

Die Geschwindigkeitsänderung der Protoplasmaströmung in den Pflanzenzellen.

Von Dr. P. J. Jurišić.

In der umfangreichen Literatur über die Protoplasmaströmung wurde die Frage über die Einwirkung verschiedener äusseren Faktoren auf den Strömungsvorgang oft besprochen. Es wurde bei diesen Untersuchungen die Geschwindigkeit der Strömung als Indikator benützt. Wir erwähnen nur die Untersuchungen über die Einwirkung der Temperatur (Dutrochet, Naegeli, Velten, Jürgensen, Kanitz, Vouk), der verschiedenen chemischen Agenzien (Hofmeister, Kohl, Ewart, Josing, Lopriore), der Schwerkraft (Ewart) u. s. w. Während meiner¹ Untersuchungen über die Protoplasmaströmung, machte mich Herr Prof. Vouk auf die Frage aufmerksam, inwieweit die Protoplasmaströmung während kürzeren oder längeren Zeitabschnitten in einer und derselben Zelle eine konstante Grösse ist oder ist sie, was voraussichtlich war, Veränderungen autonomer Natur unterworfen. Es fragt sich also, ob die Geschwindigkeit der Strömung als Indikator von eindeutiger Verlässlichkeit ist, besonders bei kleinen Geschwindigkeitsänderungen. Zu diesem Zwecke war eine ununterbrochene Beobachtung der Geschwindigkeit in verschiedenen Phasen der Strömung unbedingt notwendig.

Bei solchen Untersuchungen war wohl von vornherein zu rechnen, dass eventuell vorhandene kleine Unterschiede erst bei längerer Versuchsdauer deutlich zum Ausdruck kämen. Dass für alle Messungen natürlich das gleiche Objekt verwendet werden musste, ist einleuchtend. Meine Versuchsobjekte waren *Helodea* und

¹ Dissertation zur Erlangung der Doktorwürde an der philosophischen Fakultät in Zagreb. Ein Teil dieser Untersuchungen erschien unter den Titel »Osmotischer Druck und Protoplasmaströmung in den Pflanzenzellen«. Zeitschrift f. allg. Psychologie 1921.

Vallisneria u. zw. deshalb, weil sie die klassischen Beispiele für das Studium der sekundären Plasmaströmung sind, gegen Wundreiz und längere Versuchsdauer verhältnissmässig sehr resistent sind und in meinen Versuchen ohne weiters für eine achttägige Beobachtungsdauer brauchbar waren. Ich betone ausdrücklich, dass ich meine Messungen unterbrach, sobald die ersten Anzeichen einer nekrobiotischen Störung vorhanden waren, welche von gewissen kristallähnlichen Ausscheidungen in der Vacuole begleitet werden und die ihr Maximum direkt vor dem Tode der Zelle erreichen.

Die Messungen selber wurden einfach mit dem Okularmikrometer vorgenommen u. zw. bestimmte ich die Zeit, innerhalb welcher ein in konstantem Strome fließendes Chlorophyllkorn benötigte, um 10 Teilstriche des Okularmikrometers zu durchwandern. Alle Messungen sind an e i n e r fixierten Blattzelle vorgenommen worden und mit einer Genauigkeit bis auf $\frac{1}{5}$ Sekunde verlässlich. Die

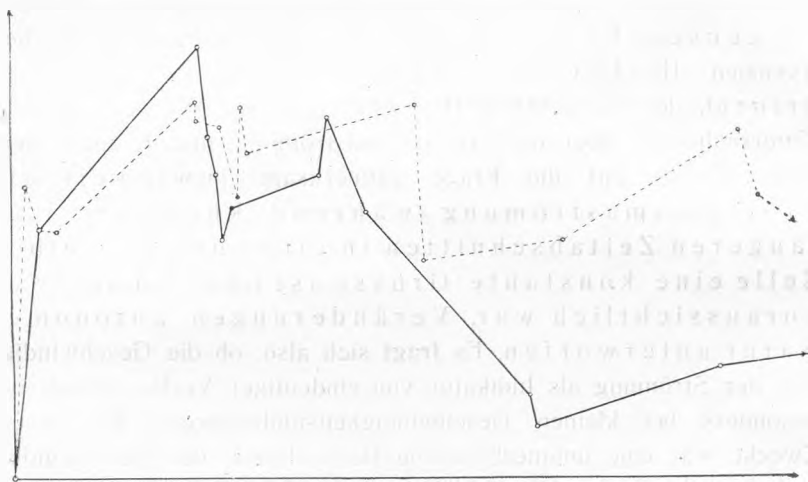


Abb. 1. Graphische Darstellung von Versuchsprotokoll 1 (—) und 2 (— — — —). Auf der X-Achse die Zeiten, auf der Y-Achse die Geschwindigkeiten eingetragen.

Temperaturschwankungen waren sehr gering und betrug durchschnittlich nur ein Grad. Die von mir verwendete Methode gestattete genauere Messungen als sie V e l t e n aufzeigen konnte. Die Beobachtung in seinen Untersuchungen geschah derart, dass er die Schläge einer Uhr abzählte, welche vergingen, bis ein Inhaltkörper oder ein Chlorophyllkorn eben in den Rand des gemessenen Gesichtsfeldes trat und dieses in der Mitte durchschreitend soeben

1 Versuch.

Fallisneria spiralis. Blatt abgeschnitten am 16./IV. 11^h a.

Ocl. microm 3.

Obj. Zeiss DD. 1 τ = 3·8 μ

Datum Zeit	Temp.	Zeiten in welche die einzelnen Chlorophyllkörner 10 τ Ocl. micr. durchschritten	Mittlere Ge- schwin- digkeit	Geschwindig- keit in C G Sec-System
16./IV. 2 ^h 10 _p	18° C	3 ² / ₅ " , 5" , 3 ² / ₅ " , 4 ¹ / ₅ " , 3 ² / ₅ " 4 ¹ / ₅ " , 4" , 3 ³ / ₅ " , 3 ³ / ₅ " , 2 ³ / ₅ " .	2·7 τ	0·0102 _{mm}
17./IV. 11 ^h 45 _a	18° C	2 ¹ / ₅ " , 2" , 2" , 2 ¹ / ₅ " , 2 ² / ₅ " , 2 ¹ / ₅ " , 2" , 2" , 2" , 2 ² / ₅ " , 2 ² / ₅ " , 2" , 2" , 2" .	4·7 τ	0·0178 _{mm}
17./IV. 1 ^h 20 _p	18·5° C	2 ³ / ₅ " , 2 ³ / ₅ " , 2" , 2 ³ / ₅ " , 2 ³ / ₅ " , 3" , 3" , 3" , 3 ¹ / ₅ " , 3 ² / ₅ " , 2" , 3" , 3 ¹ / ₅ " , 3" , 2 ³ / ₅ " , 3 ² / ₅ " , 3" , 2 ² / ₅ " , 2 ² / ₅ " .	3·7 τ	0·014 _{mm}
17./IV. 2 ^h 40 _p	18° C	3 ³ / ₅ " , 3" , 3" , 3" , 3 ¹ / ₅ " , 3 ³ / ₅ " , 2 ³ / ₅ " , 2" , 2" , 2 ² / ₅ " , 1 ² / ₅ " , 3" , 2 ³ / ₅ " , 2 ³ / ₅ " , 3" , 4" , 4" , 3 ² / ₅ " , 3 ³ / ₅ " , 3" , 3 ² / ₅ " , 3 ² / ₅ " , 3" , 4" .	3·4 τ	0·0129 _{mm}
17./IV. 4 ^h	19° C	2 ¹ / ₅ " , 3 ² / ₅ " , 4 ² / ₅ " , 4" , 4" , 4 ² / ₅ " , 3 ² / ₅ " , 4" , 4 ¹ / ₅ " , 4 ³ / ₅ " , 4 ³ / ₅ " 4 ³ / ₅ " .	2·5 τ	0·0095 _{mm}
17./IV. 4 ^h 10 _p	19° C	3 ² / ₅ " , 3 ² / ₅ " , 3 ² / ₅ " , 3 ¹ / ₅ " , 3 ¹ / ₅ " , 3 ² / ₅ " , 3 ¹ / ₅ " , 4" , 4" , 3 ² / ₅ " , 3 ¹ / ₅ " .	2·9 τ	0·011 _{mm}
18./IV. 9 ^h 30 _a	18·5° C	3 ¹ / ₅ " , 4 ¹ / ₅ " , 3 ¹ / ₅ " , 2 ³ / ₅ " , 3 ² / ₅ " , 3" , 3 ¹ / ₅ " , 2 ³ / ₅ " , 2 ³ / ₅ " , 2 ² / ₅ " , 2 ² / ₅ " , 3" , 3 ² / ₅ " , 2 ³ / ₅ " , 2 ³ / ₅ " .	3·3 τ	0·0125 _{mm}
18./IV. 10 ^h 10 _a	18° C	3 ¹ / ₅ " , 2 ¹ / ₅ " , 2" , 2" , 3" , 2 ³ / ₅ " , 2" , 2 ¹ / ₅ " , 2" , 2 ³ / ₅ " , 2 ³ / ₅ " , 2 ³ / ₅ " , 2 ³ / ₅ " , 2 ² / ₅ " , 3" , 2 ² / ₅ " , 2 ³ / ₅ " .	4 τ	0·015 _{mm}
18./IV. 3 ^h 10 _p	19° C	3 ¹ / ₅ " , 3 ¹ / ₅ " , 4" , 3" , 4" , 3 ³ / ₅ " , 3" , 3 ³ / ₅ " , 3 ³ / ₅ " , 3 ³ / ₅ " , 3" , 3" , 2 ² / ₅ " , 3 ¹ / ₅ " , 2 ¹ / ₅ " , 2" , 2" , 3" , 2 ² / ₅ " , 2" , 2 ¹ / ₅ " , 2 ¹ / ₅ " , 2" , 2 ³ / ₅ " , 2 ³ / ₅ " , 2 ³ / ₅ " , 2 ³ / ₅ " , 2 ³ / ₅ " , 3" , 2 ² / ₅ " , 2 ³ / ₅ " .	3 τ	0·011 _{mm}
*) 19./IV. 2 ^h 30 _p	19° C	10" , 12" , 16" , 14 ⁴ / ₅ " , 12" .	0·75 τ	0·0034 _{mm}
*) 19./IV. 3 ^h p	19° C	20" , 24" , 26" , 19 ¹ / ₅ " , 18" .	0·47 τ	0·0021 _{mm}
*) 20./IV. 4 ^h p	18° C	6 ² / ₅ " , 8" , 9" , 9" , 9" , 8" , 9 ¹ / ₅ " , 7" , 8" , 9" .	1 τ	0·0046 _{mm}
*) 21./IV. 4 ^h 30 _p	18° C	9 ¹ / ₅ " , 8 ⁴ / ₅ " , 9 ¹ / ₅ " , 8" , 10" , 8 ² / ₅ " , 6" , 7 ¹ / ₅ " , 8 ² / ₅ " , 9 ¹ / ₅ " , 7 ¹ / ₅ " , 7 ¹ / ₅ " , 10" , 10 ² / ₅ " , 10 ² / ₅ " .	1·1 τ	0·0055 _{mm}

*) Messungen vorgenommen mit Ocl. micr. 3. Obj. Reichert 5. 1 τ = 4·6 μ

2. Versuch.

Vallisneria spiralis. Blatt abgesehritten am 24./IV. 10^h a.

Ocl. microm 3.

Obj. Zeiss. DD. 1 τ = 3·8 u

Datum Zeit	Temp.	Zeiten in welche die einzelnen Chlorophyllkörner 10 τ Ocl. micr. durchschritten	Mittlere Ge- schwin- digkeit	Geschwindig- keit in C G Sec-System
24./IV. 11 ^h 15' _a	19·5° C	3'', 3 ¹ / ₅ '', 3 ¹ / ₅ '', 3'', 3 ² / ₅ '', 3'', 2 ⁴ / ₅ '', 3 ¹ / ₅ '', 3 ¹ / ₅ '', 3 ¹ / ₅ '', 3 ² / ₅ '', 3 ² / ₅ '', 2 ⁴ / ₅ '.	3·2 τ	0·0121 mm
24./IV. 2 ^h 50' _p	19·5° C	4'', 3 ² / ₅ '', 3 ² / ₅ '', 3 ⁴ / ₅ '', 3 ³ / ₅ '', 4''.	2·7 τ	0·0102 mm
24. IV. 3 ^h 45' _p	19° C	4'', 3 ³ / ₅ '', 3 ² / ₅ '', 3 ¹ / ₅ '', 4'', 4'', 4'', 4'', 3 ² / ₅ '', 4'', 3'', 3 ³ / ₅ '', 3 ³ / ₅ '', 3'', 3 ³ / ₅ '.	2·7 τ	0·0102 mm
25./IV. 10 ^h 10' _a	18° C	3 ⁴ / ₅ '', 2 ⁴ / ₅ '', 2 ⁴ / ₅ '', 2'', 2'', 2'', 2 ² / ₅ '', 2 ³ / ₅ '', 2 ² / ₅ '', 2'', 2 ¹ / ₅ '.	4 τ	0·0155 mm
25./IV. 10 ^h 45' _a	18° C	2 ⁴ / ₅ '', 2 ³ / ₅ '', 2 ² / ₅ '', 2 ¹ / ₅ '', 2 ³ / ₅ '', 2 ⁴ / ₅ '', 2 ³ / ₅ '', 2'', 2 ² / ₅ '', 2 ³ / ₅ '.	3·9 τ	0·0148 mm
25./IV. 2 ^h _p	18° C	2'', 2'', 2 ³ / ₅ '', 3'', 2 ³ / ₅ '', 3'', 2 ³ / ₅ '', 3'', 2 ³ / ₅ '', 2 ³ / ₅ '', 2 ³ / ₅ '', 2 ² / ₅ '', 2 ² / ₅ '.	3·8 τ	0·0144 mm
25./IV. 3 ^h 15'	18·5° C	3 ¹ / ₅ '', 2 ⁴ / ₅ '', 2 ³ / ₅ '', 3 ² / ₅ '', 3 ³ / ₅ '', 3 ³ / ₅ '', 3'', 3'', 3 ³ / ₅ '.	3 τ	0·0114 mm
25. IV. 4 ^h _p	19° C	2 ¹ / ₅ '', 2 ⁴ / ₅ '', 2 ² / ₅ '', 2 ³ / ₅ '.	4 τ	0·0152 mm
25./IV. 5 ^h _p	19° C	3'', 3 ¹ / ₅ '', 2 ⁴ / ₅ '', 2 ⁴ / ₅ '', 2 ⁴ / ₅ '', 2 ⁴ / ₅ '', 3'', 2 ⁴ / ₅ '', 2 ⁴ / ₅ '.	3·5 τ	0·0133 mm
26./IV. 4 ^h _p	18·5° C	2 ² / ₅ '', 3 ¹ / ₅ '', 2 ⁴ / ₅ '', 2 ² / ₅ '', 2 ¹ / ₅ '', 2 ¹ / ₅ '', 2 ³ / ₅ '', 2 ¹ / ₅ '', 2 ¹ / ₅ '', 2 ² / ₅ '', 2''.	4·1 τ	0·0155 mm
26./IV. 5 ^h _p	19° C	4 ² / ₅ '', 4'', 4'', 4 ² / ₅ '', 3 ⁴ / ₅ '.	2·4 τ	0·0091 mm
27./IV. 12 ^h _a	18° C	3 ¹ / ₅ '', 4 ² / ₅ '', 3 ² / ₅ '', 4'', 4 ¹ / ₅ '.	2·6 τ	0·0098 mm
28./IV. 12 ^h _a	19° C	3 ² / ₅ '', 2'', 2'', 2 ² / ₅ '', 3'', 2 ² / ₅ '', 2 ⁴ / ₅ '', 2 ² / ₅ '', 3 ¹ / ₅ '', 2 ⁴ / ₅ '', 2 ² / ₅ '.	3·8 τ	0·0144 mm
28./IV. 3 ^h _p	19° C	3 ¹ / ₅ '', 3 ² / ₅ '', 3 ¹ / ₅ '', 3'', 3 ² / ₅ '.	3·1 τ	0·0117 mm
29./IV. 9 ^h	17·5° C	Keine Strömung	—	—

wieder verliess. Bei meinen Versuchen erfolgte die Zeitmessung durch ein Chronometer, welches Ablesungen von $\frac{1}{5}$ Sekunde gestattete. Hervorheben möchte ich noch, dass in meinen Versuchen die Protoplasmaströmung ungefähr 8 Tage dauerte. Es waren aber auch Fälle, wo sogar nach 25 Tagen eine deutliche Strömung in den Zellen vorhanden war. Nach dem Aufhören der Strömung wurde entweder der normale Zustand in den Zellen wieder erreicht oder estarben die Zellen ab.

Ein Blick auf die vorstehenden Tabellen und das Grafikon zeigt uns vor allem die Tatsache, dass die Schwankungen keineswegs jene Regelmässigkeit zeigen, wie man sie nach den früher zitierten Angaben annehmen müsste. Die sekundäre Protoplasmaströmung als Reaktion auf den Wundreiz zeigt somit keine Koinzidenz in der Strömungsgeschwindigkeit und in ihrem Verlaufe, wie wir dies bei anderen physiologischen Prozessen finden. Es ist weder der symmetrische Verlauf noch die Konstanz der Werte im aufsteigenden und im abgesteigenden Ast der Kurve vorhanden, so dass wir die Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung nicht analog der Atmung und der Wärmeproduktion als Indikator verwenden können. Die Schwankungen im Kurvenverlaufe sind derart gross, dass man gewiss keine so weit gehenden Folgerungen ziehen kann, als es E w a r t² tut, wenn er den Einfluss der Schwerewirkung an der Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung messend verfolgen wollte.

Wir sehen, dass die Geschwindigkeit der sekundären Protoplasmaströmung — d. i. jener Strömung, welche in den Zellen erst durch äussere Reize induziert wird — im Allgemeinen bis zu einem Maximum wächst und dann wieder auf den Nullpunkt fällt. Bisher wurde angenommen [P f e f f e r³], dass dieser Verlauf der Steigerung der Atmung und der Wärmeproduktion nach dem Wundreize entspricht; aus diesem Grunde eben hat man die sekundäre Protoplasmaströmung als eine Reaktion auf den Wundreiz aufgefasst und deren Geschwindigkeit als einen Indikator für die Erregung der Pflanzenzelle nach dem Reize verwendet [H a u p t f l e i s c h]. Auf welche inneren Ursachen die Geschwindigkeitsänderungen und Schwankungsänderungen zurückzuführen sind, lässt sich nicht ohne

² E w a r t: On the physics and the physiol. of protoplasmic streamings in plants. Oxford 1903.

³ P f e f f e r: Pflanzenphysiologie II., p. 819., 1904.

weiteres sagen. Es sind jedenfalls diese Änderungen auch von dem physiologischen Gesamtzustande abhängig. Auch das Alter der Zellen spielt dabei eine Rolle, wie ich mich bei einem eklatanten Falle überzeugen konnte.

Die Beobachtung wurde an den Wurzelhaaren von *Trianea bogotensis* gemacht und ich führe hier den betreffenden Versuch an.

Versuch 3.*Trianea bogotensis*

Temp. + 18° C

Okularmikrom. 3 Obj. Zeiss D D. 1τ = 3·8_u

Länge des Wurzelhaares	Breite des Wurzelhaares	Die Zeiten in welchen einzelne Körnchen 5τ Ocl. mier durchschrittn.	Mittlere Geschwindigkeit in Mm sec ⁻¹
20 ^τ	16 ^τ	Keine strömung	0 mm sec ⁻¹
25 ^τ	17 ^τ	Strömung kaum sichtbar	
80 ^τ	14 ^τ	3 ¹ / ₅ " , 3 ² / ₅ " , 3 ³ / ₅ " , 4" , 3 ¹ / ₅ "	0·0053
250 ^τ	13 ^τ	2 ¹ / ₅ " , 2 ¹ / ₅ " , 2" , 2" , 2"	0·0095

Pfeffer¹ war der Erste, welcher auf die Wichtigkeit und Bedeutung des physikalisch-chemischen Zustandes der lebendigen Substanz für die Protoplasmaströmung hingewiesen hat. Er zeigte, dass bei den Plasmodien der Myxomyceten Teile des ruhenden Protoplasmas eine viel grössere Kohäsion-Viskosität aufweisen, als jene des strömenden Plasmas. Die Abhängigkeit der Geschwindigkeit von der Viskosität der lebendigen Substanz wurde später von Heilbronn² auch insofern experimentell bewiesen, als er zeigte, dass bei sekundärer Protoplasmaströmung die Geschwindigkeit etwa eine Funktion der Plasmaviskosität ist, so dass dem Maximum der Strömungsgeschwindigkeit ungefähr ein Minimum der Viskosität entspricht.

¹ Pfeffer: Zur Kenntniss der Plasmahaut und Vacuolen. 1890.

² Heilbronn: Zustand des Plasmas und Reizbarkeit. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 54. 1914. p. 371.

Der Mangel der Protoplasmaströmung in der äusseren hyalinen Schichte der lebendigen Substanz ist uns eben durch die Viskosität derselben verständlich. Es ist nun wohl höchstwahrscheinlich, dass auch die Zunahme der Geschwindigkeit von den embryonalen zu den ausgewachsenen Zellen, welche eine primäre Protoplasmaströmung zeigen, durch eine Viskositätsabnahme in diesen Zellen bedingt ist. Dies erscheint umso wahrscheinlicher, als schon Dehnecke (Über nicht assimilierende Chlorophyllkörner 1889.) fand, dass die Verlagerung der Protoplasmaeinschlüsse in den embryonalen Knotenzellen eine geringere ist, als in den ausgewachsenen Zellen. Diese Viskositätsabnahme findet ihre Begründung in dem durch die Dehydratisierung der Plasmamoleküle eingetretenen Quellungsgefälle von den embryonalen zu den ausgewachsenen Zellen.

Die wichtigsten Ergebnisse vorliegender Beobachtungen möchte ich in folgender Weise zusammenstellen:

1. Beilängerer Versuchsdauer (8 Tage) zeigt die Geschwindigkeit der sekundären Protoplasmaströmung keine solche konstante Zu- oder Abnahme, um als verlässlicher Indikator für die Einwirkung der äusseren Einflüsse gelten zu können.

2. Die beobachteten Geschwindigkeitsänderungen müssen beträchtliche Änderungen aufweisen um berechtigte Folgerungen ziehen zu können.

3. Der Verlauf der Strömungsgeschwindigkeit innerhalb längerer Versuchsdauer hat wohl Ähnlichkeit mit dem Verlauf der Steigerung der Atmung und der Wärmeproduktion nach dem Wundreize, ist aber asymmetrisch zu seinem Maximalwert angeordnet.