungen Bachs (1) auftreten mußte.

Tabelle X.

Versuchs-Nr.		I				II			
Dauer der Exposition (in Sekunden)		5				5			
Zahl der Umdrehungen		I	II	III	IV	I	II	III	IV
Fallzeit (in Sekunden) der Stärkekörner nach Ablauf der Expositionszeit	bei horizontalem Schütteln	15	13	16	15	22	18	23	20
	bei horizontaler Lage	40	25	23	28	30	32	26	25

Ergebnis.

1. Bei kleiner Hubhöhe und kurzer Schüttelzeit bewirkt horizontales Schütteln eine Verringerung der Plasmaviskosität.
2. Wird der Schüttelreiz intensiver (größere Hubhöhe, längere Schüttelzeit), so tritt eine Umschaltung der Reaktionsrichtung ein, die Plasmaviskosität wird gesteigert.
3. Diese Umschaltung tritt bei Schütteln in der horizontalen Lage früher ein (= bei geringerer zugeführter Reizmenge) als bei vertikalem Schütteln.

Ein tieferes Eindringen in das hier zweifellos vorliegende Problem der Umschaltung[1]) können erst weitere Versuche ermöglichen; insbesondere müßte auch die Stoßzahl in der Sekunde variiert werden; dies muß aber einer künftigen Arbeit vorbehalten bleiben.

1) Fitting (5, S. 276) gebraucht den Begriff „Umschaltung" für Fälle von Stimmungswechsel, die durch äußere Einflüsse veranlaßt werden oder autogen sich einstellen.

Tabelle X.

III				IV				V			
10				30				60			
I	II	III	IV	I	II	III	IV	I	II	III	IV
12	12	18	15	20	14	16	—	30	32	28	26
20	19	21	24	30	25	25	—	38	28	32	—

Hat in unseren Versuchen eine Plasmaströmung die Sinkgeschwindigkeit der Stärke beeinflußt oder nicht?

Bevor wir uns der allgemeinen Diskussion der Versuchsergebnisse zuwenden, müssen wir folgende — zur Beurteilung der Ergebnisse prinzipiell wichtige — Frage entscheiden: Ist es nicht doch möglich, daß eine Plasmaströmung — obwohl keine solche gesehen werden konnte — sowie bei Heilbronn auch bei unseren Versuchen auf die Fallgeschwindigkeit der Statolithen einen Einfluß genommen hat?

Bei sonst gleichen Verhältnissen[1]) können Verschiedenheiten in der Sinkgeschwindigkeit der Stärke bedingt sein:

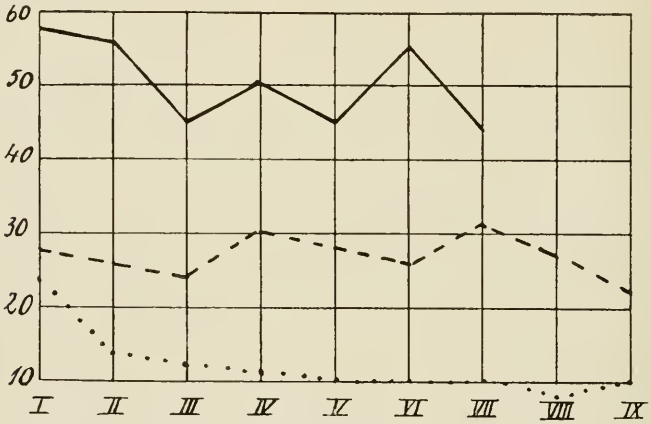
1. durch Differenzen in der Plasmazähigkeit,
2. durch solche der Intensität einer Plasmaströmung,
3. durch kombinierten Einfluß dieser beiden wirksamen Faktoren.

1) Insbesondere spielt die Temperatur bei Veränderungen der Plasmaviskosität eine große Rolle, wie aus einer Reihe von Versuchen hervorgeht, die wir mit Hilfe eines heizbaren Objekttisches ausgeführt haben; diese Versuche sind noch nicht abgeschlossen.

Die Möglichkeit besteht jedenfalls von vornherein, daß die Unterschiede der Stärkefallzeiten in gereizten und ungereizten Zellen nicht, wie wir stets annahmen[1]), durch Veränderung im Zähigkeitsgrade des Plasmas verursacht seien, sondern durch Abänderung der Geschwindigkeit einer Plasmaströmung.

Daß letztere Möglichkeit jedoch für unsere Versuche nicht zutrifft, soll durch folgende Überlegungen gezeigt werden:

I. In einer durch Lageveränderung gereizten Zelle sinken die Statolithen rascher als in einer ungereizten; ist nun eine beschleunigte Plasmaströmung daran schuld, so müssen die Differenzen der Sinkgeschwindigkeiten nach jeder Drehung um 180° (bei Messung „mit" und „gegen" den Strom) in einer gereizten Zelle viel größer sein als in einer ungereizten; es müßten die Sinkgeschwindigkeitskurven gereizter und ungereizter Zellen ganz verschiedenen Verlauf nehmen, die gereizter Zellen relativ stark auf- und absteigend sein, die nicht gereizter mehr flach verlaufend. Dies ist aber nicht der Fall. Als Beispiel seien Kurven aus der ersten Versuchsreihe hierher gestellt[2]).



In dieser Tabelle sind die Differenzen der Fallzeiten zwischen den gereizten und ungereizten Zellen ziemlich groß, aber gerade die Kurve verläuft am flachsten, die die Fallzeiten der allseitig

1) Zu dieser Annahme wurden wir vor allem a priori dadurch bestimmt, daß ja — von ganz vereinzelten Ausnahmefällen abgesehen — keine Plasmaströmung zu sehen war.

2) Wie dort gibt die kontinuierliche (———) Linie die Stärkefallzeiten nicht gereizter Zellen an, die gestrichelte (- - - - - -) diejenigen einseitig und die punktierte (• • • • • •) die allseitig gereizter Zellen.

gereizten Zellen darstellt. In diesen Zellen müßten aber die Unterschiede der Fallzeiten mit und gegen den Strom am stärksten ausgeprägt sein; diese Kurve müßte am stärksten auf- und absteigen, wenn eine durch die Reizung beschleunigte Plasmaströmung die Fallzeit beeinflußte.

Die Verschiedenheiten der Fallzeiten der Stärkekörner gereizter und ungereizter Zellen können demnach nur durch Änderungen der Plasmaviskosität bedingt sein.

II. Nach Heilbronn verläuft die von ihm beobachtete Rotation „in der Regel" in der Radialrichtung, „und zwar so, daß der Strom an der Innenseite aufsteigt und an der Außenwand niederfällt". Lassen wir — wie es Heilbronn stets getan hat — die Statolithen von Quer- zu Querwand der Zelle fallen, dann steht natürlich die Sinkgeschwindigkeit der Stärke direkt unter dem Einfluß der Strömung[1]), indem die Körner entweder „mit" oder „gegen" den Strom fallen. Lassen wir aber die Stärke einmal von Längs- zu Längswand sinken, so fällt sie nun senkrecht zur Strömungsrichtung[2]), kann daher höchstens abgelenkt, niemals aber in gleicher Weise in ihrer Geschwindigkeit beeinflußt werden, wie beim Sinken von Quer- zu Querwand (in der Richtung des Stromes).

Wir haben aber in unserer Versuchsreihe II gesehen, daß in der Sinkgeschwindigkeit der Statolithen gereizter und ungereizter Zellen derselbe Unterschied besteht, ob man nun die Stärke von Quer- zu Querwand oder von Längs- zu Längswand fallen läßt.

Auch hiernach kommen wir zu dem gleichen Schluß (wie bei I) und erachten es daher als bewiesen, daß

> die Differenzen in der Stärkefallgeschwindigkeit zwischen gereizten und nicht gereizten Zellen nur durch die (infolge der Schwerwirkung eingetretenen) Plasmaviskositätsänderungen erklärt werden können.

Eine andere Frage ist es, ob nicht die absolute Sinkgeschwindigkeit sowohl in gereizten als auch in ungereizten Zellen durch eine vom Schwerkraftsreiz unabhängige, in den Zellen von vornherein vorhandene, geringfügige Strömung in gleichsinniger und

1) Wenn eine solche vorhanden ist.

2) Wollte man nicht behaupten, es könnte sich in wenigen Minuten auch die Richtung der Strömung ändern, diese also nunmehr nicht in Radial-, sondern in Tangentialrichtung verlaufen.

quantitativ gleicher Weise beeinflußt wird. (Es wäre in diesem Fall die Möglichkeit 3 „kombinierter Einfluß beider Faktoren“ realisiert.) Folgende Überlegung wird uns darüber Klarheit geben.

Betrachtet man den Verlauf der Fallzeitskurven, die die Sinkgeschwindigkeiten der Körner nach dem jedesmaligen Umdrehen der Schnitte um 180° darstellen, so fällt auf, daß sie immer auf- und absteigen, niemals aber für längere Zeit auch nur annähernd in gerader Linie verlaufen. Worauf ist dieser merkwürdige Kurvenverlauf zurückzuführen? Nach Heilbronns Versuchen läge es nahe, den Wechsel zwischen einer längeren und einer kürzeren Fallzeit — der eben in dem beschriebenen Kurvenverlauf zum Ausdruck kommt — auf die Wirkung einer Plasmaströmung zurückzuführen; die längere Fallzeit würde natürlich dem Sinken gegen den Strom entsprechen, die kürzere dem mit dem Strome.

Gegen diese Erklärungsweise spricht folgendes:

1. Da die Auswahl der beobachteten Stärkekörnchen dem Zufall überlassen blieb und das Fallen der Statolithen bald an der vorderen, bald an der rückwärtigen Radialwand, bald aber auch zunächst an einer der beiden Tangentialwände beobachtet wurde, so ist die Wahrscheinlichkeit, daß sie bei der I. Messung, also bei inverser Lage der Schnitte, in der Richtung des postulierten Plasmastromes fallen, ebenso groß wie der entgegengesetzte Fall, daß sie gegen den Strom sinken. Würde nun die kürzere Fallzeit einem Sinken mit dem Strome entsprechen, die längere einem solchen gegen den Strom, so wäre es auch dem Zufall überlassen, ob bei der I. Messung (und jeder weiteren in der Inverslage) die Fallzeit länger oder kürzer ist als bei der II. (und jeder weiteren in der Vertikallage). Tatsächlich aber ist in allen Fällen[1]) die Fallzeit in der inversen Lage (bei der I. Messung) länger als bei der aufrechten (bei der II. Messung). Diese Tatsache läßt sich als Wirkung einer Plasmaströmung nicht verstehen.

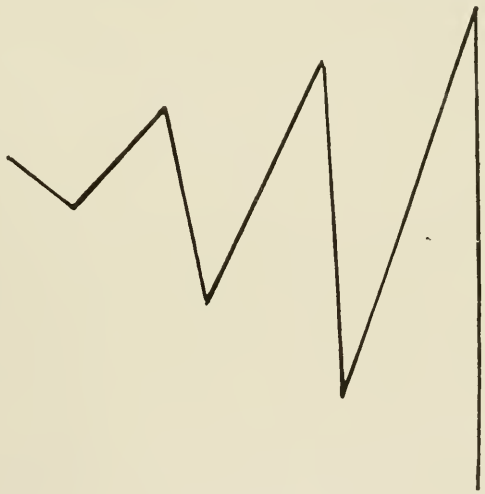
2. Die einzelnen Umdrehungen um 180° sind nicht immer in ganz gleichen Zeitzwischenräumen durchgeführt worden; dabei ergibt sich ein unregelmäßiges Auf- und Absteigen der Fallzeitkurve; werden aber — wie wir weiter unten sehen werden — diese Umdrehungen in gleichen Intervallen durchgeführt, dann schwankt die Fallzeitkurve völlig gleichmäßig auf und ab.

---

1) Wo besonders darauf geachtet wurde, daß der Schnitt in aufrechter Lage ans Mikroskop kam und die erste Messung daher in der Inverslage erfolgte.

Dieser Unterschied im Kurvenverlauf ist nicht zu erklären bei der Annahme, daß in unseren Versuchen die Plasmaströmung einen Einfluß auf die Sinkgeschwindigkeit nimmt. Denn — nehmen wir den wahrscheinlicheren Fall, daß in der kurzen Zeit zwischen zwei Umdrehungen[1]) keine Änderung in der Strömungsintensität zu verzeichnen ist, — so kann es im Kurvenverlauf nicht zum Ausdruck kommen, ob die Umdrehungen um 180° in völlig gleichen oder etwas ungleichen Zeitintervallen erfolgen. Tatsächlich aber verlaufen die Kurven in diesen beiden Fällen verschieden (einmal gleichmäßig, einmal ungleichmäßig auf- und absteigend). Nehmen wir aber den unwahrscheinlicheren Fall, daß in der kurzen Zeit zwischen zwei Umdrehungen die Strömungsintensität merklich zunimmt[2]), dann muß sie natürlich innerhalb des Zeitraumes eines ganzen Einzelversuches (der sich ja aus einer Anzahl Umdrehungen und den dazwischen liegenden Intervallen zusammensetzt und im Maximum etwa 10 Minuten betrug) weiter sich steigern, was wieder einen anderen als den tatsächlichen Kurvenverlauf zur Folge haben müßte.

Eine derartige Kurve müßte theoretisch konstruiert folgendes Bild ergeben:



Kurve A.

1) Die Umdrehungen erfolgten in 1 – 4 Minuten-Intervallen.

2) So wie es Heilbronn für seine Versuche angibt; bei ihm sind die Zeitintervalle zwischen zwei Umdrehungen aber bedeutend länger.

Der Verlauf der tatsächlich ermittelten Kurven ist (schematisiert) aber folgender:

Kurve B.

Der Kurvenverlauf ist also vom vorigen grundverschieden. Bei Heilbronns Versuchen wird die Fallzeit der Stärke tatsächlich von einer Plasmaströmung beeinflußt und diese nimmt auch während der Versuchsdauer zunächst stetig an Intensität zu. Heilbronns Fallzeitdaten, in einer analogen Kurve dargestellt, müßten demnach ein dem obigen (Kurve A), theoretisch konstruierten entsprechendes Kurvenbild ergeben. Dies ist - wovon man sich leicht überzeugen kann — tatsächlich der Fall, was wiederum für die Richtigkeit unserer Argumentation spricht.

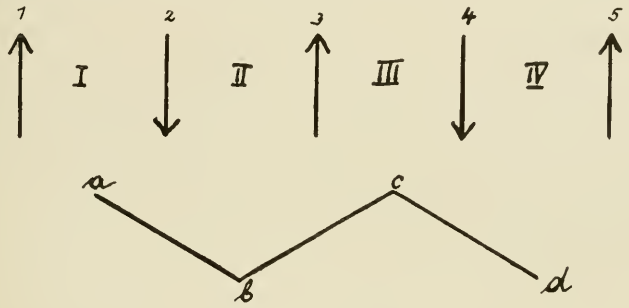
In Beantwortung der eingangs gestellten Frage können wir demnach zusammenfassend sagen:

1. In unseren Versuchen hat überhaupt keine Plasmaströmung die Sinkgeschwindigkeit der Stärke beeinflußt.
2. Demnach kann der Unterschied zwischen der Sinkgeschwindigkeit der Statolithen gereizter und nicht gereizter Zellen in unserem Falle einzig und allein als Wirkung einer Plasmaviskositätsänderung aufgefaßt werden.

Wir sind zu der Überzeugung gekommen, daß der (meist unregelmäßig) auf- und absteigende Verlauf der Fallzeitkurven nicht als Wirkung einer Plasmaströmung gedeutet werden kann, es muß daher eine andere Erklärung dafür geben; diese soll im folgenden mitgeteilt werden. Ein Schema wird die etwas unübersichtlichen Verhältnisse verständlich machen, die dabei zur Sprache kommen müssen.

Dabei bedeutet ↑ aufrechte, ↓ inverse Lage einer Stärkescheidezelle. Die römischen Ziffern zwischen den (mit arabischen Ziffern bezeichneten) aufeinander folgenden Lagen geben die Reihenfolge der vollzogenen Umdrehungen an. Die Kurvenpunkte *a—d* entsprechen den Fallzeiten, die nach den betreffenden (darüber verzeichneten) Umdrehungen ermittelt wurden.

Den Ausgangspunkt der Beobachtung liefert ein Schnitt, der aus der stabilen Ruhelage unmittelbar ohne vorausgehende Reizung ans Mikroskop gebracht wird. Die Sinkgeschwindigkeit wird nach der ersten Drehung also in Lage 2 bestimmt. Die Fallgeschwindigkeit a ist somit der Ausdruck für den Viskositätsgrad in der Ausgangslage, während die nach Drehung II in der aufrechten Lage 3 ermittelte Fallzeit c der Viskosität in der Inverslage 2 entspricht usw. Wir beobachten nun: Viskosität $b < a$, $d < c$. Mit anderen Worten: Jede Inverslage bedingt eine Abnahme der Viskosität, während in jeder Normallage die Viskosität der Ausgangssituation annähernd wieder hergestellt wird. Es muß somit die Überführung und das kurze[1]) Verweilen in der Inverslage eine Reizung bedingt haben. Der Reaktionserfolg, die Viskositätsabnahme, geht in der Normallage immer wieder autonom zurück. Die Rückkehr in die stabile



Kurve C.

Ruhelage wirkt hier also nicht als Reiz. Diese Tatsache steht durchaus nicht im Gegensatz zu dem an früherer Stelle mitgeteilten Befund, daß jede Lage, auch die inverse, zu einer relativen Ruhelage werden kann und somit jede Lageveränderung als Reiz perzipiert wird. Der kurzfristige Aufenthalt in der Inversstellung hat diese eben noch nicht zu einer relativen Ruhelage gemacht, wozu jedenfalls eine längere „Gewöhnungs"zeit erforderlich ist. [Etwas anders liegen allerdings die Verhältnisse, wenn die Ausgangssituation nicht die stabile Ruhelage, sondern eine andere gewöhnte Lage, z. B. die horizontale, ist. In diesem Falle muß natürlich auch die aufrecht vertikale Lage am Mikroskop (Lage 1, 3, 5 usw.) als Reiz perzipiert werden. Wir haben nun schon früher darauf hingewiesen,

1) Im Mittel 2 Minuten lange.

daß wir die stabile geotropische Ruhelage für die „absolute“ Ruhelage halten, in der die Gegenreaktion rascher vor sich geht. Bei kurzer Reizung in dieser Lage[1]) wird daher der Effekt stets wieder fast völlig rückreguliert werden, und so kommt es, daß auch in diesem Falle der Viskositätsgrad nach der aufrechten Lage (↑) stets höher ist als nach der inversen (↓).]

Als allgemeine Folgerung obiger Betrachtungen können wir sagen:

1. Auch kurzfristige Reize (Reizzeit 2 Minuten) lösen einen Effekt aus (verringern die Plasmaviskosität).
2. Nur die Veränderung einer „**gewöhnten**“[2]) Lage wirkt als Reiz.
3. Eine Summierung der Einzelreize findet nicht statt, wenn die Zeit zwischen den Einzelreizen gleich lang ist der Einzelreizdauer und letztere nicht länger als einige Minuten währt.

Wir haben somit das Auf- und Absteigen der Fallzeitkurve als Wirkung kurzfristiger, intermittierender Reize erklärt; verständlich müssen wir uns machen, warum diese Kurve meist nicht regelmäßig, sondern unregelmäßig auf- und absteigt. Das könnte seinen Grund darin haben, daß bei den Versuchen zwischen den Umdrehungen um 180° nicht immer völlig gleiche Zeitintervalle verstrichen sind. Einmal erfolgten sie in ½ Minuten-, ein anderes Mal in 2 Minuten- oder 3 Minuten-Abstande. Ein Einzelreiz, der 3 Minuten lang einwirkt, wird aber einen stärkeren Effekt erzielen, als ein solcher von der Dauer einer halben Minute; nach ersterem muß die Viskosität stärker verringert werden, die Kurve wird stärker fallende Tendenz aufweisen. Würden wir aber die Umdrehungen in gleichen Zeitintervallen ausführen[3]), so müßte nach unserer Annahme die Fallzeitenkurve gleichmäßig[4]) auf- und absteigen. Derartige Versuche wurden ausgeführt und das Ergebnis stimmt mit unserer Vermutung überein, was jedenfalls für die Richtigkeit der ganzen Deutung spricht.

---

1) Wie eine solche in der Dauer von durchschnittlich 2 Minuten in den Lagen 1, 3, 5 usw. am Mikroskop erfolgt.

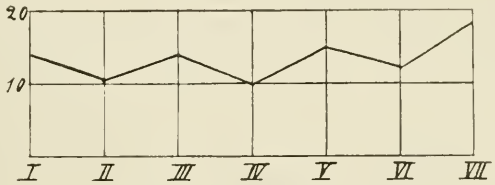
2) D. h. einer zu einer relativen Ruhelage gewordenen Lage.

3) Auch obigem Schema (Kurve C) haben wir diesen Fall zugrunde gelegt.

4) Eine vollständige Gleichmäßigkeit wird natürlich in Wirklichkeit nur selten realisiert sein.

Wir stellen die Tabelle dieser Versuchsreihe hierher.

		Fallzeit (in Sekunden) der Stärkekörner nach Ablauf der Expositionszeit								
Zahl der Umdrehungen		I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	IX
Versuchs-Nr.	Dauer der horizontalen Lage (in Minuten)									
I		18	16	18	16	16	15			
II	12	14	11	14	10	15	12	18		
III	3	30	26	34	28	29	23	25		
IV	8	20	18	20						
V	15	20	14	22	16	22	20	24	17	18
VI	15	21	20	25	20	22	16	26	19	22



Kurve D. Versuch Nr. II.

Es dürfte von Interesse sein, nach den hier gewonnenen Gesichtspunkten die diesbezüglichen Versuchsergebnisse Heilbronns sich verständlich zu machen. In seiner „Tabelle 5“ (19) registriert Heilbronn einen Fall, wo auch ohne „sichtliche“ Plasmaströmung die Fallzeiten innerhalb 3 h sich stark ändern. „Die Beschleunigung, welche — wie ersichtlich — nach ca. 2 h ihren Höhepunkt erreicht hat, sinkt im Verlauf der 3. Stunde außerordentlich stark.“ Das gleiche gilt aber auch für Zellen mit Strömung „da der relative Fallwert eines Stärkekornes in einer Zelle mit Strömung im Verlauf dreier Stunden die gleichen

Schwankungen durchmacht, wie der eines aus den früher untersuchten Zellen mit ruhendem Plasmainhalt" (19, S. 370).

Diese[1]) Fallzeitänderungen sind auch nach Heilbronn[2]) aufzufassen als die Wirkung „eines Nachlassens der Widerstände", i. e. eben als die Wirkung einer Plasmaviskositätsverringerung. Eine Erklärung für die Ursache des „Nachlassens der Widerstände" gibt Heilbronn — wie erwähnt — nicht, er sucht also den Verlauf seiner „relativen Fallzeit"-Kurve nicht zu erklären.

Nach unserer Auffassung wird dieser Verlauf auf folgende Weise verständlich. Zwischen den einzelnen Umdrehungen müssen bei Heilbronn[3]) jedesmal ziemlich lange Zeiten verstrichen sein (ca. 5 Minuten) und diese Intervalle waren jedenfalls nicht alle gleich lang. Unter solchen Umständen konnten sich die durch die Veränderung der gewöhnten Lage ausgelösten Reizeffekte summieren; eine Folge davon ist: der absolute Wert der Viskosität nimmt stets ab (die Kurve der „relativen Fallzeit" steigt an)[4]).

Wenn nach 2 1/2 Stunden (währender intermittierender Reizung) die Viskosität wieder zunimmt, so dürfte dies, wie Heilbronn meint, ein Zeichen des beginnenden Absterbens der Zelle sein, möglich aber wäre es allerdings auch, daß nach so lang andauernder Reizung sich die Folge einer Gegenreaktion bemerkbar macht, wodurch der Viskositätsgrad dem Ausgangsstadium sich wieder nähern würde.

Mit dieser kurzen Auseinandersetzung dürften wir jedenfalls gezeigt haben, daß die Heilbronnschen Versuchsergebnisse sich mit unserer Auffassung wohl vereinbaren lassen.

Diskussion.

Aus den mitgeteilten Versuchsreihen geht zunächst die bisher nicht bekannte Tatsache hervor, daß bei *(Phaseolus)*-Keimlingen jede beliebige Veränderung der von ihnen einige Zeit hindurch eingenommenen Lage eine vorübergehende Herabsetzung der Plasmaviskosität ihrer Stärkescheidezellen zur Folge hat. Eine derartige

---

1) Wir konnten andere überhaupt nicht beobachten, da in unseren Zellen ja keine Plasmaströmung stattfand.

2) In völliger Übereinstimmung mit unserer Ansicht.

3) Siehe letzte Kolumne der Tabelle 6 bei Heilbronn (19).

4) Siehe Heilbronns „Fig. 1" (19).

Lageveränderung wird somit von der Pflanze als Reiz perzipiert. Der Effekt eines solchen Reizes kann nicht schlechthin als geotropisch bezeichnet werden; denn erstens fehlt überhaupt das Moment der Krümmung — der Effekt wird ja an einzelnen Zellen des Keimlings manifest — und zweitens ruft dasselbe Reizmittel (Schwerkraft) auch bei diffuser Einwirkung — an der horizontalen Klinostatenachse — und bei Wirkung in der Längsrichtung denselben Effekt hervor; in beiden letzten Fällen kann aber ein Reizmittel unmöglich einen tropistischen Erfolg haben. Der hier studierte Reizeffekt soll daher in Anlehnung an Fitting[1]) als „geisch" bezeichnet werden. Um Mißdeutungen vorzubeugen, sei hervorgehoben, daß die Bezeichnung „geisch" nicht identisch gedacht ist mit geotonisch. Der Ausdruck geischer Effekt soll vielmehr ein weiterer Begriff sein, der alle durch die Schwerkraft ausgelösten Reizeffekte umfaßt. Als geische Reizeffekte wären demnach zu bezeichnen geotropische, geotonische[2]), geomorphotische, der „Hemmungsreiz" [M. M. Riß' (32)] und die hier speziell untersuchte Reaktion, die sich in einer Plasmaviskositätsänderung äußert. Um eine kürzere Ausdrucksweise zu ermöglichen, sei auch dieser letztgenannte geische Effekt — die Plasmazähigkeitsänderung — mit einem speziellen Ausdruck belegt und „geoviskosische" Reaktion genannt.

Beide geischen Reizreaktionen, die geotropische und die geoviskosische, haben stets das gleiche Reizmittel, häufig auch den gleichen Reizanlaß[3]). Jedenfalls aber kann es vorkommen, daß ein Organ (in seinen Zellen) ein geoviskosisches Reaktionsvermögen besitzt, ohne geotropisch reagieren zu können. So ist der Fall leicht denkbar, daß ein ausgewachsener Stengel den Schwerkraftsreiz zwar perzipiert und auf Lageveränderung hin in seinen Zellen geoviskosische Effekte aufweist, ohne natürlich zu einer geotropischen Reaktion (Krümmung) mehr befähigt zu sein. Bei Reizanlässen, bei welchen beide Reizreaktionen auftreten, die geoviskosische und die geotropische, ist die Annahme möglich, daß der geoviskosische Vorgang ein Glied der geotropischen Reizkette ist, also „einer jener unmittelbaren Vorläufer der Krümmung",

---

1) Zeitschrift f. Botanik, 1910, S. 196. Im Gegensatz zu „photo"- und „hapto"-tropisch werden hier von Fitting die Ausdrücke „photisch" und „haptisch" gebraucht.

2) Falls es solche überhaupt gibt.

3) Reizmittel und Reizanlaß im Sinne Jost's (22, S. 213, 214).

um deren Erforschung man schon lange bemüht ist. Der Zeit nach geht jedenfalls die geoviskosische Reaktion der geotropischen Krümmung stets voraus und diese Tatsache allein berechtigt in demselben Maße einen kausalen Zusammenhang beider Vorgänge zu vermuten, wie man auf die Beobachtung hin, daß der geotropischen Krümmung stets eine Umlagerung der Stärke vorausgeht, die Statolithentheorie begründet hat. Die Vermutung eines kausalen Zusammenhanges beider Vorgänge gewinnt an Wahrscheinlichkeit, wenn man sieht, daß gerade bei orientierter, einseitiger Reizung — bei Horizontal- oder Schrägstellung, bei der allein sich der geotropische Effekt durch verschieden starkes Wachstum der opponierten Flanken einstellt — sich auch der geoviskosische Effekt auf den antagonistischen Flanken graduell verschieden äußert. Die Annahme scheint uns daher berechtigt, daß ein Konnex zwischen beiden Reaktionen existiert, daß bei gerichteter Reizung der geoviskosische zu einem geotropischen Effekt wird. Beide Reaktionen wären demnach Glieder ein und derselben Reizkette, die geoviskosische, die der Zeit nach primäre, kann einerseits allein für sich ablaufen, andererseits — bei orientiertem Reizanlaß — das spätere, das geotropische Reizkettenglied bedingen.

Ist diese Erwägung richtig, dann ist die Heilbronnsche Methode, mit der erst der geoviskosische Effekt feststellbar wird, für die Analyse auch des geotropischen Reizvorganges von großer Bedeutung. Aber selbst wenn zwischen geoviskosischer und geotropischer Reaktion keine kausale Beziehung bestehen sollte, dürfte das Studium des ersteren bisher unbekannten Reizeffektes manch Interessantes bieten und in Anbetracht, daß beide geischen Vorgänge mit einer Geoperzeption eingeleitet werden müssen[1]), insbesondere Schlüsse über den Modus der Geoperzeption zu ziehen erlauben.

Vom rein physikalischen Standpunkt aus steht fest, daß, unter gleichen Verhältnissen, die Fallgeschwindigkeit der Stärke abhängt vom jeweiligen Plasmaviskositätsgrad. Beim geoviskosischen Reizvorgang erfolgt eine Erhöhung der Stärkefallgeschwindigkeit, der

---

1) Man müßte denn der uns im höchsten Grade unwahrscheinlich vorkommenden Ansicht sein, daß die Geoperzeption, welche einen geotropischen Effekt auslöst, in anderer Weise vor sich geht, als diejenige, die zur Viskositätsänderung führt und das in ein und derselben Zelle. Vgl. Noll (30).

eben eine Viskositätsverringerung vorausgehen muß. Es ist jedenfalls für den Unbefangenen naheliegend, die Zähigkeitsänderung als einen primäreren[1]) Schwerkraftseffekt anzusehen, der dann sekundär die Geschwindigkeit, der Stärkeumlagerung beeinflußt. Ist diese Anschauung zutreffend, dann besagt sie aber, daß das Plasma den Schwerereiz perzipiert, ehe die Statolithenstärke in die Lage kommt, einen Druck auf die physikalisch untere Wand auszuüben, ja daß die Perzeption der Schwerkraft von der Anwesenheit der Stärke überhaupt unabhängig ist.

Die gegenteilige Ansicht, daß erst sekundär durch das Sinken der Stärke, also durch „Zug"[2]), die Plasmazähigkeitsverringerung hervorgerufen werden sollte, erscheint uns recht unwahrscheinlich und gezwungen. Um einen derartigen einseitigen Zug sinkender Stärkekörner kann es sich übrigens, wenigstens bei Reizung durch Drehung an der horizontalen Klinostatenachse gar nicht handeln, es müßte also in diesem Falle nur durch die fortwährend „geänderte Druckrichtung" (Haberlandt, 16, S. 322) der irgendwo im Plasma lagernden Statolithen die Geoperzeption vermittelt werden. Dabei wäre natürlich die Beweglichkeit der Stärke keine conditio sine qua non der Geoperzeption und dies gerade in den der Statolithentheorie gemäß mit beweglicher Stärke speziell ausgestatteten Sinneszellen für Geoperzeption.

Die Ansicht gewinnt daher immer mehr an Wahrscheinlichkeit, die bereits 1907 K. Linsbauer (27) vertreten hat, nämlich, daß „selbst ohne Statolithen, also ohne Druckvermittler" die Perzeption vor sich gehen kann. „Selbst in einem Plasma" — äußert sich der genannte Autor — „das gar keine spezifisch schwereren oder leichteren Körper enthält, könnten je nach der Lage im Raume unter dem Einfluß der Schwerkraft Spannungsänderungen auftreten, die durch seine Struktur bedingt sind und zu einer Reizreaktion führen. Eine bestimmte Verteilung dieser Spannungszustände würde natürlich der Ruhelage entsprechen, während eine Änderung derselben als Reiz perzipiert werden könnte. Auf diese Weise könnte eine Perzeption des Schwerereizes auch völlig unabhängig von spezifisch

1) Damit soll nicht gesagt sein, daß die Viskositätsänderung das allererste (primärste) Glied einer geischen Reizkette darstellt, sie geht nur der Stärkeumlagerung voraus, ist aber selbst wieder durch Veränderungen unbekannter Natur bedingt.

2) Vgl. Heilbronn (18, S. 145).

schwereren Körperchen vor sich gehen . . . .“ [1]). Bekanntlich hat sich auch Fitting (4) in diesem Sinne geäußert, indem er es als möglich bezeichnet, daß „das Plasma durch seine eigene Masse in den Reizzustand versetzt werden könnte“. In neuester Zeit gibt auch M. M. Riß eine solche Möglichkeit zu, wenn sie sagt (32, S. 206): „Die primäre Wirkung der Schwerkraft könnte in einer Veränderung der diskreten Struktur des sensiblen Plasmas selbst liegen.“

Der schlagendste Beweis für die Richtigkeit der hier vertretenen Ansicht wäre es, wenn es gelänge, geoviskosische Vorgänge auch in Zellen ohne Statolithenstärke festzustellen; derartige Beobachtungen können aber mit Hilfe der Heilbronnschen Methode kaum durchgeführt werden, doch soll in diesem Zusammenhange auf das Ergebnis unserer Versuchsreihe V hingewiesen werden: In Zellen ausgewachsener Pflanzenteile, in denen die Statolithen bis auf geringfügige Reste bereits geschwunden sind, verläuft der geoviskosische Vorgang ganz analog wie in den Zellen mit intakter Statolithengarnitur. Dies scheint uns wohl sehr zugunsten obiger Auffassung zu sprechen.

Die vorstehenden Erwägungen über den Modus der Geoperzeption sind, wie erwähnt, angestellt ohne Rücksicht darauf, ob ein kausaler Zusammenhang zwischen geoviskosischer und geotropischer Reaktion besteht oder nicht; existiert aber ein solcher Konnex — die oben mitgeteilten Erwägungen sprechen jedenfalls dafür —, so behalten die aus unseren Versuchsergebnissen abgeleiteten Argumente zugunsten der Annahme der Geoperzeption ohne spezifisch schwere Körperchen natürlich nicht nur ihre Gültigkeit, es steht vielmehr dann auch einer weiteren Diskussion der Statolithentheorie im Hinblick auf unsere Ergebnisse nichts im Wege.

---

1) Eine andere Vorstellung, wieso ohne spezifisch schwerere Körperchen Geoperzeption erfolgen könnte, hat kürzlich Jost (21, S. 592) auf Grund einer einfachen Berechnung als unhaltbar abgelehnt. Es handelt sich dabei darum, daß die Hautschichte des Plasmas wohl kaum „die geringe Druckveränderung beim Neigen der Zelle“ aus der Vertikalen empfinden könne, wenn es sich bei der Gewichtswirkung überhaupt nur um den Druck „der ganzen Innenmasse der Zelle“ (= Plasma + Vakuoleninhalt) handelt. Die von Linsbauer vertretene Vorstellung wird jedoch durch diese Beweisführung Josts nicht betroffen. Die Auffassung Linsbauers ist eine prinzipiell andere, indem nach derselben nicht der Druck infolge des Eigengewichtes, sondern die Deformation des Plasmas als Reizanlaß zu gelten hat.

Heilbronn hat bereits eine Beziehung zwischen der Plasmaviskositätsänderung und der Statolithentheorie herzustellen gesucht (19, S. 381). Nach einmal eingetretener narkotischer Starre des Plasmas ist, wie er gefunden hat, eine geotropische Perzeption nicht mehr möglich und eine geotropische Reaktion tritt erst dann wieder auf, wenn eine Statolithenumlagerung erfolgt ist. „Diese Beobachtung spricht, wie der Unbefangene zugeben muß, sehr zugunsten von Haberlandts Auffassung.“ Diese mit seinen eigenen Worten angeführte Ansicht Heilbronns gewänne dadurch an Wahrscheinlichkeit, wenn, wie er (19, S. 381) mitteilt, durch die Narkose die „geotropische Empfindlichkeit stärker geschädigt wird als die heliotropische“. Es hat aber Kniep (24, S. 400) in seiner Besprechung der Heilbronnschen Arbeit darauf aufmerksam gemacht, daß Heilbronn an einer anderen Stelle seiner Arbeit (19, S. 388) angibt, daß die heliotropische Empfindlichkeit viel stärker und dauernder durch die Narkose herabgedrückt wird als die geotropische.

Besonders im Hinblick auf letztere Tatsache, können wir uns der obigen Ansicht Heilbronns nicht anschließen, sondern mit Heilbronn nur ausdrücklich folgendes betonen: „Die Tatsache, daß, solange die narkotische Plasmastarre herrscht, eine Geoperzeption nicht erfolgt, ist für die Auffassung Haberlandts nicht beweisend, weil man sagen kann, das starre Plasma sei an sich nicht fähig Reize zu perzipieren.“ Nach unserer eigenen Auffassung ist es geradezu selbstverständlich, daß die Narkose, die nach Heilbronn eine völlige Plasmastarre bewirkt, die geotropische Reaktion durch direkte unmittelbare Beeinflussung des Plasmas hindert, indem sie nämlich ein primäres Glied der geotropischen Reizkette — die Viskositätsverringerung des Plasmas — verhindert und unmöglich macht. Nach der modifizierten Fassung der Statolithentheorie muß eine geotropische Reizung auch dann stattfinden, „wenn die Stärkekörner infolge größerer Konsistenz des Cytoplasmas, in das sie eingeschlossen sind, in ihrer Lagerung so gut wie gar nicht beeinflußt werden“ (17, S. 542). Es könnte also nach dieser Fassung — wenn durch die Narkose nicht auch andere Änderungen einträten als nur die hochgradige Plasmaviskositätszunahme (Starre) — in der Narkose eine Geoperzeption stattfinden, nicht dagegen nach unserer Auffassung. Der von Heilbronn festgestellte Zusammenhang zwischen narkotischer Plasmastarre und Ausbleiben der geotropischen Krümmung spricht demnach — wenn

schon überhaupt zugunsten irgend einer Deutung — wohl eher für unsere, als für die der Statolithentheorie.

Bei weiterer Erörterung der Beziehungen unserer Ergebnisse zur Statolithentheorie kann diese nur in ihrer ursprünglichen Fassung ins Auge gefaßt werden, insofern sie also der Umlagerung der Statolithen eine wichtige Rolle zuschreibt.

Der Statolithentheorie gemäß ist — wie der Besprechung von M. M. Riß (32, S. 204 ff.) entnommen werden kann — für den physiologischen Erfolg des Druckes der Stärkekörner nicht die Zahl dieser Körner, noch auch die Größe der gereizten Fläche maßgebend, sondern nur die Stelle, an der die Stärkekörner wirken. Die Statolithentheorie fordert zumindest, daß wenigstens eine „Anzahl von Stärkekörnern den unteren Längswänden aufliegt" (16, S. 343). Von einer solchen Lage an den „physikalisch unteren Längswänden" kann bei der diffusen Reizung an der horizontalen Achse des Klinostaten gar nicht die Rede sein. Und trotzdem hat diese diffuse Reizung einen bedeutenden geoviskosischen Effekt, es muß also dabei eine Geoperzeption erfolgen können. M. a. W.: Die durch den geoviskosischen Effekt ermittelte Geoperzeption bei diffuser geischer Reizung läßt sich durch die Statolithentheorie ohne weitgehende Hilfsannahmen nicht erklären.

Auch in Beziehung zu anderen Ergebnissen unserer Versuche bedarf die Statolithentheorie einer Modifikation, wenn sie mit diesen in Einklang gebracht werden soll. Ebenso wie M. M. Riß (32, S. 205), müßten wir — stellten wir uns auf den Standpunkt der Statolithentheorie — „die Annahme der Empfindlichkeit der unteren und oberen Querwände machen", haben wir ja doch gesehen, daß in aufrecht und inverser Vertikalstellung geoviskosische Effekte erzielt werden können.

Es sei daran erinnert, daß Haberlandt einen Fall konstruiert hat, bei dem es möglich ist, daß auch in der vertikal aufrechten Stengellage der Schwerkraftsreiz (ohne daß die untere Querwand empfindlich zu sein brauchte) mit Hilfe der Längswände im Sinne der Statolithentheorie perzipiert werden könnte (15, S. 462, 463). Die obere Querwand hält er auf Grund eigener Versuche ebenfalls für unempfindlich, äußert sich aber in dieser Frage in folgender Weise: „Bei völlig unbefangener Betrachtung der Dinge will es allerdings befremdlich erscheinen, daß ein orthotropes Organ die inverse Stellung nicht direkt wahrnehmen soll, sondern erst durch

gelegentliche Nutationen »darauf kommt«, daß es auf dem Kopfe steht" (15, S. 464, 465). Dieser Betrachtung Haberlandts stimmen wir natürlich völlig zu und unsere Versuche haben auch den Beweis der Richtigkeit dieser Argumentation erbracht. (Allerdings nehmen wir, um die Geoperzeption in der Inverslage zu erklären, nicht die Sensibilität der oberen Querwand an.) Noll (30, S. 416) hat schon die Möglichkeit einer Geoperzeption in der stabilen Ruhelage zugegeben. Dazu äußert sich Haberlandt (13, S. 462): „Der Beweis für das Vorhandensein solcher reaktionsloser Druckempfindungen läßt sich aber selbstverständlich nicht erbringen." Hier zeigt sich gerade in klarer Weise der heuristische Wert der Heilbronnschen Methode. Die Druckempfindung in der stabilen oder labilen Gleichgewichtslage ist eben gar nicht „reaktionslos", was im übrigen unterdessen auch M. M. Riß (32) gezeigt hat, sondern es unterbleibt bloß eine tropistische Reaktion, die geoviskosische Reaktion läßt sich aber beobachten. Die Heilbronnsche Methode macht uns eben in der Entscheidung der Frage, ob in bestimmten Fällen eine Geoperzeption stattgefunden hat, vom Auftreten eines Krümmungseffektes unabhängig.

Wir wollen nunmehr die Ergebnisse unserer und Haberlandts Schüttelversuche, deren Beziehungen zueinander und zur Statolithentheorie im allgemeinen erörtern.

Zunächst müssen wir uns darüber klar werden, wie wir nach unserer eigenen Auffassung die Fakta unserer Schüttelversuche verstehen können. Zunächst muß die Tatsache, daß durch das Schütteln in der Vertikallage überhaupt ein geoviskosischer Effekt erzielt wird, erklärt werden. Um die Wirkung einer Lageveränderung handelt es sich ja dabei jedenfalls nicht. Dagegen wird die „lebendige Kraft der Stöße" (15, S. 498) ebenso einen geoviskosischen Effekt auslösen müssen, als wie die Schwerkraft bei Lageveränderung. Denn, wenn nach unserer Annahme schon die bei einer Lageveränderung mitveränderte Druckrichtung der Schwerkraft durch Deformation des Plasmas einen geoviskosischen Effekt mit sich bringt, so muß das Schütteln „die lebendige Kraft der Stöße" um so mehr eine derartige Reaktion auslösen, als es gewiß zu einer kräftigeren Deformation und Störung des Plasmastrukturgleichgewichtes führt. Wir können also nunmehr sagen: Nicht nur eine Richtungsveränderung der Schwerkraft durch Lageveränderung ruft einen geoviskosischen Effekt hervor, sondern auch die „lebendige Kraft der Stöße" beim

Schütteln. Wird die Reizintensität zu groß — bei zu intensivem Schütteln —, überschreitet sie das optimale Maß, so tritt wie so häufig bei Reizen eine Umschaltung ein, der Reizeffekt schlägt aus einem positiven in einen negativen um, die Plasmaviskosität nimmt wieder zu[1]). In unseren Versuchen haben wir in solchen Fällen von einer Überreizung gesprochen. Daß eine solche Überreizung beim Schütteln in der Horizontalen rascher eintritt, muß nicht etwa daraus erklärt werden, daß in diesem Fall die Statolithen auf die allein empfindliche Plasmahaut der Längswand drücken, sondern wird verständlich, wenn man bedenkt, daß es sich hier um eine Summation zweier gleichsinniger Reize handelt, nämlich erstens des Reizes der Lageveränderung, zweitens desjenigen „der lebendigen Kraft der Stöße". Bei vertikalem Schütteln dagegen wirkt nur der zweite Reiz; eine Überreizung tritt hier daher erst später ein.

Nach den Beobachtungen Haberlandts hat bekanntlich ein Schütteln in vertikaler Lage keinen Einfluß auf die nachfolgende Geoperzeption, während ein Schütteln in horizontaler Lage eine Abkürzung der geotropischen Reaktionszeit bedingt. Haberlandt hat diese Tatsachen unter Zugrundelegung der Statolithentheorie befriedigend erklärt und sieht daher im Ergebnisse seiner Schüttelversuche eine weitere Stütze der Theorie. Es drängt sich nun die Frage auf, ob wir in der Lage sind, auf dem Boden unserer Vorstellung, d. h. ohne Zuhilfenahme der Statolithentheorie, die Beobachtungen Haberlandts verständlich zu machen.

Halten wir daran fest, daß in geneigter Lage, also in geotropischer Reizlage eine Differenz im Viskositätsgrade auf den antagonistischen Flanken auftritt und daß es voraussichtlich gerade dieser Unterschied im Verhalten der Ober- und Unterseite ist, welcher eine Differenz ihrer Wachstumsgeschwindigkeiten, also eine geotropische Krümmungsreaktion nach sich zieht. Beim Schütteln in der aufrechten Lage tritt nun, wie wir ermittelt haben, eine Verminderung des Viskositätsgrades auf, die sich in allen in Betracht kommenden Zellen in gleichem Maße äußern muß, da der Reizanlaß, die „lebendige Kraft der Stöße", auf sie in gleichem Sinne wirkt. Der Effekt, die allgemeine Abnahme der Viskosität, ist in diesem Falle derselbe, als wenn der Reiz diffus einwirkte, wie es bei der Rotation um die horizontale Klinostatenachse tat-

---

1) Auch für den geotropischen Effekt ist von Jost u. Stoppel (23) die Möglichkeit einer Umschaltung erwiesen worden.

sächlich der Fall ist, wobei wir gleichfalls eine allgemeine Abnahme der Viskosität beobachten konnten.

Wird ein vertikal geschüttelter Keimling, bei dem also der absolute Viskositätsgrad verringert ist, in die geotropische Reizlage gebracht, so unterscheidet er sich in seinem geotropischen Verhalten nicht von einem nicht geschüttelten in dieselbe Lage versetzten Keimling. Die Viskositätsdifferenz auf den antagonistischen Flanken muß in beiden Fällen erst erzielt werden. Der Unterschied im Viskositätszustande der beiden verschieden vorbehandelten Pflanzen liegt nur darin, daß der allgemeine, absolute Viskositätsgrad bei Beginn der geotropischen Reizung ein verschiedener ist. Die Zeitdauer aber, die zur Erzielung der erforderlichen Viskositätsdifferenz der Ober- und Unterseite nötig ist, braucht dadurch gar nicht beeinflußt zu werden und wird auch nicht beeinflußt, wie wir aus dem Ausfall der Haberlandtschen Versuche schließen können.

In guter Übereinstimmung mit dieser Deutung stehen auch die jüngsten Ergebnisse der Untersuchungen von M. M. Riß (32). Wenn sie findet, daß ein Verweilen auf dem Klinostaten, also eine diffuse Reizung auf den Ablauf eines geotropischen Reizvorganges keinen Einfluß hat, so liegen genau analoge Verhältnisse vor. Dadurch erfährt unsere Annahme eine erwünschte Bestätigung.

Ganz anders liegen die Verhältnisse beim Schütteln in horizontaler Lage. Hier wirkt die „lebendige Kraft der Stöße“ in bezug auf die Längsachse des Organs gerichtet ein, hier wird also schon das Schütteln allein an den opponierten Seiten graduell verschiedene Viskositätsverringerung hervorrufen (nicht wie das vertikale Schütteln eine bloß allgemeine Abnahme des Zähigkeitsgrades zur Folge haben). Dazu kommt der geotropische Reiz, der ebenfalls allein für sich einen quantitativ ungleichen Effekt ober- und unterseits auslöst. So kann also bei horizontalem Schütteln die geotropische Reaktionszeit verkürzt werden.

Auch die Wirkung des sog. „Hemmungsreizes“ der M. M. Riß (32) läßt sich wohl auf Grund unserer Anschauungen verständlich machen. Nehmen wir zunächst den einfachsten Fall: auf ein Organ in geotropischer Reizlage wirkt die Schwerkraft g und senkrecht dazu (also als Längskraft) die Fliehkraft $f = g$. In bezug auf die Wirkung der Längskraft kann das Organ gegenüber dem Zustand in der stabilen Ruhelage überhaupt keine Veränderung

perzipieren. Die Längskraft ist ja in beiden Fällen = g. Bei gleich- und stationärbleibendem Reizanlaß strebt, wie wir wissen, die Plasmaviskosität autonom dem normalen Intensitätsgrad zu. Dieser Intensitätsgrad wird gestört durch die Wirkung der Querkraft (Schwerkraft), die die Tendenz hat, die Plasmaviskosität zu verringern. Es treten also gleichzeitig (als Effekte der gleichzeitig angreifenden Kräfte) zwei im entgegengesetzten Sinn wirkende Bestrebungen auf, die eine sucht den herrschenden Zähigkeitsgrad zu erhalten, die andere ihn zu verringern; die erste hat also einen „hemmenden" Einfluß auf den Effekt der zweiten. Tritt aber der Fall ein, daß die Längskraft (Fliehkraft) größer wird als die Querkraft (Schwerkraft), so müssen wir annehmen, daß eine derartig gesteigerte Kraft direkt eine Steigerung des Viskositätsgrades zur Folge hat[1]).

Auf diese Weise läßt sich also auch die Wirkung der Rißschen „Längs- oder Hemmungskraft" gut verständlich machen, während dies vom Standpunkt der Statolithentheorie aus — wie M. M. Riß betont (32, S. 205) — ohne Erweiterung derselben nicht möglich ist.

Es soll hier nicht das Statolithenproblem in seinem ganzen Umfange neuerlich aufgerollt werden. Wir verkennen keineswegs, daß manche Beobachtungen zugunsten der Statolithentheorie angeführt und gedeutet werden können, doch sollte hier nur insoweit auf das oft erörterte Problem eingegangen werden, als sich aus den eigenen Untersuchungen über den geoviskosischen Reizeffekt neue Gesichtspunkte zu dessen Beurteilung ergeben. Wie wir erörtert haben, läßt sich vor allem die ermittelte Tatsache der Geoperzeption bei diffuser Reizung am Klinostaten, ferner in der stabilen und labilen geotropischen Ruhelage ohne Erweiterung der Statolithentheorie nicht verständlich machen und sehen wir insbesondere auch in diesen Tatsachen eine Stütze für die von K. Linsbauer vertretene Ansicht, daß die Geoperzeption ohne Mithilfe

---

1) Diese Annahme kann unter Hinweis auf die Ergebnisse unserer Schüttelversuche nicht als gewagt bezeichnet werden; auch dort sehen wir eine Steigerung der Plasmazähigkeit (eine Umschaltung) eintreten bei zu hoher Intensität des Reizanlasses. (Für den geotropischen Effekt hat das gleiche Jost und Stoppel nachgewiesen; die auch hier bei zu hohen Fliehkräften beobachtete Umkehr der Reaktionsrichtung läßt sich auf Grund unserer Anschauungen ebenfalls wohl verständlich machen.)

spezifisch schwererer Körperchen (Druckvermittler) vor sich geht (Linsbauer, 27).

Natürlich bestehen Beziehungen unserer Versuchsergebnisse nicht nur zur Statolithentheorie, sondern auch zu vielen anderen Tatsachen und Annahmen des riesigen Forschungsgebietes der geischen Reizvorgänge.

Es konnte aber nicht Aufgabe dieser Diskussion sein, auf alle diese Beziehungen einzugehen. Dazu ist auch das von uns vorläufig erbrachte Tatsachenmaterial noch zu gering. Erst nach Erweiterung des experimentellen Teiles wird man — ohne weitgehende Hilfsannahmen aufstellen zu müssen — auch in bezug auf andere Probleme des Geotropismus die Diskussion mit Erfolg aufnehmen können.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Jede Veränderung einer gewöhnten Lage ruft in den Zellen der Stärkescheide (von *Phaseolus multiflorus*) einen Reizeffekt hervor, der in einer Abnahme des Viskositätsgrades des Plasmas besteht. Die Viskositätsabnahme äußert sich in einer Zunahme der Sinkgeschwindigkeit der beweglichen Stärke und diese kann mit Hilfe der Methode Heilbronns bestimmt werden. Diese durch die Schwerkraft ausgelöste besondere Form der Reaktion wird zum Unterschied von anderen „geischen“ Effekten als „geoviskosische“ Reaktion bezeichnet.
2. Jede beliebige Lage (also auch eine geotropische Reizlage) vermag nach Verlauf einer gewissen (Akkommodations-) Zeit zu einer relativen Gleichgewichtslage zu werden (indem der geoviskosische Effekt, die Plasmazähigkeitsverringerung, autonom rückreguliert wird). Jede Entfernung aus einer solchen sekundären Ruhelage hat einen geoviskosischen Effekt zur Folge, es kann daher auch in der geotropischen Ruhelage eine Reizreaktion vor sich gehen, dieselbe ist keine an und für sich reizlose Lage.
3. Die Viskositätsabnahme tritt auch bei allseitiger Reizung am Klinostaten ein, ein unmittelbarer Beweis für die Geoperzeption bei allseitiger Reizung.

4. Der geoviskosische Effekt ist augenscheinlich nicht sekundär durch das Sinken der Statolithenstärke hervorgerufen, vielmehr ist die Verkürzung der Fallgeschwindigkeit der Stärke der Erfolg abnehmender Viskosität. Die Geoperzeption ist somit in diesem Falle von der Verlagerung der Stärke unabhängig; unsere Ergebnisse stützen vielmehr die Annahme Linsbauers, derzufolge die Geoperzeption ohne Mitwirkung von spezifisch schwereren Körperchen (Druckvermittlern) unmittelbar durch Deformation des Plasmas selbst erfolgt. Auf Grund dieser Anschauung lassen sich auch die übrigen Versuchsergebnisse am einfachsten verstehen, während die Statolithentheorie ohne weitergehende Modifikation zu einer Erklärung derselben nicht ausreicht.
5. Durch Schütteln sowohl in horizontaler, als auch in vertikaler Lage wird ein geoviskosischer Effekt erzielt, was auf einer (in ähnlicher Weise wie durch die Schwerkraft) durch die lebendige Kraft der Stöße hervorgerufenen Deformation des Plasmas beruhen dürfte.
6. In der geotropischen Reizlage äußert sich der geoviskosische Effekt auf den antagonistischen Flanken gleichsinnig, aber quantitativ ungleich. Die Abnahme der Plasmazähigkeit ist unterseits größer als oberseits. Es ist daher sehr wahrscheinlich, wenn auch nicht direkt beweisbar, daß die Viskositätsänderung mit der geotropischen Reaktion in einem kausalen Zusammenhang steht und nur ein früheres Glied der geotropischen Reizkette darstellt.
7. In diesem Falle ist die Heilbronnsche Methode, welche eine Feststellung von Viskositätsänderungen gestattet, ein wertvolles Mittel zur näheren Analyse des geotropischen Reizvorganges; insbesondere bietet sie eine leichte und sichere Möglichkeit, unabhängig vom makroskopisch sichtbaren Krümmungseffekt die erfolgte Geoperzeption zu erkennen.

Herrn Prof. Dr. K. Linsbauer, auf dessen Anregung und unter dessen steter weitgehender Förderung die vorliegende Arbeit durchgeführt wurde, sei an dieser Stelle unser aufrichtigster Dank ausgesprochen.

Literatur-Verzeichnis.

1. Bach, H., 1907, Über die Abhängigkeit der geotropischen Präsentations- und Reaktionszeit usw. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 44.
2. Czapek, Fr., 1906, Oxydative Stoffwechselvorgänge bei pflanzlichen Reizreaktionen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 43.
3. Darwin, Fr., 1903, The statolith-theory of geotropism. Proc. of the R. Society, V, 71.
4. Fitting, H., 1905, Untersuchungen über den geotropischen Reizvorgang. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 41.
5. — —, 1913, Reizerscheinungen bei Pflanzen (Tropismen). Handwörterbuch d. Naturw., Bd. 8.
6. Fröschel, P., 1910, Über allgemeine, im Tier- und Pflanzenreiche geltende Gesetze der Reizphysiologie. Sammelreferat. Zeitschr. f. allgem. Physiol., Bd. 11.
7. Georgevitch, P. M., 1907, Cytologische Studien an den geotropisch gereizten Wurzeln von *Lupinus albus*. Beih. d. bot. Zentralbl., I, Bd. 22.
8. Grafe, V. und Linsbauer, K., 1909, Zur Kenntnis der Stoffwechseländerungen bei geotropischer Reizung. I. Mitteilung. S. Ak. Wiss. Wien, math.-naturw. Klasse, Bd. 118.
9. — —, 1910, dasselbe. II. Mitteilung. Ebenda, Bd. 119.
10. Grottian, W., 1908, Beiträge zur Kenntnis des Geotropismus. Dresden.
11. Guttenberg, H. R. v., 1907, Über das Zusammenwirken von Heliotropismus und Geotropismus usw. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 43.
12. Haberlandt, Fr., 1900, Über die Perzeption des geotropischen Reizes. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. XVIII.
13. — —, 1902, Über die Statolithenfunktion der Stärkekörner. Ebenda, Bd. XX.
14. — —, 1908, Über den Einfluß des Schüttelns auf die Perzeption des geotropischen Reizes. Ebenda, Bd. XXVIa.
15. — —, 1903, Zur Statolithentheorie des Geotropismus. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 38.
16. — —, 1906, Bemerkungen zur Statolithentheorie. Ebenda, Bd. 42.
17. — —, 1909, Physiologische Pflanzenanatomie, IV. Aufl., Leipzig.
18. Heilbronn, A. L., 1912, Über Plasmaströmungen und deren Beziehungen zur Bewegung umlagerungsfähiger Stärke. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 30.
19. — —, 1914, Zustand des Plasmas und Reizbarkeit. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 54.
20. Hering, G., 1904, Untersuchung über das Wachstum invers gestellter Pflanzenorgane. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 40.
21. Jost, L., 1913, Pflanzenphysiologie, IV. Aufl., Jena.
22. — —. 1913, Reizerscheinungen bei Pflanzen (Allgemeiner Teil). Handwörterbuch d. Naturw., Bd. 8.

23. Jost, L. und Stoppel, R., 1905, Die Veränderung der geotropischen Reaktion durch Schleuderkraft. Zeitschr. f. Bot., Bd. 4.

24. Kniep, H, 1915, Besprechung der Arbeit Heilbronns (19). Zeitschr. f. Bot., Bd. 7.

25. Kraus, G., 1884, Die Acidität des Zellsaftes. Abh. naturf. Ges., Halle, Bd. 16.

26. Lepeschkin, W. W., 1909, Zur Kenntnis des Mechanismus der Variationsbewegungen usw. Beih. d. bot. Zentralbl., I, Bd. 24.

27. Linsbauer, K., 1907, Über Wachstum und Geotropismus der Aroideen-Luftwurzeln. Flora, Bd. 97.

28. Luxburg, H., Graf, 1905, Untersuchungen über den Wachstumsverlauf bei der geotropischen Bewegung. Jahrb f. wiss. Bot., Bd. 41.

29. Neměc, B., 1901, Über die Wahrnehmung des Schwerkraftsreizes bei den Pflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 36.

30. Noll, F., 1902, Zur Kontroverse über den Geotropismus. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 20.

31. Pfeffer, W., 1904, Physiologie II.

32. Riß, M. M., 1913, Über den Einfluß allseitig und in der Längsrichtung wirkender Schwerkraft auf Wurzeln. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 53.

33. — —, 1915, Über den Geotropismus der Grasknoten. Zeitschr. f. Bot., Bd. 7.

34. Schley, E. O., 1913. The Bot. Gaz., Vol. 56.

35. Simon, S. V., 1912, Untersuchungen über den autotropischen Ausgleich usw. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 51.

36. Tröndle, A., 1910, Der Einfluß des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 48.

37. — —, 1913, Der zeitliche Verlauf der geotropischen Reaktion usw. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 52.

38. Weber, G., 1914, Änderung der Plasmaviskosität bei geotropischer Reizung. Vorläufige Mitteilung. Österr. bot. Zeitschr.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik

Jahr/Year: 1917

Band/Volume: 57

Autor(en)/Author(s): Weber Friedl, Weber Gisela

Artikel/Article: Wirkung der Schwerkraft auf die Plasmaviskosität. 129-188