Über Traumatotaxis und Chemotaxis des Zellkernes.

Von

Gaston Ritter.

Im Jahre 1884 beobachtete Tangl an in feuchten Sägespänen gehaltenen Zwiebeln von Allium cepa eine Verlagerung des Kernes und des Protoplasmas der äußeren Epidermis infolge Verwundung. Die von ihm dafür verwendete Bezeichnung »traumatrope Reaktion« wurde später durch den Ausdruck Traumatotaxis ersetzt. Man versteht darunter die Erscheinung, daß bei Verwundung von Zellen die Kerne und das Plasma der benachbarten intakten Zellen sich an die der Wundfläche zugekehrte Zellwand anlagern, dort kurze Zeit liegen bleiben, um dann wieder in ihre normale Lage zurückzukehren. Allmählich werden auch Zellen, die weiter von der verletzten Stelle entfernt sind, von der Reaktion ergriffen, doch klingt die Intensität der Traumatotaxis mit der Entfernung von der Wunde ab. Die Ausbreitung des Reizes über mehrere Zellen hinweg, brachte Tangl auf die Vermutung, daß die Inhalte der einzelnen Zellen miteinander in Verbindung stehen müßten. Diese Schlußfolgerung führte ihn zur Entdeckung der Plasmodesmen, wodurch die Auffassung der Pflanzenzelle als allseitig geschlossene Kammer, die nur auf osmotischem Wege mit den angrenzenden in Beziehung stände, aufgegeben werden mußte.

Vierzehn Jahre später untersuchte Nestler eine Reihe von Mono- und Dicotyledonen, Pteridophyten, Bryophyten und höheren Algen auf ihr Verhalten gegen Verwundungen hin. Traumatotaxis trat bei jeder Versuchspflanze ein, und zwar in allen Organen (Blatt, Stengel oder Wurzel), sowie in allen Geweben, die normalen lebenden Inhalt führen. Auch spielte die Art der Verletzung (Schnitt, Stich oder Brandwunde) keine wesentliche Rolle. Ferner konnte Nestler feststellen, daß in den annähernd isodiametrischen Epidermiszellen der Blattoberseite von Trades-

cantia zebrina die traumatotaktische Kernverlagerung gleichmäßig in Richtung der Radien von der Stich- resp. Brandwunde aus stattfindet. In den Schließzellen der Spaltöffnungen erfolgt nach ihm keine Verlagerung, selbst wenn die Zellen direkt an eine Wunde angrenzen. Jenseits der Schließzellen kann aber wieder Reaktion eintreten. Nestler sowie Tangl beobachteten auch, daß bei Längseinschnitten, d. h. bei in Richtung der Längenausdehnung der Zellen verlaufender Wundfläche, die Kerne in Reizstellung bleiben und nicht wieder an ihre ursprüngliche Stelle zurückkehren.

An diese Beobachtungen reihen sich diejenigen von Němec aus dem Jahre 1901 an. Er verwundete Wurzelspitzen von Allium cepa und stellte dann die Schnelligkeit der Ausbreitung der Wundreiz-Reaktion fest. Da aber der Hauptschwerpunkt der Arbeit Němec' im Versuche des Nachweises von Reizleitungsbahnen im Zellumen, den sogenannten »Neurofibrillen« liegt, so untersuchte er nur diejenigen Organe auf Wundreizleitung hin, in denen er auch jene Plasmastrukturen fand. Er beobachtete, daß die Fortpflanzung der traumatotaktischen Reaktion am raschesten in jenen Zellen stattfand, in denen auch Fibrillenbündel in vollkommenster Ausbildung festgestellt werden konnten. Die Existenz derartiger Plasmastränge mit fibrillärer Struktur ist aber von anderen Autoren (Haberlandt, Fitting und Kienitz-Gerloff) in Frage gestellt worden.

Über die Ursache der Traumatotaxis sind bis jetzt nur Vermutungen bekannt geworden. Miehe äußert sich dahin, daß die Verwundung die Zellen zu erneutem Wachstum zwecks Wundverschlusses veranlasse. Der Kern nähert sich dann der Stelle stärksten Wachstums, was ja nach Haberlandts Ansicht stets der Fall sein soll. Miehe betrachtet danach die Regeneration, die, wenn auch nicht stets, so doch in vielen Fällen der traumatotaktischen Kernverlagerung folgen kann, als Zweck und Ursache der Traumatotaxis.

Auch die Frage, ob sich der Kern aktiv oder passiv bewege, wurde in der Literatur schon vielfach berührt, aber nicht beantwortet. Miehe beobachtete an in traumatotaktischer Stellung befindlichen Kernen der Blattepidermis von Hyacinthus eine »leichte Lappung am Wundpole, die dem Kerne ein

amöbenartiges Aussehen verlieh«. Er stellte die Formveränderung jedoch nur an fixiertem Material fest; ein Verkürzen der Kernfortsätze und ein Auftreten von neuen, also amöboide Bewegung, hat er nicht beobachtet. Auch war die »Lappung« des Kernes nicht eine allgemein auftretende Erscheinung.

Die Aufgabe der vorliegenden Untersuchung war nun, einen Beitrag zur Frage nach den Ursachen der Traumatotaxis zu liefern. Vor allem war zu prüfen, ob die traumatotaktische Kernverlagerung durch das Eindiffundieren minimaler Stoffmengen aus den verwundeten in die intakten Zellen hervorgerufen wird. Ob also, mit anderen Worten, Traumatotaxis mit Chemotaxis identisch sei. Voraussetzung war, daß es eine Chemotaxis des Zellkernes gibt. Bewiesen wurde dies zwar bisher noch nicht, doch ließen die Erfahrungen Senns, daß die verschiedensten anorganischen und organischen Stoffe chemotaktisch auf die Chloroplasten von Funaria hygrometrica einwirken, auch für den Zellkern Chemotaxis als möglich erscheinen, da es ja auch sonst nicht an Analogien zwischen diesen beiden Organen des Protoplasmas fehlt. Die Frage dagegen, ob sich die Chloroplasten aktiv oder passiv bewegen, wurde bis jetzt noch nicht beantwortet, so daß sich über die Art und Weise der Wanderung des Kernes keine auf analoge Erscheinungen gestützte Vermutung aussprechen läßt.

Untersuchungsobjekt.

Bei der Wahl meines Untersuchungsobjektes richtete sich der Blick vor allen Dingen auf dünne Blätter und abgezogene Epidermen. Von ersteren, wie z. B. denjenigen von Funaria hygrometrica, sowie Elodea canadensis konnte kein Gebrauch gemacht werden, da die in den Zellen massenhaft vorhandenen Chlorophyll- und Stärkekörner den kleinen Kern vollständig verdecken. Unter den letzteren waren die Epidermen von Tulipa, Hyacinthus, Hemerocallis und Fritillaria wegen ihrer großen Kerne und langen Epidermiszellen sehr günstig, doch traten, wenn sie lebend abgezogen wurden, in den Zellen Kernverschiebungen und sogar Kernübertritte von einer Zelle zur andern ein, wie sie Miehe schon beobachtete und beschrieb. Derartige Objekte waren also für meine Ver-

suche nicht zu verwenden, und ich mußte nach einer Epidermis suchen, die sich loslösen läßt, ohne daß eine Kernverschiebung eintritt. Ferner mußte diese gut sichtbare Kerne in großen Zellen enthalten und sich möglichst lange am Leben erhalten lassen. Als ein solches Objekt bot sich mir die Epidermis der morphologischen Oberseite der Zwiebelschalen von Allium cepa, die als abgelöstes Häutchen in der Zwiebel liegt und ohne jede Störung herausgenommen und zu Versuchen benutzt werden kann. Unter ihr sind nämlich mehrere Schichten Parenchymzellen stark gequetscht, weshalb man schon beim raschen Auseinandernehmen der einzelnen Schalen diese Zellen stellenweise, oft auch ganz zerreißt und die Epidermis isoliert erhält. Auf der Innenseite dieser Haut sind nach ihrer Abhebung die Reste der zerrissenen Zellwände des Parenchyms stets sichtbar. Die einzelnen Zellen der Epidermis sind durch aggregierte Plasmodesmen miteinander verbunden; ihre Kerne sind linsenförmig und im lebenden, ruhenden Zustande am Rande stark eingebuchtet, wie es auch Zimmermann für Allium Porrum abbildet. Betrachtet man die Haut von der Fläche, so findet man den Kern stets in der Mitte der Zelle liegen, nie an einer der Seitenwände. Schnitte zeigen den Kern im wandständigen Protoplasma eingebettet und der Außenwand angelagert. - Auch Tangl hat mit der Epidermis der Schalen von Allium cepa gearbeitet, doch benutzte er die Außenepidermis. Bei allen Versuchen dieser Arbeit ist, das sei nochmals hervorgehoben, stets die innere Epidermis gemeint. Diese wurde in der Regel der Konvexseite der Schale glatt aufgelegt, wodurch eine feste Unterlage für sie gewonnen wurde. Um zu untersuchen, ob die Art der Aufbewahrung nach erfolgter traumatischer Reizung einen Einfluß auf die Kernverlagerung ausübe, wurde das Objekt nach der Verwundung je in eine feuchte Kammer, destilliertes Wasser, ruhendes und stark fließendes Leitungswasser gebracht. allen diesen Fällen konnte jedoch kein Unterschied im Verlaufe der Reaktion wahrgenommen werden, so daß ich bei meinen weiteren Untersuchungen die Epidermis nach erfolgter Reizung stets in eine feuchte Kammer brachte. Verschiedene Sorten von Allium cepa ergaben keine Differenzen.

Bei Versuchen, wo es auf genaue Untersuchung des Zellinnern ankam, wurde mit Chromsäure + Essigsäure + Osmiumsäure nach Flemming fixiert und dann mit Hämatoxylin + Eisenalaun gefärbt. In anderen Fällen benutzte ich auch Juelsche Lösung als Fixierungsmittel. War jedoch nur die Lage der Kerne in ihrer Gesamtheit zu ermitteln, so wurde mit Essigsäure-Methylgrün fixiert und gefärbt, das den Vorteil hat rasch zu wirken.

Verlauf der Traumatotaxis.

Art der Verwundung. Zunächst wurde untersucht, wie sich die Kerne den verschiedenen Verwundungsmöglichkeiten gegenüber verhielten.

Nach einem senkrecht zur Längsachse der Epidermiszellen ausgeführten Quereinschnitt rückten die Zellkerne in der Mehrzahl der Fälle von der Zellmitte an eine der Seitenwände und dann an dieser entlang gegen die Wunde hin. Nach 18-19 Stunden waren die Kerne, umgeben von einer starken Plasmaansammlung der der Wundfläche benachbarten Wand angelagert, welches Stadium ich im folgenden als »maximale Reaktion« bezeichnen werde. Hierauf wanderten die Kerne in gleicher Richtung weiter, so daß sie nach 3-4 Tagen wieder an ihrer normalen Stelle angelangt waren. Die Protoplasmaansammlung verschwand während dieser Zeit. Von oben gesehen, legte der Kern während der traumatotaktischen Verlagerung einen im Uhrzeigersinne verlaufenden ellipsenförmigen Weg zurück. — Die Reaktion erfolgt übrigens nicht in allen Zellen gleich schnell und bleibt auch in einzelnen Zellen ganz aus. Beim Rückgange kehren die Kerne nicht immer genau an ihre Ausgangsstelle zurück, sondern bleiben oft an der Seitenwand liegen, ohne bis zur Zellmitte zu gelangen. Die Kernwanderung ist in 4-5 Zellängen sichtbar, und zwar nimmt mit wachsender Entfernung von der Wunde die Geschwindigkeit der Reaktion In den an die verletzten angrenzenden Zellen geht die Traumatotaxis zuerst zurück. In den entfernteren dauert es länger bis der Kern seine ursprüngliche Lage wieder eingenommen hat. Es sind demnach bei diesen die Kerne auch nicht in maximaler Reizstellung, wenn dies in den an die Wundfläche angrenzenden der Fall ist. Hiermit bestätigt sich

die Beobachtung Němecs, daß Reizrückgang nahe der Wunde schon eintritt, trotzdem am entfernteren Ende der Reiz noch fortschreitet.

Nach einem Längseinschnitt bewegt sich der Kern von der Außenwand direkt auf die der Wunde zugekehrte Seitenwand zu, wo er nach 14 Stunden eintrifft. (Maximum der Reaktion). Starke Plasmaansammlung findet nicht statt. Zurückwandern der Kerne konnte ich im Gegensatz zu den Angaben von Nestler sehr wohl beobachten, aber freilich nur in den von der Wunde entfernteren Zellen. In den direkt der Wundfläche anliegenden Zellen blieben die Kerne in »maximaler Reizstellung« bis zu dem nach mehreren Tagen eintretenden Tode der Zellen. Daß bei dieser Verwundungsart die maximale Reaktion rascher eintritt wie bei Querschnitten, ist wohl auf die kürzere Strecke, welche die Kerne zu durchwandern haben, zurückzuführen. Die Reaktion ist oft durch 15 Zellreihen hindurch sichtbar, doch ist die Wirkungssphäre des Wundreizes in Millimetern gemessen, nicht größer wie bei Ouereinschnitten. Die Epidermiszellen sind 3-4 mal so lang als breit.

Stichwunden töten die Zellen auf einer kleinen Fläche ab und stellen in ihrem Erfolg eine Kombination von Quer- und Längseinschnitt dar. In den Zellen, die mit der Schmalseite an die Wunde angrenzen, haben wir dieselbe Reaktion wie bei Quereinschnitten, während in jenen Zellen, die mit der Längsseite die Wundfläche berühren, die Reaktion ebenso verläuft wie bei Längseinschnitten.

Brandwunden, die mit einem fein ausgezogenen, glühenden Glasstabe erzeugt wurden, hatten denselben Effekt wie Stichwunden

Starker Druck auf die Zellen verursacht keine Reaktion, wie ich noch später experimentell beweisen werde. (Seite 37, c 3).

Veränderungen des Kernes während des traumatotaktischen Bewegung. — Bei Kernen in maximaler traumatotaktischer Stellung war nach Fixierung mit Chrom-Osmium-Essigsäure und schwachem Färben mit Hämatoxylin bei Quer- und Längseinschnitten das Chromatin an der der Wunde zugekehrten Kernseite angelagert. Amöboide Gestalt

oder Pseudopodien gegen die Wunde hin, wie sie Miehe beobachtete, waren in keinem Falle zu sehen. Eine Größenzunahme der Kerne nach erfolgter traumatotaktischer Reizung wurde schon von Nestler und Prowazek beobachtet. Ersterem fielen bei seinen Untersuchungen einzelne Kerne auf, die »zu bedeutender Größe« angeschwollen waren, während letzterer bei Ulva diese Erscheinung allgemein beobachtete. Messungen, die ich nach erfolgter maximaler Reaktion in den der Wunde anliegenden Zellen vornahm, ergaben eine allmähliche Größenzunahme der Kerne nach der Wunde zu. So waren z. B. die Kerne der an die Verletzung angrenzenden Zellreihe im Mittel 19,99 μ , die der folgenden Reihen 18,60 μ , 18,45 μ , 17,40 μ und 17 μ groß. Tritt nach Verlauf der Reaktion der normale Zustand wieder ein, so sind auch die Kerne auf Normalgröße zurückgegangen. Die folgenden Tabellen geben darüber Aufschluß.

I. Versuchsreihe (Veränderung der Kerngröße).

Jede Zahl (Größe in μ) bedeutet einen Kern, jedes Rechteck eine Zelle, so daß die Tabelle ein zusammenhängendes Epidermisstück darstellt, in der auch die Lage der Wunde angedeutet ist. Fixierungsmittel: Chrom-, Osmium-Essigsäure; Färbemittel: Hämatoxylin. Rechts vom Doppelstrich die das Resultat zeigenden Mittelwerte.

a)	Unverletzte	Epidermis	(21	h in	Wasser).

12	18	18	18	18	15	18	18	18	2 I	2 I	18	2 I	18	18	18	18	18	12	18	18,20
12	15	15	18	15	15	18	18	18	18	2 I	18	18	2 I	18	2 I	I 2	18	12	I 2	16,65
18	18	18	15	18	15	21	18	2 I	18	I 2	15	18	2 I	18	18	I 2	18	18	I 2	17,10
18	18	18	18	18	18	18	15	18	2 I	18	2 I	18	18	18	15	18	18	18	15	17,715
18	15	18	15	18	15	18	15	18	2 I	15	2 I	18	2 I	18	18	18	18	18	12	17,40

b) Verletzte Epidermis (24 h in Wasser).

	—			<u> </u>				<u> </u>							<u> </u>	_	—			<u>.</u>
			1		1 1		W:	und	e (Q	uers	schn	itt)	1			1		ı		
2 I	18	18	24	18	18	18	18	24	24	18	18	18	18	18	I 2	27	24	2 I	24	19,99
18	18	18	18	15	18	18	15	18	2 I	15	18	18	18	18	2 I	2 I	24	2 I	2 I	18,60
18	18	2 I	15	18	18	2 I	18	18	18	15	18	2 I	15	21	2 I	18	18	18	2 I	18,45
2 I	2 I	18	18	15	18	18	15	15	I 2	18	18	18	15	2 I	18	15	18	18	18	17,40
2 I	18	15	18	18	18	15	15	18	18	15	18	2 I	15	2 I	18	15	18	15	18	17,00

															_	<u> </u>			-	
	Wundc (Längseinschnitt)																			
39	42	42	39	42	42	39	39	39	30	36	24	36	39	24	36	33	30	30	36	35,85
24	36	36	30	36	33	36	39	36	33	30	30	36	33	24	36	33	24	27	24	31,80
33	33	36	30	30	33	30	33	36	33	27	30	24	33	21	30	30	24	30	24	30,00
36	30	30	33	30	30	30	33	27	33	30	27	24	30	18	30	30	2 I	30	30	29,10
36	30	24	27	30	33	30	30	27	30	30	27	2 I	30	2 I	27	27	21	24	27	27,60
c)	c) Verletzte Epidermis (3 × 24 h in Wasser).																			
	Wunde (Quereinschnitt)																			
			i			·	ui	l <u> </u>	\©"				., 	i						
27	2 I	18	18	24	24	15	18	24	2 I	24	18	18	2 I	18	2 I	24	18	18	18	20,40
18	2 I	2 I	2 I	Ι2	15	15	18	15	2 I	18	18	18	2 I	15	2 I	18	18	18	18	18,00
24	24	2 I	24	18	18	15	18	I 2	15	2 I	2 I	12	18	18	18	18	18	21	18	18,60
			18	18	21	18	15	12	2 I	2 I	18	2 I	15	15	18	18	18	I 2	18	17,40
18	18	15	10	10		1													i	-7,7

Äußere Einflüsse auf die Kernverlagerung. — Bevor weitere Untersuchungen vorgenommen werden konnten, mußte noch festgestellt werden, ob vielleicht das Licht oder die Schwerkraft einen Einfluß auf die traumatotaktische Kernverlagerung ausüben. Nach Nestler findet »im Lichte die Umlagerung energischer statt, wie in vollständiger Dunkelheit«. Entgegen dieser Beobachtung verhielten sich meine Objekte im Lichte wie im Dunkeln vollständig gleich. Ein Unterschied in betreff Geschwindigkeit, Größe oder Dauer der Reaktion konnte nicht wahrgenommen werden.

II. Versuchsreihe (Einfluß des Lichtes).

In Hyacinthengläsern wachsende Allium cepa-Zwiebeln wurden an der Stelle der größten Wölbung quer durchschnitten und dann in feuchte Glaskammern gestellt. Ein Teil der in dieser Weise behandelten Objekte wurde nun so an ein Fenster gestellt, daß die Sonne direkt die Wundfläche beschien. Ein anderer Teil wurde verdunkelt und vorsichtshalber noch in eine Dunkelkammer gebracht. Auch wurden durch Quer- und Längseinschnitt verletzte, in ruhendem Leitungswasser liegende Epidermen dem Sonnenlichte ausgesetzt und verdunkelt. Ein Unterschied in der traumatotaktischen Kernverlagerung konnte nie beobachtet werden.

Um zu untersuchen, ob die Schwerkraft die Kernverlagerung beeinflusse, wurden die verletzten Objekte in Wasser so aufgehängt, daß die Kerne sich in der Richtung der Schwerkraftwirkung, dieser entgegengesetzt oder senkrecht zu ihr bewegen mußten. Ein Unterschied in der Reaktionsgeschwindigkeit oder Reaktionsdauer konnte bei diesen Versuchsanordnungen nicht festgestellt werden. Es ist daher anzunehmen, daß die Schwerkraft, sowie auch, wie oben schon angegeben wurde, das Licht keine Wirkung auf die traumatotaktische Kernverlagerung ausüben.

Bedeutung des Protoplasmas für die Kernbewegung.

Beobachtungen an der lebenden Zelle. - Um die Lageveränderung des Kernes nach erfolgter traumatischer Reizung an der lebenden Zelle zu beobachten, waren die Zwiebelepidermen das geeignetste Objekt. Verwundete Epidermisstücke von Tradescantia discolor im Hängetropfen unter dem Mikroskop, starben, selbst wenn sie in schwachen Zuckerlösungen lagen, schon nach 3-4 Stunden ab. Allium cepa-Epidermisstücke konnten dagegen in dieser Weise einige Tage hindurch am Leben erhalten, und die Vorgänge in den Zellen dauernd verfolgt werden. War die angebrachte Verletzung ein Quereinschnitt, so war nach 13-15 Stunden in den Zellen, die direkt an die verwundeten angrenzten, eine sehr starke Protoplasmabewegung zu sehen, die 41/2 Tage lang andauerte. Es war deutlich zu verfolgen, wie der Kern von dem sich bewegenden Plasma an einer Seitenwand entlang geschoben wurde und dann während seiner maximalen Reizstellung in kurzen Zeiträumen abwechselnd Profil- und Flächenstellung zeigte, wobei er von Plasmasträngen gedreht und weiter gewälzt wurde. Die Protoplasmaströmung ist in den angegebenen Zeiten mit Okular 2 und Objektiv 5 (Winkel, Göttingen) sehr gut sichtbar, jedoch nur in der ersten und manchmal auch in der zweiten Zellreihe nächst der Wunde. Hat der Kern die maximale Reizstellung erreicht, so wird er sofort von dem Plasma wieder in seine ursprüngliche Lage zurückgebracht, worauf dann die Plasmabewegung nicht mehr zu sehen ist. Im großen und ganzen ist diese Strömung eine Rotation, doch treten auch Zirkulationsbewegungen dabei auf. Durch diese Rotationsbewegung wird die schon erwähnte (S. 5), geschlossene Bahn des Kernes bedingt. In einigen Fällen hörte die Protoplasmaströmung früher wie gewöhnlich auf; dann nahm auch der Kern seine normale Lage nicht wieder ein, sondern blieb an der Seitenwand liegen.

Aus diesen Beobachtungen wird man schließen können, daß es das Protoplasma ist, was direkt auf die Verwundung reagiert, und daß der Kern nur passiv von ihm mitgeschleppt Dafür spricht in erster Linie die Art der Vorwärtsbewegung des Kernes; er wird gewälzt und gedreht und zeigt selbst niemals eine amöboide Gestaltsveränderung. stand, daß die Kernbewegung erst zu einer Zeit sichtbar wird, wo das Protoplasma noch zu ruhen scheint, und daß sie auch in der dritten und folgenden Zellreihe eintritt, in denen eine Plasmabewegung überhaupt nie festzustellen ist, beweist nichts dagegen. Denn in diesen beiden Fällen handelt es sich eben um sehr viel langsamere Bewegungserscheinungen, die zwar an einer so groben Marke, wie sie der Zellkern darstellt, nicht aber an den viel kleineren Plasmaeinschlüssen beobachtet werden können. Wenn nun also die Bewegung des Kernes eine rein passive, und die als »maximale Reizstellung« bezeichnete Lage des Kernes nur ein Durchgangsstadium ist, so wird es zweifelhaft erscheinen, ob man hier von einer »Taxis« mit demselben Recht sprechen kann wie bei freibeweglichen Zellen. Es mag genügen hier auf diese Schwierigkeit hinzuweisen. Der Kürze wegen wird es gestattet sein, im folgenden weiter von Traumatotaxis zu sprechen.

Bei Längseinschnitten konnte ebenfalls nach 15 Stunden starke Zirkulationsströmung des Protoplasmas konstatiert werden. Nach 2 Tagen hatte diese jedoch aufgehört, obwohl sich die Kerne noch in »maximaler Reizstellung« befanden. Dies stimmt mit der früher mitgeteilten Beobachtung überein, daß hier der Kern nicht mehr an seinen normalen Standort zurückkehrt. Es zeigt sich also auch hier ein Zusammenfallen von Kernbewegung und Plasmaströmung.

Einfluß äußerer Faktoren auf die Plasmabewegung. — Bekannt ist, daß die Bewegung des Protoplasmas in der verschiedensten Art und Weise beeinflußt werden kann. Sie findet z. B. nur bei Sauerstoffgegenwart statt; hohe Temperatur verursacht eine Beschleunigung, während Narkotika, Mineralsäuren und Alkalien je nach ihrer Stärke auf die

Bewegung hemmend einwirken oder sie sofort zum Stillstande bringen. Wenn die traumatotaktische Kernverlagerung eine passive, nur von der Bewegung des Plamas abhängige ist, dann muß sie in gleicher Weise wie die Plasmastörung von diesen Außeneinflüssen abhängig sein. Die Versuche (III.) haben nun ergeben, daß in vollständig sauerstoffreiem Medium keine traumatotaktische Verlagerung des Kernes stattfindet, und daß hohe Temperaturen beschleunigend, Äther, Chloroform, Chloralhydrat, Mineralsäuren sowie Alkalien hemmend oder sistierend wirken. Es stimmen also diese Resultate mit unserer Ansicht von der passiven Lageveränderung des Kernes wohl überein; sie sind aber nicht geeignet diese Ansicht zu beweisen, da ja auch eine aktive Kernbewegung in ähnlicher Weise wie die Protoplasmaströmung beeinflußt werden könnte.

III. Versuchsreihe (Beeinflussung der Traumatotaxis durch verschiedene Außeneinflüsse).

Es bedeutet bei diesen, sowie den weiteren Versuchsangaben das Zeichen »o«, daß keine traumatotaktische Kernverlagerung stattfand, während ein Kreuz »+« schwache, und zwei Kreuze »++« normale Reaktion anzeigen. Unter »normaler Reaktion« ist die traumatotaktische Kernverlagerung, wie sie in Wasser oder einer feuchten Atmosphäre stattfindet, zu verstehen. Um die Wirkung der einzelnen Stoffe miteinander vergleichen zu können, wurde bei einigen Versuchen von Normallösungen ausgegangen. In den Fällen, wo die Zellen durch die Außenlösung getötet wurden, wird es jedesmal besonders angegeben.

- 1. Versuche im sauerstoffreien Medium:
- a) In einem Kippschen Apparate wurde aus Zn + HCl Wasserstoff entwickelt, und dieser durch destilliertes Wasser, 40/0 KMnO4 und KOH + Pyrogallussäure geleitet. Der auf diese Weise von giftigen Stoffen (As H3 usw.) und von Sauerstoff befreite H, strömte in den Rezipienten einer Luftpumpe, der vollständig unter mit Olivenöl bedecktem, ausgekochtem Wasser getaucht war. Der Rezipient war ganz mit diesem Wasser gefüllt und fest auf die am Boden des Wasserbassins liegende Glasplatte gepreßt. Nachdem unverletzte Zwiebelschalen in den Rezipienten gebracht waren, wurde durch Hochheben desselben und Durchleiten von H2 das Wasser aus ihm verdrängt. Sowie er auf diese Weise vollständig mit H2 gefüllt war, wurde er wieder auf die Glasplatte gepreßt, auf der sich die auf einem Drahtgestell senkrecht stehenden Zwiebelschalen befanden. So blieben die Objekte 31/2 Stunden hindurch in einem dauernden Strome von reinem Wasserstoff. Darauf wurden sie in dem ausgekochten Wasser unter der Ölschicht, ohne mit der Luft in Berührung gebracht zu werden durch einen Quereinschnitt verwundet und während 20 Stunden dem H. Strome ausgesetzt. Die Untersuchung ergab, daß keine traumatotaktische Kernverlagerung eingetreten war.

Wurde dagegen mit einem Dritteil Luft vermischter Wasserstoff verwendet, so trat in ihm traumatotaktische Kernverlagerung ein.

b) Die Versuche mit einer CO₂-Atmosphäre ergaben:

In CO2 verwundet und dann darin gelassen, o

weiter, sondern blieb in dem Stadium, in dem sie nach 2 oder 16 Stunden war.

In Luft, die 40% CO2 enthielt, fand die Reaktion wie in normalen Fällen statt.

2. Einfluß hoher Temperaturen:

Zwiebelschalen von Allium cepa mit durch Quer- und Längseinschnitte verletzter innerer Epidermis wurden, in Leitungswasser liegend, während der ganzen Versuchsdauer in einem Thermostaten bei $28 \, {}^1\!/_{\!2}{}^0$ gehalten. Das Wasser hatte diese Temperatur schon beim Einlegen der Objekte.

Nach 5 Stunden war bei Längseinschnitten schon maximale Reaktion eingetreten, wobei die Sphäre mit sichtbarer Traumatotaxis auffallend groß war. Bei Quereinschnitten war starke, jedoch noch nicht maximale Kernverlagerung eingetreten.

Nach 10 Stunden war bei Längseinschnitten keine weitere Änderung eingetreten. Bei Ouereinschnitten waren die Kerne in maximaler Reizstellung.

Nach 24 Stunden dasselbe wie nach 10 Stunden.

Nach 48 Stunden war bei Längseinschnitten maximale Reaktion nur noch in der direkt an der Wunde liegenden Zellreihe zu sehen. In der 2., 3. und folgenden Reihe war die Reaktion schon zurückgegangen. Bei Quereinschnitten war in über der Hälfte der Zellen die Reaktion ebenfalls schon vollständig vorbei. In den übrigen Zellen befanden sich die Kerne auf dem Rückwege zu ihrer Lage in der Zellmitte.

Nach 3 Tagen waren alle Zellen tot. Es konnte jedoch trotzdem noch nachgewiesen werden, daß bei Längseinschnitten in den der Wunde am nächsten liegenden Zellen die Kerne noch maximale traumatotaktische Stellung inne hatten, während bei Quereinschnitten keine Kerne mehr irgendwelche Reizstellung zeigten.

Dieselben Versuche wurden ferner auch bei einer konstanten Temperatur von 58° gemacht.

Nach 2 Stunden war bei Längseinschnitten in manchen Zellen schon maximale Reaktion eingetreten, während bei Quereinschnitten nur eine schwache Kernverlagerung sichtbar war.

Nach 6 Stunden waren alle Zellen tot. Die Kernuntersuchung ergab keinen Unterschied von dem bei 2 Stunden Versuchsdauer Gesagten.

3. Äther, Chloroform und Chloralhydrat:

Äther: a) Die verwundeten Schalenstücke über verdunstendem konzentriertem Äther in einer feuchten Kammer zeigten nach 20 Stunden Beginn der traumatotaktischen Kernverlagerung. Die Zellen waren alle lebend. Nach 40 Stunden war die Reaktion nicht weiter vorgeschritten; auch waren alle Zellen tot.

b) Wurden die verwundeten Schalenstücke über eine konzentrierte Lösung von Äther in Wasser gebracht, so war eine hemmende Wirkung dieses Narkotikums sichtbar, und zwar in schwächerem Maße wie bei dem Versuche a).

c) Die verwundeten Schalenstücke wurden in Ätherwasser in gut verschlossene Gefäße gelegt und dann dem diffusen Sonnenlichte ausgesetzt oder verdeckt in einer Dunkelkammer gehalten.

Bei $4^{\circ}/_{0}$ und $2^{\circ}/_{0}$ Ätherwasser trat im Lichte und im Dunkeln keine Reaktion ein. Bei $1^{\circ}/_{2}^{\circ}/_{0}$ Ätherwasser trat im Lichte in sehr vielen Zellen maximale Kernreaktion ein, im Dunkeln dagegen war nur in einigen wenigen Zellen schwache Kernverlagerung sichtbar. Da Josing fand, daß Protoplasmabewegung durch Äther in einer bestimmten Konzentration im Dunkeln schon sistiert wird, während sie im Lichte bei diesem Stärkegrad des Narkotikums noch fortdauert, so wäre $1^{\circ}/_{2}^{\circ}/_{0}$ Ätherwasser die im Dunkeln die Traumatotaxis an der Epidermis von Allium cepa stärker wie im Lichte hemmende Konzentration. In $1^{\circ}/_{0}$ Ätherwasser fand im Lichte und im Dunkeln traumatotaktische Kernverlagerung statt, jedoch trat in beiden Fällen die maximale Stellung später ein, wie in reinem Wasser.

Chloroform:

- a) Wurden die verwundeten Schalenstücke über verdunstendes konzentriertes Chloroform gebracht, so war nach 20 Stunden schwache Kernverlagerung sichtbar. Sämtliche Zellen waren jedoch schon tot.
- b) Bei Verwendung von einer konzentrierten Lösung von Chloroform in Wasser (entsprechend Äther b) war die traumatotaktische Kernverlagerung:

Nach 20 Stunden schwach. Protoplasmaansammlung schon sichtbar.

Nach 2 Tagen fast maximal. Nach 3 Tagen maximal.

Nach 4 Tagen Reaktion schon im Rückgehen begriffen.

Nach 6 und 7 Tagen Reaktion noch nicht vollständig zurückgegangen.

Nach 9 Tagen Kerne wieder in ihrer ursprünglichen Lage.

In allen Fällen waren die Zellen lebend.

c) In einer konzentrierten Lösung von Chloroform in Wasser war nach 20 Stunden schwache Kernverlagerung eingetreten. Die Zellen waren aber schon tot.

Chloralhydrat: $2^{0}/_{0}$ o (nach 20 h einige Zellen tot); $1^{0}/_{0}$ o; $0.5^{0}/_{0}$ o. 4. Mineralsäuren:

HCl:	H_2SO_4 :	$\mathrm{H_{3}PO_{4}}$:
<u>n</u> 0	<u>n</u> 0	n 100 0
n/400 o	$\frac{n}{400}$ +	$\frac{n}{400} +$
$\frac{n}{800} + +$	$\frac{n}{800} + +$	$\frac{n}{800} + +$
$\frac{n}{1600} + +$	$\frac{n}{1600} + +$	$\frac{n}{1600} + +$
$\frac{n}{3200} + +$	$\frac{n}{3200} + +$	$\frac{n}{3200} + +$

Mineralsäuren in Konzentrationen, wo sie die Zellen noch nicht töten, lassen eine traumatotaktische Kernverlagerung entweder gar nicht eintreten oder hemmen deren Verlauf.

5. Alkalien:

KOH: NaOH: NH₄OH:
$$\frac{n}{20}0 \qquad \frac{n}{20}0 \qquad 0,27^{0}/_{0} \text{ o (Nach 20 Stunden viele Zellen tot.)}$$

$$\frac{n}{30} + \qquad \frac{n}{30} + \qquad 0,18^{0}/_{0} + \qquad 0,09^{0}/_{0} + \qquad 0,09^{0}$$

Bei Verwendung von $\frac{n}{10}$ KOH oder NaOH waren nach 20 Stunden die Zellen schon tot.

Ursachen der Traumatotaxis.

Es ist klar, daß die beobachtete Kernverlagerung wie auch die sie bewirkende Plasmabewegung eine Folge der Verwundung sind. In der Tat lassen sich traumatotaktische Kernbewegungen nicht nur nach künstlicher Verletzung feststellen, sondern auch nach einer natürlichen, in der Entwicklung der Pflanze vorkommenden. So durchbrechen z. B. bei der Wurzelbildung die jungen Seitenwurzeln die Hauptwurzel, in der sie endogen entstanden sind. Auch diese natürliche Wunde kann die Ursache von traumatotaktischer Kernverlagerung sein, wie ich an der Hauptwurzelepidermis von Pistia stratiotes in der Nähe der Durchbruchsstelle einer Seitenwurzel nachweisen konnte.

Im zeitlichen Verlauf der Plasmabewegung nach Verwundung macht sich eine auffallende Übereinstimmung bemerkbar mit anderen Wundreaktionen wie z. B. der von Richards beobachteten Atmungssteigerung. Nach meinen Beobachtungen findet bei Allium cepa-Zwiebelschalen am 1. Tage nach der Verletzung sehr starke Protoplasmabewegung, am 2. Tage schwächere, am 3. Tage schwache und später keine mehr statt. Es berechnete nun Richards die CO₂-Abgabe an gesunden und in 4 Stücke zerschnittenen Kartoffeln pro kg und Stunde. Er fand: Bei gesunden Kartoffelknollen 7 mg CO₂, bei verletzten am 1. Tage 63 mg, am 2. Tage 46 mg, am 4. Tage 10 mg und am 6. Tage wieder 7 mg. Vergleicht man diese Ergebnisse mit meinen Beobachtungen der Protoplasmaströmung infolge Verwundung an der Zwiebel, so ergibt sich in beiden Fällen

ein Maximum am 1. Tage und dann allmähliche Abnahme bis zum 5. und 6. Tage, wo der normale Zustand wiedergekehrt ist.

Überlegt man nun, welches eigentlich die nächste Folge der Verwundung sein könnte, so sind folgende Möglichkeiten in Betracht zu ziehen:

- 1. Die rein physikalischen und chemischen Veränderungen, die durch die Wunde entstehen.
- 2. Die komplizierteren Erscheinungen, die als Reaktion der Pflanze auf die Unterbrechung der Kontinuität eintreten, und die sich vor allem in den Regenerationsvorgängen äußerlich bemerkbar machen.

Zunächst war die erste Eventualität zu prüfen.

Physikalische Ursachen. Bei Besprechung der Callusbildung hat Küster darauf aufmerksam gemacht, daß die nächste Folge einer Wunde ganz verschiedenartig sein kann. Neben den Plasmatrümmern, die entstehen und in die unverletzten Zellen eindringen können, treten auch rein physikalische Änderungen auf, so z. B. verstärkte Transpiration und Spannungsänderung in den lebenden Zellen infolge Turgoraufhebung in den getöteten. Transpiration als Ursache der Traumatotaxis anzusehen, ist ausgeschlossen, da meine unter Wasser angestellten Versuche ebenfalls Kernverlagerung zeigten. Die Spannungsänderung dagegen bleibt zu untersuchen.

Wenn der Turgor in einer Zelle durch Verwundung plötzlich aufgehoben wird, muß sich die Wand, die sie mit einer intakten Nachbarzelle gemeinsam hat, sofort vorwölben. Man könnte sich nun vorstellen, daß Hand in Hand mit dieser Vorwölbung rein passive Verlagerungen des Zellinhaltes eintreten. Etwas derartiges beobachtet man auch bei großzelligen Spirogyren. Es wölbt sich bei ihnen gleich nach der Verwundung die unverletzte, an die durchschnittene angrenzende Zelle keulenförmig vor, verlängert sich bedeutend und stößt die Reste der verletzten Zelle ab. Bei vielen Exemplaren strecken sich dabei die Chlorophyllbänder in die Länge und verlaufen parallel zu den Seitenwänden ihrer Zelle. Obwohl eine Protoplasmaströmung besteht, wird der Kern nicht an die der verletzten Zelle angrenzende Zellwand hin verlagert; er rückt nur etwas seitlich in die Nähe der einen Längswand und bleibt dann dort liegen. Die Chloro-

phyllbänder nehmen nach 24 Stunden wieder ihre normale schraubenförmige Lage ein.

Man sieht also, daß diese Verlagerungen des Zellinhaltes mit Traumatotaxis keine Ähnlichkeit haben. Schon die außerordentlich geringe Geschwindigkeit der traumatotaktischen Kernverlagerung spricht dagegen, daß es sich um eine rein mechanische Verlagerung handeln könnte. Zudem war bei den Epidermen der Zwiebel überhaupt keinerlei Vorwölbung der intakten Zellen nach der Wunde zu bemerkbar.

Versucht man eine Spannungsänderung auf andere Weise als durch Verwundung zu erzielen, so bietet sich nur ein einseitiger Wasserentzug, wie er durch Transpiration, bequemer durch Plasmolyse zu erreichen ist. Im Gegensatz zur Verwundung fehlt aber bei derartigen Versuchen gerade die plötzliche Spannungsänderung, und deshalb beweisen z. B. die negativen Erfolge der plasmolytischen Versuche (IV.) nicht viel.

IV. Versuchsreihe (Lokale Plasmolyse).

a) In der Mitte des in einer feuchten Kammer befindlichen Objektes wurde ein Rechteck von gelber Vaseline aufgetragen und in dieses eine 8 proz. chemisch reine (3 mal in Alkohol umkristallisierte) Rohrzuckerlösung gebracht. Untersuchung nach 2 Tagen.

Die Zellen im Vaseline-Rechteck, also unter der Zuckerlösung, waren schon bald stark plasmolysiert. Die Zellen außerhalb, aber in unmittelbarer Nähe, waren schwach, die entfernter liegenden gar nicht plasmolysiert.

Eine Kernverlagerung trat in den an plasmolysierte angrenzenden Zellen nicht ein, wohl aber war in einiger Entfernung davon eine Verschiebung des Kernes zu beobachten. Diese Erscheinung beruht jedoch auf chemotaktischer Wirkung des Rohrzuckers, wie sich aus meinen weiteren Versuchen noch ergeben wird.

Ein Vaseline-Rechteck ohne Zuckerlösung schädigte Zellen oder Kerne bei meiner Versuchsdauer in keiner Weise.

- b) $9\frac{1}{2}\frac{0}{0}$ Rohrzuckerlösung ebenso einwirkend wie $8\frac{0}{0}$, ergab dasselbe Resultat wie diese.
- c) Ganze, unverletzte Allium cepa-Schalen tauchten mit der einen Hälfte bei einigen Versuchen in 8%, bei anderen in 9½% Rohrzuckerlösungen ein. Das Ganze befand sich während der Dauer des Versuches in einer feuchten Kammer. Nach 24 Stunden waren die Zellen, welche sich in der Zuckerlösung befanden, tot. Ihre Kerne waren nach verschiedenen Richtungen hin verlagert. Die Zellen außerhalb der Zuckerlösung waren mit KNO3 noch stark plasmolysierbar. Ihre Kerne waren ebenfalls in den verschiedensten Richtungen verschoben. Eine Kernverlagerung, wie sie für Verwundungen typisch ist, war nicht eingetreten. Untersuchungen nach 2 und 3 Tagen ergaben dasselbe Resultat.

Chemische Ursachen. Wenn sich somit physikalische Veränderungen an der Wunde schwerlich finden lassen, die man als Ursache der Traumatotaxis deuten könnte, so wird man um so nachdrücklicher nach chemischen Änderungen zu suchen haben, bei denen zweierlei Möglichkeiten vorliegen. Entweder findet ein Ausdiffundieren des Vakuoleninhaltes aus den intakten in die verletzten Zellen statt oder umgekehrt ein Eindiffundieren der Stoffe, die in den verwundeten Zellen schon existiert haben oder nachträglich entstanden sind. Daß solche »Wundstoffe« eine Bedeutung für die nach Verwundung eintretende Reaktion der Pflanze haben könnten, hat wohl zuerst Wiesner betont.

Was die Exosmose aus den intakten, der Wunde anliegenden Zellen betrifft, so wäre zunächst wohl an Wasser zu denken. Ein solcher Wasserverlust kann aber die Ursache der traumatotaktischen Kernverlagerung nicht sein, da, wie die eben angeführten Versuche (IV.) ergaben, lokale Plasmolyse eine Wanderung der Kerne benachbarter normaler Zellen nicht zur Folge hatte. Von den übrigen Stoffen, die exosmieren könnten, ist zunächst der Zucker ins Auge zu fassen, denn er ist sehr reichlich in der Zwiebel von Allium cepa vorhanden, wie sich durch Fehlingsche Lösung leicht nachweisen läßt. Wächter, der hierüber genauere quantitative Analysen anstellte, fand 3% Glykose und 3% eines anderen, nicht reduzierenden Kohlehydrates. Derselbe Forscher konnte auch feststellen, daß Zucker aus verletzten Teilen in kurzer Zeit in großer Menge ausdiffundiert. Ich konnte die Erfahrungen Wächters durchaus bestätigen und möchte nur betonen, daß diese Zuckerexosmose auf die Zellen in der Nähe der Wunde beschränkt ist. Es ist also anzunehmen, daß durch die Verwundung eine Veränderung der Permeabilität des Plasmas stattfindet, denn die zunächst näherliegende Vermutung, es könne sich bei den Versuchen nur um die Entfernung der Kutikula handeln, trifft nicht zu. Das zeigen Versuche mit der losgelösten Innenepidermis, die - solange sie unverwundet ist - weder auf ihrer kutikulabedeckten Außenseite, noch auf ihrer kutikulafreien Innenseite Zucker austreten läßt.

V. Versuchsreihe (Verwundung und Zuckerexosmose).

Eine Allium cepa-Zwiebelschale wurde an ihrer Außenseite in tangentialer Richtung stark angeschnitten, die Wunde gut ausgewaschen und 3 Stunden lang in destilliertes Wasser eingetaucht. Mit Fehlingscher Lösung konnte danach starker Glykoscaustritt nachgewiesen werden. Der Kontrollversuch ohne Verwundung ergab keine Zuckerreaktion. Wurde ebenso verwundet und dann aber die Schaleninnenseite, nachdem zuvor die dortige Epidermis losgelöst war, mit etwas destilliertem Wasser bedeckt, so war nach 3, sowie 12 Stunden kein Zuckeraustritt nachzuweisen. Ebensowenig trat Zuckerexosmose ein, wenn die innere Epidermis an Ort und Stelle blieb. Auch wenn die Schale in tangentialer Richtung an der Außenseite so stark angeschnitten wurde, daß nur einige wenige Zellschichten übrig blieben, wurden obige Resultate nicht geändert. Die Permeabilitätsänderung ist also auf eine kleine Zone in der Nähe der Wunde beschränkt.

Wurde die Epidermis oder das Gewebe der Schaleninnenseite durch einen Schnitt oder Nadelstich derart leicht verletzt, daß sich die Wunde sofort wieder schloß, so war nach 3 Stunden keine Glykose ausgetreten. Wurde aber der Schnitt oder Stich so angebracht, daß er offen blieb, d. h. die Wunde breit und keilförmig in das innere Gewebe auslief, so konnte in beiden Fällen nach 3 Stunden starker Glykoseaustritt nachgewiesen werden. Kontrollversuche ohne Verwundung ergaben keinen Glykoseaustritt in das destillierte Wasser.

Bei anderen Versuchen, mit und ohne innere Schalenepidermis, wurde die angebrachte Schnittwunde mit Kakaobutter oder auch mit gelber Vaseline verschlossen und dann mit destilliertem Wasser bedeckt. Es war in diesen Fällen nach 3 oder 12 Stunden kein Glykoseaustritt nachzuweisen. Ebenso dürfte sich auch eine Kutikula verhalten. Sie wird also eine durch die Permeabilitätsänderung des Plasmas bedingte Exosmose hemmen können.

Alle diese Versuche wurden mit frischen Zwiebelschalen vorgenommen. Verwendete ich dagegen Schalen, die 12 oder 24 Stunden mit losgelöster innerer Epidermis trocken an der Luft gelegen hatten, so war ohne Verwundung ein starker Zuckeraustritt schon nach dreistündiger Einwirkung des destillierten Wassers nachzuweisen. Plasmolyse zeigte, daß die Zellen noch am Leben waren. Falls sich aber die Zwiebelschalen während der angegebenen Dauer in einem feuchten Raume befanden oder an den in trockener Luft liegenden die innere Epidermis nicht losgelöst war, so war bei Aufgießen von destilliertem Wasser nach 3, sowie 12 Stunden kein Zuckeraustritt nachzuweisen. Über die Verwendung von schwachen Säuren und Mineralsalzen in Lösungen niederer Konzentrationen an Stelle des destillierten Wassers wird später berichtet werden.

Man kann nun diesen Zuckeraustritt, wie Wächter gezeigt hat, durch Verwendung von ²/₁₀n KCl als Außenflüssigkeit bedeutend vermindern. Auch wäre durch Einlegen der verwundeten Schalenstücke in Zuckerlösungen selbst eine Exosmose dieses Stoffes zu verhindern. Wie meine weiter unten angegebenen Untersuchungen zeigen, findet in diesen beiden Fällen ganz normale traumatotaktische Kernverlagerung statt. Meine

Versuchsangaben beziehen sich zwar nur auf die Epidermis, doch sind in dieser die Zuckermengen anscheinend nicht geringer wie im übrigen Schalengewebe. Auch findet in dem Schalenparenchym selbst, wie sich an Schnitten nachweisen ließ, die Traumatotaxis des Kernes ebenso statt wie in der Epidermis, nur war entsprechend der geringeren Ausdehnung der Zellen in kürzerer Zeit maximale Reaktion erreicht. Daß die in der Außenlösung befindlichen Stoffe (Zucker und Kaliumchlorid) in diesen Konzentrationen nicht chemotaktisch auf den Kern wirken, werde ich bei näherer Besprechung der chemischen Reizmittel noch zeigen. Betrachtet man ferner Organe, die normalerweise Zucker exosmieren lassen, so findet in diesen keine Lageveränderung des Zellkernes nach erfolgtem Stoffaustritt statt. So bleibt z. B. der Kern der Saugepithelzellen des Scutellums von Gramineenkeimlingen stets in der unteren Hälfte der Zelle liegen und ebenso ändert bei den Kotyledonen der Leguminosen der in der Mitte der Zellen liegende Kern seine Lage nicht nach erfolgter Keimung des Samens. Nach diesen Beobachtungen hat wohl die traumatotaktische Kernverschiebung auch nicht eine Exosmose von Stoffen der intakten Zellen in die Wunde zur Ursache, obwohl eine Verletzung Zuckeraustritt zur Folge hat.

VI. Versuchsreihe (Zucker und Kaliumchlorid als Außenlösung).

- a) In 0,2 Mol KCl-Lösung fand regelmäßige Kernverlagerung statt.
- b) In Traubenzuckerlösungen von $0.198\%_0$ $0.39\%_0$ $0.99\%_0$ $1.98\%_0$ $2.47\%_0$ $4.95\%_0$ und $9.9\%_0$ fand die traumatotaktische Kernverlagerung in allen Konzentrationen ohne jeglichen Unterschied statt.
- c) Rohrzuckerlösungen von $0.34^{0}/_{0}$ $0.68^{0}/_{0}$ $1.7^{0}/_{0}$ $2^{0}/_{0}$ $3.4^{0}/_{0}$ $4^{0}/_{0}$ $5^{0}/_{0}$ $10^{0}/_{0}$ $17^{0}/_{0}$ $20^{0}/_{0}$ und $30^{0}/_{0}$.

Die Kernverlagerung fand ebenso wie in reinem Wasser statt. Bei den niederen Zuckerkonzentrationen war jedoch die Wirkungssphäre des Verwundungsreizes größer wie in normalen Fällen. In 5% Rohrzuckerlösung hatten nach 20 Stunden die Kerne vollere Gestalt angenommen. Ihre Wandung zeigte nicht mehr die typischen, normalen Einbuchtungen. Eine Messung von 100 Kernen bei maximaler Reizstellung in 5% Rohrzuckerlösung ergab ebenfalls eine Größenzunahme nach der Wunde hin. Auffallend war dabei, daß sämtliche Kerne durchschnittlich etwas größer waren wie in den schon mitgeteilten Messungen. Auch die Kerne unverletzter Schalenepidermen zeigten nach 24 Stunden langem Verbleiben in 5% Rohrzuckerlösung durchweg eine Größenzunahme, wie folgende Tabelle zeigt.

																				33,60
																				31,20
																				32,25
																				32,25
30	42	45	42	30	30	24	30	36	33	36	36	36	42	24	24	36	24	33	24	32,85

Einfluß der Plasmolyse. - Wurden stärkere Zuckerlösungen verwendet, so trat natürlich Plasmolyse ein. Dies war der Fall bei Rohrzucker von 17, 20 und 30% und bei Traubenzucker von 10%. Auffallenderweise unterblieb aber trotz Plasmolyse die Traumatotaxis durchaus nicht, sondern sie vollzog sich mit ganz normaler Geschwindigkeit. Den gleichen Effekt hatten auch Versuche mit plasmolysierenden Salpeterlösungen, über die Versuchsreihe VII ausführlich berichtet. Auf den ersten Blick scheinen diese Tatsachen der allgemein angenommenen Schlußfolgerung Tangl's zu widersprechen, daß sich der traumatische Reiz durch die Plasmabrücken fortpflanzt. In Wirklichkeit besteht aber aller Wahrscheinlichkeit nach kein Widerspruch, denn es bleiben bei der Plasmolyse stets feine, mit Jod leicht nachweisbare Plasmafäden zwischen Plasma und Zellwand bestehen, und es liegt kein Grund zu der Annahme vor, daß die Plasmolyse wirklich eine Unterbrechung der Plasmakontinuität bedeute.

Die Versuche (VII.) mit Salpeter zeigten noch zwei weitere auffallende Erscheinungen. Bei 3 Tage langer Einwirkung des Plasmolytikums waren die Kerne teilweise oder vollständig aufgelöst, worauf ich noch später näher eingehen werde. Ferner fand bei Verwendung von 6% und 12% KNO3 nach erfolgter Verwundung auch negative Traumatotaxis statt, während die Kontrollversuche nur normale Kernlage ergaben. In anderen Fällen konnte nie eine derartige negative traumatotaktische Verlagerung des Kernes beobachtet werden.

VII. Versuchsreihe (Verwundung und Plasmolyse).

a) Zwiebelschalen von Allium cepa wurden in 6% KNO3 gelegt, bis alle Zellen der inneren Epidermis plasmolysiert waren. Die Plasmolyse wurde dann durch 4 Stunden langes Auswaschen des Objektes in fließendem Wasser aufgehoben. Danach wurde die Epidermis durch Querschnitt verwundet.

Die traumatotaktische Kernverlagerung verlief vollständig regelmäßig. Das Maximum der Reaktion trat normal ein, und die Reaktionsdauer war ebenfalls wie bei gewöhnlichen Bedingungen. Dasselbe war auch der Fall an Objekten, die nach der Verwundung anstatt in ruhendes, in fließendes Wasser wieder zurückgebracht wurden.

b) Dasselbe Objekt wurde in 6% KNO3-Lösung der Plasmolyse unterworfen; nach deren einstündiger Dauer verwundet und danach abermals eine Stunde in der plasmolysierenden Flüssigkeit gelassen. Die Plasmolyse wurde sodann aufgehoben, und das Objekt in ruhendes Wasser gebracht.

Die traumatotaktische Kernreaktion fand ohne jegliche Unterschiede wie an normal behandelten Objekten statt.

c) a) Das durch Querschnitt verwundete Objekt wurde in $3^0/_0$ KNO $_3$ gelegt und darin während der ganzen Dauer des Versuches gelassen.

Nach 24 Stunden war trotz Plasmolyse die Reaktion in den meisten Zellen maximal.

Nach 48 Stunden befanden sich die meisten Kerne auf dem Rückwege.

Nach 5 Tagen zeigten noch einige Kerne Reizstellung.

Nach 6 Tagen waren schon die meisten Zellen tot, und die Kerne stark geschädigt. In vielen Fällen war an Stelle des Kernes eine Vakuole zu sehen, deren Rand aus Kernsubstanz bestand.

Nach 7 Tagen waren sämtliche Kerne verschwunden, und deren Spuren nur noch in den wenigsten Fällen nachzuweisen.

β) Derselbe Versuch wie unter α), jedoch mit $6^{0}/_{0}$ KNO₃.

Nach 24 Stunden war trotz Plasmolyse die Kernverlagerung in der Mehrzahl der Zellen maximal. Bei kürzeren Zellen befanden sich oft 5 hintereinander mit maximaler traumatotaktischer Kernstellung.

Nach 48 Stunden waren die meisten Zellen tot.

 γ) Derselbe Versuch wie unter α), jedoch mit $8^{0}/_{0}$ KNO₃.

Nach 24 Stunden war bei einigen Zellen deutlich maximale Reaktion.

Nach 48 Stunden befanden sich bedeutend mehr Kerne in maximaler Reizstellung.

Nach 3 Tagen waren die Kerne meist verschwunden. Spuren derselben, als Vakuole mit färbbarer Wand zu sehen, befanden sich in Wundreizstellung.

δ) Derselbe Versuch, jedoch mit 120/0 KNO₃.

Nach 12 Stunden lagen bei sehr starker Plasmolyse die Kerne in der Nähe der Schnittwunde am entgegengesetzten, von der Wunde abliegenden Zellende. In den weiter entfernteren, ebenfalls stark plasmolysierten Zellen, war dagegen die Kernlage normal.

Untersuchung nach 24 Stunden ergab dasselbe Resultat wie nach 12 Stunden. Der Kontrollversuch mit unverletzten, aber ebenfalls in 12 $^0/_0$ KNO $_3$ -Lösung liegenden Objekten, ergab nach 12, 24 und 48 Stunden Protoplasmaansammlung an beiden Enden des plasmolysierten Schlauches. Der Kern befand sich stets in der Mitte der Zelle, der Seite des abgehobenen Protoplasmaschlauches anliegend.

d) Das Objekt lag I Stunde lang in 6% KNO3, wurde dann in dieser verwundet und bis zur Untersuchung in der Lösung gelassen.

Nach 24 Stunden war in den der Wunde benachbarten Zellen maximale Kernreaktion eingetreten.

Nach 48 Stunden dasselbe, jedoch mit stärkerer Plasmaansammlung an der der Wunde zugekehrten Seite des abgehobenen Schlauches als an dessen weggekehrtem Ende.

Nach 3 Tagen waren die Kerne ebenso in positiver und negativer Richtung verlagert, wie bei anderen Versuchen schon angegeben wurde.

Bei den unverletzten, aber den gleichen Bedingungen unterworfenen Kontrollobjekten blieben die Kerne stets in der Zellmitte liegen.

Bei Verwendung schwächerer Konzentrationen der plasmolysierenden Flüssigkeit trat wohl anfangs starke Plasmolyse ein, jedoch nahm diese bei längerer Dauer an Intensität ab, weshalb ich auf die Objekte starke Konzentrationen einwirken ließ.

Exosmose anderer Stoffe. Aus obigen Versuchen folgt, daß weder Wasser- noch Zuckeraustritt die Ursache der traumatotaktischen Kernverlagerung sein kann. So gut wie für den Zucker könnte sich aber auch für andere Zellinhaltsstoffe die Permeabilität des Plasmas durch Verwundung ändern; sie könnten exosmieren, und der Kern könnte sich in der Richtung des Diffusionsgefälles bewegen. Leider ist über die anderen Inhaltsstoffe der Zwiebel nur sehr wenig bekannt und so konnten keine Ausgangspunkte für eine experimentelle Behandlung dieser Frage gewonnen werden. In Betracht kämen einerseits die schwefelhaltigen ätherischen Öle, andererseits anorganische Substanzen. Von letzteren konnte ich Chlorionen in minimalen Spuren durch Ag NO₃ nachweisen, während das Vorhandensein von PO₄-, NO₃-, SO₄- usw. Ionen durch die gewöhnlichen analytischen Reagentien nicht zu erkennen waren, obwohl sie vermutlich in ganz geringen Mengen in meinem Objekt vorhanden sind.

Endosmose. Wenn sich also eine ganz exakte Antwort auf die Frage nach der Bedeutung der exosmierenden Stoffe für die Traumatotaxis nicht geben läßt, so waren die Resultate bezüglich der endosmierenden Stoffe sehr viel eindeutiger. — Die Versuche wurden in folgender Weise ausgeführt. Da gelöste flüssige Substanzen nicht streng lokal auf die Epidermiszellen zur Einwirkung gebracht werden können, weil sie sich leicht auf der Epidermis ausbreiten, so wurden sämtliche untersuchten Chemikalien mit 5% Gelatine zu gleichen Teilen vermischt und dann mit einem Pinsel als Querstrich auf das intakte Objekt aufgetragen. Danach wurden die auf diese Weise gereizten Epidermen in eine feuchte Kammer gebracht und nach 2 Tagen untersucht.

Die einzelnen Versuche führe ich in ihrer Gesamtheit schon hier an, um im Anschluß daran die näheren Ergebnisse besprechen zu können.

VIII. Versuchsreihe (Einwirkung von Chemikalien).

I. Salze:

Chloride:

Na Cl
$$\frac{n}{100}$$
 o Kerne verschwunden. $\frac{n}{400}$ +; $\frac{n}{800}$ +.

K Cl
$$\frac{n}{100}$$
 o Kerne verschwunden. $\frac{n}{400}$ +; $\frac{n}{800}$ +.

$$CaCl_2 \frac{n}{100}$$
 o Kerne verschwunden. $\frac{n}{400} +; \frac{n}{800} +.$

Nitrate:

$$Na NO_3 \frac{n}{100} + +; \frac{n}{400} +; \frac{n}{800} 0.$$

$$KNO_3 \frac{n}{100} + Kerne stark geschädigt. \frac{n}{400} +; \frac{n}{800} o.$$

Sulfate:

 $Na_2SO_4 + Ioaq \frac{n}{Ioo}$ und $\frac{n}{400}$ Kerne bei den meisten Versuchen in allen Zellen verschwunden.

 $\frac{n}{800}$ + Bei einigen Versuchen Kerne in allen Zellen verschwunden.

$$Na_2SO_4\frac{n}{800}$$
 und Äpfelsäure $\frac{n}{800}$ zu gl. Teilen $++$.

$$K_2SO_4\frac{n}{100}$$
 + Kerne in vielen Zellen verschwunden.

$$\left. \begin{array}{c} \frac{n}{400} \\ \frac{n}{800} \end{array} \right\} \ \text{Kerne bei den meisten Versuchen vollständig verschwunden.}$$

 $K_2 SO_4 \frac{n}{400}$ und Oxalsäure $\frac{n}{800}$ zu gl. T. +; Kerne in vielen Zellen verschwunden.

 $K_2 SO_4 \frac{n}{400}$ und Na $H_2 PO_4$, 4 aq $\frac{n}{400}$ zu gl. T. ++; Kerne an einigen Stellen verschwunden.

$$\frac{\log SO_4 + 7 \, \mathrm{aq} \, \frac{n}{100}}{\frac{n}{400}} \}$$
 Kerne bei den meisten Versuchen vollständig verschwunden.
$$\frac{n}{800} +$$

$$MgSO_4 \frac{n}{800}$$
 und Zitronensäure $\frac{n}{800}$ zu gl. T. $+$

$$CaSO_4 \frac{n}{100} + +; \frac{n}{400} + Kerne in vielen Zellen verschwunden. \frac{n}{800} +.$$

Phosphate:

$$Na_2HPO_4$$
, $12aq\frac{n}{100}++;\frac{n}{400}+;\frac{n}{800}+.$

$$NaH_2PO_4$$
, $4aq\frac{n}{100} + +$; $\frac{n}{400} +$; $\frac{n}{800} +$.

$$K_2HPO_4\frac{n}{100}++; \frac{n}{400}+; \frac{n}{800}+.$$

$$KH_2PO_4\frac{n}{100}++; \frac{n}{400}+; \frac{n}{800}+.$$

Karbonate:

 $NaHCO_3 \frac{n}{100} + \frac{n}{400} + Bei sehr vielen Kernen hat die Auflösung schon begonnen.$ $\frac{n}{800} o Kerne meist aufgelöst.$

 Na_2CO_3 , $10aq\frac{n}{100}+$; $\frac{n}{400}$ o Kerne alle aufgelöst. $\frac{n}{800}$ o Kerne alle aufgelöst. 2. Basen:

$$KOH \frac{n}{LOO} + +$$

$$\frac{n}{400}$$
 + Kerne meist verschwunden.

$$\frac{n}{800}$$
 o ,, ,, ,,

NaOH
$$\frac{n}{100}$$
 + +

$$\frac{n}{400}$$
 + Kerne meist verschwunden

$$Ca(OH)_2 \frac{n}{100} + +$$

$$\operatorname{Ba}(OH)_2 \frac{n}{100} + +$$

3. Anorganische und organische Säuren:

 $HCl \frac{n}{100}$ o Zellen meist tot. Kerne stark vakuolig.

 $\frac{n}{400}$ o Zellen tot. Kerne stark vakuolig und sehr klein.

 $H_2SO_4\frac{n}{100}$ o Zellen meist tot. Kerne meist verschwunden.

$$\frac{n}{400}$$
 0 ,, ,, ,, ,, ,, ,, ,, ,,

$$\frac{n}{800}$$
 o ,, tot. ,, verschwunden.

 $\text{HNO}_3 \frac{\text{n}}{\text{LOO}}$ o Zellen meist tot. Kerne unbeschädigt.

$$\frac{n}{400}$$
 o ,, ,, ,, stark beschädigt.

$$\frac{n}{800}$$
 o ,, tot. ,, verschwunden.

 $H_3PO_4\frac{n}{100}$ o Zellen meist tot. Kerne stark vakuolig.

$$\frac{n}{400}$$
 0 ,, ,, ,, ,, ,, ,,

$$\frac{n}{800}$$
 o ,, ,, ,, werschwunden.

Die Bemerkung »Zellen tot« bezieht sich auf die Untersuchung nach 2 Tagen, das Ergebnis »o« dagegen auch auf die Beobachtung nach einem Tag, wo die Zellen noch lebend waren.

Oxalsäure, 2 aq
$$\frac{n}{100} + \frac{n}{400} + \frac{n}{800} + + \frac{n}{800}$$

Weinsäure
$$\frac{n}{100} + \frac{n}{400} + + \frac{n}{800} + +$$

Zitronensäure, aq $\frac{n}{8}$ o $\frac{n}{50}$ Viele Zellen ohne Reaktion des Kernes. Einige mit posi-

tiver, andere mit negativer chemotaktischer Kernverlagerung. $\frac{n}{100}$ +; $\frac{n}{400}$ + +;

$$\frac{n}{800} + +$$

- 4. Nichtelektrolyte:
- a) Wirksame:

Rohrzucker $\frac{n}{2}$ o; $\frac{n}{4}$ o; $\frac{n}{8}$ o.

 $\frac{n}{10}\,\mathrm{In}$ den Zellen direkt am Gelatinestrich negative Kernlage, in den entfernteren positive.

 $\frac{n}{20}\,\mathrm{An}$ einigen Stellen negative, an anderen positive chemotaktische Kernverlagerung.

$$\frac{n}{50}$$
 Ebenso. $\frac{n}{100} + \frac{n}{400} + \frac{n}{800} + \frac{n}{3200}$ o.

Traubenzucker $\frac{n}{2}$ o; $\frac{n}{4}$ o; $\frac{n}{8}$ o.

 $\frac{n}{10}$, $\frac{n}{20}$ und $\frac{n}{50}$ Teils negative und teils positive chemotaktische Kernverlagerung.

$$\frac{n}{100}+; \frac{n}{400}++; \frac{n}{800}+; \frac{n}{3200}$$
 0.

Milchzucker,
$$2 \operatorname{aq} \frac{n}{100} +; \frac{n}{400} + +; \frac{n}{800} +; \frac{n}{3200} o.$$

b) Unwirksame:

Leucin $\frac{n}{100}$ o Zellen und Kerne stark geschädigt.

Pepton $\frac{1}{100}$ und $\frac{1}{1000}$ o.

Alkalialbuminat 1/100 0/0 o Zellen und Kerne stark geschädigt.

Äthyläther
$$\frac{n}{100}$$
 o

Äthylalkohol
$$3^{1/2}/_{0}$$
0; $3^{0/0}$ 0; $\frac{n}{2}$ 0; $\frac{n}{8}$ 0; $\frac{n}{3^{2}}$ 0; $\frac{n}{100}$ 0; $\frac{n}{400}$ 0.

Glyzerin
$$\frac{n}{4}$$
 o; $\frac{n}{16}$ o; $\frac{n}{64}$ o; $\frac{n}{128}$ o.

Succinimid
$$\frac{n}{10}$$
 o; $\frac{n}{40}$ o; $\frac{n}{160}$ o.

Azetamid
$$4^{0}/_{0}$$
 o; $3^{0}/_{0}$ o; $2^{0}/_{0}$ o; $\frac{n}{10}$ o; $\frac{n}{40}$ o; $\frac{n}{160}$ o.

Harnsäure $\frac{n}{100}$ o Kerne stark geschädigt.

Harnstoff
$$\frac{n}{100}$$
 o , , , ,

Hippursäure
$$\frac{n}{100}$$
 o ,, ,, ,,

Asparagin
$$\frac{n}{100}$$
 o , , , ,

Das allgemeinste Ergebnis dieser Versuche liegt in dem Nachweis, daß in der Tat eine Chemotaxis des Zellkernes existiert, die durch zahlreiche Substanzen herbeigeführt werden kann. Im großen und ganzen war die Reaktion des Kernes in Richtung auf den Gelatinestreifen, der die Chemikalien enthielt, der Bewegung auf eine Querschnittwunde zu außerordentlich ähnlich, so daß wir zunächst in unserer Vermutung bestärkt wurden, die Traumatotaxis könne eine Chemotaxis sein. bei der Traumatotaxis war auch hier eine Vergrößerung des Kernes zu bemerken, und ebensowenig wie dort trat eine amöboide Gestaltsveränderung auf. Die Verlagerung erfolgte freilich langsamer als bei der Traumatotaxis und damit im Zusammenhang dürfte es stehen, daß bei Beobachtung im Hängetropfen keine Protoplasmabewegung festgestellt werden konnte. An sich würde eine solche geringere Reaktionsgeschwindigkeit nicht gegen unsere Vermutung sprechen; es könnten ja aus der Wunde andere, wirksamere Stoffe in die lebenden Zellen eindringen, als sie bisher in den Versuchen verwendet worden waren. — Ehe wir aber dieser Frage weiter nachgehen, ist

noch näher zu prüfen, ob wirklich die Versuche (VIII.) den Nachweis der Chemotaxis einwandfrei erbringen.

Von besonderer Wichtigkeit ist da die Beobachtung, daß die Gelatine ohne Zusatz völlig indifferent war. — Bei Zusatz von Chemikalien blieben die unter den Gelatinestreifen liegenden Kerne stets unverändert. Sie waren auch am Schluß der Versuche, wie die Plasmolysenprobe ergab, meistens noch am Leben. Ebenso waren in der Nähe der Gelatine die Zellen noch lebend, wenn nicht ausdrücklich das Gegenteil in den Protokollen angegeben ist. In einigen Fällen aber waren bei der Untersuchung die Zellen neben dem Gelatinestriche schon abgestorben. In diesen toten Zellen befand sich der Kern jedoch stets in maximaler Reizstellung, während in den entfernteren, lebenden keine Kernverschiebung eingetreten war. Es muß daher bei diesen Versuchen der Kern schon verlagert gewesen sein, bevor in den Zellen der Tod eingetreten war. Diese Beobachtungen müssen besonders bei einer Beurteilung der Wirkung der anorganischen Säuren berücksichtigt werden, da bei diesen selbst in toten Zellen nie eine Verschiebung des Kernes zu sehen war.

Bei Verwendung gewisser Chemikalien, vor allem z. B. der Sulfate, war die Untersuchung dadurch sehr erschwert, daß beim Schluß der Versuche die Kerne überhaupt nicht mehr zu finden waren. Sie werden gelöst, ähnlich wie es schon früher für KNO₃ berichtet wurde, wobei die betreffenden Zellen stets tot sind. Es war daher zu untersuchen, wodurch diese Lösung bedingt ist.

Wurden Epidermisstücke in Alkohol oder Äther 2 Stunden lang zwecks Abtötung gelassen und nach erfolgter Auswaschung je in K_2SO_4 $\frac{n}{400}$, K_2SO_4 $\frac{n}{800}$, Na_2SO_4 $\frac{n}{400}$ und Na_2SO_4 $\frac{n}{800}$ gebracht, so waren nach einem Tag die Kerne noch erhalten, nach 2 Tagen aber gelöst. Kontrollversuche mit destilliertem Wasser ergaben keine Kernauflösung. Wurde dagegen die Epidermis in eine Mischung gleicher Teile von Na_2SO_4 $\frac{n}{800}$ + $CaSO_4$ $\frac{n}{800}$ gebracht, so wurden die Kerne nach zwei und weiteren Tagen nicht aufgelöst, was wohl auf eine entgiftende Wirkung des Ca-Ions zurückzuführen sein wird. Sorgfältigere Fixierungen und Färbungen ließen Spuren der degenerierten Kerne noch

erkennen: langgezogene Streifen von Kernsubstanz an einer Seitenmembran.

Derartige Erfahrungen zeigen auf das Deutlichste, daß manche der verwendeten Substanzen eine Giftwirkung besitzen und da erhebt sich die Frage, ob nicht die nächste Folge dieser Stoffe darin besteht, ähnlich wie die Verwundung, die Protoplasmapermeabilität zu verändern. Es war also zu prüfen, ob ein Zusatz der Chemikalien Zuckeraustritt aus der Epidermis zur Folge hat.

Wird in eine Zwiebelschale mit entfernter, oder in eine solche mit nicht losgelöster innerer Epidermis destilliertes Wasser, Zitronensäure $\frac{n}{100}$, $\frac{n}{400}$, $\frac{n}{800}$ oder in denselben Konzentrationen Äpfelsäure, $CaSO_4$ oder KCl gegossen, so ist in keinem Falle nach 3, sowie 12 Stunden eine Zuckerexosmose mit Fehling'scher Lösung nachzuweisen. Dasselbe gilt auch, wenn man die losgelöste Epidermis mit ihren unverletzten Zellen in diese Lösungen eintauchen läßt. Bedingung ist bei diesen Versuchen jedoch die Verwendung frischer Schalen. Lagen diese dagegen einige Zeit an trockener Luft, so trat nach Einwirkung der genannten Lösungen Zucker aus den Zellen aus.

Wir müssen nach alledem schließen, daß die verwendeten Stoffe als solche einen Reiz auf das Plasma ausüben, worauf dann die Verlagerung des Kernes erfolgt. Es handelt sich also zweifellos um eine chemotaktische Reizreaktion, wenigstens wenn man an Chemotaxis im weitesten Sinne des Wortes denkt. Sehen wir nun näher zu, welche Stoffe sich als wirksam, und welche sich als unwirksam erweisen. Chemotaxis verursachen alle untersuchten Basen und Salze, Kohlehydrate, sowie organische Säuren, während organische Säuren, sowie die verschiedensten organischen Verbindungen die Kernlage nicht beeinflussen. Ob eine Reaktion auf einzelne Ionen vorliegt, kann nicht mit Sicherheit gesagt werden. Auffallend ist, daß Kalium- und Natriumphosphate sehr gut, Phosphorsäure allein gar nicht, und andere K- oder Na-Salze nur schwach reagieren. Die verwendeten Lösungen sind in diesen Verdünnungen stets so gut wie vollständig ionisiert. — Hier müssen weitere Untersuchungen

einsetzen, doch wird es wohl nicht ganz leicht sein, zu sicheren Resultaten zu kommen, da die außerordentlich geringe Reaktionsgeschwindigkeit das Studium erheblich erschwert.

Die bis jetzt bekannten Untersuchungen über Chemotaxis ergeben gegenüber meinen Ergebnissen über die auf den Zellkern einwirkenden Stoffe einige Bedenken. Die verwendeten Konzentrationen sind zwar in beiden Fällen meist dieselben, doch ist nach den bisherigen Erfahrungen die Zahl der wirkenden Chemikalien meistens eine begrenztere. So fanden z. B. Pfeffer, Lidfors und Åkermann, das K-, Rb-, Caesiumsalze und Proteïnstoffe auf Marchantia-Spermatozoiden anlockend wirken, während Na- und Calciumsalze sich indifferent verhalten und Mg-, NH₄- und Schwermetallsalze eine Repulsion verursachen. Für die Farnspermatozoiden sind nach Pfeffer und Buller Äpfelsäure, Maleïnsäure, K- und Rubidiumsalze wirksam, Fumarsäure, Kohlehydrate, Glyzerin, Alkohol und Asparagin dagegen ohne Wirkung. Für Equisetum-Spermatozoiden fanden Shibata und Lidfors Äpfelsäure, Li-, Na-, Cu-. Zn-, Cd-, Ca-, Sr- und Bariumsalze positiv chemotaktisch, K-, Rb-, Ag-, Au- und Quecksilbersalze negativ, Fumar- und Maleïnsäure nicht wirkend. Eine ebensolche nur geringe Zahl von chemotaktisch wirkenden Stoffen fanden Shibata für Salvinia- und Isoëtes-Spermatozoiden, Pfeffer für Bakterien, Stahl und Stange für Myxamöben. Die Untersuchungen an Laubmoos-, Lycopodium- und Selaginella-Spermatozoiden sind bis jetzt noch nicht vollständig abgeschlossen. — Anders verhalten sich nach den Untersuchungen von Newcombe und Rhodes, Lilienfeld und Sammet chemotropisch empfindliche Wurzeln. Die Zahl der Substanzen, auf die Reaktion erfolgt, ist, wie bei der Chemotaxis von Allium cepa-Kernen eine recht große. So wirken, abgesehen von Gasen, die verschiedensten K-, Na- und NH₄-Phosphate, K₂CO₃, NaCl, KNO₃, Mg- und CaSO₄, Chloride, Sulfate und Nitrate von Schwermetallen, Ammoniak, Rohrzucker, Essigsäure, Glycerin, Ätherwasser, Äthyl- und Methylalkohol und Aceton. — Da nun im Gegensatz zu der Mehrzahl der Fälle sich bei der Chemotaxis des Zellkerns eine große Zahl äußerst heterogener chemischer Substanzen als wirksam erwiesen hat, so wäre nicht ausgeschlossen, daß die Ursache der Kernbewegung keine echte chemotaktische, sondern eine osmotaktische sei. Mit anderen Worten, daß die chemische Konstitution des Reizmittels ganz gleichgültig sei und nur dessen Konzentration eine Rolle spielt. Auf diese Eventualität ist um so mehr hinzuweisen, da rasch eindiffundierende Stoffe, wie Acetamid, Succinimid, Äthylalkohol, Glyzerin usw. in hohen Konzentrationen keine Kernverlagerung verursachen, wie meine Versuche (VIII.) zeigen. Gegen eine osmotaktische Wirkung sprechen aber die außerordentlich geringen Konzentrationen (1/800 n — 1/100 n), die sich als wirksam erwiesen. Denn wie Massart gezeigt hat, sind bei osmotaktischen Bewegungen gerade hohe Konzentrationen maßgebend. So fand er z. B., daß die durch 0,0005 mol K₂CO₃ bewirkte chemotaktische Anlockung von Spirillum undula und Bacterium Megatherium durch Zugabe von 7/100 n NaCl, KCl oder NH₄Cl osmotaktisch aufgehoben werden kann. Am klarsten wird die Vermutung, es könne sich bei unseren Versuchen um Osmotaxis handeln, durch den Nachweis entkräftet, daß die taktische Wirkung z. B. von Zitronensäure $\frac{n}{100}$, $\frac{n}{400}$ und $\frac{n}{800}$ ganz genau gleich groß ist, einerlei ob diese Säure in destilliertem Wasser oder in einer 6-8% Zuckerlösung dargeboten wird. Wenn es nur auf Konzentrationsdifferenzen ankäme, müßten diese beiden Lösungen ja ganz verschiedene Wirkungen haben. Demnach ist Osmotaxis für alle bei starker Verdünnung wirksamen Substanzen gänzlich ausgeschlossen. Sie könnte aber bei den Kohlehydraten in Betracht kommen, die ja auch in sehr viel höheren Konzentrationen wirksam sind. Es ist aber zu bedenken, daß erstens auch bei Kohlehydraten die besten Reizerfolge mit schwachen Konzentrationen erzielt werden, und daß zweitens auch andere Substanzen, z. B. Zitronensäure noch in hoher Konzentration $\binom{n}{50}$ Kernverlagerung bewirken. delte es sich bei den Kohlehydraten in starken Konzentrationen um Osmotaxis, so müßten sie durch Pepton ersetzt werden können. Dieses aber veranlaßte niemals eine Reaktion. Andere Substanzen können nicht verglichen werden, da sie in hohen Konzentrationen schädlich wirken. Wir haben es also bei

meinen Versuchen zweifellos mit einer echten chemotaktischen Wirkung der angewendeten Stoffe zu tun.

Bei den Reizmitteln, die in stärkeren Konzentrationen nicht schädlich wirken, machte sich übrigens nicht selten eine negative Reaktion geltend. So trat z. B. bei Verwendung von Rohrzucker $\frac{n}{10}$, $\frac{n}{20}$, $\frac{n}{50}$ und Traubenzucker $\frac{n}{10}$, $\frac{n}{20}$, $\frac{n}{50}$, ferner Zitronensäure $\frac{n}{50}$ in unmittelbarer Nähe der Einwirkungsstelle negative, weiter entfernt davon, wo eine Verdünnung des Reizmittels eingetreten war, positive Reaktion ein.

Von Wichtigkeit war auch ferner eine Untersuchung, ob das Reizmittel dauernd einwirken muß, oder ob die Reaktion noch fortschreitet, wenn der wirkende Stoff nur kurze Zeit reizte. Wird z. B. Apfelsäure $\frac{n}{400}$ mit 5% Gelatine vermischt als Querstrich aufgetragen, so ist nach 24 Stunden schon schwache positive chemotaktische Kernverlagerung sichtbar. Wäscht man aber dann den Querstrich ab, und untersucht das Objekt nach 2 Tagen, so ist die Reaktion nicht weiter gegangen. Das Reizmittel muß also dauernd auf den Kern einwirken, um diesen maximal zu verlagern.

Ist Traumatotaxis identisch mit Chemotaxis? Nachdem nunmehr feststand, daß verschiedene anorganische Salze und Basen, ferner organische Säuren und Kohlehydrate in geeigneter Konzentration den Zellkern zu einer chemotaktischen Reizbewegung veranlassen, konnte auf die ursprüngliche Frage zurückgegriffen werden, ob von einer Wunde aus in die lebenden Zellen Stoffe eindringen, die für die traumatotaktische Kernverlagerung verantwortlich gemacht werden können. Es war also vor allen Dingen zu prüfen, ob in der Zwiebel Stoffe existieren oder nach Verwundung gebildet werden, die eine chemotaktische Wirkung haben. Um das zu untersuchen, wurden Zwiebeln mit einer kleinen Fleischpresse ausgepreßt, und der erhaltene Saft in der gleichen Weise wie früher die Chemikalien, also in der Regel nach Vermischung mit 5% Gelatine auf die Epidermis gebracht. Es zeigte sich, daß in der Tat der Preßsaft eine chemotaktische Wirkung besitzt, die durchaus an seine wasserlöslichen Bestandteile gebunden ist, und die durch

hohe Temperatur nicht vernichtet wird. Es können also Eiweißkörper oder Enzyme nicht wohl die wirksamen Bestandteile sein.
Ob der Zucker oder die anderen, unbekannten Stoffe maßgebend
sind, läßt sich nicht ganz sicher entscheiden. Wenn die Angaben Wächters zutreffen, so wäre die Konzentration des
Zuckers zu hoch, um ihn für den Erfolg des Preßsaftes verantwortlich machen zu können; dann blieben also nur die unbekannten Inhaltsstoffe übrig.

IX. Versuchsreihe (Einwirkung von Preßsaft).

Der Preßsaft wurde mit $5^0/_0$ Gelatine zu gleichen Teilen vermischt und dann mit einem Pinsel aufgetragen. $5^0/_0$ Agar-Agar als Zusatz eignete sich nicht so gut wie $5^0/_0$ Gelatine, da bei dieser die chemotaktische Kernverlagerung gleichmäßiger erfolgte. Wenn die Zellen tot waren, so wird dies bei den Versuchsangaben jedesmal vermerkt. Über die auch hier verwendeten Zeichen 0, + und + gilt das schon früher Gesagte.

- I. Wurde die Innenseite einer Zwiebelschale durch einen Nadelstich verletzt und die Wunde mit einem Tropfen Preßsaft bedeckt, so war die Kernverlagerung nach der Verletzung hin eine sehr starke. Die Region mit verlagerten Kernen (6 mm) war dabei bedeutend größer wie bei Verwundung ohne Preßsaftzusatz. Dasselbe gilt auch bei Anbringung einer mit Preßsaft bedeckten Schnittwunde. Wirkungssphäre des Reizes hierbei: 6 mm über und 6 mm unter der Verletzung. Die Ausbreitung der normalen traumatotaktischen Reaktion beträgt dagegen nur 1½ mm über und 1½ mm unter der Wunde. Es ist schon früher (S. 19) darauf hingewiesen worden, daß schwache Zuckerkonzentrationen die Wirkungssphäre eines traumatischen Reizes vergrößern. Aller Wahrscheinlichkeit nach wirkt im vorliegenden Fall der Preßsaft einfach durch seinen Zuckergehalt.
- 2. Preßsaft der inneren Schalenepidermis mit $5\,^0/_0$ Gelatine als Querstrich auf das Objekt aufgetragen. Reaktion ++.
- 3. a) Schalenpreßsaft mit $5^{0}/_{0}$ Gelatine als Querstrich auf die nicht abgezogene äußere oder auf die nicht abgelöste innere Schalenepidermis aufgetragen. Im ersten Falle Reaktion +, im zweiten ++.
 - b) Preßsaft-Tropfen auf das Objekt aufgetragen. Reaktion + +.
- c) Preßsaft mit und ohne 5 $^{0}/_{0}$ Gelatine als Querstrich auf das Objekt aufgetragen. Reaktion ++.
- d) Preßsaft mit und ohne $5^{\circ}/_{0}$ Gelatine als Längsstrich auf das Objekt aufgetragen. Reaktion ++.

Unter dem Preßsaft-Gelatinestrich selbst waren die Kerne nicht verlagert. Die Zellen waren alle lebend. Kontrollversuche: $5^{0}/_{0}$ Gelatine ohne jeglichen Zusatz auf das Objekt aufgetragen. Reaktion o.

- 4. a) Preßsaft 3 Tage lang offen stehen gelassen und dann mit $5^0/_0$ Gelatine auf die Epidermis als Querstrich aufgetragen. Reaktion ++.
- b) Preßsaft 14 Tage lang offen stehen gelassen und dann mit $5^{0}/_{0}$ Gelatine auf die Epidermis als Querstrich aufgetragen. Reaktion ++.

- c) Dasselbe mit Preßsaft, der in gut verschlossenen Gefäßen aufbewahrt wurde. Reaktion + +.
- 5. a) Preßsaft auf 36° erhitzt mit $5^{\circ}/_{0}$ Gelatine auf die Epidermis als Querstrich aufgetragen. Reaktion ++.
- b) Dasselbe mit Preßsaft, der entweder 1, 3, 6, 15, 24 oder 48 Stunden auf 58° erhitzt war. In jedem einzelnen Falle Reaktion + +.
- c) Preßsaft 5 Minuten lang auf 75° erhitzt und mit $5^{\circ}/_{0}$ Gelatine aufgetragen. Reaktion ++.

Kontrollversuche: Preßsaft ebenso behandelt ohne Gelatinezusatz. Reaktion ++. $5^{\circ}/_{0}$ Gelatine ohne Zusatz. Reaktion o.

- 6. a) Preßsaft 5 Minuten lang gekocht und wie in den früheren Versuchen aufgetragen. Reaktion + +.
- b) Eine ganze Zwiebel kreuzweise durchschnitten, $2^{1}/_{2}$ Stunden lang in den Dampf eines Sterilisationsapparates gehängt und dann gepreßt. Dieser Preßsaft mit und ohne $5^{0}/_{0}$ Gelatine auf die Epidermis als Querstrich aufgetragen. Reaktion ++.
- 7. Preßsaft filtriert. a) Das Filtrat mit $5\,^0/_0$ Gelatine aufgetragen. Reaktion ++. b) Der gut ausgewachsene Rückstand ohne und mit $5\,^0/_0$ Gelatine aufgetragen. Reaktion o. c) Den mit destilliertem Wasser gut ausgewaschenen Rückstand längere Zeit stehen gelassen, dann mit destilliertem Wasser bedeckt und dieses mit $5\,^0/_0$ Gelatine vermischt, aufgetragen. Reaktion o. Der wirkende Stoff bildet sich also im Rückstand nicht von neuem.
 - 8. Dialysierter Preßsaft mit und ohne $5^{\circ}/_{0}$ Gelatine aufgetragen. Reaktion o.
- 9. Es wurde versucht den Zucker des Preßsaftes mit Saccharomyces cerevisiae zu vergären, den Alkohol in dem zentrifugierten Filtrat durch Erwärmen zu vertreiben und dann die so erhaltene Lösung (mit $5\,^0/_0$ Gelatine vermischt) aufzutragen. Es trat Reaktion ein. Wurde aber zur Kontrolle reine $3\,^0/_0$ Glykose mit Saccharomyces cerevisiae vergoren, sodann filtriert, zentrifugiert, der gebildete Alkohol durch Erwärmen vertrieben und dann diese Flüssigkeit mit $5\,^0/_0$ Gelatine vermischt aufgetragen, so trat ebenfalls Kernreaktion ein. Es ist daher anzunehmen, daß Saccharomyces Stoffe in minimalen Spuren ausgeschieden haben muß, die genügten, um den Kern zu reizen.

10. Wird infolge der Verwundung ein neuer chemotaktisch wirkender Stoff gebildet?

Die einzelnen Objekte a) b) c) wurden 24 Stunden lang in gut verschlossenen Gefäßen aufbewahrt, dann gepreßt, und der Preßsaft mit und ohne 5% Gelatine vermischt auf das Objekt (innere Zwiebelschalen-Epidermis) als Querstrich aufgetragen.

- a) Ganze Zwiebelschalen. Reaktion ++.
- b) In kleine Würfel zerschnittene Zwiebelschalen. Reaktion ++.
- c) Dasselbe wie unter a) und b), jedoch mit einigen Tropfen Toluol als Zusatz aufbewahrt, um eine Bakteriengärung zu verhüten. Reaktion ++.

Ein Unterschied in der Intensität der Kernreaktion ergab sich nicht.

Mit diesen Ergebnissen ist aber die uns interessierende Frage noch nicht eindeutig gelöst. Es fällt nämlich auf, daß der Preßsaft ungefähr ebenso schnell wirkt wie beliebige andere Chemotaktika, so daß also die maximale Reaktion erst nach zwei Tagen erreicht ist. Wären aber die an der Wundstelle auftretenden Stoffe die Ursache der Traumatotaxis, so müßte man erwarten, daß der Preßsaft mindestens die gleiche Wirkung hätte wie eine Verwundung. Ja es wäre sogar recht wahrscheinlich, daß er eine größere Wirkung entfaltete, da doch sehr viel mehr solche Stoffe aus der mit dem Pinsel aufgetragenen Preßsaftgelatine in die Pflanze eindringen werden als aus einer kleinen Wunde. Es müßte also spätestens nach einem Tage das Maximum der Reaktion eintreten. Von ganz besonderer Wichtigkeit ist auch die Tatsache, daß ein möglichst gründliches Auswaschen der Verletzungsstelle — also die weitgehendste Entfernung aller Stoffe an der Wunde — die Traumatotaxis in keiner Weise hemmt.

Trotz der äußerlichen Ähnlichkeit zwischen Chemotaxis und Traumatotaxis müssen wir daher schließen, daß die beiden Prozesse verschieden sind und durch ihren ungleichen zeitlichen Verlauf sich charakterisieren lassen. Möglich wäre es wohl, daß Chemotaxis auf von außen eindringende Stoffe bei der Traumotaxis mitwirkt, keinenfalls ist sie aber allein maßgebend. Eine Chemotaxis könnte aber auch in dem Sinne bestehen, daß sich in der Nähe der Wunde im Zellinnern nicht aus der Zelle exosmierende Stoffe infolge des Wundreizes bilden, die den Kern reizen. Auf alle Fälle wäre dann aber eine primäre Reizwirkung der Verwundung zu fordern, die durchaus eigenartig und durch andere Eingriffe nicht zu ersetzen ist. So wäre also die Traumatotaxis des Kernes eine der ersten der komplizierten Lebenserscheinungen, die nach einer Verwundung der Pflanze auftreten. Sie ist längst wieder abgelaufen, wenn andere Wundreaktionen erst beginnen, wie z. B. die Regeneration, dagegen verläuft sie ungefähr gleichzeitig mit der Steigerung der Atmungsintensität.

Weitere Ergebnisse.

Nachweis der Endosmose. Ein weiteres Ergebnis der Versuche liegt in der durch sie gewonnenen neuen Methode, Stoffeintritt in die Pflanze nachzuweisen. Daß eine große Anzahl von Substanzen in die Zelle einzudringen vermögen, zeigt ja die chemische Analyse. Zu demonstrieren ist aber dieses Eindringen heute nur in relativ wenigen Fällen gewesen, nämlich bei den Anilinfarbstoffen, die gespeichert werden (Pfeffer) und gewissen organischen Substanzen, die vorübergehend Plasmolyse bewirken (Overton). An der Kernverlagerung, wie sie in dieser Arbeit geschildert worden ist, kann man außerordentlich bequem das Eindringen zahlreicher organischer und anorganischer Substanzen nachweisen. Wenn manche Stoffe, z. B. gerade die Anästhetika keine Kernverlagerung bewirken, so darf man daraus nicht schließen, daß sie nicht eindringen. (Vgl. Overton). Nur ein positiver Ausfall unserer Versuche ist beweisend, ein negativer nicht.

Nachweis der Exosmose. Umgekehrt kann auch Ausscheidung von Stoffen durch diese Methode nachgewiesen werden. Es zeigte sich, daß fast alle geprüften Pflanzen aus ihren lebenden Zellen Stoffe austreten lassen. So exosmieren z. B. aus keimenden Pilzsporen, Pollenkörnern, Wurzelhaaren und Wurzeln Substanzen, die positiv chemotaktisch auf den Zellkern einwirken. Es wurde auch versucht, auf die Frage nach der chemischen Beschaffenheit der Wurzelausscheidungen auf diese Weise näher einzugehen. Noch haben ja die Untersuchungen über dieses Problem kein endgültiges Resultat ergeben und es besteht noch immer die Frage, ob es sich nur um CO2 oder um andere Säuren handelt. Ich stellte daher die verschiedensten Versuche an, um auch Kohlensäure als Gas oder in Lösung in der Art meiner übrigen Anordnungen auf die Zellen einwirken zu lassen. Es führten jedoch diese Experimente nie zu einem einwandfreien Ergebnis, weil es sehr schwierig war, die CO₂ streng lokal zur Einwirkung zu bringen. Schließlich brachte ich mit Kohlensäure gesättigtes Wasser in entleerte Internodien von Tolypellopsis stelligera, die darauf an beiden Enden zugebunden wurden, und legte sie der Zwiebelepidermis auf. Reaktion trat wohl ein; da sie aber auch von leeren Tolypellopsis-Zellen herbeigeführt wird, so war der Versuch nicht eindeutig. Ich konnte daher eine Beantwortung dieser Frage durch exakte Versuche nicht erbringen.

X. Versuchsreihe (Versuche mit Pflanzenausscheidungen).

- 1. Einige Spirogyra-Fäden in etwas Wasser quer über die Epidermis gelegt und dann in eine feuchte Kammer gestellt. Nach 2 Tagen: Spirogyren tot; Reaktion + + nach den aus den toten Algenzellen in die Epidermis eindiffundierenden Stoffen. Spirogyren 2 Tage lang auf Lackmuspapier liegen gelassen, zeigen, daß der ausdiffundierende Zellsaft amphoter reagiert.
 - 2. Versuche mit Pilzen:
- a) Enthielt in den Versuchen mit Chemikalien, in denen nur $5\,^0/_0$ Gelatine verwendet wurde, diese Mucorhyphen, so waren die Epidermiskerne schwach nach diesen hin verlagert.
- b) Konidien von Botrytis einerea auf die Schalenepidermis geimpft und 2 Tage in einer feuchten Kammer gelassen. Reaktion +.
- c) Aseussporen von Peziza Sclerotiorum ebenso aufgeimpft, ergaben, wenn sie gekeimt waren, Reaktion + +, dagegen, wenn sie nicht gekeimt waren, Reaktion o.
- d) Saecharomyces cerevisiae mit destilliertem Wasser vermischt, als Querstrich aufgetragen. 2 Tage in einer feuchten Kammer, Reaktion ++. Dasselbe Resultat ergab auch der Versuch, wo an Stelle des destillierten Wassers $5^{\,0}/_{\!0}$ Gelatine verwendet wurde.
- e) Wurden Uredosporen von Puccinia porri auf die Schalenepidermis aufgeimpft und 2 Tage lang in einer feuchten Kammer stehen gelassen, so Reaktion ++, wenn die Sporen gekeimt waren, sonst aber Reaktion o.
- 3. Ein Stück von Peltigera canina mit den Rhizoiden die Epidermis berührend, ergab nach 2 Tage langer Einwirkung in einer feuchten Kammer: Reaktion + +.
- 4. Frullania Tamarisci mit den gut abgewaschenen Rhizoiden aufgelegt. Nach 2 Tagen in einer feuchten Kammer: Reaktion + +.
 - 5. Funaria hygrometrica. Ebenso Reaktion + +.

Funaria hygrometrica im feuchten Raum mit den Rhizoiden auf einen schmalen feuchten Filtrierpapierstreifen aufgelegt. Nach 24 Stunden wurde der Papierstreifen ohne Funarien in der bekannten Weise aufgelegt. Reaktion ++.

6. Versuche mit Phanerogamen:

A. Samen, Keimwurzeln und Wurzelhaare.

- a) I. Ein Same von Lepidinm sativum im Wassertropfen auf der Schalen epidermis quellen lassen. Nach 2 Tagen im feuchten Raum. Reaktion ++.
- 2. Viele Lepidium sativum-Samen in wenig destilliertem Wasser quellen lassen. Mit diesem Wasser dann Querstrich aufgetragen. Reaktion ++.
- 3. Ein Lepidium sativum-Same im Wassertropfen auf der Schalenepidermis keimen gelassen. Reaktion + + nach den Wurzelhaaren und der Samenschale hin.
- 4. Eine Lepidium sativum-Keinwurzel ohne Samenschale auf die Epidermis gelegt. Nach 2 Tagen in einer feuchten Kammer Reaktion + + nach den Wurzelhaaren hin.
- 5. Eine gequollene Lepidium sativum-Samenschale in der bekannten Weise aufgelegt. Reaktion ++. Der Schleim reagiert sauer.
- 6. Ein in einem feuchten Raume gewachsenes Lepidium sativum-Pflänzehen mit der Keimwurzel und den Wurzelhaaren auf einen sehmalen feuchten Filtrier-

papierstreifen gelegt und nach 24 Stunden den Papierstreifen ohne Lepidium auf die Schalenepidermis gelegt. Nach 2 Tagen in einer feuchten Kammer, Reaktion + +.

- b) 1. Eine Keimwurzel von Lens esculenta in der bekannten Weise aufgelegt. Nach 2 Tagen in einer feuchten Kammer Reaktion + + nach den Wurzelhaaren hin.
- 2. Die Wurzel der Keimpflanze von Lens esculenta auf der Schalenepidermis mit $5^{0}/_{0}$ Gelatine umgeben. Nach 2 Tagen im feuchten Raum, Reaktion ++.
- 3. Die Wurzelhaube einer Keimpflanze von Lens esculenta wurde in eine an einem Ende zugeschmolzene kleine Glaskapillare gesteckt und dann auf die Epidermis gebracht. Nach 2 Tagen in einer feuchten Kammer war Kernverlagerung eingetreten nach dem zwischen Wurzelhaube und Beginn der Wurzelhaarregion liegenden Teile der Keimwurzel hin. Die Zellen dieses Wurzelteiles waren nicht geplatzt oder sonst wie beschädigt.
- 4. Samenschale eines Keimlings von Lens esculenta aufgelegt. Nach 2 Tagen in der feuchten Kammer Reaktion ++.
- 5. Keimling von Lens esculenta nur mit seinen Keimblattspitzen der Epidermis aufliegend. Nach 2 Tagen in der feuchten Kammer, Reaktion o.
- c) I. Keimwurzel von Panicum miliaceum aufgelegt. Nach 2 Tagen in der feuchten Kammer Reaktion + + nach den Wurzelhaaren hin.
- 2. Keimwurzel von Panicum miliaceum auf der Epidermis liegend und mit $5^{0}/_{0}$ Gelatine umgeben. Reaktion ++ nach 2 Tagen.
- 3. Keimwurzel von Panicum miliaceum mit Stanniol umwickelt der Schalenepidermis aufliegend. Reaktion o nach 2 Tagen in der feuchten Kammer.

Anhang: Es wäre zu beantworten, ob nicht die Wurzeln der Keimlinge durch ihren Druck auf die Epidermis die Verlagerung der Kerne verursachen.

Drücken 2,42 g, 3,42 g oder 5,42 g auf I qmm der nicht losgelösten inneren Schalenepidermis während 2 Tagen im feuchten Raum, so tritt keine Kernverlagerung ein.

B. Keimender Pollen.

Pollen von Lilium peregrinum auf die äußere, nicht abgezogene oder auch auf die innere abgezogene Zwiebelschalenepidermis geimpft, verursachte bei seiner Keimung im feuchten Raume nach 2 Tagen starke Kernverlagerung nach ihm hin. Dasselbe gilt auch für Leguminosenpollen. Der Kontrollversuch, in dem gut ausgewaschene Quarzkörner aufgelegt wurden, ergab keine Kernverlagerung.

Bei allen diesen Versuchen waren die Zellen unter den keimenden Sporen, Pollen oder den Wurzelhaaren bis zum Eintritt der Reaktion stets lebend.

Chemotaktische Reize an Kernen anderer Pflanzen.

Außer bei Allium cepa habe ich noch eine Reihe anderer Objekte auf Chemotaxis des Zellkernes hin geprüft. Es zeigte sich, daß bei Spirogyra, Blättern von Funaria, Wurzeln und Wurzelhaaren, sowie Pollenschläuchen ganz allgemein eine Chemotaxis des Zellkernes besteht. Ich stelle diese Versuche hier anhangsweise zusammen, weil sie oben (S. 23) den Zusammenhang stören würden.

XI. Versuchsreihe.

- 1. Tauchten die Enden von in Wasser auf dem Objektträger befindlichen Spirogyrafäden in $5^{0}/_{0}$ Gelatine $+\frac{n}{100}$ Zitronensäure oder in $5^{0}/_{0}$ Gelatine $+\frac{n}{800}$ Zitronensäure, so trat keine Kernverlagerung ein. Berührte jedoch eine Spirogyra diese Chemikalien mit einer ihrer Längsseiten, so trat schwache Kernverlagerung nach dieser Seite hin ein.
- 2. Funaria hygrometrica wurde im Dunkeln kultiviert bis die Blattzellen nur noch wenig Stärke enthielten. Die Blätter wurden dann an ihrer Basis losgelöst und mit der Spitze auf einen dem Objektträger anhaftenden Streifen Filtrierpapiers gelegt, der mit $5^{\,0}/_{\!0}$ Gelatine $+\frac{n}{100}$ Zitronensäure getränkt war. Nach 2 Tage langem Verbleiben in der feuchten Kammer lagen viele Zellkerne direkt an der der Blattspitze zugekehrten Zellwand.
- 3. Wurde ein Zweig von Tradescantia discolor in Wasser stehend im feuchten Raume gehalten und an jeder Blattspitze ein größerer Tropfen von $5\,^0/_0$ Gelatine + $^1/_{800}$ n Zitronensäure angebracht, so waren nach 2 Tagen in den Epidermiszellen nahe dem Gelatine-Zitronensäuretropfen die Kerne der diesem Tropfen zugekehrten Zellwand angelagert.
- 4. Wurde die Wurzelspitze einer im feuchten Raum gehaltenen Keimpflanze von Avena sativa mit einem Tropfen von $5\,^0/_0$ Gelatine $+\,^1/_{800}$ n Zitronensäure umgeben und 2 Tage lang im selben feuchten Raume gelassen, so fanden sich in den Längsschnitten die Kerne der Wurzelhaubenzellen alle der äußeren Längswand angelagert.
- 5. Wurzelhaare der Keimwurzel von Avena sativa tauchten im feuchten Raum nur mit ihren Spitzen in $5\,^0/_0$ Gelatine $+\,^1/_{100}$ n Zitronensäure. Nach 20 Stunden auf demselben Objektträger, ohne sie herunter zu nehmen, fixiert und gefärbt, zeigten die meisten Wurzelhaare den Kern in der Spitze oder in deren Nähe liegend. Die normale Lage des Wurzelhaarkernes ist mitten in der Epidermiszelle, aus der das Haar entstanden ist.

Lagen die Wurzelhaare mit ihrer Mitte auf einem Gelatine-Zitronensäurestrich, so wanderte auch der Kern nach der Haarmitte hin.

Lepidium sativum wurde im feuchten Raum auf Filtierpapier, das über eine schräg stehende und in Wasser tauchende Glasplatte gespannt war, keimen und wachsen gelassen. Sowie die Keimwurzel genügend Wurzelhaare gebildet hatte, wurden deren Spitzen links und rechts von der Hauptwurzel mit einem schmalen Streifen Filtrierpapier, der mit $5^{\,0}/_{0}$ Gelatine $+^{\,1}/_{100}$ n Zitronensäure getränkt war, bedeckt. Nach 2 Tagen wurden die Wurzelhaare fixiert und gefärbt, die Filtrierpapierstreifen abgehoben und erstere unter dem Mikroskop untersucht. Es lagen die meisten Zellkerne in der Spitze des Wurzelhaares. Die normale Kernlage ist auch hier, wie sich an ungereizten, gleichalterigen Objekten feststellen ließ, in der Mitte der Epidermiszelle, aus der das Haar seinen Ursprung genommen hat.

6. Werden Pollenkörner von Clivia nobilis in Rohrzuckeragar ($5^{0}/_{0}$ Rohrzucker + $1^{0}/_{0}$ Agar) auf dem Objektträger als querer Impfstrich aufgetragen, so wachsen sie senkrecht zum Impfstrich nach beiden Seiten hin. Wurde aber in geringer Ent-

fernung von dem Impfstrich einseitig ein schmaler Filtrierpapierstreifen, der mit Zitronensäure ¹/₈₀₀ n getränkt war, aufgelegt, so ergab die Untersuchung nach 20 Stunden folgendes Bild: Auf der Seite, wo sich keine Zitronensäure befand, waren die Pollenschläuche sehr lang, während ihr Kern im Pollenkorne liegen blieb. Dagegen waren auf der Seite, wo der mit Zitronensäure getränkte Filtrierpapierstreifen lag, die Pollenschläuche kürzer geblieben, wobei sich der, oftmals auch die beiden Kerne in der Spitze befanden. Danach würde Zitronensäure zwar chemotaktisch auf die männlichen Sexualkerne wirken, aber gleichzeitig auch auf die Keimung des Pollens einen hemmenden Einfluß ausüben. Eine Durchsicht der Literatur über das Wachstum der Pollenkörner zeigt, daß eine Beimischung solcher organischer Säuren zum Nährsubstrat fördernd und hemmend wirken kann, je nach der Pflanzenspezies. So fanden: Molisch, daß Apfelsäurezusatz zum Nähragar die Keimung von Rhododendron- und Azalea-Pollen begünstigen kann; Lopriore, daß Zitronensäurezugabe die Keimung des Leguminosenpollens fördert; Jost, daß Lilium Martagon-Pollen bei seiner Keimung durch Zitronensäure gefördert wird und daß Hippeastrum-Pollen in seiner Keimung durch Zitronensäure- oder Kaliumtartratzusatz nicht beeinflußt oder gehemmt wird. Lidfors fand, daß Mineralstoffe als Zugabe zur Nährlösung den Pollen von Lobelia, Glaucium und Nicotiana bei seiner Keimung schädigen, während Jost dieses für Hippeastrum nicht bestätigt fand. Demnach gibt es Fälle, wo organische Säuren und Mineralsalze die Keimung des Pollens schädigen oder hemmen, sowie auch solche, wo sie diese fördern. Clivia nobilis würde wohl zu den ersteren zu rechnen sein, wobei aber zu berücksichtigen ist, daß bei meinen Versuchen die Chemikalien nicht gleichmäßig in dem Nähragar verteilt waren, sondern an einer Stelle gehäuft, umgeben von immer schwächer werdenden Diffusionszonen. Dasselbe Resultat wurde auch erhalten bei Verwendung von Filtrierpapierstreifen, die mit Zitronensäure 1/1600 n, $^{1}/_{3200}$ n, sowie Oxalsäure $^{1}/_{800}$ n, $^{1}/_{3200}$ n, $^{1}/_{6400}$ n oder Na $\mathrm{H}_{2}\mathrm{PO}_{4}$ $^{1}/_{1600}$ n oder MgSO $_{4}$ ¹/₈₀₀ n getränkt waren. Wurde auf die Pollenkörner selbst, deren Schläuche den chemotaktisch gereizten Kern in ihrer Spitze liegen hatten, ein mit obigen Stoffen getränkter Papierstreifen aufgelegt, so wanderte der Kern nicht wieder in seine ursprüngliche Lage zurück.

Zusammenfassung der Ergebnisse.

- 1. Die Traumatotaxis des Zellkernes wird von der Schwerkraft nicht beeinflußt und verläuft im Lichte sowie im Dunkeln ohne Unterschied. Die Dauer der Reaktion ist von der Länge des Weges abhängig, den der Kern zurückzulegen hat. Die Art der Verletzung spielt keine Rolle. Bei Kernen in maximaler traumatotaktischer Stellung ist eine bedeutende Größenzunahme festzustellen.
- 2. Infolge der Verwundung entsteht in den benachbarten intakten Zellen eine Protoplasmabewegung. Dieselbe hört auf, sowie der Kern wieder seine normale Lage eingenommen hat. Die Traumatotaxis findet, wie eine Protoplasmabewegung, nur

bei Sauerstoffgegenwart statt. Sie wird gehemmt durch Narkotika, beschleunigt durch hohe Temperaturen und sistiert durch Mineralsäuren und Alkalien. Aller Wahrscheinlichkeit nach ist demnach die Plasmabewegung die primäre Folge der Verwundung; der Kern wird rein passiv transportiert.

- 3. Auffallenderweise tritt Traumatotaxis auch in völlig plasmolysierten Zellen ein. Die Plasmolyse bewirkt aber offenbar keine Kontinuitätstrennung des Plasmas.
- 4. Der Zellkern wird durch Salze, Basen, organische Säuren, sowie Kohlehydrate chemotaktisch verlagert. Unwirksam sind anorganische Säuren und die verschiedensten organischen Stoffe.
- 5. Diese Chemotaxis des Zellkerns kann als Nachweis einer Endosmose von Substanzen in die lebenden Zellen dienen. Ferner auch zum Nachweis der Exosmose. So zeigt sie, daß z. B. Pollenschläuche, keimende Pilzsporen, Wurzeln und Wurzelhaare Stoffe ausscheiden, auf welche der Zellkern chemotaktisch reagiert. Welches aber die Stoffe sind, die von der Wurzel ausgeschieden werden, war nicht festzustellen.
- 6. Trotz mancher Ähnlichkeit zwischen Traumatotaxis und Chemotaxis ist doch nicht anzunehmen, daß beide identische Vorgänge sind. Zwar wird durch den »Preßsaft« eine chemotaktische Kernverlagerung erzielt, es müssen also auch die von der Wunde in die lebende Zelle eindringenden Substanzen eine Chemotaxis des Kernes herbeiführen, allein diese wie alle anderen chemotaktischen Bewegungen verlaufen stets viel langsamer als die Traumatotaxis. Demnach mögen zwar chemische Reize bei der Traumatotaxis mitwirken; die Hauptursache sind sie jedoch nicht. Traumatotaxis ist vielleicht die Folge innerer, experimentell nicht zu behandelnder Änderungen, die auf die Verwundung hin eintreten.
- 7. Die Mehrzahl der Versuche wurden an der Zwiebel von Allium cepa vorgenommen, doch zeigten auch zahlreiche andere Objekte Traumatotaxis und Chemotaxis des Zellkernes.

Die Anregung zu der vorliegenden Arbeit verdanke ich dem Herrn Prof. Dr. Jost. Ihm, sowie dem Herrn Prof. Dr. Hannig spreche ich für ihre wohlwollende Unterstützung bei der Ausführung meiner Aufgabe an dieser Stelle meinen ergebensten Dank aus.

Straßburg i. Els., Botanisches Institut der Universität, April 1910.

Literatur.

Åkerman, Åke, Über die Chemotaxis der Marchantia-Spermatozoiden. Zeitschr. f. Bot. 1910. 2.

Buller, R., Contributions to our knowledge of the physiology of the spermatozoa of ferns. Ann. of bot. 1900. 41.

Fitting, H., Die Reizleitungsvorgänge bei den Pflanzen. II. Teil. Ergebn. d. Physiol. V. Jahrg. 1906. 174.

Haberlandt, G., Über die Beziehungen zwischen Funktion und Lage des Zellkernes bei den Pflanzen. Jena. 1887.

-, Über Reizleitung im Pflanzenreich. Biol. Centralbl. 1901. 21.

Josing, E., Der Einfluß der Außenbedingungen auf die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung vom Licht. Jahrb. f. wiss. Bot. 1901. 36.

Jost, L., Über die Selbststerilität einiger Blüten. Bot. Zeitung. 1907.

Kienitz-Gerloff, Bemerkungen zu Dr. O. Brauns Aufsatz über die Plasmodesmen in den Pflanzen. Naturw. Wehschr. N. F. 1908. 7, 121—122.

Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie. Jena. 1903.

Lidfors, B., Zur Biologie des Pollens. Jahrb. f. wiss. Bot. 1896. 29.

-, Über die Reizbewegungen der Marchantia-Spermatozoiden. Ebenda. 1905. 41.

—, Über die Chemotaxis der Equisetum-Spermatozoiden. Ber. d. d. bot. Ges. 1905. 23.

Lilienfeld, M., Über den Chemotropismus der Wurzel. Ebenda.

Lopriore, Azione die alcuni acidi organici sull' accrescimento della cellula vegetale, Nuova Rassegna. Catania. 1897.

Massart, J., Sensibilité et adaptation des organismes à la concentration des solutions salines. Arch. de biol. (van Beneden, van Bambeke). 1889. 9.

—, Recherches sur les organismes inférieurs. Bull. de l'Académie royale de Belgique. 1891. 22.

Miehe, H., Über die Wanderungen des pflanzlichen Zellkernes. Flora. 1901. 88. Molisch, Zur Physiologie des Pollens. Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien. Math. nat. Kl. I. Abt. 1893. 102.

Němec, B., Die Reizleitung und die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen. Jena. 1901.

- Nestler, A., Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkerns und des Protoplasmas. Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien. Math. nat. Kl. I. Abt. 1898. 107.
- Newcombe und Rhodes, Chemotropism of roots. The bot. gaz. 1904. 37. Overton, E., Über die osmotischen Eigenschaften der Zelle in ihrer Bedeutung für die Toxikologie und Pharmakologie. Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich. Jahrg. 41. II. 1896.
- —, Über die allgemeinen osmotischen Eigenschaften der Zelle, ihre vermutlichen Ursachen und ihre Bedeutung für die Physiologie. Ebenda. Jahrg. 44. 1899.
- Pfeffer, W., Lokomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reize. Unters. aus dem bot. Institut in Tübingen. 1884. 1.
- —, Über chemotaktische Bewegungen von Bakterien, Flagellaten und Volvocineen. Ebenda. 1888. 2.
- Prowazek, S., Beiträge zur Protoplasmaphysiologie. Biol. Centralbl. 1901. 21, 87. Richards, H. M., The respiration of wounded plants. Ann. of bot. 1896. 10. Sammet, R., Untersuchungen über Chemotropismus und verwandte Erscheinungen
- bei Wurzeln, Sprossen und Pilzfäden. Jahrb. f. wiss. Bot. (Pringsh.). 1905. 41. Senn. G., Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzen-Chromatophoren. Leipzig.
- Senn, G., Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzen-Chromatophoren. Leipzig. 1908. S. 168—172.
- Shibata, K., Über die Chemotaxis der Spermatozoiden von Equisetum. The bot. mag. Tokyo. 1905. 19.
- —, Weitere Mitteilungen über die Chemotaxis der Equisetum-Spermatozoiden. Ebenda.
- —, Studien über die Chemotaxis der Isoëtes-Spermatozoiden. Jahrb. f. wiss. Bot. (Pringsh.). 1905. 41.
- —, Studien über die Chemotaxis der Salvinia-Spermatozoiden. The bot. mag. Tokyo. 1905. 19.
- Stahl, E., Zur Biologie der Myxomyzeten. Bot. Zeitg. 1884.
- Stange, B., Über chemotaktische Reizbewegungen. Bot. Zeitg. 1890.
- Tangl, E., Zur Lehre von der Kontinuität des Protoplasmas im Pflanzengewebe. Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien. Math. nat. Kl. 1884. 90, I. Abt.
- Voegler, C., Beiträge zur Kenntnis der Reizerscheinungen. Bot. Zeitg. 1891.
- Waechter, W., Untersuchungen über den Austritt von Zucker aus den Zellen der Speicherorgane von Allium cepa und Beta vulgaris. Jahrb. f. wiss, Bot. (Pringsh.). 1905. 41.
- —, Über das Verhältnis der in den Zwiebeln von Allium cepa vorkommenden Zuckerarten. Ebenda. 1908. 41.
- Wiesner, J., Die Elementarstruktur. Wien. 1892. S. 102.
- Zimmermann, A., Die Morphologie und Physiologie des pflanzlichen Zellkernes. Jena. 1896.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 3

Autor(en)/Author(s): Ritter Gaston

Artikel/Article: Über Traumatotaxis und Chemotaxis des Zellkernes. 1-42