

Über Georezeptoren in Wurzeln

BOHUMIL NĚMEC*

Eingegangen am 16. Dezember 1964

Abstrakt. Im Jahre 1900 veröffentlichte ich einen vorläufigen Bericht über durch Schwerkraft bewegliche Stärkekörner in bestimmten Pflanzenzellen, die man als tierischen Statozysten analoge Vorrichtungen ansprechen könnte. Über diesen Gegenstand erschien 1901 meine ausführliche Arbeit, in welcher ich eine auffallende zytologische Reaktion beschrieben habe, die in stärkeführenden Columellazellen der Wurzelhaube bei geotropischer Reizung erscheint: Diese Reaktion, welche ich als ein Symptom, dass die erwähnten Zellen den Schwerkraftreiz zu rezipieren vermögen, betrachtete, wurde später sehr selten nachuntersucht und ist vergessen worden. Erst im Jahre 1962 veröffentlichte AUDUS neue Angaben über dieselbe und zwar auf Grund von elektromikroskopischer Untersuchung der Statocyten in Wurzelhauben.

Die vorliegende Mitteilung bringt zum ersten Mal mikrophotographische Aufnahmen der zytologischen Georeaktion und erwähnt neue Versuche, welche zu Gunsten der Ansicht sprechen, dass die zytologische Georeaktion durch Druck der Statolithen auf die aussere Zytoplasmahaut der Statocyten ausgelöst wird. Es wird auch darauf hingewiesen, dass nicht nur spezifisch schwerere, sondern auch spezifisch leichtere Körperchen als Statolithen, welche eine Georeaktion auszulösen fähig sind, fungieren konnten.

Einleitung und Historisches

In seiner bemerkenswerten Abhandlung „Heterogene Induktion“ (1892) hat NOLL eingehend die verschiedenen damals aktuellen Möglichkeiten kritisch gesichtet, wie die Schwerkraft den geotropischen Reizvorgang in der Pflanze auszulösen im Stande sein könnte. Er ist zum Schlusse gekommen, dass bei dem Schwerkraftreiz die Massenbeschleunigung an sich, d. h. das Gewicht das Massgebende ist. Er gab auch das Prinzip an, nach welchem eine Vorrichtung zur Rezeption des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen gebaut sein könnte. Es könnte sich um ein Analogon der tierischen Statozysten handeln. Noll griff zu zentrosphaerenartigen Organen, die vielleicht nicht einmal mikroskopisch wahrnehmbare Dimensionen erreichen müssten (1892, p. 54).

Solche Vorrichtungen glaubte ich dann (NĚMEC 1900) in Zellen, welche durch Schwerkraft bewegliche Stärkekörner besitzen, gefunden zu haben und bald schloss sich meiner Deutung HABERLANDT an (1900). Meine Untersuchungen

Adresse: Na Václavce 7, Praha-Smíchov

über die Georezeption veröffentlichte ich in extenso im Jahre 1901. Im Verlaufe meiner Untersuchungen hat sich dann gezeigt, dass es sich bei den meisten Pflanzen um spezifisch schwerere Körperchen und zwar um Stärkekörner handelt, aber ich bin zur Ansicht gelangt, dass in ähnlicher Weise auch spezifisch leichtere Körperchen wirken könnten. Solche habe ich in einer *Jungermannia*-Art (*J. barbata*) entdeckt.

Die Statolithentheorie hat sich viele Anhänger (DARWIN FR. 1905) erworben, aber es erschienen ihr auch Gegner. Erstens konnten bei einigen Pflanzen keine statolithenartige Körperchen gefunden werden, z. B. nicht bei den Pilzen. Da konnte man zu ultramikroskopischen Strukturen greifen, oder auch zu spezifisch leichteren beweglichen Körperchen, schliesslich auch zu unbeweglichen spezifisch schwereren Körperchen. In neuerer Zeit ist darauf hingewiesen worden, dass auch Zelleinschlüsse, die nicht aus Stärke bestehen, als Statolithen fungieren können (NULTSCH 1963).

Es schien eine Zeit lang, dass die Statolithentheorie durch die Annahme, dass der geoelektrische Effekt die geotropische Reaktion auslösen könnte, überholt wurde. Neuestens konnte jedoch gefolgert werden, dass „der geoelektrische Effekt als Primärvorgang der geotropischen Induktion wohl kaum in Frage kommt“ (NULTSCH 1963).

Die plasmatische Georeaktion

In meiner Arbeit vom Jahre 1901 habe ich eine plasmatische in den Statozyten vor sich gehende Reaktion beschrieben (NĚMEC 1901, p. 69—87). Dieselbe wurde nachher fast überhaupt nicht nachgeprüft und ich selbst habe über dieselbe auch fast nichts mehr von meinem neuen Tatsachenmaterial veröffentlicht (CHRISTIANSEN 1917). Letzthin hat jedoch AUDUS (1962) einen wichtigen Befund beschrieben, der mich bewogen hat, einiges über die zytologische Georeaktion zu veröffentlichen.

Seinerzeit hat JOST (1933) ausdrücklich behauptet, dass die Georeaktion mit keiner zytologischen Veränderung der Zellen verbunden ist. Offenbar hat er damit die von mir beschriebenen Zytoplasma-Anhäufungen in den Statozyten der Wurzelhauben gemeint. Unterdessen habe ich zahlreiche Wurzelspitzen zytologisch untersucht und mich vom Vorhandensein der plasmatischen Georeaktion überzeugt. Da bisher — die Abhandlung von AUDUS ausgenommen — soweit mir bekannt, keine Mikroaufnahmen der plasmatischen Georeaktion veröffentlicht wurden, habe ich mich entschlossen solche zu reproduzieren und auf einige meiner Versuche hinzuweisen. Ich habe seinerzeit meine Präparate Prof. Ed. Strasburger in Bonn demonstriert und er liess meine Angaben an Wurzeln von *Lupinus albus* mit positivem Ergebnis nachuntersuchen.

Die zytoplasmatische Georeaktion erscheint deutlich nur in der Columella der Wurzelhaube, eventuell in den ihr anliegenden Zellreihen, welche Statolithen, enthalten und zwar konnte ich dieselbe in Keimwurzeln schon etwa 15 Min. nach ihrer Inversstellung feststellen. Meist habe ich die Wurzeln eine Stunde nach Beginn der geotropischen Reizung fixiert und zwar in Pikrin-Eisessig-schwefelsäuremischung (NĚMEC et cons. 1961), oder in Chromessigsäure, oder in Flemmingscher Fixierungsflüssigkeit. Die Reaktion wird wahrscheinlich

auch in anderen Fixierungsflüssigkeiten erhalten bleiben. Sie erscheint als ein körniger oder körnig-lamellöser, fein vakuoliger, nach Fixierung in 0,5 % Salz — Pikrinsäure fast homogener Plasmabeleg (Textfigur 1) oder eine dichte Plasma-Ansammlung, wie ich das in meiner Arbeit von 1901 ausführlich beschrieben habe. Nach Färbung mit Pikrokarmin oder mit Haematoxylin nach Heiden-

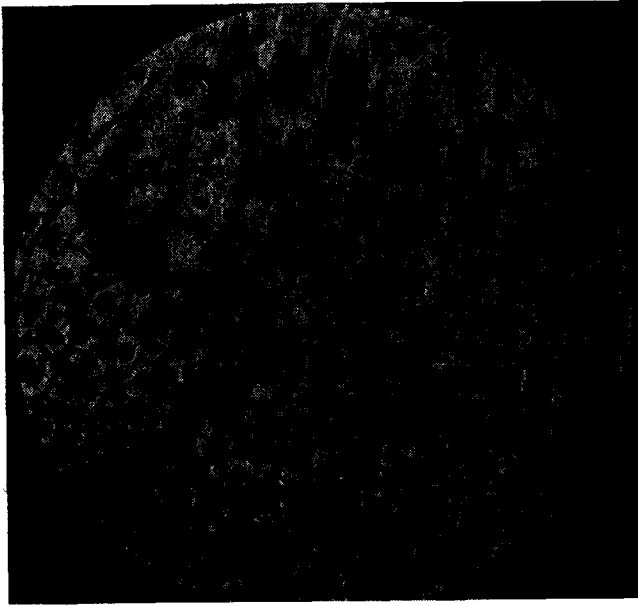


Fig. 1. Aus einem medianen Längsschnitt durch die Spitze einer 1 Std. lang invers gestellter Keimwurzel von *Vicia faba*. Fixiert mit Pikrinsalzsaure, gefärbt nach Heidenhain. Eine homogene plasmatische Georeaktion ist gut zu sehen. 300 : 1. Photo Dr A. Lux.

hains Methode bei nicht zu weit getriebener Differenzierung ist der Plasmabeleg deutlich gefärbt. Immerhin ist es eine Struktur, deren Fixierung Vorsicht erheischt.

Die zytologische Georeaktion konnte ich nur in der Wurzelhaube feststellen. Sie erschien nicht in Wurzeln, welche Statocyten nicht in der Haube, sondern im inneren Periblem des Wurzelkörpers selbst enthalten, wie z. B. bei *Trianea bogotensis*, in geotropisch reaktionsfähigen Wurzeln ohne Haube, welche ebenfalls Statocyten im Periblem enthalten (*Cuscuta gronowii*, Wurzelträger der *Selaginellen*). Geotropisch reaktionsfähige Stengel und Blätter der meisten Gefässpflanzen enthalten Statolithen meist in der Stärkescheide. Manche Laub- und Lebermoose sind geotropisch und enthalten unter dem Scheitel Stärke in Statocyten. Auch *Sphagnum*-Arten enthalten Statolithen. Sie wachsen im Dunkeln unverzweigt positiv geotropisch aufwärts und enthalten unter dem Scheitel in den inneren Stengelzellen deutlich bewegliche Statolithen, die bisher übersehen wurden. *Trichocolea tomentella* enthält unter dem

Stammscheitel reichliche Statolithenstärke. Im Dunkeln wächst diese Art unverzweigt aufwärts. Nach einiger Zeit verschwindet jedoch die Stärke aus dem Stengel, der dann unregelmässig zickzackförmig einige Zeit weiter wächst. Aber die Wurzelhauben ausgenommen fand ich nirgends die besagte zytologische Georeaktion. Vielleicht liesse sich eine solche durch elektronenmikroskopische Untersuchung feststellen. Bei den Pilzen, deren Fruchtkörper

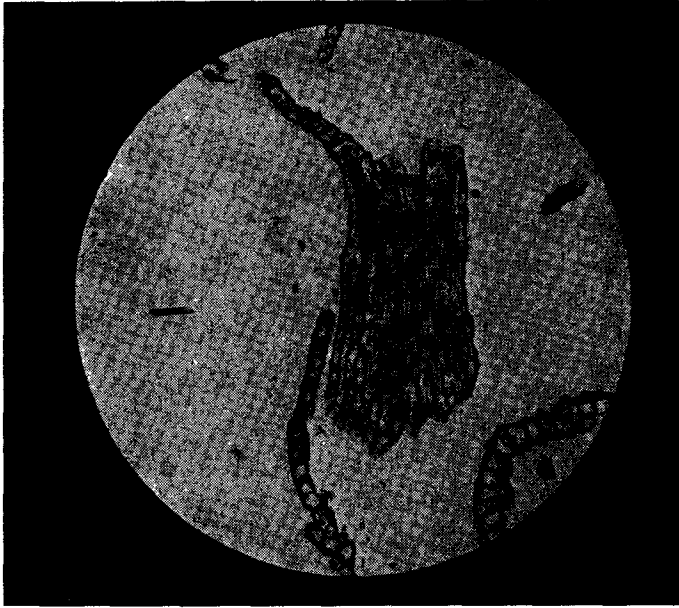


Fig. 2. Längsschnitt durch einen jungen Teil des Stammchens von *Jungermannia barbata*, der mit Flemmingscher Flüssigkeit fixiert und nicht gefärbt wurde. In den apikalen Zellteilen ist in jeder Zelle ein Haufen von Elaioplasten zu sehen. 200 : 1 Photo Dr A. Lux.

häufig geotropisch zu reagieren vermögen, fand ich keine Statolithenstärke, sie besitzen ja überhaupt keine Stärkekörner. Aber ihr Zytoplasma enthält andere kleine Körnchen, die vielleicht als Statolithen fungieren (BOUCK 1963). Insbesondere könnten dies spezifisch leichtere Öltröpfchen tun, wie man das bei einigen *Jungermannia*-Arten annehmen kann. Textfigur 2 stellt einen Längsschnitt durch einen Stengel von *Jungermannia barbata* dar, welcher in Flemmingscher Flüssigkeit fixiert und ungefärbt geschnitten wurde. Die Elaioplasten sind im oberen Teile der Zellen angehäuft. Die positiv geotropischen Rhizoiden der Charazeen enthalten in ihrem Endteile sogen. Glanzkörperchen, für welche BUDER (1961) bewiesen hat, dass an ihr Vorhandensein die Rezeption des Schwerkraftreizes gebunden ist. Ähnliche Körperchen enthalten in ihren Endvakuolen auch *Closterium*-Arten.

Die Hypothese, dass die Statolithenstärke im Dienste der Schwerkraftrezeption steht (NĚMEC 1900), wollte ich durch verschiedene Versuche beweisen. Auch habe ich versucht zu beweisen oder wenigstens wahrscheinlich

zu machen, dass die Statolithenstärke einen Druck auf die äussere Plasmahaut ausübt und dadurch die Georeaktion auslöst. Dass Zellen auf einen das Zytoplasma treffenden Druck zu reagieren vermögen, ist zweifellos. Schon auf einen ungemein schwachen Druck reagieren Ranken und Staubfäden, Hypokotyle und einige Trichome. Zwar handelt es sich dabei um einen äusseren, in Statocyten jedoch um einen von innen wirkenden Druck; das ist jedoch kein prinzipieller Unterschied. Der „geoelektrische Effekt kommt als Primärvorgang der geotropischen Induktion kaum in Frage“ (NULTSCH 1963). JOST hat im J. 1923 (p. 273) kategorisch gesagt: „Die Schwere muss durch das Gewicht, das sie einem Teil der Pflanze oder Zelle verleiht, einen Druck ausüben“. Auf welche Weise jedoch der mechanische Druck auf das Plasma einwirkt, ist nicht bekannt.

Die Glanzkörper der Charazeenrhizoide sowie der *Closterium*-Zellen sind keine Stärke. Ich habe vor Jahren eine Reisvarietät gehabt, die in ihren Gelenken statt Stärke bewegliche Eiweisskrystallchen besass und geotropisch reagierte. Für einige Jungermanniazeen kann man als Statolithen Öltropfen enthaltende spezifisch leichtere Elaioplasten annehmen. Ähnlich wie beim Krebs gleich gut Kiesel- wie Eisenpartikel als Statolithen fungieren können, vermögen es bei Pflanzen Körperchen von verschiedener Zusammensetzung. Auch Oxalatkristalle kommen bei den Pflanzen als Statolithen in Betracht.

Dass die Schwerkraft als Druck auf das Plasma rezipiert wird, bemühte ich mich durch nachfolgende Versuche zu beweisen. Wenn die Wurzelspitzen eingegipst werden, so verschwindet aus der Haube allmählich die Stärke. Werden die Wurzelspitzen im Stadium untersucht, in welchem die Columella noch Stärkekörner, allerdings schon kleinere und leichtere enthält, so findet man in den Columellazellen, auch wenn sich die Wurzelspitze in Ruhelage befand, schon die plasmatische Georeaktion. Ähnlich verhalten sich Wurzeln, welche durch eine 2 % Kalziumnitratlösung plasmolysiert wurden, oder sich in einer niedrigen Temperatur (7–10 °C) oder etwa eine Stunde in CO₂ befanden. Unter allen diesen Bedingungen sinkt die Fluidität des Zytoplasmas und daher auch der Druck, den die Stärkekörner auf die äussere Plasmahaut der Statolithenzellen ausüben. (Taf. 3).

Schon in meiner Arbeit vom Jahre 1901 habe ich die Frage gestellt, ob durch Zentrifugierung, durch welche der Druck der Statolithenstärke auf die Plasmahaut vergrössert wird (p. 86), die plasmatische Georeaktion hervorgerufen wird. In der Tat erscheint beim Zentrifugieren ein dichter Zytoplasmabelag auf den Statolithen (Taf. 4), welcher die Georeaktion vorstellen könnte. Es könnte sich jedoch auch um eine Ansammlung von spezifisch schwereren, sonst diffus in den Statolithenzellen verteilten Strukturen, z. B. um Golgiapparat handeln. Jedenfalls bewiesen diese Versuche, dass bei der Auslösung der plasmatischen Georeaktion der Druck der Statolithen eine entscheidende Rolle spielt.

Ich habe zunächst nur orthotrope, positiv geotropische Wurzeln untersucht, in denen es eines äusseren Reizes bedarf, um die plasmatische Georeaktion hervorzurufen. In plagiotropen Seitenwurzeln gibt es jedoch eine solche Reaktion auch dann, wenn sie ihre Ruhelage einnehmen. Über den Zusammenhang dieser Erscheinung mit dem Plagiotropismus werde ich mich hier nicht verbreiten.

Se hlusssbemerktungen

Ich glaube, dass es nicht geleugnet werden kann, dass die plasmatische Reaktion durch die Schwerkraft und zwar höchstwahrscheinlich durch den Druck der Statolithen auf die Plasmahaut ausgelöst wird. Ich will jedoch keineswegs behaupten, dass sie mit der geotropischen Bewegung etwas zu tun hat. BRAUNER und BÖCK (1963) haben auf verschiedene, mit dem Geotropismus zusammenhängende Erscheinungen hingewiesen und NULTSCH (1963) meint, dass es sich in der Mehrzahl der Fälle um sekundäre Vorgänge handelt. Es ist nicht ausgeschlossen, dass auch die plasmatische Georeaktion ein sekundärer Vorgang ist. Aber es ist ein Symptom, dass die Schwerkraft auf die Statozyten durch Vermittlung der Statolithen einwirkt.

Die Lage der plasmatischen Anhäufungen könnte wahrscheinlich auch zur Feststellung der Reizfelder (Rezeptionsflächen) der Plasmahaut im Statolithenapparat behilflich sein. Eine Zeit lang dachte ich, dass sich vielleicht durch die Abwesenheit der plasmatischen Reaktion in negativ geotropischen Organen ihr Unterschied von den positiv geotropischen Wurzeln erklären liesse. Das ist jedoch nicht der Fall. Die negativ geotropischen Wurzeln von *Acanthorrhiza aculeata* weisen in ihrer Columella ebenfalls eine plasmatische Georeaktion auf, die Lage ihrer Plasmaanhäufungen ist jedoch von jener der positiv geotropischen Wurzeln verschieden.

Die verschiedenen Arten der plasmatischen Georeaktion habe ich einst mit besonderer Berücksichtigung ihrer Lage in einzelnen Zellen gezeichnet, hier veröffentliche ich nur einige Mikroaufnahmen der Wurzelhauben der Keimwurzeln von *Vicia faba* als Belege meiner Ausführungen. Die mikrographischen Aufnahmen wurden von Dr A. Lux in Bratislava hergestellt. Ich danke ihm bestens für seine Bereitwilligkeit.

Literatur

- AUDUS, J. L.: The mechanism of the perception of gravity by plants. — Symp. Soc. exp. Biology XVI : 197—226, 1962.
- BOUCK, G. B.: Stratification and subsequent behavior of plant organelles. — Journ. Cell Biol. 18 : 441—457, 1963.
- BRAUNER, L. und HAGER, A.: Versuche zur Analyse der geotropischen Perzeption I.-Planta 51 : 115—147, 1958.
- BRAUNER, L. und BOCK, A.: Versuche zur Analyse der geotropischen Perzeption IV.-Planta 60 : 109—130, 1963.
- BUDER, J.: Der Geotropismus der Characeenrhizoide. Ber. d. dtsh. bot. Ges. 74 : 14—23, 1961.
- DARWIN, FR.: O percepci tíže u rostlin. Překlad. (Über die Perzeption der Schwerkraft bei den Pflanzen. Übersetzung.) Živa XV : 38—44, 73—76, 1905. (Brit. Ass. 1904 Cambridge).
- CHRISTIANSEN, J.: Bibliographie des Geotropismus 1672—1916. — Mitteil. Inst. f. allg. Botanik Hamburg, 2, 1917.
- JOST, L.: Pflanzenphysiologie II. — 4. Auflage Jena, 1933.
- NĚMEC, B.: Die reizleitenden Strukturen bei den Pflanzen. — Biol. Cbl. 20 : 369—373, 1900.
- NĚMEC, B.: Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. — Jb. f. wiss. Bot. 36 : 1—100, 1901.
- NĚMEC, B.: Botanická mikrotechnika. [Botanische Mikrotechnik] — Nakl. ČSAV, Praha 1961.
- NOLL, F.: Heterogene Induktion. — Leipzig 1892.
- NOLL, F.: Über Geotropismus. — Jb. f. wiss. Bot. 34 : 457—506 1900.

NULTSCH, W.: Alte und neue Probleme der Bewegungsphysiologie. — Ber. d. deutsch. bot. Ges. 76 : 298—312. 1963.

HABERLANDT, F.: Physiologische Pflanzenanatomie. — Engelmann, Leipzig 1900.

B. NĚMEC, Československá akademie věd, Praha: **O georeceptorech v kořenech.** — Biol. Plant. 6 : 243—249, 1964.

Roku 1900 uveřejnil jsem předběžnou zprávu o škrobových zrnech pohyblivých vlivem tíže v rostlinných buňkách, které možno považovat ze georeceptory analogické statocystám živočichů. Roku 1901 vyšla moje definitivní práce o tomto předmětu. V ní popsal jsem nápadnou cytologickou reakci, která se při geotropickém podráždění objevuje v kolumele kořenových čepiček uvnitř buněk obsahujících přesýpavý škrob. Tato reakce, kterou jsem považoval za symptom, že na tyto buňky tíže působí a že je možno považovat je za georeceptory, nebyla téměř vůbec později zkoumána a byla zapomenuta. Teprve r. 1962 uveřejnil o ní nové nálezy AUDUS na základě elektronového výzkumu statocytů v kořenových čepičkách.

Autor uveřejňuje první mikrofotografie této cytologické georeakce a popisuje nové pokusy, které činí pravděpodobným jeho názor, že je vybavena tlakem škrobových zrn na pokožní vrstvičku plasmatickou ve statocytech. Upozorňuje také, že nejen specificky těžší, nýbrž i specificky lehčí statolity mohou fungovat jako tělíska vybavující georeakci.

Б. НЕМЕЦ, Чехословацкая академия наук, Прага: **О георецепторах в корнях.** — Biol. Plant. 6 : 243—249, 1964.

В 1900-ом году я опубликовал предварительное сообщение о крахмальных зернах, движущихся под влиянием тяжести в растительных клетках, которые возможно считать георецепторами, аналогичными статоцистам животных. В 1900-ом году опубликована моя основная работа на эту тему. В ней описана бросающаяся в глаза цитологическая реакция, которая появляется при геотропическом возбуждении в кolumеле корневых чехликов внутри клеток, содержащих пересыпающийся крахмал. Данная реакция, которую я считал симптомом того, что на эти клетки действует тяжесть, и что их возможно считать георецепторами, позднее почти вообще не изучалась и ее забыли. Только в 1962-м году опубликовал новые данные о ней L. I. Audus на основании статоцитов в корневых чехликах.

Автор публикует первую микрофотографию данной цитологической геореакции и описывает новые опыты, которые делают вероятной его идею о том, что данная реакция вызвана давлением крахмальных зерен на подкожный плазматический слой в статоцитах. Обращает внимание также на то, что не только специфически более тяжелые, но и специфически более легкие статолиты могут действовать как тела, вызывающие геореакцию.