

Über die Chemotaxis der Marchantia-Spermatozoiden.

Von

Åke Åkerman (Lund).

Die Untersuchungen der letzten Jahre über die chemotaktischen Reizbewegungen haben ergeben, daß die Spermatozoiden gewisser Pteridophyten außer der spezifischen Empfindlichkeit für Apfelsäure ebenfalls eine, wenn auch weniger stark ausgeprägte, Reizbarkeit gegenüber gewissen Metallionen besitzen. Für die Spermatozoiden der Farne zeigte zuerst Buller¹⁾, daß sie außer von Apfelsäure auch von Kalium- und Rubidiumsalzen angelockt werden. Es folgten dann die Untersuchungen Shibatas²⁾ über die Salvinia-Spermatozoiden, welche außer der Apfelsäureempfindlichkeit eine starke Reizbarkeit gegenüber Calcium- und Strontiumsalzen aufzeigen. Schließlich wurde gleichzeitig von Shibata³⁾ und Lidforss⁴⁾ nachgewiesen, daß auch die Equisetum-Spermatozoiden, für welche die Apfelsäure als das spezifische Reizmittel erkannt wurde, intensiv von Calcium- und Strontiumsalzen angelockt werden, während dagegen Kaliumsalze eine ausgeprägte (chemotaktische) Repulsionswirkung ausüben.

Es gibt indessen auch einige Pteridophytengruppen, wo man allerdings das spezifische, (= das bei der »natürlichen« Heranlockung der Spermatozoiden wirksame) Reizmittel erkannt hat, wo aber die Prüfung auf andere Reizbarkeiten noch aussteht. Hierher gehören z. B. die Selaginellaceen, deren Spermatozoiden nach Pfeffer von Apfelsäure angelockt werden, ferner die

¹⁾ Annals of Botany 1900. **14**, 543.

²⁾ The botanical Magazine 1905. **19**, 41.

³⁾ Ebenda.

⁴⁾ Ber. d. deutsch. bot. Gesellsch. 1905. **23**, 314.

Lycopodium-Spermatozoiden, deren Empfindlichkeit gegenüber Zitronensäure neuerdings von Bruchmann¹⁾ festgestellt wurde, und schließlich die *Marchantia-Spermatozoiden*, die nach den Untersuchungen von Lidforss²⁾ sehr energisch von Proteinstoffen angelockt werden. Allerdings liegen in bezug auf die letzteren einige negative Angaben von Pfeffer³⁾ vor, nach denen die geprüften Gemische von Kalium-, Ammonium- und Natriumsalzen keine positive Reizwirkung hervorbringen sollen.

Auf Veranlassung von Dr. Lidforss unternahm ich im vergangenen Frühling eine Untersuchung über das Verhalten der *Marchantia-Spermatozoiden* gegenüber Mineralsalzen. Die hierbei erhaltenen Resultate, die teilweise positiv ausfielen, teile ich im folgenden mit.

Methodisches.

In meinen Versuchen kam immer die Pfeffersche Kapillarmethode zur Verwendung, und zwar benutzte ich Kapillaren, die einen lichten Durchmesser von 0,05—0,15 mm besaßen und auf einer Strecke von 5—8 mm mit der zu untersuchenden Flüssigkeit injiziert waren. Die Spermatozoiden befanden sich im reinsten destillierten Wasser; um ihre Bewegung genau verfolgen zu können, erwies es sich fast immer notwendig, bei Auerlicht zu mikroskopieren. Da die *Marchantia-Spermatozoiden*, wie schon Lidforss angegeben, gegenüber den Verbrennungsprodukten des hiesigen, von Schwefel stark verunreinigten Leuchtgases sehr empfindlich sind, so wurde immer für möglichst gute Ventilation im Arbeitszimmer gesorgt.

Die Entscheidung, ob ein gewisser Stoff eine proschemotaktische Einwirkung auf die *Marchantia-Spermatozoiden* ausübt oder nicht, ist erheblich kapriziöser als wenn es sich z. B. um Filicineen- oder Equisetum-Spermatozoiden handelt. Wie schon Pfeffer⁴⁾ hervorgehoben, bewirkt das Bestreben der *Marchantia-Spermatozoiden* nach gleichmäßiger Verteilung in der Flüssigkeit fast immer, daß in kurzer Zeit einige Spermatozoiden in die Kapillare hineindringen, und wenn dann ihre Bewegungs-

¹⁾ Flora 1909. 99, 193.

²⁾ Jahrb. f. wissenschaftl. Bot. 1904. 41, 46.

³⁾ Unters. aus dem bot. Inst. in Tübingen 1884. 1, 367.

⁴⁾ l. c. S. 435.

energie, sei es durch chemische Giftwirkung, sei es durch das wiederholte Anprallen an die innere Kapillarwand, geschwächt wird, so sind tatsächlich die Bedingungen einer Ansammlung gegeben. Ein anderer Umstand, der nicht übersehen werden darf, und der sich immer geltend macht, wenn man mit bedeckten Tropfen und nicht allzu langen Flüssigkeitssäulen (in den Kapillaren) arbeitet, ist wie Lidforss gezeigt hat, die aërotaktische Reizbarkeit dieser Spermatozoiden. Die betreffenden durch Aërotaxis hervorgerufenen Ansammlungen treten besonders stark hervor, wenn die Kapillaren mit verdünnten Lösungen gefüllt sind, und ich habe demgemäß ausschließlich mit unbedeckten Tropfen gearbeitet. Um in zweifelhaften Fällen ganz sicher zu gehen, plazierte ich stets neben die mit dem eventuellen Reizstoff gefüllte Kapillare eine Kontrollkapillare, welche dieselbe Flüssigkeit wie das Außenmedium enthielt. Eine auf Giftwirkung beruhende Ansammlung konnte im allgemeinen durch die bald eintretende Bewegungslosigkeit der eingedrungenen Spermatozoiden ohne Schwierigkeit erkannt werden. Als allgemeines Kriterium für die Wirksamkeit resp. Wirkungslosigkeit eines bestimmten Stoffes verwertete ich immer das Eintreten resp. das Ausbleiben einer Ansammlung vor der Kapillarmündung.

Die benutzten Präparate.

Der größte Teil der Präparate, die für meine Untersuchung zur Verwendung gelangten, waren von der Firma Merck als purissima bezogen. Einige seltenere Präparate habe ich durch die Liebenswürdigkeit des Herrn Dozenten Holmberg vom hiesigen Universitätslaboratorium bekommen. Die geprüften Verbindungen waren die folgenden:

Kaliumchlorid	Natriumchlorid
Kaliumbromid	Natriumnitrat
Kaliumjodid	Natriumsulfat
Kaliumnitrat	Natriummalat
Kaliumsulfat	Natriumtartrat
Kaliumchlorat	Natriumkarbonat
Kaliumphosphat (K_2HPO_4)	Natriumoxydhydrat
Kaliumferrocyanid	Ammoniumchlorid
Kaliumacetat	Ammoniumnitrat
Kaliumoxalat	Ammoniumsulfat

Kaliummalat	Ammoniumoxalat
Kaliumtartrat	Magnesiumchlorid
Kaliumglykolat	Magnesiumnitrat
Saures Kaliumsulfat	Magnesiumsulfat
Saures Kaliumphosphat (KH_2PO_4)	Kupfersulfat
Kaliumkarbonat	Quecksilberchlorid
Kaliumoxydhydrat	Ferrosulfat
Kaliumnatriumtartrat	Zinksulfat
Rubidiumsulfat	Cobaltchlorur
Rubidiumnitrat	Salzsäure
Caesiumsulfat	Salpetersäure
Calciumchlorid	Schwefelsäure
Calciumnitrat	Apfelsäure
Strontiumnitrat	Weinsäure

Die Wirkungen der untersuchten Verbindungen auf die *Marchantia-Spermatozoiden*.

Von den untersuchten Salzen erwiesen sich sämtliche Kaliumsalze, ferner die Rubidiums Salze und das Caesiumsulfat¹⁾ als ausgeprägte proschemotaktische Reizmittel. Aus meinen Versuchsprotokollen mögen folgende Einzelheiten mitgeteilt werden.

$\frac{1}{10}$ mol. Kaliumchlorid: momentane Ansammlung vor der Kapillarmündung; die lebhaft schwärmenden Spermatozoiden dringen ziemlich rasch in die Kapillare hinein, sodaß nach fünf Minuten das Gesichtsfeld außerhalb der Kapillare ganz leer ist.

$\frac{1}{20}$ mol. KCl. Resultat dasselbe wie mit $\frac{1}{10}$ mol. KCl.

$\frac{1}{50}$ mol. KCl. Vor der Mündung noch immer starke Ansammlung. Die eingedrungenen Spermatozoiden scheinen erheblich lebhafter zu sein als die in der Außenflüssigkeit und schwärmen noch nach einer guten $\frac{3}{4}$ Stunde energisch.

$\frac{1}{100}$ mol. KCl. Sehr rasche und schöne Ansammlung in der Kapillare.

$\frac{1}{500}$ mol. KCl. Noch deutliche Ansammlung in der Kapillare.

$\frac{1}{1000}$ mol. KCl. Schwache Ansammlung, die doch, besonders durch Vergleich mit einer nebenliegenden Kontrollkapillare, regelmäßig konstatiert werden konnte.

¹⁾ Ich verdanke dies Präparat Herrn Prof. Overton. Andere Caesiumverbindungen konnte ich nicht prüfen.

Mit Lösungen, die geringere Mengen als $\frac{1}{1000}$ mol. KCl. enthielten, wurden keine positiven Resultate erhalten.

Analoge Wirkungen wie das Chlorkalium üben nun die übrigen untersuchten Kaliumsalze — ohne Ausnahme — auf die Marchantia-Spermatozoiden aus. Sogar Kaliumkarbonat und Kalihydrat verhalten sich als positiv wirkende Chemotropica, die eindringenden Spermatozoiden sterben aber, wie ja zu erwarten war, schnell ab, sodaß die Kapillarmündung bald mit Leichen voll gepfropft wird.

Außer den Kaliumsalzen üben die zwei geprüften Rubidiumsalsze sowie das Caesiumsulfat eine deutliche prochemotaktische Reizwirkung aus und zwar in Konzentrationen zwischen $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{500}$ mol.

Steigt die Konzentration des Kaliumsalzes über $\frac{1}{5}$ mol., so kommt allerdings eine starke Ansammlung vor der Kapillare zustande, und die Spermatozoiden dringen auch in die Kapillare hinein, finden aber hier bald ihren Tod. Eine osmotaktische Reizbarkeit ist bei den Marchantia-Spermatozoiden offenbar nicht vorhanden.

Die Natriumsalze reizen, soviel ich habe finden können, die Marchantia-Spermatozoiden weder positiv noch negativ. Allerdings habe ich, wenn mit hohen Konzentrationen ($\frac{1}{5}$ — $\frac{1}{10}$ mol.) gearbeitet wurde, eine ziemlich ansehnliche Ansammlung in der Kapillare erhalten, diese wird aber sicher nicht durch chemotaktische Reizung veranlaßt. Die unter diesen Umständen eingedrungenen Spermatozoiden gehen nämlich bald zugrunde, sei es durch Wasserentziehung, sei es weil die Natriumionen in so hohen Konzentrationen eine schädigende Giftwirkung ausüben, und in dieser Weise kommt dann allmählich eine Anhäufung von Spermatozoiden zustande. Indessen habe ich mit Na-Salzen niemals die charakteristischen wolkenähnlichen Ansammlungen vor der Kapillare bekommen, die sich in Versuchen mit K-Salzen von mittlerer Konzentration regelmäßig einstellen. In Konzentrationen unterhalb $\frac{1}{20}$ mol. scheinen die Na-Salze den Marchantia-Spermatozoiden gegenüber gänzlich indifferent zu sein.

Mit den geprüften Calciumsalzen wurden ungefähr dieselben Resultate erhalten wie mit Natriumsalzen. Einige durch

hohe Konzentration veranlaßte Repulsionswirkungen konnte ich hier nicht — ebensowenig wie mit Natriumsalzen — feststellen.

Hingegen scheinen Ammoniumsalze in Konzentrationen von $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{20}$ mol. eine gewisse, wenn auch schwache Repulsionswirkung auszuüben. In verdünnteren Lösungen sind sie aber ganz wirkungslos.

Wie die Ammoniumsalze verhalten sich auch die untersuchten Magnesiumsalze gegenüber den *Marchantia-Spermatozoiden*.

Deutlich hervortretende Repulsionswirkungen werden von den Salzen gewisser Schwermetalle erzielt. So z. B. genügt ein Zusatz von $\frac{1}{10000}$ mol. HgCl_2 , um das Eindringen der *Spermatozoiden* in eine mit $\frac{1}{1000}$ mol. KCl beschickte Kapillare zu verhindern. Bei einer Verdünnung von $\frac{1}{100000}$ mol. HgCl_2 überwiegt dagegen die positiv anlockende Wirkung des Kalisalzes. Auch CuSO_4 übte auf die *Spermatozoiden* eine kräftig abstoßende Wirkung aus, dabei auch eine starke Giftwirkung. Repellierend, obwohl in erheblich geringerem Grade, wirkten auch die untersuchten Salze von Eisen, Kobalt und Zink. Die Tatsache, daß die betreffenden Schwermetallsalze ihre abstoßende Wirkung schon in ganz niedrigen Konzentrationen ausüben, beweist, daß es sich in diesen Fällen um Repulsionswirkungen chemotaktischer Art handelt; eine osmotaktische Reizbarkeit scheint, wie schon hervorgehoben, diesen *Spermatozoiden* völlig abzugehen.

Überblickt man die jetzt referierten Befunde, so stellt es sich heraus, daß sämtliche untersuchten Kaliumverbindungen und außerdem die geprüften Rubidium- und Caesiumsalze imstande sind, die *Marchantia-Spermatozoiden* proschemotaktisch zu reizen. Daß indessen diese Wirkung nicht von den undissoziierten Salzmolekeln, sondern von den allen diesen Salzen gemeinsamen K-Ionen ausgeht, kann nach dem, was uns gegenwärtig über den Zustand der Salze in Wasserlösungen bekannt ist, fast als selbstverständlich gelten¹⁾. Was die in den betreffenden Salzen vorhandenen Anionen betrifft, so üben sie, wie schon Pfeffer nachgewiesen, sicher keine chemotaktische Wirkung aus. Dies geht unter anderem auch daraus hervor,

¹⁾ Schon in cmm $\frac{1}{20}$ n. Lösung sind die gewöhnlichen Salze fast vollständig dissoziiert.

daß sämtliche untersuchten Kaliumsalze eine gleich starke proschemotaktische Wirkung hervorbringen, und ferner daraus, daß z. B. die Na- und Ca-Salze verschiedener Säuren sich in chemotaktischer Beziehung ganz gleich verhalten. Demgemäß habe ich nicht, ebensowenig wie Shibata¹⁾ bei *Salvinia*, finden können, daß die Sulphat-, Phosphat-, Acetat- und Oxalat-Ionen, die nach Buller²⁾ die Farnspermatozoiden reizen sollen, irgend welche Einwirkung auf die *Marchantia*-Spermatozoiden ausüben.

Die freien Säuren, die ich geprüft habe, bewirkten alle in Konzentrationen von $\frac{1}{10}$ bis $\frac{1}{1000}$ mol. eine ausgesprochene Repulsion. Irgendwelche Anlockung konnte auch in sehr verdünnten Lösungen nicht festgestellt werden. Aller Wahrscheinlichkeit nach geht die Repulsionswirkung von den H-Ionen aus. Für diese Annahme spricht auch die Tatsache, daß die sauren Kalisalze, die ich geprüft habe, in Konzentrationen von $\frac{1}{10}$ mol. schöne Ansammlungen von lebhaft schwärmenden Spermatozoiden vor der Kapillarmündung hervorriefen, während dagegen dieselben Salze bei einer Verdünnung von $\frac{1}{100}$ mol. fast wirkungslos waren. Vermutlich beruht dies darauf, daß bei einer Konzentration von $\frac{1}{10}$ mol. die Zahl der H-Ionen im Vergleich zu den K-Ionen noch gering ist, während bei steigender Verdünnung dies Verhältnis nach der entgegengesetzten Seite verschoben wird.

Reiz- und Unterschiedsschwelle. Verschiedene Sensibilitäten der *Marchantia*-Spermatozoiden.

Die Reizschwelle der Kaliumsalze liegt, wie wir schon gesehen haben, ziemlich hoch im Vergleich mit derjenigen der Proteinstoffe. Während in den Versuchen Lidforss'³⁾ eine deutliche, wenn auch schwache Anlockung mit 0,0005 % Diastaselösungen, resp. 0,001 % Hämoglobinlösungen erhalten wurde, erlischt die anziehende Kraft der Kaliumsalze, sobald die Konzentration der Lösung unter $\frac{1}{1000}$ mol. (0,01 %) herabgeht. Eine ganz exakte Bestimmung der Reizschwelle läßt sich ja mittels der Kapillarmethode überhaupt nicht erreichen, und

¹⁾ The Bot. Magaz. 1905. 19, 41.

²⁾ l. c. S. 543.

³⁾ l. c., S. 71.

besonders bei den *Marchantia-Spermatozoiden* treten infolge der schon im vorigen besprochenen Umstände gewisse Schwierigkeiten hinzu, ganz abgesehen davon, daß die chemotaktischen Eigenschaften dieser Spermatozoiden in sehr hohem Grade von Alter, Ernährung der Mutterpflanze, Beschaffenheit der Laboratoriumsluft usw. beeinflußt werden. Soviel ist aber sicher, daß die Reizschwelle für Kaliumsalze nicht über $\frac{1}{500}$ mol. und nicht unter $\frac{1}{1000}$ mol. gelegen ist.

Was die Unterschiedsschwelle betrifft, so geht aus meinen Versuchen hervor, daß, wenn ein Kaliumsalz im Außenmedium vorhanden ist, die Kapillarflüssigkeit wenigstens die 40fache Menge der betreffenden Kaliumverbindung enthalten muß, wenn eine Anlockung zustande kommen soll. Etwas anders scheinen die Verhältnisse in bezug auf die Unterschiedsschwelle für Eiweißstoffe, denn hier genügt, wie ich gefunden habe, die 20fache Konzentration einer Hämoglobinlösung, um einen deutlichen Reizerfolg zu bewirken. Ich halte es aber für sehr möglich, daß dieser Unterschied nur durch die langsamere Diffusion des Hämoglobins und das längere Erhaltenbleiben des Konzentrationsgefälles verursacht wird. Jedenfalls stimmen die *Marchantia-Spermatozoiden* in bezug auf die Unterschiedsschwelle ziemlich gut mit den *Farn-Spermatozoiden* überein, während nach Shibatas Untersuchungen die *Isoëtes-Spermatozoiden* für einen Reizerfolg die 300—400fache Konzentration des Chemotropicums verlangen¹⁾.

Es fragt sich schließlich, ob die Kaliumsalze und die Proteinstoffe durch denselben Perzeptionsakt wahrgenommen werden, oder ob die *Marchantia-Spermatozoiden* zwei verschiedene Sensibilitäten für die beiden Stoffgruppen besitzen. Nach dem gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse von den chemotaktischen Reizerscheinungen scheint die letztere Alternative die weitaus wahrscheinlichere zu sein, immerhin müßte diese Frage natürlich experimentell beantwortet werden. Hierbei machen sich aber gewisse Schwierigkeiten geltend, da z. B. ein direkter Vergleich zwischen Lösungen von Proteinstoffen und solchen von Kalisalzen nicht gut durchführbar ist, und zwar schon wegen der noch herrschenden Unsicherheit in bezug auf die Mole-

¹⁾ Shibata, Jahrb. f. wiss. Bot. 1905. 41, 574.

kulargewichte der Proteinstoffe. Wenn man aber die relativ sichergestellten Molekulargewichte, etwa das von Hämoglobin (14,800) ins Auge faßt, so ersieht man sofort, daß ein direkter Vergleich von äquimolekularen Kaliumnitrat- und Hämoglobinlösungen, wegen der übermäßigen prozentigen Konzentration der letzteren, eigentlich ausgeschlossen ist. Ich habe deshalb einen anderen Weg eingeschlagen, um vergleichbare Werte zu erhalten, und bin ich von den unteren Schwellenwerten der beiden Stoffgruppen ausgegangen. Da die Reizschwelle für Kalinitrat etwa 0,01% beträgt, für Hämoglobin 0,001%, so läßt sich erwarten, daß die beiden Stoffe, wenn ihre Konzentrationen von der Reizschwelle aus auf das zehnfache erhöht werden, einen annähernd gleichen Reizeffekt erzielen werden. Von dieser Überlegung ausgehend habe ich die betreffenden Versuche in folgender Weise durchgeführt.

Um zu entscheiden, ob die Empfindlichkeit für Proteinstoffe durch Kalisalze beeinträchtigt werde, wurde der Versuch so angestellt, daß die Außenflüssigkeit 0,1% Kaliumnitrat, die Kapillarflüssigkeit 0,1% Kaliumnitrat + 0,01% Hämoglobin enthielt. Unter diesen Umständen fand eine ganz normale Ansammlung in der Kapillare statt, woraus man schließen darf, daß die Empfindlichkeit gegen Proteinstoffe von Kalisalzen nicht beeinträchtigt wird.

Zu analogen Ergebnissen führte der umgekehrte Versuch, worin das Aussenmedium 0,01% Hämoglobin, die Kapillare 0,01% Hämoglobin + 0,1% Kalisalz enthielt. Auch hier wurde eine intensive Anlockung der Spermatozoiden konstatiert.

Demgemäß muß es als bewiesen gelten, daß die Marchantia-Spermatozoiden zwei verschiedene Sensibilitäten besitzen, und zwar eine für Proteinstoffe, eine für Kaliumsalze¹⁾.

Zusammenfassung.

Außer von Proteinstoffen werden die Marchantia-Spermatozoiden von Kalium-, Rubidium- und Caesiumsalzen prochemotaktisch gereizt.

¹⁾ Daß die Rubidium- und Caesiumsalze durch denselben Perzeptionsakt wie die Kaliumsalze wahrgenommen werden, erscheint mir sehr wahrscheinlich, doch wurde ich durch Mangel an Material daran verhindert, dieser Frage näher zu treten.

Die Reizschwelle liegt für Kaliumsalze ungefähr bei $\frac{1}{1000}$ mol.; die Unterschiedschwelle beträgt für Kaliumsalze das 40-fache, für Proteinstoffe das 20-fache der Konzentration des Außenmediums.

Kaliumsalze und Proteinstoffe werden von den Marchantia-Spermatozoiden durch verschiedene, von einander unabhängige Perzeptionsakte wahrgenommen.

Natrium- und Calciumsalze sind nicht imstande die Marchantia-Spermatozoiden chemotaktisch zu reizen, hingegen bewirken Magnesium- und Ammoniumsalze schwache, die Salze der Schwermetalle starke Repulsionserscheinungen.

Sämtliche durch Salze hervorgerufenen Reizbewegungen sind chemotaktischer Natur. Eine osmotaktische Reizbarkeit scheint diesen Spermatozoiden völlig abzugehen. Dagegen zeigen sie, wie schon Lidforss gefunden, eine deutliche Aërotaxis.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Botanik](#)

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: [2](#)

Autor(en)/Author(s): Akerman Ake

Artikel/Article: [Über die Chemotaxis der Marchantia-Spermatozoiden. 94-103](#)