Untersuchungen über die Reizbewegungen der Pollenschläuche.

I. Der Chemotropismus.

Von

Bengt Lidforss.

LIBRARY NEW YORK BOTANICAL GARDEN.

Einleitung.

Nachdem zuerst von Kny (1881) gezeigt worden, daß die Pollenschläuche in ihrer Wachstumsrichtung weder von Licht noch von Schwerkraft oder Kontakt beeinflußt werden, hat bekanntlich schon vor zwanzig Jahren Molisch (1889) das Vorhandensein einer chemotropischen Reizbarkeit bei den Pollenschläuchen festgestellt. Durch Verwendung der von Kny eingeführten Zuckergelatinekultur konnte Molisch zeigen, daß in bestimmten Fällen die Narbe eine sehr deutliche Attraktion auf die in ihrer Nähe auskeimenden Pollenschläuche ausübt. Das auffallende Wegwachsen mancher Pollenschläuche vom Deckglasrande nach dem Innern des Präparates wurde von Molisch (1893) auf negativen Aërotropismus zurückgeführt, während dagegen die Frage nach der chemischen Qualität der von der Narbe ausgeschiedenen Reizstoffe eine offene blieb.

Einen näheren Aufschluß in dieser Richtung erbrachten dann die bekannten, aus dem Leipziger Institut hervorgegangenen Untersuchungen Miyoshis (1894a, 1894b). Durch Verwendung einer ebenso einfachen wie ingeniösen Versuchsanordnung konnte Miyoshi zeigen, daß die Pollenschläuche von Digitalis, Oenothera, Epilobium, Mimulus, Torenia und Primula von gewissen Kohlehydraten positiv chemotropisch gereizt werden, und zwar besonders stark von Rohrzucker, Traubenzucker und Dextrin, schwächer von Frucht- und Milchzucker, und fast

29

gar nicht von Maltose. Fleischextrakt, Asparagin, Pepton, Glyzerin und Gummi erzeugten in den Versuchen Miyoshis keine Attraktion. Alkohol, Ammonphosphat, Kalisalpeter und und äpfelsaures Natrium wirkten mehr oder weniger repulsiv. Außerdem konstatierte Miyoshi einen deutlichen, wenn auch schwachen Hydrotropismus und in gewissen Fällen in Übereinstimmung mit Molisch negativen Aërotropimus; in bezug auf Geo-, Photo- und Haptotropismus erhielt er dieselben negativen Resultate wie vorher Kny.

Vor zehn Jahren machte ich (Lidforss 1899) eine vorläufige Mitteilung über einige Versuche, aus denen hervorging, daß gewisse Pollenschläuche eine sehr starke chemotropische Reizbarkeit gegenüber Proteinstoffen besitzen. Der Nachweis einer solchen Empfindlichkeit der Pollenschläuche war mir damals nur bei drei Familien (Narcissineae, Liliaceae, Sambucineae) gelungen; als kräftige Chemotropica hatte ich in erster Linie die gewöhnlichen Diastasepräparate (aus Malz) und dann Albumin aus Eiweiß, Nukleoalbumin aus Eigelb sowie Kasein kennen gelernt. Der Umstand, daß die spezifischen Reizstoffe der Pollenschläuche gerade zu den besten Nährstoffen des Pflanzenorganismus gehören, verlieh der Strasburgerschen Annahme, nach welcher der Pollenschlauch auf seinem Wege nach der Mikropyle durch Trophotropismus geleitet wird, einen gewissen Grad von Wahrscheinlichkeit.

In den letzten zehn Jahren, die seit der Veröffentlichung meiner vorläufigen Mitteilung verstrichen sind, habe ich fast jedes Jahr die Reizbewegungen der Pollenschläuche untersucht, allein verschiedene Verhältnisse, vor allem der Umstand, daß man mit dem Pollen von manchen Pflanzenarten jährlich nur ein paar Wochen oder sogar Tage experimentieren kann, haben es mit sich gebracht, daß die ausführliche Arbeit erst jetzt erscheint. Allerdings habe ich über die inzwischen gewonnenen Resultate schon zweimal in schwedischer Sprache berichtet (Lidforss 1901, 1906) doch glaube ich, daß eine zusammenfassende, deutsch geschriebene Darstellung meiner auf diesem Gebiete gemachten Erfahrungen vielleicht einigen Fachgenossen willkommen sein wird, umsomehr, als meines Wissens in den letzten zehn Jahren sonst nichts über die Reizbewegungen der

Pollenschläuche publiziert wurde. 1) Bei dieser Gelegenheit soll übrigens nur der Chemotropismus der Pollenschläuche behandelt werden, über die anderen, durch Aëro-, Hydro- und Osmotropismus veranlaßten Reizbewegungen wird eine spätere Mitteilung nähere Angaben bringen.

Die dieser Arbeit zugrunde liegenden Versuche sind zum allergrößten Teil im botanischen Institut zu Lund und zwar in den Jahren 1900-1908 ausgeführt worden. Durch Verwendung der in der vorläufigen Mitteilung angegebenen, überaus einfachen Methode gelang es unschwer, eine chemotropische Empfindlichkeit gegenüber Proteinstoffen bei den verschiedensten Familien zu konstatieren, während ich dagegen mit der von Mivoshi empfohlenen Methode (Aussäen der Pollenkörner auf mit Zuckerlösungen injizierte Tradescantiablätter) fast niemals eindeutige Resultate bekam. Im Sommer 1906 ging ich deshalb auf ein paar Wochen nach Leipzig, u. a. in der Hoffnung an Ort und Stelle nähere Informationen über die von Mivoshi benutzte Methode zu erhalten, und in der Tat konnte ich mich auch im Leipziger Institut, wo mir Herr Geheimrat Pfeffer in liebenswürdigster Weise einen Arbeitsplatz zur Verfügung stellte, an den noch sehr gut erhaltenen Originalpräparaten Miyoshis davon überzeugen, daß die von dem japanischen Botaniker benutzte Methode wenigstens bei Versuchen mit Pilzen sehr gute Resultate liefern kann. Für die Pollenschläuche erwies sich aber die Methode recht wenig geeignet, obwohl ich möglichst vorschriftsmäßig arbeitete, und obwohl ich gerade den Pollen solcher Pflanzen heranzog, bei denen ich vorher in Lund auf anderem Wege einen sehr ausgeprägten Chemotropismus konstatiert hatte. Wie ich neulich erfahren, haben auch deutsche Fachgenossen ähnliche Erfahrungen mit der von Miyoshi empfohlenen Methode gemacht.

Methodisches und Fehlerquellen.

Wie im folgenden ausführlich gezeigt werden soll, besitzen die Pollenschläuche gegenüber chemischen Agention eine zweifache

¹) Die chemotropischen Reizbewegungen der Wurzeln sind bekanntlich inzwischen von Newcombe (1904), Lilienfeld (1905) und Sammet (1905) ausführlich, wenn auch keineswegs abschließend behandelt worden.

Empfindiichkeit, so daß ein und derselbe Pollenschlauch sowohl von Proteinstoffen wie von Kohlehydraten chemotropisch gereizt wird. Man kann also in diesem Falle einen Proteo-Chemotropismus und einen Saccharo-Chemotropismus unterscheiden. Je nachdem es sich um den Nachweis der einen oder der anderen Form des Chemotropismus handelt, gestaltet sich die Versuchstechnik wesentlich verschieden. Um die Verbreitung des von Miyoshi entdeckten Saccharochemotropismus kennen zu lernen, verwendete ich sowohl die Methode mit injizierten Tradescantiablättern wie auch die mit perforierten Glimmerblättchen, aber in beiden Fällen ohne sicheren Erfolg. Ich versuchte dann den Nachweis auf indirektem Wege zu erbringen, indem ich von folgender Überlegung ausging: wenn es sich zeigt, daß die Pollenschläuche einer Pflanze bei Kultur in reiner Gelatine von der Narbe angezogen werden, und sie sich in Zuckergelatine der Narbe gegenüber indifferent verhalten, so könnte man hieraus den Schluß ziehen, daß die Reizwirkung in diesem Falle durch Zucker verursacht werde. Gegen die Logik dieser Schlußfolgerungen ist sicher nichts einzuwenden, und in einigen Fällen dürfte sie auch den realen Verhältnissen entsprechen. Die chemotropische Wirkungslosigkeit der Narbe in Zuckergelatinekulturen kann aber auch darauf beruhen, daß der Zucker einen wachstumsbeschleunigenden Reiz auf die Pollenschläuche ausübt, so daß diese an der Narbe vorbeiwachsen, ehe sich noch eine die Reizschwelle überschreitende Diffusionszone von Proteinstoff um die Narbe gebildet hat, während die in reiner Gelatine resp. Agar langsamer wachsenden Schläuche den von der Narbe ausgeschiedenen Reizstoff in einer stärkeren und deshalb wirksamen Konzentration vorfinden. Außerdem ist diese Methode nur bei solchen Pollenkörnern verwendbar, die in reiner Gelatine (oder Agar) normal auskeimen, was bei der Mehrzahl nicht der Fall ist.

Um indessen die oben angedeutete Fehlerquelle zu vermeiden habe ich schließlich für den Nachweis des Saccharo-Chemotropismus einen Weg eingeschlagen, der prinzipiell mit einer von Lilienfeld für das Studium des Wurzelchemotropismus eingeführten Methode übereinstimmt. Die Versuche wurden in der Weise ausgeführt, daß die Pollenkörner in einem auf dem

Objektträger ausgebreiteten, in ziemlich dicker Schicht erstarrenden Kulturtropfen, in dessen Mitte eine Glasperle ruhte, zum Keimen gebracht wurde. Nach einer gewissen Zeit wurde dann die Glasperle mit einer Pinzette vorsichtig abgehoben, und die in dieser Weise entstandene Cavität mit einer Zuckerlösung bestimmter Konzentration gefüllt. Der von der zentralen Cavität zentrifugal diffundierende Zucker veranlaßte nun, je nach der Konzentration der Lösung stärkere oder schwächere chemotropische Krümmungen der Pollenschläuche, die direkt unter dem Mikroskope verfolgt werden konnten, und zwar sowohl positiver wie negativer Art. Auch diese Methode, die sich in manchen Fällen sehr gut bewährt hat, ist nicht immer verwendbar, weil die zu prüfenden Pollenkörner in reiner Gelatine resp. Agar oder in sehr schwachen Zuckerlösungen auskeimen müssen.

Viel einfacher gestaltet sich das Verfahren, wenn es sich darum handelt, den Proteo-Chemotropismus nachzuweisen. Die meisten Proteïnstoffe lösen sich nämlich so langsam in Wasser und diffundieren auch so träge, daß man sehr befriedigende Resultate erhalten kann, wenn man einfach auf eine erstarrende Pollenkultur kleine Fragmente des Proteinstoffs in fester Form bringt. Diese sinken dann in die Gelatine resp. in den Agar hinein, und um jedes Proteinkörnchen bildet sich eine Diffusionszone, die je nach der Löslichkeit des Proteïnstoffes verschiedene Ausbreitung besitzt, aber bei richtiger Regelung des Versuches fast immer ausreicht, um die vorbeiwachsenden Schläuche kräftig abzulenken.

Prinzipiell ist also diese Technik sehr einfach, und die Resultate, die auf diesem Wege zu erreichen sind, lassen wie aus den dieser Arbeit beigefügten Figuren zu ersehen ist, an Deutlichkeit nichts zu wünschen übrig. Trotzdem sind derartige Versuche keineswegs so einfach, wie man vielleicht beim ersten Blicke glauben möchte. Als ich vor zehn Jahren die Reizbarkeit des Narcissuspollen gegenüber Proteinstoffen entdeckt hatte, meinte ich anfangs, eine bei den Pollenschläuchen generell vorhandene Reizbarkeit festgestellt zu haben, wurde aber nicht wenig enttäuscht, als ich fand, daß die Pollenschläuche der verschiedensten Pflanzen, die in Zuckergelatine sehr schön wachsen, sich

gegen Proteinstoffe völlig indifferent verhielten, und zwar auch dann, wenn letztere in möglichst reiner Form dargeboten wurden. Außer bei den Narcissineen und einigen Liliaceen konnte ich einen sicheren Proteochemotropismus in dieser Weise nur bei Acsculus und Viburnum feststellen. Erst als die Gelatine durch Agar ersetzt wurde, trat mit einem Schlage eine Wendung zum besseren ein, und ich habe seitdem (1904) fast ausschließlich mit Agar- resp. Zucker-Agarkulturen gearbeitet.

Durch Verwendung von Agar (in 1 proz. Lösung) ist es mir auch gelungen, artificielle Pollenkeimung in mehreren Fällen, hervorzurufen, in welchen dies bis jetzt nicht möglich war. So erwähnt Molisch, dessen Angaben in diesem Punkte auch von anderen Forschern bestätigt wurden, daß es ihm nicht gelang, die Pollenkörner der Malvaceen, Umbelliferen und Compositen in künstlichen Nährlösungen zum Keimen zu bringen. Tatsächlich haben diese Pollenkörner eine ausgeprägte Abneigung, außerhalb der zugehörigen Narbe zu keimen. Doch gelang es durch Verwendung hochkonzentrierter (30-40%) Rohrzucker-Agarlösungen verschiedene Repräsentanten der soeben wähnten Familien zu normaler Schlauchbildung zu veranlassen (Helianthus speciosus, Myrrhis odorata, Meum athamanticum, Althaca officinalis). Sogar eine der Pilosellagruppe angehörige Hieraciumart trieb in Rohrzuckeragarlösung (1% Agar, 30% Rohrzucker) sporadische, aber normal entwickelte Schläuche.

In anderen Fällen, und diese sind die zahlreichsten gewesen, liegt der Vorzug des Agars hauptsächlich darin, das die in diesem Medium auskeimenden Pollenschläuche eine viel stärkere Vitalität besitzen als die in der Gelatine gebildeten. Dies ist besonders bei den Repräsentanten der Liliaccae, Bromeliaccae, Rutaceae, Tropacolaccae, Rosaccae, Papaveraccae, Hydrophyllaceae, Scrophulariaccae, Gesneraceae usw. der Fall; der Pollen dieser Pflanzen treibt allerdings in Zuckergelatine meistens Schläuche, aber diese zeigen fast immer eine mehr oder weniger ausgeprägte Schwächung ihrer physiologischen Eigenschaften, so daß die chemotropische Reaktion vollkommen ausbleibt, auch wenn sie klar und deutlich bei den in Agar wachsenden Schläuchen hervortritt. Wahrscheinlich beruht der nachteilige Einfluß der Gelatine auf gewissen Verunreinigungen, in erster

Linie auf Beimengung von Mineralsalzen, die, wie ich schon vor Jahren gezeigt habe, auch in sehr verdünnter Konzentration intensive Giftwirkungen auf den Pollen ausüben können; indessen wollte es mir nie recht gelingen, durch Auswaschen oder Dialyse die Brauchbarkeit der Gelatine wesentlich zu erhöhen. Äußerlich können aber die in diesem Kulturmedium ausgetriebenen Pollenschläuche ebenso kräftig sein wie die »Agarschläuche«, aber nur in relativ wenigen Fällen (Narcissineae, Aesculus, Viburnum) ist die chemotropische Reizbarkeit erhalten geblieben. Andererseits enthält die Gelatine auch Stoffe, welche in bestimmten Fällen die Keimung der Pollenkörner resp. das Wachstum der Schläuche beschleunigen, wodurch eigentümliche Konstellationen entstehen können. Kultiviert man z. B. den Pollen von Lysimachia punctata gleichzeitig in Rohrzuckergelatine (20% Rohrzucker, 2%) Gelatine) and in Rohrzuckeragar (20% Rohrzucker, 1% Agar), so findet man nach drei Stunden, daß die Pollenkörner in der Gelatinekultur allgemein gekeimt haben, daß aber die Schläuche sich gegen die in die Kulturflüssigkeit hineingelegten Stücke von Proteinstoffen völlig indifferent verhalten. In der Rohrzuckeragarkultur haben die meisten Körner nach drei Stunden gar nicht gekeimt, nur in der unmittelbaren Nähe eines Proteinfragments (Alkalialbuminat) ist Keimung eingetreten, und hier ist auch sehr schöner positiver Chemotropismus vorhanden. Derartige auf den ersten Blick etwas paradoxe Vorkommnisse sind auf dem Gebiete der Pollenphysiologie recht häufig.

Beim Anstellen chemotropischer Versuche mit Pollenschläuchen hat man auch damit zu rechnen, daß das Eintreten der chemotropischen Reaktion bei Reizung mit Proteinstoffen in vielen Fällen von der Konzentration der als Kulturmedium verwendeten Zucker-(Agar-)lösung abhängt. In Agarlösungen mit 1—3% Rohrzucker keimen nämlich manche Körner so schnell, daß die Schläuche ihre große Wachstumsperiode schon beendigt haben, ehe sich noch eine die Reizschwelle überschreitende Diffusionzone um das im Kulturtropfen befindliche Proteinkorn gebildet hat. Unter solchen Umständen wachsen die Pollenschläuche ohne weiteres an den Proteinfragmenten vorbei, und man bekommt den Eindruck, daß sie für Reizung mit Proteinstoffen unempfindlich sind. Durch Erhöhung der Konzentration der

Zuckerlösung hat man es nun in der Hand, teils die Pollenkeimung zu verzögern, teils das Wachstum der Pollenschläuche zu verlangsamen, und in dieser Weise erhält man öfters eine sehr schöne chemotropische Reaktion gerade mit solchen Pollenschläuchen, die sich in schwacher Zuckerlösung anscheinend vollkommen indifferent gegen die Proteinstoffe verhalten. In Agarlösungen mit 2% Rohrzucker wachsen die Pollenschläuche von Tradescantia virginica ganz indifferent an Albuminfragmenten vorbei, von denen sie aber in 7-10% Zuckerlösung stark abgelenkt werden; in gleicher Weise zeigen sich die Pollenschläuche von Tropacolum majus, wenn sie in Agarlösungen mit 10% Rohrzucker kultiviert werden, ziemlich indifferent gegen Proteinstoffe, während sie in 20-25% Lösungen von diesen Stoffen sehr energisch abgelenkt werden. Andererseits kann eine allzu starke Zuckerlösung die Keimung soweit hinausschieben, daß das Konzentrationsgefälle in der Nähe des Reizstoffes auf Grund allzu reichlicher Diffusion zu schwach wird, um eine Reizung auslösen zu können.

Selbstverständlich muß bei diesen Versuchen die Konzentration der Zuckerlösung immer innerhalb solcher Grenzen gehalten werden, daß ein Platzen der Pollenkörner mit gleichzeitig erfolgendem Austritt von Eiweißstoffen usw. in die Kulturflüssigkeit vermieden wird. Außerdem wird in gewissen Fällen offenbar die Reizstimmung der Pollenschläuche bis zu einem gewissen Grade von der osmotischen Wirkung des Außenmediums beeinflußt. Allerdings besitzen manche Pollenkörner, wie schon Molisch gefunden, in dieser Beziehung eine sehr weitgehende Anpassungsfähigkeit, keimt doch z. B. der Pollen von Colchicum autumnale sowohl in reinem Wasser wie in 40 prozentigen Zuckerlösungen. Allein in manchen Fällen habe ich doch gesehen, daß nicht nur das Wachstum, sondern auch die chemotropische Empfindlichkeit der Pollenschläuche von stark hypo- resp. hyperisotonischen Lösungen nachteilig beeinflußt wird. Im allgemeinen verlangen die Pollenkörner von Wasser- und Schattenpflanzen niedrige, diejenigen der xerophilen Pflanzen relativ hohe Zuckerkonzentrationen; ein analoger Unterschied macht sich auch zwischen dem Pollen von Pflanzen mit exponierten bezw. geschützten Sexualorganen geltend. (Vgl.

Lidforss 1898). Auch der Pollen einer und derselben Pflanze kann je nach den äußern Umständen, unter denen er zur Entwickelung gelangt, in dieser Beziehung erhebliche Variationen zeigen. Ein konkretes Beispiel mag dies erläutern. Tradescantia virginica gedeiht im botanischen Garten zu Lund sehr gut im freien Lande und bringt einen normal ausgebildeten Pollen hervor, dessen Keimung in destilliertem Wasser oder in 1-2% Zuckerlösungen überaus rasch — schon in 1—2 Minuten — erfolgt; aber schon in Agarlösungen mit 7,5% Rohrzucker zeigt die Mehrzahl der Körner noch nach 5 Stunden keine Keimung, falls sie sich nicht in der unmittelbaren Nähe eines Proteïnfragments befinden, und in 10 prozentigen Zuckerlösungen tritt überhaupt keine Keimung ein, falls sie nicht durch eine Proteinsubstanz ausgelöst wird. In Leipzig, wo die Luft viel trockener und die Sommertemperatur erheblich höher ist als in Lund mit seinem insularen Klima, keimte der Tradescantiapollen (1906) sehr gut in Agarlösung mit 15-25% Rohrzucker und zwar ohne die auslösenden Reizwirkungen eines Proteïnstoffes. Daß trockene resp. feuchte Perioden an einem und demselben Orte einen Einfluß auf die Ausbildung des Pollens ausüben kann, habe ich schon vor Jahren hervorgehoben (1898).

Für alle Versuche über den Chemotropismus der Pollenschläuche ist es notwendig, daß man über gut ausgebildeten, lebenskräftigen Pollen verfügt. Hierbei darf man nicht übersehen, daß die Auskeimung der Pollenkörner keineswegs eine sichere Garantie für die Brauchbarkeit der austreibenden Pollenschläuche darbietet; der Pollen von den im Januar—Februar getriebenen Narcissus- und Galanthus-Blüten keimt gewöhnlich recht gut in Zuckerlösungen, allein die gebildeten Schläuche sind meistens für reizphysiologische Zwecke ganz unbrauchbar. Im allgemeinen empfiehlt es sich, für chemotropische Versuche nur Pollen von Freilandpflanzen oder recht kräftige Treibhauspflanzen zu verwenden.

Ein sehr wichtiger Punkt, der niemals außer acht gelassen werden darf, ist schließlich die Reinheit der Präparate. Über die Grundverschiedenheit der mit Agar- und der mit Gelatine-Kulturen erhaltenen Versuchsresultate wurde schon eingehend berichtet; die Überlegenheit des Agars beruht in diesem Falle aller Wahrscheinlichkeit nach auf dem geringen Gehalt von schädlichen Beimischungen (Mineralsalzen). Mindestens ebenso wichtig ist die Reinheit der Zucker- und Proteinstoffe. Ich selbst habe in Lund die meisten Kulturen teils mit Mercks reinstem kristallierten Rohrzucker, teils mit einem sehr reinen Präparate, das ich meinem Kollegen der Chemie, Dozenten B. Holmberg verdanke, ausgeführt. Mit diesen Zuckerpräparaten und einem von Merck bezogenen Agar habe ich im allgemeinen sehr gute Resultate bekommen. Als ich aber im Leipziger Institute Herrn Professor Pfeffer den Proteochemotropismus vorzeigen wollte, wurde ich recht unangenehm überrascht, weil gerade einige von meinen besten Paradeschläuchen, u. a. die von Tradescantia, anfangs vollständig versagten; erst als ich den im Leipziger Institute für gewöhnliche physiologische Zwecke benutzten Rohrzucker durch ein von Grübler bezogenes, sehr reines Präparat ersetzt hatte, bekam ich wieder positive Resultate. Dieser Vorfall liefert ja ein beredtes Zeugnis für die Notwendigkeit, auf diesem Gebiete nur mit möglichst reinen Präparaten zu arbeiten.

Ganz besonders gilt dies mit Rücksicht auf die Proteinstoffe. Schon in meiner vorläufigen Mitteilung wurde erwähnt, wie ein von Grübler bezogenes Albuminpräparat (aus Eiweiß), das anfangs gar keinen chemotropischen Einfluß, wohl aber eine ausgesprochene Giftwirkung auf den Narcissuspollen ausübte, durch Dialyse in ein sehr kräftiges (positiv wirkendes) Chemotropicum verwandelt wurde. Noch giftiger wirkte anfangs ein von Merck bezogenes »Albumin aus Blut«, aber auch dies Präparat wurde durch Dialyse in ein unschädliches Chemotropicum verwandelt. Manche schwerlösliche Proteinstoffe, welche nicht dialysiert werden konnten, mußten erst auf dem Filtrum recht gründlich mit destilliertem Wasser ausgewaschen werden, ehe sie ihre chemotropischen Wirkungen entfalteten. Näheres hierüber soll im Kapitel, über die chemische Qualität der Reizstoffe näher besprochen werden.

Über chemische Reizwirkungen bei der Pollenkeimung.

Bevor ich zur Darstellung der chemotropischen Reizerscheinungen übergehe, dürfte es am Platze sein, einige Erfahrungen über den Einfluß der Proteinstoffe auf die Pollenkeimung und die Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenschläuche vorauszuschicken.

Es ist ja gegenwärtig eine wohl konstatierte Tatsache, daß es eine ganze Menge von Pollenarten gibt, die in feuchter Luft oder in reinem Wasser sehr gut auskeimen. Abgesehen von der für das Wachstum nötigen Wasseraufnahme ist aber in diesem Falle für die Auskeimung der Pollenkörner keine chemische Reizwirkung notwendig. Auch in vielen Fällen, wo das Auskeimen nur in Zuckerlösungen stattfindet, ist die Wirkung des Zuckers sicher darauf beschränkt, durch Zustandebringen eines osmotischen Gegendruckes im Außenmedium die Pollenkörner vor dem Platzen zu bewahren oder aber das Entstehen eines wachstumshemmenden Überdrucks innerhalb der Pollenkörner zu verhindern. Daß der Zucker schließlich den heterotroph lebenden Pollenschläuchen als Nährstoff dienen und demgemäß auf ihr Wachstum und auf ihre Lebensdauer einen gewissen Einfluß haben kann, ist ja sicher, daß aber eine bestimmte Zuckerart eine unerläßliche Bedingung für die Keimung des Pollens darstelle, dürfte nur in den wenigsten Fällen zutreffen. Bekanntlich hat Burck (I) etwas derartiges für den Mussaendapollen angegeben, der durch minimale Mengen von Lävulose zur Keimung veranlaßt werden soll. Nach meinen Erfahrungen keimt der Pollen von Cerastium hirsutum schlecht in 5-30 prozentigen Rohrzuckerlösungen, aber gut in 20 bis 30 prozentigen Milchzuckerlösungen; dieser Befund ist insofern interessant, als die Untersuchungen Arthur Mevers (1886) gezeigt haben, daß die Caryophylleen mit Vorliebe Stärke aus dem einen Bestandteile des Milchzuckers, der Galaktose, bilden 1). Vielleicht würde eine systematische Durchprüfung der verschiedenen Kohlehydrate auf ihre Tauglichkeit als Nährboden für den Pollen der Angiospermen einige bemerkenswerte Tatsachen ans Licht befördern; für meine auf das Studium des Chemotropismus gerichteten Versuche habe ich sonst fast ausschließlich Rohrzucker verwendet, womit man im allgemeinen gut auskommt.

¹) Es war eben dieser Umstand, der mich veranlaßte, den Cerastiumspollen in Milchzucker zu kultivieren.

Von Molisch wurde seiner Zeit angegeben, daß die Pollenkörner verschiedener Ericaceen durch Säuren, insbesondere durch Apfelsäure, zum Keimen angeregt werden. Dieser Vorgang ist aber, wie Molisch selbst andeutet, sicher nur ein Spezialfall der allgemeinen Regel, daß schwach saure Reaktion die Pollenkeimung beschleunigt, denn in chemisch reinem Wasser treiben die Pollenkörner mancher Rhododendron-, Azaleaund Erica-Arten normal entwickelte Schläuche (ohne Säurezusatz). Übrigens ist das Verhalten des Pollens freien Säuren gegenüber bei den verschiedenen Familien graduell verschieden: dieselbe Apfelsäurekonzentration, die dem Liliumpollen noch gut bekommt, bringt den Narcissuspollen schnell zum Absterben usw.1). Ein hoher Gehalt an freien Säuren kann auch das Wachstum der Pollenschläuche insofern beeinflußen. als die sonst fast geradlinig wachsenden Schläuche zu starken Windungen veranlaßt werden (Lilium Martagon in mit Apfelsäure stark angesäuerter Zuckergelatine).

Ein besonderes Interesse knüpft sich an die Wirkungen der Proteinstoffe auf die Pollenkeimung. Als ziemlich typischer Fall mag das Verhalten des Tradescantiapollens angeführt werden. Der von unseren Freilandspflanzen gebildete Pollen keimt in reinem Wasser oder in schwachen Zuckerlösungen sehr schnell, und die austreibenden Schläuche wachsen mit einer Geschwindigkeit, die ich sonst nur beim *Impatiens*pollen (vgl. Lidforss 1895) gesehen habe; es ist also ganz klar, daß unter diesen Umständen besondere chemische Reizmittel für die Keimung des Tradescantiapollens überflüssig sind. Bringt man aber denselben Pollen in 10 prozentige Zucker-Agarlösung, so keimt er gar nicht²) offenbar weil der von der Zuckerlösung ausgeübte osmotische Druck nicht überwunden werden kann. Werden nun kleine Stücke von Ovalbumin oder von einem anderen Proteinstoff, in die Kulturflüssigkeit hineingetan, so entsteht ringsum das Proteinkorn lokale Keimung, und man würde bei Durchmusterung eines solchen Präparates leicht zu der Ansicht kommen, die

¹) Diese verschiedene Resistenz gegenüber freien Säuren erklärt die anfangs etwas befremdende Tatsache daß die Narben der Liliaceen (Scilla usw.) eine sehr starke Giftwirkung auf den Narcissuspollen ausüben.

²⁾ Über das abweichende Verhalten des Leipziger Tradescantiapollen vgl. S. 451.

Keimung des *Tradescantia*pollens werde normalerweise durch besondere Reizstoffe — eben Proteinstoffe — ausgelöst. Nach dem, was wir vorhin gesehen haben, wäre ja eine solche Auffassung ganz verkehrt; die vom Proteinstoffe ausgehende Reizwirkung besteht lediglich darin, daß die Pollenkörner zur Entfaltung osmotischer Druckkräfte, wodurch sie den Außendruck überwinden, stimuliert werden. Daß aber Proteinstoffe oder proteinähnliche Verbindungen bei der normalen Keimung auf der Narbe ebenso wie die Zuckerarten praktisch eine gewisse Rolle spielen, soll natürlich nicht bestritten werden.

Ganz analog gestaltet sich nun die Reizwirkung der Proteinstoffe auf die Pollenkeimung bei einer sehr großen Anzahl von Angiospermen. So keimt z. B. der Pollen von Leucojum aestivum sehr gut — ohne Proteinstoff — in 10% Rohrzucker; in 20% Rohrzucker aber nur in der unmittelbaren Nähe eines Proteinkorns; Nähere Angaben über ähnliche Vorgänge bei anderen Pflanzen findet man im speziellen Teile dieser Arbeit. (Vgl. Fig. 4.) Überhaupt habe ich kaum einen in künstlichen Nährlösungen keimfähigen Pollen kennen gelernt, bei dem nicht die Proteinstoffe bei einem gewissen Höhepunkt der Zuckerkonzentration die Keimung begünstigte.

Andererseits können auch die Nachteile einer hypisotonischen Kulturflüssigkeit durch Proteinstoffe bis zu einem gewissen Grade überwunden werden. Bekanntlich platzen eine Menge Pollenkörner in reinem Wasser oder in Zuckerlösungen niedriger Konzentration; in anderen Fällen, wo kein sichtbares Platzen stattfindet, sterben die Körner ab, wobei die meisten einen dunkleren Farbenton annehmen, oder sie bleiben lebendig, bringen es aber nicht zur Schlauchbildung, etwa wie Meeresalgen, die ihr Wachstum einstellen, wenn der Turgordruck infolge Überführung in verdünnte NaCl-Lösungen plötzlich gesteigert wird. In solchen Fällen bewirken in die Kulturflüssigkeit hineingelegte Fragmente eines Proteinstoffes bisweilen nicht nur ein lokales Ausbleiben des Platzens, sondern auch ein — ebenfalls lokal begrenztes — Auskeimen der Pollenkörner (Allium ursinum, Ruta graveolens u. a.). Wenn in die Kulturflüssigkeit hineingelegte Narbenstücke, wie tatsächlich hin und wieder geschieht, eine ähnliche Schutzwirkung ausüben, so dürfte dies wohl auch in erster Linie auf einer Sekretion von Proteinstoffen beruhen; ausgeschlossen ist es ja nicht, daß auch eine Zuckersekretion mitwirkt. Die Schutzwirkung der Proteinstoffe kann aber nicht nach einfachen osmotischen Gesetzen erklärt werden, sondern ist offenbar eine chemische Reizwirkung von sehr komplizierter Natur.

In manchen Fällen üben die Proteinstoffe einen kräftigenden Einfluß auf Pollenkörner resp. Pollenschläuche aus, die sonst ein mehr oder weniger kränkelndes Dasein führen, ohne daß der Krankheitsgrund gerade in osmotischen Verhältnissen zu suchen wäre. Die Pollenkörner der Angiospermen verhalten sich in künstlichen Nährlösungen eben wie die ganzen Pflanzen in Wasserkulturen; manche gedeihen ganz vorzüglich, andere mittelmäßig und noch andere fast gar nicht. In manchen Fällen der letzteren Kategorie kann man nun durch Proteinstoffe lokale Keimung hervorrufen (Arten von Pontederia, Funckia, Whitlawia, Gentiana usw.), aber auch in diesen Fällen ist es sehr fraglich, ob man von spezifischen Reizstoffen, welche die Keimung anregen, sprechen kann. Lehrreich ist in dieser Hinsicht das Verhalten der Pollenkörner von Zea Mays. Wenn man die eben ausstäubenden Pollenkörner in erstarrender Agarlösung mit 2 % Rohrzucker auffängt, so kann man durch Proteinstofffragmente (Ovalbumin, Alkalialbuminat) eine ausgiebige, aber lokal begrenzte Keimung veranlassen, die sonst ausbleibt, auch wenn die Konzentration und die Oualität des Zuckers in verschiedener Weise variiert wird. Hier würde man also anscheinend mit gutem Grund den Proteinstoff als spezifisches und für die Keimung notwendiges Reizmittel auffassen können, wenn nicht Jost (1907) neuerlich den Nachweis erbracht hätte, daß die Pollenkörner von Zea Mays unter gewissen Cautelen (erschwerte Wasseraufnahme) zum Keimen gebracht werden können, und zwar ohne die Mitwirkung eines Proteinstoffs. Die von mir in diesem Falle beobachtete Reizwirkung des Proteinstoffs ist. offenbar nur eine allgemein kräftigende, wodurch die im künstlichen Nährmedium sich einstellenden Krankheitssymptome beseitigt werden.

Einen solchen belebenden Einfluß üben die Proteinstoffe auch auf alten sonst schlecht oder gar nicht keimenden Pollen aus. (Narcissus poeticus u. a.). Auch in diesen Fällen ist die Keimung eine streng lokal begrenzte.

Am Schlusse seiner wichtigen Studien » Über die Selbststerilität einiger Pflanzen« hebt Jost hervor, daß »die Bedingungen der Pollenkeimung sehr viel weiter sind als die des Schlauchwachstums«, und daß die Keimung auf zahlreichen Substraten eintritt, die ein andauerndes Wachstum der Pollenschläuche nicht ermöglichen. Dies stimmt vollkommen mit meinen Erfahrungen überein. Sehr viele Pollenkörner keimen ausgezeichnet in chemisch reinem Wasser, andere in feuchter Luft, und auch in manchen Fällen, in welchen das Ausbleiben der Keimung in den gebräuchlichen Kulturmedien anscheinend auf die Notwendigkeitspezifischer chemischer Reizmittel hinweisen könnte, handelt es sich, wie Jost (1905) erkannt hat, nur darum, die Wasserzufuhr unter eine gewisse Grenze herabzudrücken. Dies gelang mit Pergamentpapier, welches mit Wasser oder Zuckerlösung getränkt war. Was Jost in dieser Weise durch langsame Wasserzufuhr direkt erreichte, kann man aber in gewissen Fällen auf einem Umwege: hochkonzentrierte Zuckerlösungen und Reizung mit Proteinstoffen zustande bringen.

Überhaupt scheinen solche Fälle, wo chemische Reizmittel für die Pollenkeimung unbedingt notwendig sind, ziemlich selten zu sein. Die Ericaceen gehören, wie schon hervorgehoben, nicht hierher, denn ihr Pollen kann auch in reinem Wasser keimen, nur wird die Keimung, wie es sonst in mehr oder weniger hohem Grade fast immer der Fall ist, von Säuren (nicht nur von Apfelsäure) in exquisiter Weise befördert. Die Keimung des Cerastiumpollens wird durch Galaktose und Laktose erheblich befördert, geht aber auch (wie ich in diesem Frühling gefunden habe) in Rohrzuckerlösungen von statten. Ein vollkommenes Analogon zu dem von Burck (1900) studierten Mussacndapollen, der durch minimale Mengen von Lävulose zum Keimen angeregt wird, sonst aber gar nicht keimt, ist mir nicht vorgekommen. Ich bezweifle nicht, daß es solche Fälle gibt, doch dürften sie ziemlich selten sein.

Hingegen scheint es, besonders nach den klärenden Ausführungen von Jost, ganz sicher, daß zum Durchwachsen der

Pollenschläuche durch das Gynaeceum bestimmte Stoffe nötig sind, sei es als Nährstoffe oder als wachstumreizende Substanzen (Jost 1907, 114). Über die Natur dieser Stoffe spricht sich Jost nur insofern aus, als er meint, dieselben müssten wasserlöslich und diffusibel sein. In Anbetracht der intensiven Wachstumsreize, welche Proteinstoffe in so vielen Fällen auf die Pollenschläuche ausüben, könnte man geneigt sein, eben an derartige oder ähnliche Stoffe zu denken, deren Vorkommen im Narbengebiet ich für gewisse Fälle sichergestellt habe.¹) Durch Kombination von Eiweißstoffen mit Zuckerarten und eventuell auch Lipoidstoffen, auf deren große biologische Bedeutung neulich Bang (1907, 1909) hingewiesen hat, dürfte es vielleicht gelingen Nährsubstrate zu bereiten, die den Pollenschläuchen dasselbe bieten was die Nährlösungen von Pfeffer, Sachs, v. d. Crone usw. den Wurzeln der höheren Pflanzen leisten.²)

In Bezug auf die von Jost näher untersuchten selbststerilen Pflanzen, deren Pollenkörner allerdings auf der zugehörigen Narbe keimen, aber nur eine ganz kurze Strecke ins Leitgewebe vordringen können, scheint Josts Annahme, daß es sich hier um wachstumsfördernde respektive wachstumshemende Individualstoffe handelt, unvermeidlich zu sein. Über dieses interessante Thema äußert sich dann Jost weiter (1907, 112): »Im Anschluß an diese Ergebnisse ist von verschiedenen Seiten (Hertwig 1906, Abderhalden 1904 und 1906 und ganz besonders Hamburger 1903) ausgesprochen worden, daß diese arteigenen Stoffe in den Einzelindividuen wieder Verschiedenheiten aufweisen. Es will mir so scheinen, als ob die genannten Forscher diese Individualstoffe nur im Kern oder im Idioplasma suchen: individuelle Differenzen im Blut, in der Lymphe usw. sind ia wohl auch noch nirgends aufgedeckt. In dieser Hinsicht sind also unsere Resultate von besonderem Interesse, weil sie uns mit Notwendigkeit zur Annahme von löslichen, außerhalb des Protoplasmas vorkommenden Individualstoffen führen.« Diese Ausführungen von Jost werden um so bedeutungsvoller,

¹⁾ Näheres hierüber im zweiten Teil dieser Arbeit.

²) Beiläufig sei erwähnt, daß ich bei einigen in künstlichem Nährmedium gezogenen Pollenschläuchen eine Chlorophyllbildung habe feststellen können. Näheres hierüber werde ich bei einer anderen Gelegenheit mitteilen.

als man ja tatsächlich in den letzten Jahren, angeblich mit Erfolg, versucht hat, nicht nur bei verschiedenen Menschenrassen (Bruck 1907), sondern auch bei einzelnen Individuen derselben Rasse eine Verschiedenheit des Bluteiweißes durch die biologische Reaktion nachzuweisen (vgl. Paul Th. Müller 1909). Diese Tatsache und der im vorigen schon öfters hervorgehobene wachstumsfördernde Einfluß, den die Proteinstoffe meistens auf die Pollenschläuche ausüben, könnten vielleicht einen Fingerzeig dafür abgeben, innerhalb welcher Stoffgruppe die betreffenden Individualstoffe zu suchen wären. Allerdings würde man vielleicht in diesem Falle auch an die Lipoidkörper, bei denen neuerdings eine ausgeprägte Artspezifizität nachgewiesen wurde (über die Literatur vgl. Bang, 1909, 480), zu denken haben.

Der Proteochemotropismus der Pollenschläuche.

Die chemische Qualität der Reizstoffe.

Zur näheren Orientierung gebe ich zuerst die untenstehende Tabelle, wo eine proschemotropische Reizwirkung durch +, Indifferentismus durch ○ und Giftwirkung durch − vermerkt ist.

Die benutzten Präparate sind teils Originalpräparate, die ich der Liebenswürdigkeit des Herrn Prof. Hammarsten (Upsala) sowie des Herrn Prof. Bang (Lund) verdanke, teils sind sie von den deutschen Firmen Merck (Darmstadt) und Grübler (Leipzig) bezogen.

I. Proteinstoffe.

Albumine	Albumin aus Eiweiß (Grübler) +,
	,, ., (Merck) +,
	" " " (Merck) +.
	Globulin aus Pferdeblut (Hammarsten) +.
Globuline	Fibrinogen (Merck) +.
	Kristallin (Merck) +,
	Kristallin (Merck) +, Konglutin (Hammarsten) +.
Vukleo-	Nukleoalbumin aus Ochsengalle (Hammarsten) +.
	Kasein (Hammarsten, Merck) +.
	Parakasein (Hammarsten) +.

Nukleo- albumine	Vitellin aus Eigelb n. Hoppe-Seyler (Grübler) +
	Pflanzenkasein (Legumin) (Hammarsten, Merck) +
	Zein (Hammarsten) +,
	Alkalialbuminat (Hammarsten) +.
Albuminate {	Kupferalbuminat +,
	Harnacks aschefreies Eiweiß (Grübler) —.
Albumosen u. Peptone	Protalalbumose (Hammarsten, Merck) —,
	Heteroalbumose (Hammarsten, Merck) —,
	Dysalbumose (Merck) —,
	Pepsinalbumose aus Fibrin (Hammarsten) —,
	Pepton (Merck) —.
Koagulierte	Fibrin (Merck) +,
Eiweißstoffe)	Koaguliertes Ovalbumin (Hammarsten) +.
	II. Proteide.
	Hämoglobin (Merck) +.
	Submaxillarismucin (Hammarsten) +,
Gluko-	Mucinalkali (Hammarsten) +.
proteide	Helicoproteid (Hammarsten) +,
	Pankreasglukoproteid (Hammarsten) +.
	Nuklein (Merck) +,
	Pseudonuklein (Hammarsten) +,
Nukleo-	Nukleohiston (Hammarsten) +? O,
proteide	Nukleinsaures Histon (Bang) +? O,
	Salzsaures Histon (Bang) —,
	Basisches Histon —,
	Nukleoproteid aus der Lymphdrüse (Bang) —.
	III. Albuminoide.
	Elastin (Merck) +.
	IV. Fermente.
	Diastase aus Malz (Merck, Grübler) +,
	Takadiastase (Kojiferment) (Merck) —,
	Emulsin (Grübler) +,
	Invertin (Merck) O,
	Ptyalin (Merck) +.

V. Spaltungsprodukte der Eiweißstoffe usw. Tyrosin (S. G. Hedin) O, Leucin (Merck) O, Glykokoll (Merck) O,
Sarkosin (Merck) O,
Asparagin (Grübler) O,
Glutaminsäure (Bang) O,
Guanylsäure (Bang) O,
Kreatin (Merck) O,
Alloxan (Grübler) O,
Alloxanthin (Grübler) O,
Xanthin (Merck) O,
Nukleinsäure (Merck) O,
Nukleinsaures Natron (Merck) O.

Außerdem wurden einige Präparate aus animalen Organen geprüft, z. B. Thyreoidea sicc. pulv., Lien sicc. pulv., Testes sicc. pulv., sämtliche von Merck, sowie ein Präparat »alkoholgewaschener Thymus«, erhalten von Prof. Bang. Ebenso wurden Schnitte aus Samen und anderen Pflanzenteilen (Narben, Blätter, Stengel) auf ihre chemotropische Wirksamkeit geprüft, und schließlich kamen auch einige Nahrungsmittel (Brod, Käse, gekochte Eier, rohes Kalbfleisch, Hammelbraten usw.) zur Verwendung.

Die in der obenstehenden Tabelle ausgedrückten Resultate gründen sich in erster Linie auf Erfahrungen, welche an dem Pollen der Narcissineen gemacht werden, doch sind zur Kontrolle die Wirkungen sämtlicher in der Tabelle aufgenommenen Proteinstoffe auch an Pollen anderer Familien durchgeprüft worden, und zwar mit in der Hauptsache identischen Resultaten. Über die Wirkungsweise der einzelnen Verbindungen mögen folgende Angaben Platz finden.

Die untersuchten Albumine (aus Eiweiß, Blut, Pflanzen) wirkten in ihrem ursprünglichen Zustande sehr giftig auf die Pollenschläuche, entfalteten aber nach Dialyse¹) eine deutliche chemotropische Reizwirkung, die sich indes nur auf die in der nächsten Nähe des Proteinkornes befindlichen Schläuche erstreckte.

Von den Globulinen bewirkten Kristallin, Konglutin

¹) Diese dauerte gewöhnlich 48 Stunden, wonach der Proteinstoff mit Alkohol gefällt und abfiltriert wurde. Nach Auswaschen mit Alkohol und Äther wurden kleine Stücke von der getrockneten Substanz auf die erstarrende Agarkultur gebracht.

und Globulin aus Pferdeblut unmittelbar starke chemotropische Reizbewegungen; Fibrinogen, das in seinem ursprünglichen Zustande schädlich wirkte, reizte nach Auswaschen mit destilliertem Wasser deutlich, aber schwach.

Die untersuchten Nukleoalbumine (Nukleoalbumin aus Ochsengalle, Kasein, Parakasein, Vitellin aus Eigelb, Legumin, Zein) zeigten sich alle als gute, positiv ablenkende Chemotropica, und zwar ohne Dialyse resp. Auswaschen mit destilliertem H_oO.

Von den Albuminaten erwies sich das von Hammarsten erhaltene Alkalialbuminat als ein sehr kräftiges, ohne Reinigung wirksames Chemotropicum (erheblich kräftiger als Albumin). Kupferalbuminat, das in gewohnter Weise durch Fällung von Albumin (aus Eiweiß) mit CuSO, dargestellt und nachher zwei Stunden mit destilliertem H_oO ausgewaschen wurde, tötete die in nächster Nähe befindlichen Körner und bewirkte bei den in einer gewissen Entfernung austreibenden Pollenschläuchen deutliche Repulsionswirkungen. Nachdem das Kupferalbumat weitere zwei Stunden ausgewaschen wurde, bewirkte es deutlichen positiven Chemotropismus; der vorhin konstatierte negative Chemotropismus war aber offenbar durch minimale Mengen noch vorhandenen Kupfersulfats veranlaßt. Harnacks aschefreies Eiweiß wirkte anfangs sehr giftig, wohl infolge geringer Mengen freier Salzsäure; nachdem diese durch Dialyse entfernt worden, blieb das Präparat doch chemotropisch wirkungslos.

Sämtliche untersuchten Albumosen und Peptone erwiesen sich in ihrem ursprünglichen Zustande als sehr starke Gifte für die Pollenkörner. Durch Dialyse resp. Auswaschen mit destilliertem $\rm H_2O$ konnten allerdings die giftigen Eigenschaften bis zu einem gewissen Grade beseitigt werden, aber auch so konnte in keinem Falle eine deutliche chemotropische Einwirkung konstatiert werden. Für die Keimfäden von *Penicillium glaucum* erwiesen sich aber sowohl Peptone als Albumosen als kräftige Chemotropica, wenn sie in fester Form auf eine Gelatinekultur des betreffenden Pilzes gebracht wurden.

Von koagulierten Eiweißstoffen wirkte koaguliertes Ovalbumin stark positiv chemotropisch, Fibrin ganz schwach. Sämtliche untersuchten Proteide besitzen eine mehr oder weniger ausgeprägte chemotropische Reizfähigkeit:

Hämoglobin, undialysiert und in kleine Stücke auf eine Zuckergelatinekultur von *Narcissus* gebracht, erwies sich etwas schädlich für die unmittelbar anliegenden Körner, doch trat eine Ablenkung im positiven Sinne deutlich hervor.

Submaxillarmucin bewirkte ausgeprägten Chemotropismus jedoch erst nach Auswaschung mit dest. H₂O. Mucinalkali wirkte unmittelbar und erwies sich neben Diastase (woüber Näheres unten) als das stärkste Chemotropicum von allen Proteinstoffen.

Helicoproteid und Pankreasglukoproteid reizten beide positiv, aber erst nach gründlichem Waschen mit dest. H₂O.

Nuklein bewirkte unmittelbar starken Proschemotropismus, Pseudonuklein erwies sich auch nach Auswaschen mit $\rm H_2O$ als anlockendes Chemotropicum, jedoch erheblich schwächer als Nuklein.

Von den Histonen erwiesen sich salzsaures und basisches Histon wirkungslos, resp. giftig (auch nach Auswaschen). Das von Hammarsten erhaltene Nukleohiston veranlaßte nach gründlichem Auswaschen vielleicht einen schwachen Proschemotropismus, doch waren die Resultate nie besonders prägnant. Ähnliches gilt von nukleinsaurem Histon (Bang).

Von den Albuminoiden erwies sich das einzige mir zur Verfügung stehende Präparat (Elastin) nach gründlichem Auswaschen imstande, einen schwachen, aber deutlichen Proschemotropismus auszulösen.

Eine außerordentlich starke Reizwirkung chemotropischer Art üben, wie schon in der vorläufigen Mitteilung hervorgehoben, die gewöhnlichen, aus Malz hergestellten Diastasepräparate aus. (Vgl. Fig. 1.) Während bei den meisten Proteinstoffen die Reizwirkung infolge der Schwerlöslichkeit und der langsamen Diffusion des Reizstoffes auf ein kleines Areal beschränkt wird, erstreckt sich die Reizwirkung der Diastasepräparate schon nach einigen Stunden auf eine kreisrunde Fläche, deren Durchmesser 2—3 Millimeter beträgt. Es handelt sich aso in diesem Falle um einen ziemlich schnell diffundierenden Stoff. Nun bestehen ja die gewöhnlichen Diastasepräparate aus einem Gemisch der verschiedensten Stoffe, unter denen Kohlehydrate

und Eiweißstoffe das Hauptkontingent stellen. Nach Wroblewski (1898) soll der amylolytisch wirksame Bestandteil ein Proteinstoff sein, doch sind bekanntlich manche Forscher von der Beweiskraft der Wroblewski'schen Ausführungen nicht überzeugt. Dem sei nun wie es wolle, die Tatsache, daß die Diastasepräparate in den verschiedensten Zuckerlösungen auch von hoher Konzentration (30% und mehr) ihre chemotropische Wirkung ausüben, läßt es so gut wie ausgeschlossen erscheinen, daß der chemotropisch wirksame Bestandteil ein Kohlehydrat sei; andernteils deutet die räumlich ungewöhnlich große Wirkungssphäre der Präparate auf eine bei den Eiweißstoffen kaum vorhandene Diffusionsgeschwindigkeit. Durch Kochen wird die chemotropische Reizkraft der Diastase in keiner Weise beeinträchtigt; aus solchen Lösungen kann man nach Abfiltrieren der koagulierten Eiweißstoffe (die kräftige Chemotropica darstellen) durch Fällung der klaren Lösung mit Alkohol ein Präparat gewinnen, das ebenfalls einen kräftigen Chemotropismus bewirkt. Da die Diastase wie schon Loew gefunden und Wroblewski bestätigt hat, beim Kochen der wässerigen Lösung nicht koaguliert, so ist die Möglichkeit immer gegeben, daß der amylolytisch wirksame¹) Stoff mit dem Chemotropicum identisch ist. In der Tat findet man auch, daß diastasereiche Pflanzenteile eine sehr kräftige Anziehung auf die Pollenschläuche ausüben, und zwar nicht nur Fragmente aus keimenden stärkehaltigen Samen (Pisum, Vicia Faba usw.), sondern auch Schnitte aus diastasereichen Stengeln und Laubblättern. Über das Vorkommen von Diastase haben bekanntlich schon vor Jahren Brown und Morris (1893) vergleichende Untersuchungen gemacht, aus denen es hervorzugehen scheint, daß der Diastasegehalt bei verschiedenen Pflanzen sehr verschieden ist.

So gaben nach 48 Stunden:

```
10 g Malzdiastase . . . 634 g Maltose , , , Pisumblätter . . . 240 ,, ,, , , , Lathyrusblätter . . 100 ,, ,, , , Tropoeolum . . . 4—10 ,, ,, , , Hydrocharis . . . . 0,3 ,, ,,
```

¹) Daß der Stärkeabbau wahrscheinlich durch Ineinandergreifen mehrerer Fermente bewirkt wird, ist in diesem Zusammenhang von nebensächlicher Bedeutung.

Untersucht man nun die von Brown und Morris analysierten Blätter mit Rücksicht auf ihre Fähigkeit, die Pollenschläuche chemotropisch zu reizen, d. h. plaziert man die mit Wasser abgespülten Ouerschnitte von Blättern in eine erstarrende Agarkultur von z. B. Narcissuspollen, so ergibt sich ein bestimmter Parallelismus zwischen dem von Brown und Morris konstatierten Diastasegehalt und der chemotropischen Reizkraft der betreffenden Blattschnitte: die Pisum- und Lathyrus-Blätter reizen sehr stark, die Tropacolum- und Hydrocharis-Blätter veranlassen keinen merkbaren Chemotropismus. Allerdings dürfte, wie schon Jost (1908) hervorgehoben, die geringe amylolytische Kraft der Hydrocharis- und Tropacolumblätter mit dem Reichtum dieser Pflanzen an Gerbstoff zusammenhängen, der durch Ausfällung die Diastase unwirksam macht, wobei jedoch zu bemerken ist, daß auch die Papilionaccen keineswegs gerbstoffarm sind. Einen strikten Beweis, daß in diesen Fällen die amvlolytisch wirksame Substanz mit dem chemotropischen Reizstoff identisch wäre, liefert der jetzt erwähnte Parallelismus natürlich nicht. Doch dürfte diese Tatsache bei weiteren Forschungen über die chemische Beschaffenheit der Diastase eine gewisse Beachtung verdienen.

Von den übrigen Fermenten wirkte Emulsin unmittelbar, Ptyalin nach Dialyse deutlich positiv chemotropisch. Takadiastase erwies sich für die Pollenkörner sehr schädlich und konnte weder durch Auswaschen noch durch Dialyse von ihren giftigen Eigenschaften befreit werden. Invertin wirkte ebenfalls giftig und gab nach Dialyse keine sicheren Resultate.

Eine recht eigentümliche Einwirkung auf die Pollenschläuche übte ein Präparat aus, das ich von Merck unter der Bezeichnung »Proteinsubstanz aus Pflanzen« erhalten, und über deren Darstellung die Firma Merck gütigst folgendes mitgeteilt hat: »Proteinsubstanz aus Pflanzen ist Glutenfibrin nach Ritthausen gewonnen durch Ausziehen von frisch dargestellten Kleber mit 60—80% Alkohol in der Kälte. Lösen des Rückstands mit 0,1% Kalilauge, Filtrieren, Fällen mit verdünnter Essigsäure und Ausziehen des Rückstandes bei 30—40 mit 70% Alkohol. Nach teilweisem Abdestillieren des Alkohols scheidet sich beim Erkalten Glutenfibrin aus; Abfiltrieren und Auswaschen mit Alkohol

und Äther.« — Werden kleine Körnchen dieser Substanz, die offenbar kein chemisches Individuum darstellt, auf eine erstarrende Zuckergelatinekultur¹) gebracht, so quellen die Körnchen zu bräunlichen, hyalinen Massen, die von einer helleren Zone umgeben sind, auf. Sie üben auf die Pollenschläuche eine sehr starke Anziehung aus, so daß letztere in die hyaline Masse hineindringen, durch welche sie gewöhnlich durchschimmern. Die eingedrungenen Schläuche zeigen ein überaus starkes Längenwachstum, treten aber nie aus der Proteinmasse heraus, sondern folgen der inneren Wand des Proteinkornes, so daß ein fast spiralförmiger Verlauf zustande kommt. Nach 10-12 Stunden findet man oft, daß das Innere der Proteinmasse in einen Knäuel spiralförmig durcheinander gewundener Pollenschläuche von außergewöhnlicher Länge verwandelt ist; das Bild erinnert einigermaßen an einen Knäuel von Schlangen im Winterschlaf. Offenbar hat diese Erscheinung eine gewisse formelle Ähnlichkeit mit dem, was man auf dem chemotaktischen Gebiete phobische oder apobatische Chemotaxis nennt, indem es ja aussieht, als bewirke hier die Konzentrationserniedrigung des Reizstoffes die Krümmung nach innen zu. Ausgeschlossen ist ja eine solche Möglichkeit nicht, aber die Tatsache, daß die fragliche Erscheinung am schönsten in Versuchen mit stark negativ aërotropischen Pollenschläuchen konstatiert wurde, legt auch eine andere Deutung nahe. Wenn man eine Kultur von Haemanthuspollen durchmustert, so sieht man oft, daß an solchen Stellen, wo viele Pollenkörner in einem dichten Haufen zusammenliegen, die Pollenschläuche keineswegs - wie es z. B. die Keimschläuche von Phycomyccs oder Penicillium tun nach allen Seiten hinausstrahlen, sondern im Gegenteil sich an einander schmiegen, so daß ebenfalls ein knäuelartiges Wirrwarr von umeinander geschlungenen Schläuchen entsteht. Dieser Wachstumsmodus beruht aller Wahrscheinlichkeit nach nur auf negativen Aërotropismus, und es könnte ja dann auch möglich sein, daß das eigentümliche Verhalten der in die Proteinmasse eingedrungenen Schläuche auf eine analoge Ursache zurückzuführen wäre.

¹) Auf Agar schwellen die Körnchen so stark auf, daß sie allmählich voll-kommen zerfließen.

Außer den Proteinstoffen im weitesten Sinne wurden auch die Spaltungsprodukte der Proteinstoffe auf ihre chemotropische Wirksamkeit den Pollenschläuchen gegenüber geprüft.

Es wurde schon erwähnt, daß mit den untersuchten Peptonen und Albumosen niemals eine chemotropische Reizwirkung bei den Pollenschläuchen (wohl aber bei den Keimschläuchen von Penicillium) erhalten wurde. Das gleiche gilt auch von den weiteren Spaltungsprodukten der Eiweißstoffe, die ich in dieser Beziehung prüfen konnte (Tyrosin, Leucin, Glykokoll, Asparagin, Arginin, Glutaminsäure, Guanylsäure). Wirkungslos erwiesen sich ferner Sarkosin, Kreatin, Alloxan, Alloxantin und Xantin. Bemerkenswert ist auch, daß während Nuklein ein kräftiges Chemotropicum für die Pollenschläuche darstellt, Nukleinsäure und Nukleinsaures Natron unschädlich, aber chemotropisch wirkungslos sind; der wirksame Bestandteil im Nuklein ist also der Albuminkomplex.

Die chemotropische Reizkraft der Proteinstoffe bringt es mit sich, daß eine ganze Reihe von Substanzen, die einen größeren oder geringeren Gehalt von Eiweißstoffen führen, imstande sind, die Pollenschläuche chemotropisch zu reizen. Zu dieser Kategorie gehören teils einige aus tierischen Organen dargestellte Präparate wie Lien pulv. sicc. (Merck), Testes pulv. sicc. (Merck), teils die Mehrzahl unserer gewöhnlichsten Nahrungsmittel. So kann man mit Narcissuspollen einen regelrechten Chemotropismus bekommen, wenn man in die Kulturflüssigkeit kleine Stücke von Weißbrot hineinlegt; kräftige Chemotropica sind auch gewisse Käsearten, und noch besser das Gelbe eines gekochten Eies1) (vgl. Fig. 2), ferner Kalbund Hammelfleisch, und zwar sowohl roh wie gebraten. (Vgl. Fig. 3). In allen diesen Fällen wird die chemotropische Reizwirkung - jedenfalls in erster Linie - durch die Anwesenheit von Proteinstoffen bedingt.

Wer für Unterrichtszwecke den Proteochemotropismus demon-

¹⁾ Das Weiße des Hühnereies wirkt infolge eines relativ hohen Gehaltes an Mineralstoffen schädlich auf den Pollen, so daß es zuerst dialysiert werden muß. Auch das sog. Tataeiweiß (aus Elstereiern) erwies sich ebenso wie das Gelbe dieser Eier als ein kräftiges, wenn auch nicht ganz unschädliches Chemotropicum.

strieren will, braucht also nur Gelatine (oder lieber Agar), Zucker (möglichst reinen Rohzucker) und ein hartgesottenes Ei, wobei der Dotter dem etwas schädlich wirkenden Weißen vorzuziehen ist. Als Versuchspflanzen eignen sich je nach der Jahreszeit Narcissus-Arten (am besten N. Tazetta), Viburnum Lantana, Tradescantia virginica, Aesculus-Arten, Lythrum Salicaria, Lobelia fulgens usw.

Der äußere Verlauf der Reizbewegung.

Je nach der verschiedenen Empfindlichkeit der Pollenschläuche gestaltet sich die Reizbewegung äußerlich etwas verschieden. Reizt man z. B. den Pollen von Narcissus Tazetta, der zu den empfindlichsten Objekten gehört, mit Diastase bei einer Zimmertemperatur von etwa 200, so kann man schon innerhalb einer Stunde konstatieren, daß die in der unmittelbaren Nähe des Diastasekrümchens austreibenden Pollenschläuche in frappanter Weise von diesem angezogen werden. Diese Attraktion äußert sich nicht nur darin, daß sämtliche innerhalb einer gewissen Zone befindlichen Pollenschläuche schnurgerade auf das Diastasekorn hinwachsen, sondern macht sich auch geltend in Bezug auf den Ort, wo der Pollenschlauch gebildet wird; dies geschieht nämlich fast ausnahmslos an der dem Diastasefragment zugekehrten Seite des Pollenkorns. Die Reizwirkung der Diastase breitet sich dann auf ein immer größer werdendes Gebiet aus, so daß man nach 3-4 Stunden eine Zone von 2-3 Millimetern im Durchmesser vorfindet, in welcher sämtliche Pollenschläuche radiär gegen das Proteinfragment zusammenstrahlen. Die in dieser Weise gereizten Pollenschläuche zeigen gewöhnlich einen ganz anderen Habitus als diejenigen, welche außerhalb der Wirkungssphäre des Reizstoffes gelegen sind; während letztere in mehr oder weniger starken Windungen vorwärts streben und oft die scheinbar unmotiviertesten Krümmungen machen, wachsen die gereizten Schläuche fast ausnahmslos gradlinig auf das Ziel los. Haben sie dies erreicht, so bohren sie sich oft in die Proteinmasse hinein, deren undurchsichtige Beschaffenheit es meistens unmöglich macht, ihren weiteren Verlauf zu verfolgen.

In anderen Fällen, wo die Pollenschläuche weniger empfindlich sind, macht sich die vom Proteinstoffe ausgehende Reiz-

wirkung nicht sofort bemerkbar, sondern die Pollenschläuche fangen erst später an, die Richtung nach dem Reizstoff einzuschlagen. Dies geschieht dann oft in ziemlich weitem, halbkreisförmigem Bogen, so daß in dieser Weise sehr charakteristische Bilder zustande kommen.

Außer der tropistischen Reizwirkung bewirken die Proteinstoffe auch in vielen Fällen eine erhebliche Wachstumsbeschleunigung der Pollenschläuche, die nach der von Czapek vorgeschlagenen Terminologie als Chemodolichosis zu bezeichnen wäre. Auch ein Chemoauxesis, d. h. eine lokal begrenzte, durch den Reizstoff veranlaßte Verzweigung der Pollenschläuche kommt in bestimmten Fällen vor. Über die Wirkung der Proteinstoffe auf die Pollenkeimung ist schon im Vorigen gesprochen worden.

Die Reaktionszeit.

Aus leicht begreiflichen Gründen ist es nicht möglich, die Präsentations- resp. die Perzeptionszeit bei der chemotropischen Reizung der Pollenschläuche zu bestimmen. Hingegen läßt sich die Reaktionszeit, womit man bekanntlich das Zeitinterwall zwischen Beginn der Wirksamkeit der Reizursache und dem ersten Beginn der äußerlich sichtbaren Reizreaktion bezeichnet, ziemlich genau feststellen. Da indessen die Reaktionszeit unter anderem von der Wachstumsgeschwindigkeit der Pollenschläuche abhängt, so muß diese Größe verschieden ausfallen, je nach der Einwirkung welche die Beschaffenheit des Kulturmediums auf die Pollenschläuche ausübt. In Zuckerlösungen optimaler Konzentration erreicht die Reaktionszeit ihre kleinsten Werte, sie wird aber größer je nachdem die Wachstumsgeschwindigkeit auf Grund der allzugroßen (oder auch allzugeringen) osmotischen Wirkung abnimmt. Das Hauptinteresse knüpft sich natürlich an solche Werte, die mit unter optimalen Bedingungen wachsenden Pollenschläuchen erhalten wurden.

Die Reaktionszeit kann schon mit einer gewissen Genauigkeit in der Weise bestimmt werden, daß man auf eine im lebhaften Wachstum begriffene Pollenkultur ein Stück des Proteinstoffes in fester Form bringt, das dann in den Agar resp. in die Gelatine hineinsinkt und in dem Maße, wie es sich löst zum Zentrum einer chemotropisch wirksamen Diffusionszone wird. Diese Methode kann aber nur bei Versuchen mit leichtlöslichen Proteinstoffen z. B. Diastase und Albumin verwendet werden, wobei natürlich Lösungs- und Diffusionszeit abgezogen werden müssen. Bei lebhaft wachsenden Pollenschläuchen von Narcissus Tazetta habe ich schon fünf Minuten nach Anbringung der Diastase eine deutliche Ablenkung der Schläuche wahrgenommen; die wirkliche Reaktionszeit ist also sicher etwas geringer.

Ähnliche Werte wurden auch erhalten, als der Reizstoff (in gelöster Form) in eine kleine Vertiefung gebracht wurde, von wo er sich allseitig ausbreiten konnte, (vgl. S. 447). In dieser Weise wurde die Reaktionszeit für kräftig wachsende Schläuche von Vallota purpurea zu fünf Minuten, für Tradescantia virginica und Narcissus Tazetta zu 2—3 Minuten bestimmt. Für weniger empfindliche resp. langsamer wachsende Pollenschläuche wurden erheblich höhere Werte erhalten.

Die Reizschwelle.

Eine genaue Bestimmung der minimalen Konzentration, in welcher ein Proteinstoff vorhanden sein muß, um eine eben sichtbare Reaktion auszulösen, stößt auf recht erhebliche Schwierigkeiten. In erster Linie beruht dies darauf, daß die chemotropischen Krümmungen Wachstumsbewegungen sind, welche immer eine gewisse in Minuten zu zählende Zeit erheischen, während z. B. die chemotaktischen Reaktionen momentan ausgeführt werden. Ein anderer Umstand, der dazu beiträgt, die erhaltenen Schwellenwerte bis zu einem gewissen Grade illusorisch zu machen, ist die chemische Anomogenität der meisten Proteinpräparate, besonders der leichtlöslichen und kräftig wirkenden Diastase- und Albuminpräparate.

Indessen beweist ja schon die intensive chemotropische Reizwirkung, welche einige in reinem Wasser sehr schwerlösliche Proteinstoffe (Kasein, Głobulin, Nuklein usw.) auf die Pollenschläuche ausüben, daß die Reizschwelle in diesen Fällen sehr klein sein muß. Exakte Werte können aber auf diesem Wege gegenwärtig schwerlich erhalten werden.

Durch Verwendung der schon besprochenen Vertiefung

in der Mitte des Präparats, die nachträglich mit dem Reizstoff von einer bestimmten Konzentration gefüllt wird, suchte ich einige in Zahlen ausdrückbare Werte für die Reizschwelle zu bekommen. Es zeigte sich, daß unter diesen Umständen ein deutlicher Chemotropismus mit Pollenschläuchen von Vallota purpurea erhalten wurde, wenn die Konzentration der Diastaselösung noch 0.1% betrug. Mit verdünnteren Lösungen wurde keine sichere Reaktion wahrgenommen; die Reizschwelle würde demnach für Diastase in diesem Falle bei 0,1 % liegen. Indessen können, aus schon erwähnten Gründen, diese Befunde nur auf eine recht bedingte Gültigkeit Anspruch machen, und wenn man mit der Kapillarmethode feststellen kann, daß die Spermatozoen von Marchantia schon von einer 0,001% Diastaselösung angelockt werden, so ist natürlich damit nicht gesagt, daß diese eine hundertmal feinere Empfindlichkeit als die Pollenschläuche besitzen.

Repulsionserscheinungen.

Bekanntlich ist es eine bei den chemotaktischen Reizbewegungen häufig konstaterbare Tatsache, daß ein in niederen Konzentrationen anlockender Stoff bei höherer Konzentration eine abstossende Wirkung ausübt. So werden z. B. die eben erwähnten Marchantiaspermatozoen von schwachen Diastaselösungen energisch angelockt, von stärkeren dagegen ebenso energisch abgestoßen. Ein derartiger Umschlag der Reaktion scheint aber bei den von Proteinstoffen ausgelösten Reizbewegungen der Pollenschläuche, wenn überhaupt vorhanden, sehr selten zu sein. So ist es mir nicht möglich gewesen, irgend welche Repulsionswirkungen dieser Art bei den Pollenschläuchen der Narcissincen hervorzurufen, obwohl diese Pflanzen, wie schon hervorgehoben, im allgemeinen einen gegen Proteinstoffe äußerst empfindlichen Pollen produzieren. Auch die stärksten Diastaselösungen (erhalten durch Auflösung von 1 gr Diastase abs. in 10 ccm H₂O) veranlaßten die Pollenschläuche von Vallota burburea nur zu positiv chemotropischen Krümmungsbewegungen. Übrigens ist ja schon die bei manchen Pollenschläuchen vorhandene Neigung, in die reizende Proteinmasse hineinzuwachsen, ein schlagendes Zeugnis dafür, daß in diesen Fällen ein negativer Proteochemotropismus nicht in Wirksamkeit treten kann.

Nur in einem Falle habe ich bei Pollenschläuchen einen Apochemotropismus konstatiert, der möglicherweise durch Proteinstoffe bewirkt wurde. Es handelt sich hierbei um eine schon vor mehreren Jahren an dem Pollen von Scilla campanulata gemachte Beobachtung. Als kleine Körnchen von den ungelöst gebliebenen, auf dem Filter gewaschenen Resten eines Diastasepräparats¹) auf eine Gelatinekultur von *Scilla*pollen gebracht wurden, wuchsen sämtliche in der unmittelbaren Nähe solcher Körnchen austreibenden Schläuche radiär ausstrahlend vom Körnchen weg. Daß eine wirkliche Reizwirkung vorlag, zeigte nicht nur die radiäre, sehr regelmäßige Wachstumsrichtung, sondern auch die Tatsache, daß das Längenwachstum dieser Schläuche, ganz wie bei positiver Reizung, merkbar beschleunigt war (Chemodolichosis). Dieser von der Diastase bewirkte Apochemotropismus wurde damals wiederholt in Gelatinekulturen mit 12%, 15% und 25% Rohrzucker konstatiert; in den folgenden Jahren ist es mir aber nicht gelungen, die betreffende Erscheinung wieder hervorzurufen, und ich halte es deshalb nicht für ausgeschlossen, daß der damals konstatierte Apochemotropismus durch eine zufällige Verunreinigung des betreffenden Diastasepräparats bewirkt wurde.

Tatsächlich sind nämlich manche Stoffe, welche gleichzeitig eine mehr oder weniger ausgeprägte Giftwirkung ausüben, im Stande, die Pollenschläuche zu apochemotropischen Krümmungsbewegungen zu veranlassen. Dies gilt von gewissen Schwermetallsalzen z. B. Kupfersalzen in sehr verdünnten Lösungen und von einigen sauren Alkalisalzen. Handelt es sich um eine nicht gar zu leicht lösliche Verbindung, z. B. um sauren apfelsauren Kalk, so kann man den Apochemotropismus demonstrieren, indem man einfach einige Körnchen von diesem Salze auf eine Zuckeragarkultur von *Tradescantia*pollen plaziert: die nächstliegenden Körnchen sterben ab, allein die in der Peripherie der Diffusionszone austreibenden Schläuche wachsen alle, offenbar

¹) Derartige Diastasekrümchen bewirken bei anderen Pflanzen einen überaus starken Proschemotropismus.

von Apochemotropismus geleitet, radiär ausstrahlend vom Diffusionszentrum weg.

Übrigens bezweifle ich nicht, daß man durch Variieren der Versuchsanstellung und Ausprobieren der geeigneten Konzentrationen eine ganze Menge von Stoffen wird herausfinden können, welche bei den Pollenschläuchen Repulsionswirkungen veranlassen. Die neutralen und sauren Salze der Alkali- und Schwermetalle, freie Säuren und andere organische Verbindungen, die noch in recht verdünnten Lösungen tödlich wirkende Gifte sind, werden wohl in manchen Fällen bei noch weiter getriebener Verdünnung imstande sein, einen Apochemotropismus auszulösen. Bei der großen Empfindlichkeit der Pollenschläuche auch gegen sonst recht unschuldige Stoffe¹) sind aber derartige Versuche ziemlich kapriziös, und ich habe es deshalb unterlassen, auf diese vom biologischen Gesichtspunkte nebensächliche Fragen näher einzugehen.

Die Verbreitung des Proteochemotropismus unter den Angiospermen.

Im ersten Stadium dieser Untersuchung, als ich noch Zuckergelatinelösungen als Kulturmedium verwendete, gelang der sichere Nachweis eines Proteochemotropismus nur bei fünf Familien (Narcissineae, Liliaceae, Aesculineae, Acerineae, Sambucineae). Nachdem aber das Experimentalfeld durch Anwendung der Agartechnik wesentlich erweitert wurde, ist der Proteochemotropismus fast bei allen größeren mir zugänglichen Angiospermenfamilien konstatiert worden, deren Pollen in künstlichen Nähr lösungen zum Keimen gebracht werden konnte. Nur in einzelnen Fällen steht dieser Nachweis noch aus, was wahrscheinlich damit zusammenhängt, daß die Vitalität der Pollenschläuche, trotz aller Kautelen, durch die Einwirkung des artificiellen Keimbettes herabgesetzt war. Hingegen hat ein unzweideutiger Chemotropismus bei folgenden Familien nachgewiesen werden können.

Monocotyledones.

Alismaceae Juncagineae Potamogetoneae Gramineae Palmae Typhaceae

¹⁾ Wie ich vor Jahren gezeigt habe, ist z.B. Kalknitrat noch in einer Verdünnung von 1:10000 für gewisse Pollenkörner ein starkes Gift.

Balsaminaceae

Bromeliaceae Commelynaceae Liliaceae Colchicaceae Convallariaceae Irideae Narcissineae Dicotyledones. Salicaceae Rutaceae Aristolochiaceae Betulaceae Staphyleaceae Ericaceae Sapindaceae Corylaceae *Boraginaceae* Solanaceae Urticaceae Aceraceae Cactaceae Rhamnaceae Scrophulariaceae Ranunculaceae Crassulaceae Plantaginacae Papaveraceae Pomaceae Oleaceae Cruciferae (?) Gentianaceae Amygdalaceae Capparidaceae Apocynaceae Rosaceac Resedaceae Papilionaceae Campanulaceae Lobeliaceae Loasaceae Hypericaceae Euphorbiaceae Datiscaceae Rubiaceac Caprifoliaceae Tropocolaceae Begoniaceae

Lythraceae

Sambucineae

Im Allgemeinen sind in diese Tabelle nur solche Familien aufgenommen worden, bei welchen ein ganz unzweideutiger Chemotropismus gegenüber Proteinstoffen konstatiert wurde. Indessen nehmen fünf von den aufgezählten Familien, und zwar Salicaceae, Betulaccae, Corylaceae, Urticaccae und Cruciferae insofern eine Ausnahmestellung ein, als der Nachweis des Proteochemotropismus nach der üblichen Methode nur bei wenigen Arten gelang, und die Versuchsresultate auch bei diesen nicht besonders imponierend waren. Bei drei von den größten Familien: Malvaceae, Umbelliferae und Compositae wurde allerdings in Zucker-Agarlösungen normale Keimung erhalten, aber bezüglich des Chemotropismus keine verwertbaren Resultate erhalten. Verschiedene Umstände machen es indessen wahrscheinlich, daß der negative Ausfall der Versuche in diesen Fällen darauf beruht hat, daß die Vitalität der Pollenzellen im künstlichen Nährmedium herabgesetzt war, und daß infolgedessen die chemotropische Reaktion ausblieb. Jedenfalls gestaltet sich die Sache faktisch so, daß diejenigen Familien, bei denen kein deutlicher Proteochemotropismus konstatiert wurde, die Ausnahmen

bilden, diejenigen dagegen, deren Pollenschläuche positive Resultate ergaben, die große Majorität. Es dürfte also vollkommen berechtigt sein, zu behaupten, daß chemotropische Reizbarkeit gegenüber Proteinstoffen eine den Pollenschläuchen der Angiospermen allgemein zukommende Eigenschaft darstellt.

Der Saccharochemotropismus.

Über diesen Tropismus der Pollenschläuche habe ich keine ausgedehntere Untersuchungen gemacht, da derselbe schon durch die öfters erwähnten Arbeiten Miyoshis als sichergestellt und in seinen Hauptzügen aufgeklärt gelten muß. Meine diesbezüglichen Versuche beziehen sich deshalb nur auf einige Punkte von prinzipieller Bedeutung.

In erster Linie galt es zu entscheiden, ob die beiden Tropismen — der Proteo- und der Saccharotropismus — bei den Pollenschläuchen einer und derselben Pflanze koexistieren oder ob gewisse Pflanzen einen zuckerempfindlichen, andere aber einen proteinempfindlichen Pollen hervorbringen. In meiner ersten schwedisch geschriebenen Mitteilung (1901) habe ich die letztere Alternative als die wahrscheinlichere hingestellt, u. a. weil ich gerade bei den von Mivoshi als zuckerempfindlich erkannten Pollenschläuchen (Agapanthus umbellatus, Digitalis ambigua) einen vollkommenen Indifferentismus gegenüber Proteinstoffen vorfand, und weil ich andererseits beim Narcissuspollen. dessen große Empfindlichkeit gegen Proteinstoffe sichergestellt war, mit der von Miyoshi empfohlenen Tradescantiablatt-Methode keine Zuckerempfindlichkeit konstatieren konnte. Nachdem aber die Gelatine durch Agar ersetzt worden, stellte es sich heraus, daß sowohl der Agapanthus- wie der Digitalispollen sehr energisch von Proteinstoffen gereizt wird; hier haben wir also sicher Pollenschläuche, die sowohl auf Zucker wie auf Proteinstoffe reagieren.

Eine Durchprüfung der Angiospermenreihe auf Saccharotropismus, in gleicher Ausdehnung, wie sie für den Proteochemotropismus ausgeführt wurde, habe ich nicht vorgenommen, sondern mich auf einige Stichproben beschränkt. Unter den Monocotylen wurde

der Pollen von Vallota purpurea, Haemanthus puniceus und Tradescantia virginica, unter den Dicotylen derjenige einiger Sempervivumarten (S. montanum u. a.) nach der vorhin beschriebenen Methode (S. 447) auf Saccharotropismus geprüft. Wurden die Pollenkörner in reinen Agar ausgesät und enthielt die zentrale Vertiefung des Substrates eine 5 prozentige Rohrzuckerlösung, so wuchsen die in der Nähe des Randes austreibenden Schläuche alle auf die Cavität zu und zwar sowohl die von Tradescantia, Haemanthus und Vallota wie die von Sempervirum. Diese positive Reaktion wurde aber nur bei Verwendung von ganz reinem Zucker erhalten; mit dem im Leipziger Institute für gewöhnliche physiologische Zwecke benutzten Rohrzucker erhielt ich bei Verwendung 5 prozentiger Lösungen ausgesprochene Repulsionswirkungen. Solche wurden auch mit reinstem Rohrzucker erhalten, als dieser den Pollenschläuchen von Sempervirum in 10 prozentiger Lösung dargeboten wurde; ob hier eine rein chemotropische oder vielmehr osmotropische Wirkung vorlag, ist sehr schwer zu entscheiden.

Maltose, die von Miyoshi in pollenchemotropischer Hinsicht wirkungslos gefunden wurde, erzeugte bei *Sempervirum*-pollen nur Repulsionswirkungen (ob infolge Verunreinigungen?). Dagegen bewirkte Glyzerin, das in den Versuchen Miyoshis ebenfalls keine Reizwirkung ausübte, in 1- oder 2-prozentiger Lösung einen sehr deutlichen Proschemotropismus bei den *Sempervirum*schläuchen. Auch mit 2,5 prozentigem Traubenzucker reagierten diese Schläuche, deren Empfindlichkeit gegen Proteinstoffe sehr groß ist, deutlich positiv chemotropisch.

Auf Grund der jetzt referierten Befunde, zusammengestellt mit den Erfahrungen Miyoshis, dürfte man nicht fehlgehen mit der Behauptung, daß auch der Saccharochemotropismus bei den Pollenschläuchen der Angiospermen allgemeine Verbreitung besitzt.

Beruhen Proteochemotropismus und Saccharochemotropismus auf verschiedenen Perzeptionsprozessen?

Schon der Umstand, daß die Proteinstoffe ihre volle chemotropische Reizkraft in Zuckerlösungen der verschiedensten Kon-

zentrationen entfalten, beweist zur vollen Evidenz, daß die anziehende Wirkung jener Stoffe auf einer besonderen, von der Zuckerperzeption unabhängigen Sensibilität beruht. Diese Frage konnte also ohne weiteres als erledigt betrachtet werden.

Dagegen beweisen die betreffenden Versuche nicht, daß eine von der proteochemotropischen Sensibilität unabhängige Zuckerperzeption stattfindet. Ich erinnere nur an die interessanten Untersuchungen von Kniep (1906) über die Chemotaxis gewisser Bakterien, bei denen die Empfindlichkeit gegen CaCl₂ durch KCl nicht beeinträchtigt wird, während umgekehrt die Empfindlichkeit gegen KCl von CaCl₂ vollständig abgestumpft wird. Es wäre ja immerhin denkbar, daß in analoger Weise bei den Pollenschläuchen eine verschiedene Reizwertigkeit der Proteinstoffe resp. Kohlehydrate zur Geltung käme, jedenfalls müßte diese Frage experimentell untersucht werden.

Ich benutzte für diese Versuche hauptsächlich die Pollenschläuche von Hacmanthus puniceus, die für physiologische Zwecke überhaupt sehr geeignet sind. Die Pollenkörner wurden in einer 1 proz. Agarlösung, die außerdem 1% eines möglichst reinen Diastasepräparates enthielt, zum Keimen gebracht, während die zentrale Cavität ebenfalls 1 % Diastaselösung + 3% Rohzucker enthielt. Unter diesen Umständen reagierten die Pollenschläuche deutlich auf die Zuckerlösung. Eine Abstumpfung war also durch die Anwesenheit der Proteinstoffe nicht eingetreten, was entschieden für die Existenz einer besonderen Sensibilität gegenüber Zucker spricht, da nach Miyoshi die Unterschiedsempfindlichkeit der Pollenschläuche nicht unter die fünffache Konzentration herabgeht. Allerdings ist hier zu bemerken, daß es streng genommen nicht angängig ist, Lösungen von Diastase, deren Molekulargröße gänzlich unbekannt ist, ohne weiteres mit Zuckerlösungen zu vergleichen; doch dürfte trotzdem obige Schlußfolgerung zu recht bestehen.

Was schließlich die Reizbarkeit gegen die verschiedenen Proteinstoffe betrifft, so läßt es sich leicht zeigen, daß die Empfindlichkeit gegen Globulin, Kasein, Helicoproteid usw. durch Diastase aufgehoben werden kann. Der reciproke Nachweis läßt sich wegen der Schwerlöslichkeit der Proteinstoffe schwer führen, würde wohl aber sonst zu analogen Ergebnissen führen.

Auch die Frage, ob die Kohlehydrate und das Glyzerin durch denselben Perzeptionsvorgang wahrgenommen werden, konnte bis jetzt infolge gewisser technischer Schwierigkeiten, vor allem wegen des Eingreifens osmotropischer Vorgänge, nicht bestimmt beantwortet werden.

Werden die Pollenschläuche außer von Proteinstoffen und Kohlehydraten noch von anderen Verbindungen chemotropisch gereizt?

Bei einigen Versuchen, die zu dem Zwecke ausgeführt wurden, den chemotropischen Einfluß der Narbe durch Zusammenwirkung von Rohrzucker und Diastase zu eliminieren, stellte es sich heraus, daß dies auch bei Verwendung hoher Konzentrationen der betreffenden Reizstoffe nicht immer gelang. Dies deutete darauf hin, daß auch andere Verbindungen einen chemotropischen Reiz auf die Pollenschläuche ausüben können, und in der Tat ergab eine erneute Durchprüfung der verschiedensten organischen Verbindungen, daß ein Lecithinpräparat (Merck) eine deutliche Anziehung auf die Pollenschläuche verschiedener Pflanzen ausübte. Nun ist nach den vor kurzem erschienenen Untersuchungen von Bang (1907) das Mercksche Lecithin ein Mischpräparat, das für wissenschaftliche Zwecke unbrauchbar ist, und das erhaltene Resultat war insofern von problematischem Wert. Immerhin war es in diesem Falle wenig wahrscheinlich, daß die Reizung durch Proteinstoffe oder Kohlehydrate veranlaßt wäre. In der Tat erhielt ich auch von Herrn Prof. Bang ein Präparat von ölsaurem Natron, das neben einem konservierenden Einfluß auf die Vitalität der Pollenschläuche auch eine unverkennbare chemotropische Reizwirkung ausübte. Ebenso erwies sich ein von Merck bezogenes Ölsäurepräparat als ein recht kräftiges Chemotropicum für gewisse Pollenschläuche (Narcissus u. a.). Da indessen meine Untersuchungen über diesen Gegenstand noch nicht abgeschlossen sind, begnüge ich mich in diesem Zusammenhang mit einen Hinweis auf die Tatsache, daß eine solche Reizbarkeit besteht, und werde die ausführlichen Belege im zweiten Teil dieser Abhandlung, der die anderen Tropismen der Pollenschläuche behandeln wird, mitteilen.

Über Osmotropismus bei Pollenschläuchen.

Außer dem Chemotropismus wurde schon von Molisch das Vorhandensein eines negativen Aërotropismus für die Pollenschläuche angegeben. Miyoshi, der in diesem Punkte die Angaben Molisch's bestätigte, fand außerdem bei manchen Pollenschläuchen einen positiven Hydrotropismus.

Außer diesen Tropismen findet sich bei der Mehrzahl der Pollenschläuche, und zwar in sehr ausgeprägter Form, ein negativer Osmotropismus. Ich werde bei einer späteren Gelegenheit ausführlich auf diese Reizerscheinung zurückkommen, möchte aber in diesem Zusammenhange nur vorgreifend erwähnen, daß man diesen Osmotropismus in manchen Fällen einfach in der Weise hervorrufen kann, daß man einen auf den Objektträger ausgebreiteten Kulturtropfen, der eine gewisse Menge Zucker enthält, langsam austrocknen läßt. An den Rändern des Tropfens entsteht dann eine konzentrierte Lösung, die von den austreibenden Schläuchen geflohen wird, so daß Bilder, wie die Fig. 5 eins darstellt, zustande kommen. Diese Bilder, die wohl zu merken an Präparaten ohne Deckglas gewonnen sind, erinnern in so frappanter Weise an die negativ aërotropischen Figuren Molischs, daß man wohl die Frage aufwerfen könnte, ob nicht auch in Molischs Versuchen, trotz aller diesbezüglichen Kautelen, auf Verdunstung beruhende osmotropische Vorgänge eine Rolle gespielt haben. Wenn auch diese Möglichkeit zugegeben werden muß, so glaube ich doch schon jetzt betonen zu sollen, daß man in anderer Weise durch Deckglaskulturen mit Sauerstoff ausscheidenden Moosblättern — die Existenz eines negativen Aërotropismus darlegen kann. Nähere Angaben hierüber wird der bald erscheinende Schlußteil dieser Arbeit enthalten.

Spezielle Belege.

Aus leicht begreiflichen Gründen beziehen sich diese Belege in erster Linie auf den Proteochemotropismus, doch sind auch einige Erfahrungen über den Saccharotropismus an den entsprechenden Stellen eingeschaltet worden. Wenn im Folgenden angegeben wird, daß die Pollenschläuche einer bestimmten Pflanze z. B. von koaguliertem Albumin und Kasein gereizt werden, so darf dies natürlich nicht so aufgefaßt werden, als wären die anderen Proteinstoffe in diesem Falle wirkungslos. Nachdem die weitgehende Übereinstimmung der Proteinstoffe in bezug auf chemotropische Wirkungen für mehrere systematisch fernstehende Familien konstatiert worden, genügte für den Nachweis eines Proteochemotropismus überhaupt die Heranziehung eines oder 2—3 Proteinstoffe.

Monocotyledones.

Alismaceae.

Butomus umbellatus. Ziemlich gute Keimung in 10—15% Rohrzucker-Agar¹) (= R. Ag.). Ausgeprägter Chemotropismus gegenüber Helicoproteid und koaguliertem Albumin; gegen Alkalialbumat ebenfalls deutlicher Proschemotropismus, nicht aber gegen Protein aus Pflanzen.

Potamogetoneae.

Aponogeton distachyum. Sehr schnelle Keimung in 1% R. Ag., deutlicher Chemotropismus gegen koag. Ovalbumin.

Gramineae.

Die Gramineen gehören zu denjenigen Pflanzen, deren Pollen nur ausnahmsweise in künstlichen Nährlösungen zum Keimen gebracht werden kann. Alle diesbezüglichen Versuche mit Ausnahme derjenigen, die mit Zea Mays angestellt wurden, mißlangen bis jetzt, obwohl die diesbezüglichen Versuche in verschiedener Weise variiert wurden.

Die Versuche mit Zea Mays wurden in der Weise ausgeführt, daß man den Pollen aus soeben aufgegangenen Antheren direkt in eine erstarrende 2% R. Agarlösung herunterfallen ließ. Unter solchen Umständen behielten die Körner noch in 15—20 Stunden ihre Vitalität, Kemung erfolgte aber nur dann, wenn Fragmente von Proteinstoffen in die Kulturflüssigkeit eingeführt waren. In der unmittelbaren Nähe des Proteinfragments traten dann zahlreiche Platzungen der Zeakörner ein, aber ein Teil, oft 10—15% der Körner trieben lange, gut entwickelte Schläuche, welche einen unverkennbaren, oft sehr schönen Proschemotropismus gegenüber verschiedenen Eiweißstoffen zeigten (koag. Ovalbumin, Alkalialbuminat, Kasein und Mucinalkali).

Die übrigen untersuchten Gramineen konnten in künstlichen Nährlösungen nicht zur Schlauchbildung veranlaßt werden.

¹) Der Agargehalt ist immer 1 %, die Ziffer bezieht sich auf die Konzentration des Rohrzuckers, wobei eine Lösung von 10 g Rohrzucker in 100 ccm Wasser eine 100 Lösung genannt wird.

Palmae.

Von dieser großen Familie habe ich in bezug auf den Chemotropismus nur den Pollen einer einzigen Art, *Chamaedorea lunata*, untersuchen können. Der Pollen dieser Pflanze keimt gut in 1% R. Ag. und zeigt gegen Alkalialbuminat sehr schönen Proschemotropismus, indem die korkzieherähnlich gewundenen Schläuche massenweise auf den Proteinstoff hinwachsen. Auch Globulin, koag. Ovalbumin und Vitellin reizte den *Chamaedorea*pollen deutlich positiv.

Typhaceac.

Pfeffer (1888, p. 656) gibt an, daß Pollenschläuche von Typha latifolia in 10% Rohrz.-Gelatine an der Narbe von Typha vorbeiwachsen, eine Tatsache, die von ihm damals, wenn auch mit einer gewissen Reserve, als ein Beweis für das Fehlen einer chemotropischen Reizbarkeit bei den Pollenschläuchen gedeutet wurde. Der mir zu Gebote stehende Typhapollen zeigte in 10% R. Ag. zahlreiche Platzungen, keimte aber ziemlich gut in 15% R. Ag. In Lösungen dieser Konzentration wurde deutlicher Proteochemotropismus konstatiert (Alkalialbuminat, koag. Ovalbumin).

Commelynaceae.

Tradescanti: virginica. Der Pollen dieser Pflanze ist, neben dem Pollen gewisser Narcissincen vielleicht das dankbarste Objekt für chemotropische Versuche, vorausgesetzt, daß man mit einigermaßen reinen Chemikalien arbeitet. In destilliertem Wasser und in schwachen Rohrzuckerlösungen tritt die Keimung sehr rasch, oft nach 1—2 Minuten ein, und die Schläuche wachsen ebenso schnell wie diejenigen der Impatiensarten (vgl. Lidforss 1898, p. 301, Büchner 1901, p. 14ff); aber schon in 7,5% Rohrzuckerlösungen zeigt die Mehrzahl der Körner keine Spur von Keimung, wenn sie sich nicht in der unmittelbaren Nähe eines Proteinfragments befinden, und in 10% Rohrzuckerlösungen tritt überhaupt keine Keimung ein, wenn sie nicht von Proteinstoffen ausgelöst wird. Die Pollenschläuche besitzen einen stark ausgeprägten Proteochemotropismus, allein die je nach der Konzentration des Kulturmediums wechselnde Keimungs- und Wachstumsgeschwindigkeit bewirkt, daß die chemotropische Reaktion je nach dem Zuckergehalt der Agarlösung ziemlich verschieden ausfällt. Aus den Versuchsprotokollen mögen folgende Einzelheiten angeführt werden:

10% Rohrz.-Agar. Noch nach 24 Stunden keine Keimung außer in der unmittelbaren Nähe der Proteinfragmente; hier ist gute, regelmäßige Schlauchbildung vorhanden, die Schläuche wachsen auf die Körner zu und bohren sich in diese hinein; bisweilen schmiegen sie sich an die Körnchen in einer Weise an, die äußerlich an haptotropische Reizerscheinungen erinnert, aber offenbar eine chemotropische Reizwirkung ist. Positive Resultate mit Alkalialbuminat, Kasein, Globulin.

¹) Diese Angaben gelten, wie schon hervorgehoben (p. 451) nur für den von Freilandpflanzen in Lund gebildeten Pollen; der Pollen der Leipziger Pflanzen verhielt sich etwas anders.

hervor.

7,5% R. Ag. Nach einer halben Stunde lokale Keimung und sehr schöner Proschemotropismus um Fragmente von Nuklein, Vitellin und alkoholextrahierter Thymus; im übrigen keine Keimung im Präparate. Noch nach 5 Stunden hat die Mehrzahl der Körner nicht gekeimt, um die Proteinfragmente ist aber ebenso schöner Chemotropismus vorhanden wie in Versuchen mit den empfindlichsten Narcissineenpollen, obwohl die Tradescantiaschläuche in etwas weiteren Bogen gegen den Proteinstoff hinstreben.

In 5% R. Ag. erfolgt die Keimung unabhängig vom Vorhandensein der Proteinstoffe und in der Regel sehr schnell (in einigen Minuten). Deshalb findet man oft, daß der Chemotropismus bei dieser Konzentration des Kulturmediums merkbar schwächer als in Agarlösungen mit höherer Zuckerkonzentration zum Vorschein kommt. Dies ist besonders dann der Fall, wenn schwerlösliche Proteinstoffe in trockenem Zustande auf die Kulturflüssigkeit appliziert werden; haben dagegen die Proteinkörnehen vorher Gelegenheit gehabt Wasser aufzusaugen, so daß eine partielle Auflösung schon eingetreten ist, so setzt natürlich die Diffusion des Proteinstoffs etwas früher ein, und die chemotropischen Wirkungen treten besser hervor. In 5% R. Ag. wurde kräftiger Proschemotropismus mit folgenden Stoffen erhalten: Alkalialbuminat, Helicoproteid, Nucleoalbumin aus Ochsengalle, Zein, Nuklein, eingetrockneter Thymus, Mucinalkali; weniger kräftig, aber doch sehr deutlich mit Vitellin, Pflanzenprotein, Parakasein, Glutinkasein; schwacher Chemotropismus mit Pseudonuklein. Histon Hammarsten) wirkte giftig, und rief weder Pros- noch Apochemotropismus

In 2% R. Ag. gestalteten sich die Verhältnisse ungefähr wie in 5% Lösung. Deutliche Repulsionswirkungen wurden mit saurem apfelsaurem Kalk erhalten. Kleine Fragmente von diesem ziemlich schwerlöslichen Salze wurden in eine 5% R. Ag.-Kultur plaziert, wo sie allmählich aber ganz langsam aufgelöst wurden, so daß ein rundes Diffusionsfeld entstand. Im zentralen Teile dieses Feldes wurde die Keimung unterdrückt, aber in der Peripherie des Diffusionsfeldes wuchsen fast alle Schläuche, offenbar infolge Apochemotropismus, in zentrifugaler Richtung nach außen.

Einige Versuche nach der S. 447 beschriebenen Methode einen Saccharochemotropismus nachzuweisen, ergaben ebenfalls positive Resultate: als die Pollenschläuche in reinem Agar auskeimten, und die zentrale Cavität 5 oder 10% Rohrzucker enthielt, wuchsen die in der Nähe der Cavität austreibenden Schläuche prompt nach der Zuckerlösung hin.

In der Hauptsache übereinstimmende Resultate wurden auch mit dem Pollen von anderen Commelynaceen, z. B. Tradescantia zebrina und Commelyna coelestis erhalten.

Colchicaceae.

Zygadenus elegans. Nach drei Stunden gute Keimung in 1% R. Ag.; deutlicher Proschemotropismus gegen koag. Ovalbumin und Alkalialbuminat.

Zygadenus glaberrimus und Colchicum autumnale: wie Z. elegans. .

Liliaceae.

Der Pollen ist bei den Repräsentanten dieser Familie durchgängig sehr empfindlich gegen Mineralsalze, so daß z. B. dasselbe Diastasepräparat, das beim Narcissuspollen den schönsten Proschemotropismus auslöst, auf die Pollenkörner von Lilium-, Scilla- und Fritillariaarten als ein starkes Gift wirkt. Hingegen ist der Pollen der Liliaceen viel resistenter gegen freie organische Säuren, so daß z. B. Liliumpollen in einer Gelatine, die mehr als 10%, Rohrzucker auf 10 ccm 0,4 cm 01% Apfelsäure enthielt, normale, wenn auch stark windende Schläuche hervorbrachte, während dagegen Haemanthus und Imanthophyllumpollen in diesem Medium nicht keimen konnten.

Lilium croceum. In 1% R. Gel. übten ungelöste Fragmente von Diastase eine starke Giftwirkung aus, brachten die in nächster Nähe befindlichen Körner zum Absterben und bewirkten anscheinend in der darauf folgenden Zone Repulsion; nachdem aber die ungelösten Diastaseflocken sorgfältig mit dest. H₂O ausgewaschen waren, trat deutlicher Proschemotropismus ein. Die Reizwirkung ist indessen lange nicht so stark wie bei Narcissus, und die in der unmittelbaren Nähe des Proteinfragments austreibenden Schläuche wachsen anfangs oft indifferent, um später in langen Bogen den Reizstoff aufzusuchen. Albumin (aus Eiweiß, dialysiert), Legumin, Globulin und Krystallin bewirkten alle deutlichen Proschemotropismus.

Fritillaria imperialis: wie Lilium croceum.

Scilla verna. Gute Keimung in $15\,^0\!/_0$ R. Ag. Deutlicher Proschemotropismus gegen Alkalialbuminat, schwächer gegen Ovalbumin.

Scilla pratensis. In $25\,^0/_0$ R, Ag. Dentlicher Proschemotropismus gegen dialysiertes Hühnereigelb.

Scilla campanulata. In 15%, R. Gelatine verhielten sich die Schläuche indifferent gegen Albumin, Nuklein, Kasein und Pflanzenprotein; Diastase bewirkte Apochemotropismus, wobei die in der unmittelbaren Nähe des Diastasefragments liegenden Körner abstarben, während in einer etwas entfernteren Zone sämtliche Schläuche von der Diastasemasse radiär wegwuchsen. Daß eine Reizwirkung vorlag, konnte auch aus dem gradlinigen Verlauf und beschleunigtem Wachstum der betreffenden Schläuche geschlossen werden.

Chionodoxa Luciliae und Ch. major. In $15\,^0/_0$ R. Ag. ausgeprägter Proschemotropismus gegen Alkalialbuminat, schwächer gegen koag. Ovalbumin.

Allium luteum. In $15\,^0/_0$ R. Ag. sehr gute Keimung; Globulin: deutlicher Proschemotropismus, aber ziemlich eng begrenzt. Kasein: sehr schöner Proschemotropismus, weit stärker als mit Globulin, etwa wie bei Narcissus Tazetta aber die Schläuche in weiten Bogen gegen den Reizstoff hin gekrümmt.

Allium odorum und A. Stellerianum. In $5-15^{0}/_{0}$ R. Ag. gute Keimung; schöner Proschemotropismus gegen Kasein, Parakasein und Helicoproteid, erheblich schwächer mit Nuklein.

Allium ursimum. In 5-15% R. Gelatine platzten die meisten Körner mit

Ausnahme derjenigen, die sich in der unmittelbaren Nähe von Albuminfragmenten (aus gründlich dialysiertem Ovalbumin) befanden; diese trieben gut ausgebildete Schläuche, die von Proteinstoffen proschemotropisch gereizt wurden.

Agapanthus umbellatus. Gute Keimung in $1-5^{\,0}/_{0}$ R. Ag.; ausgeprägter Chemotropismus gegen Alkalialbuminat, koag. Ovalbumin, Globulin, Kasein und Helicoproteid. In $1-5^{\,0}/_{0}$ R. Gelatine kultiviert erwiesen sich die äußerlich gut entwickelten Schläuche vollständig indifferent gegen Proteinstoffe.

Funckia cordata. In $10^{9}/_{0}$ R. Ag. wurde nach 6 Stunden folgendes konstatiert: mit Kasein und Globulin Keimung, aber nur in der unmittelbaren Nähe der Proteinstoffe; hier auch ausgeprägter Proschemotropismus; koag. Ovalbumin und Pflanzenprotein vermochten keine Keimung zu bewirken. In $7.5^{9}/_{0}$ R. Ag. nach 4 Stunden ebenfalls Keimung nur in der Nähe von Nukleinfragmenten, die auch Proschemotropismus veranlassen. — In $5^{9}/_{0}$ R. Ag. Keimung im ganzen Präparate, hier ist also der vom Proteinstoff ausgehende Reiz für das Keimen überflüssig; schöner Proschemotropismus gegen Alkalialbuminat, Mucinalkali und Nuklein, weniger deutlich gegen Legumin.

Hemerocallis flava. In $5\,^0\!/_0$ R. Ag. ziemlich unregelmäßige Keimung, aber deutlicher Chemotropismus gegen Kasein und Mucinalkali.

Convallariaceae.

Convallaria Polygonatum. In $5^{\,0}/_{\!0}$ R. Ag. nach einer Stunde Keimung nur in der Nähe von Alkalialbuminat, hier schöner Proschemotropismus.

Cordyline Haageana. In $5\,^0/_0$ R. Ag. allgemeine normale Keimung und sehr ausgeprägter Chemotropismus gegen koag. Ovalbumin, Alkalialbuminat, Globulin, Legumin, Kasein, Helikoproteid, Mucinalkali und Nuklein.

Charlewoodia congesta: wie Cordyline.

Narcissineae.

Die Narcissineen gehören zu den nicht gerade zahlreichen Pflanzen, deren Pollen ebensogut, unter Umständen noch besser, in Gelatine als in Agar keimt. Außerdem besitzen die Pollenschläuche mancher Narcissineen neben einer relativ großen Resistenz gegen Mineralsalze eine außergewöhnliche starke chemotropische Empfindlichkeit gegen Proteinstoffe, so daß sie sich besonders gut für pollenphysiologische Versuche eignen.

Narcissus Tazetta. An den Pollenschläuchen dieser Pflanze die sich am besten in 8—12 prozentigen Rohrzuckerlösungen entwickeln, habe ich sämtliche mir zur Verfügung stehende Proteinpräparate auf ihre chemotropische Wirkungen durchprobiert. Nach der Intensität der Anziehung verteilen sich die Präparate etwa in folgender Reihe¹): Diastase, Mucinalkali, Ovalbumin, Nuklealbumin aus Eigelb, Proteinsubstanz aus Pflanzen, Globulin, Kristallin, Kasein, Helicoproteid, Nuklein, Pancreasgluko-

¹) Diese Stufenfolge hat, mit Ausnahme für die Histone, wahrscheinlich wenig mit der chemischen Konstitution zu tun, sondern wird vermutlich in erster Linie durch den Löslichkeitsgrad, den Gehalt an Verunreinigung usw. bedingt. proteid, Hämoglobin, Submaxillarismucin, Zein, Pseudonuklein, Parakasein, Phyalin, Emulsin, Elastin, Nukleohiston.

Narcissus poeticus stimmt in pollenphysiologischer Hinsicht wesentlich mit N. Tazetta überein, doch besitzen die Pollenschläuche nicht den hohen Grad von chemotropischer Empfindlichkeit wie die der Tazetta, auch ist der Pollen in bezug auf die Keimung erheblich launenhafter. Indessen habe ich auch mit dem poeticus-Pollen eine ganze Reihe Versuche gemacht und u. a. positive Resultate mit verschiedenen proteinstoffhaltigen Substanzen erhalten wie z. B. gekochtem Eigelb, Weißbrod, Kalb- und Hammelbraten, Schnitten aus ungekeimten Samen von Ricinus, Soja, Amygdalus, Pisum usw. Noch stärker wirkten Fragmente aus gekeimten stärkehaltigen Samen wie Pisum sativum, Vicia Faba, Ervum Lens usw.

Von sonstigen Resultaten, die mit dem Narcissuspollen erhalten wurden, mögen folgende erwähnt werden. Narcissuspollen aus Blüten, welche während einer Woche - mit den Stielen im Wasser tauchend - im Laboratorium gestanden hatten, keimten in 200/0 R. Gelatine nur in der Nähe von Proteinstofffragmenten, die unter diesen Umständen nur einen schwachen Chemotropismus veranlaßten. Pollen, der nach einer heißen Trockenperiode aus vor vierzehn Tagen abgeblühten Narcissusblumen geholt wurde, keimte in 70/0 R. Gelatine nur in der Peripherie des Präparates, wo die Lösung durch Verdunstung konzentriert war, und außerdem in der unmittelbaren Nähe von Proteinstofffragmenten, wo auch Chemotropismus eintrat. In diesem Falle war also die Proteinsubstanz im stande, eine durch zu hohen Turgordruck entstandene Sistierung des Wachstums aufzuheben — In 45 %, R. Gelatine trat in den ersten 24 Stunden nur in der unmittelbaren Nähe von Proteinstoffen (Kasein) eine schwache Keimung ein, ohne deutlichen Chemotropismus; nach 48 Stunden allgemeine Keimung, aber es war, obschon die Schläuche die zehnfache Länge der Pollenkörner erreicht hatten, nirgends Chemotropismus zu sehen, offenbar weil die Diffusion inzwischen zu weit vorgeschritten war, vielleicht auch infolge einer Herabsetzung der chemotropischen Sensibilität.

Vallota purpurea (vgl. Fig. 1 und 2) und Haemanthus globosus, die beide vollkommen ungeschützte Sexualorgane besitzen, führen auch einen Pollen, der nicht nur in Zuckerlösungen verschiedenster Konzentrationen, sondern auch in reinem Wasser (resp. reinem Agar) sehr gut keimt und demgemäß für gewisse Versuche sehr geeignet ist, bei denen der Narcissuspollen versagt. Außer den Proteochemotropismus konnte an den Pollenschläuchen dieser beiden Pflanzen ein ausgeprägter Saccharochemotropismus festgestellt werden, der aller Warscheinlichkeit nach auf einer besonderen Sensibilität beruht. Über die betreffenden Versuche ist schon im allgemeinen Teile (p. 476) berichtet worden. In Bezug auf den Proteochemotropismus stimmen Vallota und Haemanthus vollkommen mit Narcissus überein.

Zephyranthes candidus und Z. Atamascorum. Gute Keimung in $5^{\circ}/_{0}$ R. Ag., weniger gut in $0.75^{\circ}/_{0}$ aber in beiden Fällen deutlicher Chemotropismus gegen Alkalialbuminat, Parakasein und Helicoproteid.

Crinum capense. Gute Keimung in $5-10\,^0/_0$ R. Ag., schöner Chemotropismus gegen Alkalialbuminat, Mucinalkali und Globulin.

Galanthus nivalis. In $10^{0}/_{0}$ R. Ag. gleichmäßige Keimung im ganzen Präparat, ausgeprägter Chemotropismus gegen frisch koaguliertes Eigelb (aus Hühnerei). In $15^{0}/_{0}$ R. Ag. erhebliche Beschleunigung der Keimung in der Nähe von Pflanzenprotein und Alkalialbuminat, hier auch Chemotropismus.

Leucojum aestivum. In 20% R. Ag. Keimung nur in der Nähe von Proteinfragmenten (Diastase); die in der unmittelbaren Nähe austreibenden Schläuche zeigen deutlichen Proschemotropismus, dann kommt eine Zone, wo die Diastase allerdings Keimung, aber keinen Chemotropismus auslöst, und schließlich das Areal mit ungekeimten Körnern.

Leucojum vernum. In 15% und 20% R. Ag. nach drei Stunden keine Keimung außer in der Mitte von Alkalialbuminat, hier auch Chemotropismus; Kristallin und Mucinalkali vermögen keine Keimung auszulösen.

Bromeliaceae.

Billbergia amoena. In reinem Agar und in 1,5% R. Ag. gute Keimung und schöner Chemotropismus gegenüber Pflanzenprotein, die Schläuche wachsen in die Proteinsubstanz hinein, und bilden schließlich, nach Art der Haemanthusschläuche, ein dichtes Knäuel. Auch frisch koaguliertes Eigelb rief einen deutlichen Proschemotropismus hervor.

Hingegen gaben Kulturen mit *Billbergia*pollen in Zuckergelatine mit Rücksicht auf den Chemotropismus nur negative Resultate: die Körner keimten ziemlich gut in 6—12% Rohrzucker-Gelatine, allein die Schläuche wuchsen an Fragmenten von Diastase, Globulin, Mucin, Mucinalkali und Pflanzenprotein vollkommen vorbei.

Irideae.

Iris Pseudacorus. In 5—15 % R. Agar treibt der Pollen lange, stark windende Schläuche, welche von koag. Ovalbumin, Alkalialbuminat und Helicoproteid stark angezogen werden.

Sisyrinchium Bermudianum. In 0,15% R. Agar gute Keimung und Proschemotropismus in der Nähe von Alkalialbuminat.

Pontederiaceae.

Pontederia cordifolia. In 1 % R.-Gelatine im allgemeinen nur sporadische Keimung, aber in der Nähe von Fragmenten aus Ovalbumin und Alkalialbuminat regelmäßige Schlauchbildung und deutlicher Proschemotropismus: die Schläuche wachsen in langen Bogen auf dies Proteinfragment zu, dessen keimungsanregende Wirkung sich auch auf eine periphere Zone erstreckt, wo kein Chemotropismus ausgelöst wird.

In 7.5% R. Agar erfolgt außerordentlich schnelle Keimung, in einigen Minuten werden lange Schläuche gebildet, die gegen Kasein, Globulin und Mucinalkali deutlichen Proschemotropismus zeigen.

Dicotyledones.

Salicineae.

Der Pollen der bekanntlich völlig ungeschützten Salixblüten keimt sehr gut in reinem Wasser oder in schwachen Zuckerlösungen, zeigt aber unter den gegebenen Versuchsbedingungen einen relativ schwach hervortretenden Chemotropismus. Immerhin reagierten die Pollenschläuche von Salix caprea in 8% R.-Ag. deutlich positiv auf dialysiertes Ovalbumin. Unter gleichen Umständen übte auch die Narbe von Salix caprea eine deutliche Anziehung aus.

Betulaceae.

Betula lenta. In 20% R. Ag. lokalisierte Keimung um Fragmente von Alkalialbuminat, hier ebenfalls Proschemotropismus.

Corylaceae.

Corylus Avellana. In reinem Agar (1 %) ziemlich gute Keimung, am besten in der Nähe von Proteinsubstanz, z. B. Alkalialbuminat; hier sind die Schläuche lang, gewunden und zeigen unverkennbaren Proschemotropismus.

Die Pollenschläuche von Corylus sind in Agarkulturen ungewöhnlich langlebig. Nach einem Aufenthalt von 7 Tagen im Agartropfen waren die Schläuche noch vollkommen lebenskräftig, nachdem sie inzwischen erheblich gewachsen waren und sich wiederholt dichotomisch verzweigt hatten.

Urticaceae.

Urtica urens. Der Pollen keimt ziemlich schlecht in reinem Agar oder 1% R.-Ag., zeigt aber gegen Diastase und koag. Ovalbumin einen unverkennbaren Proschemotropismus.

Cactaceae.

Cereus grandiflorus. Ziemlich gute Keimung in 20% R. Agar, Proschemotropismus gegen Diastase und koag. Ovalbumin.

Ranunculaceae.

Aconitum pyrenaicum. In 2% R. Ag. platzen einige Körner, die meisten treiben aber wohl ausgebildete Schläuche, die von koag. Ovalbumin proschemotropisch gereizt werden. In 10% R. Ag. rasche, gleichmäßige Keimung und ebenfalls Proschemotropismus.

Thalictrum aquilegiifolium. In 15% R. Ag. sporadische Keimung; in der Nähe von koag. Ovalbumin allgemeine Keimung und deutlicher Proschemotropismus.

Aquilegia atropurpurea. In $20^{0}/_{0}$ R. Ag. ziemlich allgemeine Keimung hochgradige Beschleunigung; in der Nähe von koag. Ovalbumin; hier deutlicher Proschemotropismus. In $25^{0}/_{0}$ R. Ag. Keimung nur an den Proteinkörnern, in $30^{0}/_{0}$ R. Ag. gar keine Keimung.

Paeonia albiflora. In 20% a. Agar nach 3 Stunden lokale Keimung an den Körnern von koag. Ovalbumin, hier sehr schöner Proschemotropismus; sonst keine

Keimung. Nach 6 Stunden dasselbe Bild, Chemotropismus wenn möglich noch besser. — In 5%, R. Ag. war nach 2 Stunden allgemeine Keimung, aber kein deutlicher Chemotropismus gegen Ovalbumin. Nach weiteren zwei Stunden unverkennbarer Proschemotropismus: die Schläuche streben in langen Bogen nach dem Proteinstoff hin. Nach 16 Stunden sind die Schläuche so durcheinander gewachsen, daß der Chemotropismus nicht mehr sichtbar ist.

Ranunculus Lingua. In reinem Agar nur lokale Keimung an Körnern von koag. Ovalbumin, hier auch Proschemotropismus.

Papaveraceae.

Papaver Rhoes. In 10% R. Ag, gute Keimung und deutlicher Proschemotropismus gegen koag. Ovalbumin. — In 10% R. Gelatine schon nach einer halben Stunde beginnende Keimung, die aber nur zu sporadischer Schlauchbildung führt; kein Chemotropismus.

Cruciferac.

Die Pollenkörner der von mir untersuchten Cruciferen (Hesperis matronalis, H. violacea, Lunaria rediviva, Cardamine pratensis) keimen ziemlich unregelmäßig in künstlichen Nährlösungen und zeigen unter diesen Umständen meistens einen wenig ausgeprägten Proteochemotropismus. Indessen wird die Keimung fast immer durch Proteinstoffe lokal gefördert, und in hochkonzentrierten R. Agarlösungen (35%) habe ich wiederholt Bilder gesehen, die für das Vorhandensein eines Proteochemotropismus sprechen. Wirklich eindeutige Bilder, die man sonst bei so vielen Pflanzen haben kann, sah ich eigentlich nie bei den Cruciferen.

Capparidaceae.

Cleome gigantea. In 2—10 % R. Ag. schöne Keimung und ausgeprägter Proschemotropismus gegen koag. Ovalbumin.

Resedaceae.

Reseda luteola. In 5% R. Ag. schnelle, gleichmäßige Keimung, aber kein deutlicher Chemotropismus gegen Alkalialbuminat und koag. Ovalbumin. In 10-15% R. Ag., wo die Keimung langsamer geschieht, bewirken die erwähnten Proteinstoffe und Globulin einen unverkennbaren Proschemotropismus.

Hypericaceae.

Hypericum perforatum. In 5% R. Ag. nach $1^1/2$ Stunde Keimung, aber nur in der Nähe von Ovalbumin, hier auch deutlicher Proschemotropismus

Euphorbiaceae.

Der Pollen der untersuchten Euphorbiaceae (Mercurialis perennis. M. annua, splendens Euphorbia, Rucinus communis) keimt auffallend schlecht sowohl in Agarwie in Gelatinelösungen mit und ohne Zucker. Im allgemeinen wird doch die Keimung durch Proteinstoffe merkbar befördert, die anscheinend auch Proschemotropismus bewirken. Auf Grund der weniger guten Kondition der Pollenschläuche war dieser Chemotropismus oft ziemlich undeutlich.

Tropaeolaceae.

Tropacolum majus. In 30% R. Ag. schon nach 15 Minuten allgemeine, weit gegangene Schlauchbildung und deutlicher Chemotropismus gegen Alkalialbuminat, Kasein, Globulin, Vitellin, Mucinalkali, Pflanzenprotein. In 20% R. Ag. noch 1aschere Schlauchbildung, aber nach 15 Minuten noch kein sicherer Chemotropismus. der aber nach weiteren 30 Minuten recht deutlich hervortritt. In 10% R. Ag. nur sporadische Keimung, reichlicher in der Nähe von Proteinfragmenten, aber kein Chemotropismus, auch nicht nach 20 Stunden, wo allgemeine Keimung eingetreten ist.

In 10—20% R. Gelatine waren nach 15 Minuten sämtliche Körner geplatzt; keine einzige Keimung.

Balsaminaceae.

Impatiens scabrida. In $15\,\%$ R. Ag. deutlicher Chemotropismus gegen Alkalialbumina und koaguliertes Ovalbumin, In R. Gelatinekeimung, aber kein Chemotropismus.

Rutaceae.

Ruta graveolens. In 10% R. Gelatine keine Keimung, wohl aber in 5—10% R. Agar; in letzterem Falle auch schöner Proschemotropismus gegen Alkalialbuminat und koag. Ovalbumin. — In reinem Agar wurde (im August bei warmem, trockenem Wetter) ebenfalls Keimung (und Proschemotropismus) erhalten, hier aber nur in der unmittelbaren Nähe von Proteinfragmenten, die also auch hier eine durch den inneren Turgordruck entstandene Wachstumhemmung zu heben vermochten. Bei einer später angesetzten Kulturserie (25. September bei feuchtem Wetter) erfolgte auch in reinem Agar allgemeine Keimung, wahrscheinlich weil der größere Feuchtigkeitsgehalt der Luft die wasseranziehende Kraft der Pollenkörner herabgesetzt hatte.

Staphylcaceae.

Staphylea trifoliata. Der Pollen keimt fast ebensogat wie Narcissuspollen in 20% R. Gelatine; anfangs treiben die Körner meistens zwei, unter Umständen drei gleich lange Schläuche, von denen aber meistens nur einer eine erheblichere Länge erreicht; in der ersten Stunde sind diese Schläuche oft halbkreisförmig gekrümmt, wachsen aber bald mehr gerade und zeigen dann einen ausgeprägten Proschemotropismus gegen Pflanzenprotein und dialysiertes Eigelb. Der Chemotropismus, der nach einigen Stunden sich über eine Fläche mit einem Durchmesser von mehreren Millimetern erstreckt, ist bei dieser Art ebenso auffallend wie bei den Narcissineen.

Staphylea pinnata. Der ziemlich schlecht ausgebildete Pollen keimt nur sporadisch in 20% R. Gelatine, die ausgewachsenen Schläuche zeigen aber einen ebenso deutlichen Proteochemotropismus wie die der vorigen Art.

Sapindaceae.

Aesculus Hippocastanum. Der Pollen keimt gut in $10\frac{6}{0}$ R. Gelatine (oder 5% Traubenzucker-Gelatine); die Schläuche, welche schon in zehn Minuten eine beträchtliche Länge erreichen, werden von Proteinstoffen intensiv angelockt: wie die

Staphyleaschläuche wachsen sie anfangs ziemlich indifferent, biegen aber allmählich in weiten Bogen nach dem Proteinstoff hin (Diastase, Ovalbumin, Globulin, Hämoglobin und Nuklein).

Aesculus rubricaulis: wie die vorige Art.

Acerineae

 $Acer\ tataricum.$ In $10^0/_0$ R. Gelatine Proschemotropismus gegen Diastase, Ovalbumin, Globulin, Legumin, Nuklein.

Malpighiaceae.

 $Malpighia\ glabra.$ Ziemlich schlechte Keimung in $5\,^0/_0$ R. Agar, aber unverkennbarer Chemotropismus gegen Alkalialbuminat.

Rhamnaceae.

Ceanothus azureus. In zwei Stunden sehr gute Keimung in $2^0/_0$ R. Agar und ausgeprägter Chemotropismus gegen Alkalialbuminat und Kasein; die Schläuche wachsen in langen Bogen wie die von Tradescantia. — An solchen Stellen, wo viele Pollenkörner als isolierte Massen zusammenliegen, bilden die austreibenden Pollenschläuche zusammengewundene Knäuel, offenbar infolge negativen Aërotropismus.

Crassulaceae.

Cotyledon sp. In $10^{9}/_{0}$ R. Ag. lokal beschleunigte Keimung und ausgeprägter Chemotropismus gegen Alkalialbuminat und koag. Ovalbumin. (Vgl. Fig. 4.)

Sempervivum montanum. Gute Keimung in $5^0/_0$ R. Ag. und intensiver Chemotropismus gegen Ovalbumin, Alkalialbuminat und Diastase.

Echeveria metallica. In $3^0/_0$ Gelatine sehr rasche Keimung und deutlicher Chemotropismus gegen koag. Ovalbumin. In reiner Gelatine ebenfalls normale Keimung, aber langsamer, sonst alles wie in R. Gelatine. In $10^0/_0$ R. Agar gleichmäßige Keimung, aber erst nach 4-5 Stunden, schöner Chemotropismus gegen Ovalbumin.

Pachyphytum bracteatum: wie Echeveria.

Da die Pollenkörner der ungeschützten Sempervivumblüten meistens sehr gut in reinem Wasser resp. reinem Agar keimen, so wurde der Sempervivumpollen (vorzugsweise Sempervivum montanum) für Versuche über den Saccharochemotropismus benutzt. Die Resultate dieser Versuche sind schon im allgemeinen Teile mitgeteilt worden.

Hydrangeaceae.

Deutzia gracilis. In $10-15^0/_0$ R. Ag. gute Keimung und deutlicher Chemotropismus gegen koag. Ovalbumin, erheblich schwächer gegen Alkalialbuminat.

Pomaceae.

Crataegus monogyna. In 5 und 10 $^0/_0$ R. Ag. gute Keimung und auffallende Beschleunigung durch Proteinstoffe, aber kein deutlicher Proteochemotropismus. In $15\,^0/_0$ R. Ag. ebenfalls Beschleunigung durch Alkalialbuminat und Ovalbumin, wahrscheinlich auch Chemotropismus. In $20\,^0/_0$ R. Ag. anfänglich nicht, aber nach acht Stunden sehr deutlicher Proschemotropismus gegen Alkalialbuminat, Ovalbumin, Kasein und Pflanzenprotein; die Schläuche erreichen meistens in weiten Begen den Reiztoff.

Rosaccae.

Rubus odoratus. Nach drei Stunden gute Keimung in 15% R. Ag. und deutlicher Proschemotropismus gegen koag. Ovalbumin, weniger deutlich gegen Alkalialbuminat. In 25% R. Ag. wird die Keimung durch Proteinstoffe stark beschleunigt, und in 30% R. Ag. keimen nur diejenigen Körner, die sich in der Nähe eines Proteinfragments befinden; sehr schöner Chemotropismus gegen koag. Ovalbumin.

Drupaceae.

Prunus avium. In 1% R.-Gelatine deutlicher Proschemotropismus gegen koag. Ovalbumin (und auch gegen die eigene Narbe).

Papilionaccac.

Oxytropis montana. In 15% R. Agar sehr rasche Keimung, besonders in der Nähe von Proteinfragmenten, Andeutung von Chemotropismus, aber zahlreiche Platzungen. In 30% R. Ag. nach drei Stunden nur Keimung in der Nähe von Proteinfragmenten, hier sehr schöner Chemotropismus.

Lathyrus latifolius. In 5—10% R. Ag. ziemlich rasche Keimung und kein deutlicher Chemotropismus gegen Proteinstoffe; in 20% R. Ag. dagegen langsame Keimung und nur in der Nähe der Proteinfragmente, die in diesem Falle einen sehr schönen Proschemotropismus bewirken.

Baptisia leucantha. In 10% R. Ag. Keimung nur in der Nähe von Proteinstoffen (Globulin und Pflanzenprotein); daselbst auch Proschemotropismus.

Loasaccac.

Mentzelia Lindleyana. In 10—15% R. Ag. schöne Keimung und sehr ausgeprägter Proschemotropismus gegen Alkalialbuminat, koaguliertes Ovalbumin, Helikoproteid.

Datiscaceae.

Datisca cannabina. Der Pollen keimt gut und gleichmäßig in 1—2% R. Agar. In 1% R. Ag. erfolgt in kurzer Zeit Keimung im ganzen Präparate und ausgezeichneter Proschemotropismus gegen Alkalialbuminat, koag. Ovalbumin, Legumin, Kasein, Parakasein, Vitellin, Globulin, Helicoproteid, Nuklein, Pseudonuklein, und alkoholbehandelten Thymus. In 2% R. Agar erfolgt während der ersten drei Stunden Keimung nur in der unmittelbaren Nähe der soeben erwähnten Proteinstoffe, welche gleichzeitig intensiven Chemotropismus hervorrufen. Allmählich tritt doch Keimung im ganzen Präparate ein, und der Chemotropismus wird dann oft weniger deutlich.

Begoniaceae.

Begonia hybrida. In 15% R. Agar gleichmäßige Keimung, deutlicher Chemo-Zeitschrift für Botanik. I. 32 tropismus gegen koaguliertes Ovalbumin, und auch, obwohl weniger deutlich, gegen Alkalialbuminat. In 1,2% R. Agar ebenfalls gute Keimung; Alkalialbuminat und Globulin wirken unter diesen Umständen etwas schädlich, so daß manche Körner in der unmittelbaren Nähe des Proteinstoffs ohne Schlauchbildung absterben; die ausgewachsenen Schläuche zeigen aber deutlichen Proschemotropismus.

Lythraceae.

Lythrum Salicaria. Die Pollenschläuche dieser Art erinnern durch ihre stark ausgebildete chemotropische Empfindlichkeit an die einschlägigen Verhältnisse bei Narcissus Tazetta. Aus den Versuchsprotokollen mag folgendes angeführt werden:

- 18. Juli, warmer, sonniger Tag: in 5% R. Agar viele Platzungen, aber sehr schöner Chemotropismus gegen Alkalialbuminat, koag. Ovalbumin, Helicoproteid, Vitellin und Globulin.
- 30. Juli, regnerisches, ziemlich kaltes Wetter: in $5^0/_0$ R. Agar gute Keimung, aber nur in der Nähe von Proteinstoffen; daselbst auch eine starke Wachstumsbeschleunigung, so daß die chemotropisch gereizten Schläuche erheblich länger sind als die an der Grenzzone befindlichen, bei denen allerdings Keimung, aber kein Chemotropismus induziert wurde.

Die Schläuche großer, mittelgroßer und kleiner Körner zeigen in bezug auf Chemotropismus keine Unterschiede.

 $Heimia\ salicifolia.$ In $1^0|_0$ R. Ag. schöner Chemotropismus gegen Alkalialbuminat.

Aristolochiaceae.

Aristolochiaelegans. In $10^0|_0$ R. Agar nur sporadische Keimung, aber deutlicher Chemotropismus gegen koag. Ovalbumin.

Ericaceae.

Rhododendron arboreum. In reinem Wasser resp. reinem Agar keimen $10-15^0$ der Pollenkörner, wobei jede Tetrade meistens nur einen Schlauch treibt; dagegen sehr reichliche Schlauchbildung in der Nähe von Proteinfragmenten und hier auch schöner Proschemotropismus.

Primulaceae.

Primula obconica und P. chinensis. In 5% R. Ag. ziemlich gute Keimung und unverkennbarer Chemotropismus gegen Alkalialbuminat und koag. Ovalbumin.

Cyclamen europaeum. In 10% R. Ag. gute Keimung, aber am besten in der Nähe eines Proteinstoffs, wo auch Proschemotropismus (Alkalialbuminat, Kasein).

Lysimachia punctata. In 20% R. Ag. nach 2 Stunden Keimung nur in der Nähe von Proteinstoffen (koag. Ovalbumin), hier sehr schöner Chemotropismus. In 20% R. Gelatine nach 2 Stunden Keimung, im ganzen Präparate aber kein deutlicher Chemotropismus. Nach 20 Stunden allgemeine Keimung in 20% R. Ag., Chemotropismus verwischt.

Hydrophyllaceae.

Whitlawia campanulacea. In 10—15% R. Ag. schöne Keimung in der Nähe von Proteinstoffen (Ovalbumin, Globulin), sonst nicht; sehr deutlicher Proschemotropismus. Alkalialbuminat wirkt etwas schädlich, aber doch proschemotropisch. In 10—25% R.-Gelatine schlechte Keimung, die gebildeten Schläuche reagieren aber deutlich proschemotropisch auf koag. Ovalbumin.

Analoge Resultate wurden auch erhalten mit dem Pollen von Phacelia congesta, Ph. tanacetifolia, Cosmanthus fimbriatus.

Boraginaceae.

Symphytum officinale. In $10\,\%$ R. Agar im allgemeinen nur sporadische Keimung, aber ziemlich reichliche Schlauchbildung in der Nähe von Alkalialbuminat, daselbst auch ausgeprägter Chemotropismus. In $15-20\,\%$ R. Ag. keimte der benutzte Pollen überhaupt nicht.

Plantaginaceae.

Plantago media. In 5% R. Ag. ziemlich gute Keimung, deutlicher Proschemotropismus gegen koag. Ovalbumin.

Solanaceae.

Schizanthus pinnatus. Gute Keimung in 10% R. A., Beschleimigung durch Alkalialbuminat, das auch Proschemotropismus bewirkt.

Nicotiana Sanderae und Nicotiana rustica wie Schizanthus.

Scrophulariaceae.

Digitalis purpurea. Ziemlich gute Keimung in 20°/₀ R. Ag., deutlicher Chemotropismus gegen Alkalialbuminat. In R. Gelatine kein Proteochemotropismus.

Feronica longifolia. In 10% R. Agar sehr gute Keimung, und deutlicher Chemotropismus gegen koag. Ovalbumin; die Schläuche wachsen in langen Bogen auf den Proteinstoff zu, ebenso schön wie die *Tradescantia*schläuche in schwachen Zuckerlösungen.

Linaria vulgaris. Der Pollen keimt etwas schlechter, sonst wie Veronica.

Pedicularis palustris. In $5^0/_0$ R. Ag. rasche ausgiebige Keimung und ziemlich deutlicher Chemotropismus gegen koag. Ovalbumin. In $10^0/_0$ R. Ag. ebenfalls gute Keimung und sehr ausgeprägter Chemotropismus gegen koag. Ovalbumin und Alkalialbuminat. In $17^0/_0$ R. Ag. keine Keimung.

Gesneraceac.

Rhytidophyllum tomentosum. In $10^{9}/_{0}$ R. Ag. gute Keimung und deutlicher Proschemotropismus gegen koagaliertes Ovalbumin, Alkalialbuminat, Globulin und Helikoproteid.

Mit Rhytidophyllum stimmen Isoloma hirsuta und Columnea frutescens überein.

In Zuckergelatine wurde mit dem Pollen der Gesneraceen in bezug auf den Che-

motropismus nur negative Resultate erhalten, obwohl die meisten Pollenkörner normal ausgebildete Schläuche trieben.

Olcaccae.

Syringa vulgaris. In $20^{\,0}|_0$ R. Agar deutlicher Chemotropismus gegen Pflanzenprotein.

Olea verrucosa. In $2^0/_0$ R. Ag. nur sporadische Keimung, ausgiebig in der Nähe von Kasein- und Globulinfragmenten, wo auch Proschemotropismus.

Gentianaceae.

Gentiana Saponaria. In $2^{\,0}/_{0}$ R. Ag. ziemlich schlechte Keimung außer in der Nähe von Proteinsubstanz, die in hohem Grade keimungsanregend und lebenserhaltend wirken. Ausgeprägter Chemotropismus gegen koag. Ovalbumin, Kasein (sehr kräftig), Parakasein, Helikoproteid.

Gentiana Pneumonanthe. Pollen in bezug auf die Keimung in Kulturflüssigkeiten sehr launenhaft: in $5\,^0/_0$ R. Ag. unter Umständen recht schöne Keimung, bisweilen auch gar keine. Proteinstoffe wirken doch immer keimungsanregend; schöner Proschemotropismus gegen Kasein, Vitellin, Globulin.

Erythraea litoralis und E. glomerata: wie Gentiana.

Loganiaceae.

Buddleya Lindleyana. In $2^0|_0$ R. Ag. Keimung hauptsächlich auf die unmittelbare Nähe der Proteinfragmente beschränkt; deutlicher Chemotropismus gegen koag. Ovalbumin, Kasein und Helikoproteid.

Lobeliaceae.

Lobelia fulgens. Nach 5 Stunden in $10^0/_0$ R. Agar beginnende Keimung im ganzen Präparate, aber in der Nähe von Albuminfragmenten lange Schläuche, die einen ausgeprägten Proschemotropismus zeigen.

Isotoma longiflora. Gute Keimung in $10^{0}/_{0}$ R. Agar, starke Beschleunigung in der Nähe von Albumin- und Globulinfragmenten, daselbst auch schöner Proschemotropismus. In Zucker-Gelatine ebenfalls Keimung, aber in bezug auf den Chemotropismus nur negative Resultate.

Cinchonaceae.

Penthas carnea. In $5^{\,0}/_0$ R. Agar gute Keimung, aber starke Beschleunigung durch Proteinsubstanzen. Kräftiger Proschemotropismus gegen koagaliertes Ovalbumin, Alkalialbuminat, Kasein und Helikoproteid; die Schläuche wachsen oft in langen Bogen auf den Reizstoff zu, dem sie sich später in einer an Haptotropismus erinnernder Weise anschmiegen.

Mit Manettia sp. und Hamelia patens: wie Penthas.

Galiaceae.

 $\mathit{Galium\ verum}.$ In $5^0|_0$ R. Agar deutlicher Chemotropismus gegen koag, Ovalbumin und Globulin.

Caprifoliaceae.

Viburnum Lantana. Die Pollenschläuche der Viburnumarten erinnern durch ihre große chemotropische Empfindlichkeit, die auch in Gelatinelösungen gut erhalten wird, an Narcissus Tazetta. In 1—5 %, R. Gelatine erfolgte schöner Proschemotropismus gegen Diastase, Ovalbumin, Vitellin, Globulin, Kristallin, Hämoglobin und Nuklein. In Körnchen von »Proteinsubstanz aus Pflanzen« drangen die stark proschemotropisch gereizten Schläuche hinein und erreichten die dreifache Länge der nicht gereizten; auch treten unter dem Einfluß der Proteinstoffe wiederhölt Verzweigungen der Pollenschläuche auf. — Mit Pollen von Viburnum nitidum und Viburnum Opulus wurden ähnliche Resultate erhalten, hingegen nicht mit Pollen von V. Tinus, was vielleicht mit der schwachen Ernährung der benutzten Topfpflanzen zusammenhing.

Lonicera totarica. In 20% R. Gelatine ausgeprägter Proschemotropismus gegen Pflanzenprotein, das doch anscheinend außerdem eine gewisse Giftwirkung ausübt.

 $Sambucus\ racemosa.\ \ In\ \ \iota^0|_0\ \ R.\ \ Gelatine\ \ deutlicher\ Proschemotropismus\ gegen$ Diastase, weniger gegen Pflanzenprotein.

Literaturverzeichnis.

- Bang I., Biochemie der Zelllipoide, Ergebnisse der Physiologie, 1907, VI. Jahrg. p. 131—186.
- —, Biochemie der Zelllipoide, Ergebnisse der Physiologie, 1909, Jahrg. p. 463—523. Brown and Morris, Journal of the chemical Soc. 1893, p. 660.
- Bruck, Berliner klinische Wochenschrift 1907, Bd. 44, p. 793.
- Büchner, Zuwachsgrößen und Wachstumsgeschwindigkeiten bei Pflanzen, Inauguraldissertation, 1901.
- Burck, Preservatives of the stigma against the generation of foreign pollen, Akad. v. Wet. Amsterdam. Proceeding 1900, Vol. III, p. 264.
- Czapek, Weitere Beiträge zur Kenntnis der geotropischen Reizbewegungen 1898, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 32, p. 174.
- —, Zur Physiologie des Pollens, Ber. d. deutsch. bot. Gesellschaft, 1905, Bd. 23, p. 504.
- —, Über die Selbststerilität einiger Blüten, Botanische Zeitung, 1907, Bd. 65, Abt. I, p. 77.
- Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, Zweite Aufl. 1908.
- Kniep, Über Chemotaxis der Bakterien, 1906, Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 43, p. 215. Kny, Sitzber. des bot. Vereines der Provinz Brandenburg, 12. Juli 1881.
- Lidforss, Zur Biologie des Pollens, 1895, Jahrb, für wiss. Botanik, Bd. 29, p. 1.
- -, Weitere Beiträge zur Biologie des Pollens, 1898, Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 33.
- —, Über den Chemotropismus der Pollenschläuche, Ber. der deutsch. bot. Gesellsch., 1899, Bd. 17, p. 236.
- —, Studier öfver pollenslangarnes irritationsrörelser I, Lunds Universitets Årskr., 1901, Bd. 37, Afd. 2, No. 4.

Lidforss, Studiet öfver pollenslangarnes irritationsrörelser II, Lunds Universitets Årskrift, N. F., 1906, Afd. 2, Bd. 1, No. 6.

Lilienfeld, Über den Chemotropismus der Wurzeln, Beihefte zu Botanisches Centralblatt, 1905, Bd. 19, Abt. 1, Heft 1 p. 131.

Meyer, Arthur, Über Bildung von Stärkekörnern aus Zuckerarten, Mannit und Glyzerin, 1886, Bot. Zeitung No. 5-8.

Miyoshi, Über Chemotropismus der Pilze, Bot. Zeit., 1894.

-, Über Reizbewegungen der Pollenschläuche, Flora, 1894b, Bd. 78, p. 76.

Molisch, Über die Ursache der Wachstumsrichtungen bei Pollenschläuchen, Sitzb. der Wiener Akad. Math.-naturw. Kl. I, Januar 1889.

—, Zur Physiologie des Pollens, Sitzber. der Wiener Akad. Math.-naturw. Kl. 102, I, 1893, p. 423.

Müller, Paul Th., Vorlesungen über Infektion und Immunität, Jena, 1909.

Newcombe and Rhodes, Chemotropism of roots. The botanical Gazette, 1904, Vol. 37, No. 1.

Pfeffer, Untersuchungen aus dem botanischen Institut in Tübingen, 1888, Bd. II, Heft 3, p. 582.

-, Pflanzenphysiologie, 1904, Bd. II.

Sammet, Untersuchungen über Chemotropismus und verwandte Erscheinungen bei Wurzeln, Sprossen und Pilzfäden, 1905, Jahrb. f. w. Botanik, Bd. 41, p. 661.

Strasburger, Über fremdartige Bestäubung, 1886. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 18, p. 92. Wroblewski, Über die chemische Beschaffenheit der Diastase usw., Zeitschrift f.

physiologische Chemie, 1898, Bd. 24, p. 173.

Figurenerklärung.

- Fig. 1. Pollenschläuche von Vallota~purpurea in 3 proz. Rohrzuckergelatine mit Diastase gereizt.
- Fig. 2. Pollenschläuche von Vallota purpurea in 2 proz. Rohrzuckergelatine mit einem Stück aus dem Gelben eines gekochten Hühnereies gereizt. Die Schwärzung ist durch Osmiumdämpfe hervorgerufen.
- Fig. 3. Pollenschläuche von *Haemanthus puniceus*, in 10 proz. R.-Ag, mit einem Stück vom rohen Kalbfleisch gereizt.
- Fig. 4. Pollenkörner von Cotyledon sp. in 5 proz. R.-Ag. mit Alkalialbuminat gereizt. Keimung nur in der Nähe der Proteinstoffe, hier auch Proschemotropismus.
- Fig. 5. Osmotropismus bei Pollenschläuchen von *Tropaeolum majus*, die sich am Rande eines allmählich austrocknenden Zucker-Agarpräparats befinden. Die meisten Schläuche sind bei der Aufnahme an der Spitze geplatzt.

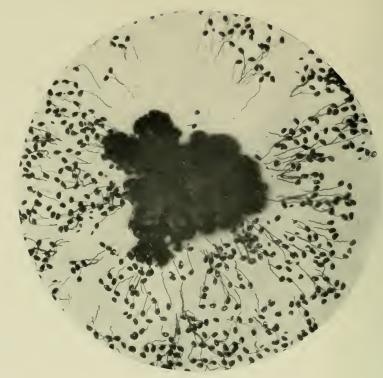


Fig. 1.

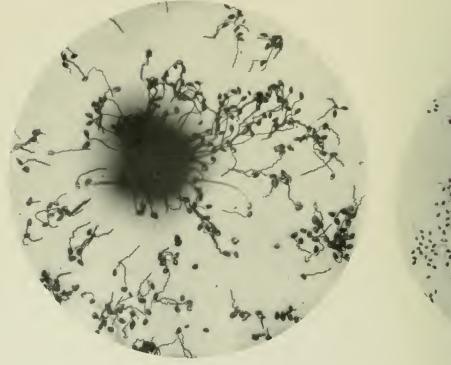


Fig. 2.

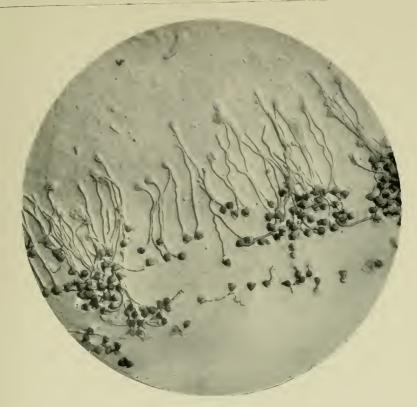
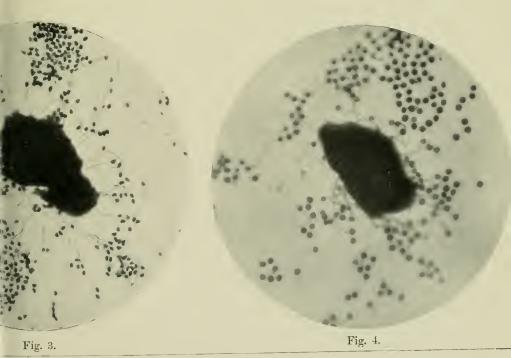


Fig. 5.



av Fischer in Jena.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: 1

Autor(en)/Author(s): Lidforss Bengt

Artikel/Article: Untersuchungen über die Reizbewegungen der

Pollenschläuche. I. Der Chemotropismus. 443-499