Botany. — *Die chemischen Vorgänge im Sauromatum-Kolben.* II. Mitteilung. By A. W. H. VAN HERK. (Communicated by Prof. J. C. SCHOUTE.)

(Communicated at the meeting of June 26, 1937).

Einleitung.

Die Temperaturerhöhung der Infloreszenz von *Sauromatum guttatum* steht in engem Zusammenhang mit der Blütenentwicklung. Die Spatha öffnet sich etwa um Mitternacht und wenige Stunden später erwärmt sich der nackte Appendix stark. Der Zeitpunkt der maximalen Erwärmung ist meistens zwischen 7 und 11 Uhr Vormittags. Die Narben der weiblichen Blüten sind dann reif, während die Staubbeutel der männlichen Blüten noch fest geschlossen sind. Diese brechen erst einen Tag nach der Entfaltung auf. Wenige Tage später geht der Appendix zugrunde. Niemals ändert sich die Reihenfolge dieser Erscheinungen. Man wäre vielleicht zur Annahme berechtigt, dass ein einziger Faktor (oder ein bestimmter Komplex von Faktoren) diese Reihenfolge bedingen würde.

In dieser Arbeit versuche ich die Frage zu beantworten, ob der Faktorenkomplex in einem bestimmten Teil des Blütenstandes lokalisiert vorhanden sein könnte. Trifft dies zu, so muss nach Entfernung dieses Teiles der normale Verlauf der Blüte gestört sein. Ich beschränke mich hier auf die Wärmeentwicklung im Appendix.

Auch andere Araceen haben eine ähnliche Blütenentwicklung wie der *Sauromatum*, doch bietet die Untersuchung dieser Pflanze besondere Vorteile, da die männlichen und weiblichen Blüten und der sterile Teil in scharf getrennten Zonen im Spadix vorhanden sind.

Methodisches.

Die Spatha wurde an der Basis abgeschnitten und die Oberflächentemperatur der verschiedenen Organe thermoelektrisch gemessen. Als Messinstrumente dienten kleine Thermoelemente (3×1 mm) in Verbindung mit einem Spiegelgalvanometer von mässigem Widerstande. Die Wärmekapazität und die Wärmeausstrahlung der Lötstellen waren gering. Von je zwei Lötstellen wurde die eine in üblicher Weise auf konstanter Temperatur ($20{,}3^\circ \pm 0{,}05$) gehalten. Der Ausschlag des Galvanometers wurde photographisch registriert; der Abstand zwischen Galvanometer und Aufnahmeapparat war 70 cm. Die Abweichung war 30 mm pro 1 Grad Temperaturdifferenz (bei maximaler Empfindlichkeit). Die Temperaturregistrierung wurde halbstündlich an 6 bis 12 verschiedenen Stellen vorgenommen. Die Messungen fanden bei konstanter Aussentemperatur statt.

Immer wurden zwei Thermoelemente in derselben Höhe fest an das Organ angelegt. Die Pflanze darf nicht geschädigt werden, da sonst eine Aenderung in der Wärmeentwicklung zu befürchten ist. Da der Prozess sich nur in einem 1—2 mm dünnen Rindenmantel des Kolbens abspielt, wird die gemessene Oberflächentemperatur des Organs wahrscheinlich wenig von seiner Innentemperatur abweichen.

Die Wärmeentwicklung der normalen Pflanze.

Die Grösse der Temperaturerhöhung eines pflanzlichen Organs wird stark beeinflusst von den Versuchsbedingungen, unter welchen die Beobachtungen stattfinden. Insbesondere gilt das für die Aussentemperatur und die relative Luftfeuchtigkeit. Z.B. erhält man bei ± 10° eine kaum nachweisbare Erwärmung im Appendix; bei grosser Feuchtigkeit wird die Transpiration gehemmt, was wiederum die Höhe des Temperaturüberschusses ausserordentlich vergrössert. Ich versuchte in dieser Untersuchung den ganzen Vorgang unter physiologisch normalen Bedingungen zu erforschen. Die Pflanzen wurden im warmen Gewächshaus gezüchtet und spätestens einen Tag vor dem Anfang der Messungen in das Versuchszimmer gestellt. Die relative Feuchtigkeit war nicht konstant; sie schwankte meistens zwischen 70 % und 80 %.

Man erhält oft abweichende Versuchswerte. Die Differenzen sind teilweise auf die individuellen Unterschiede der Pflanzen zurückzuführen;

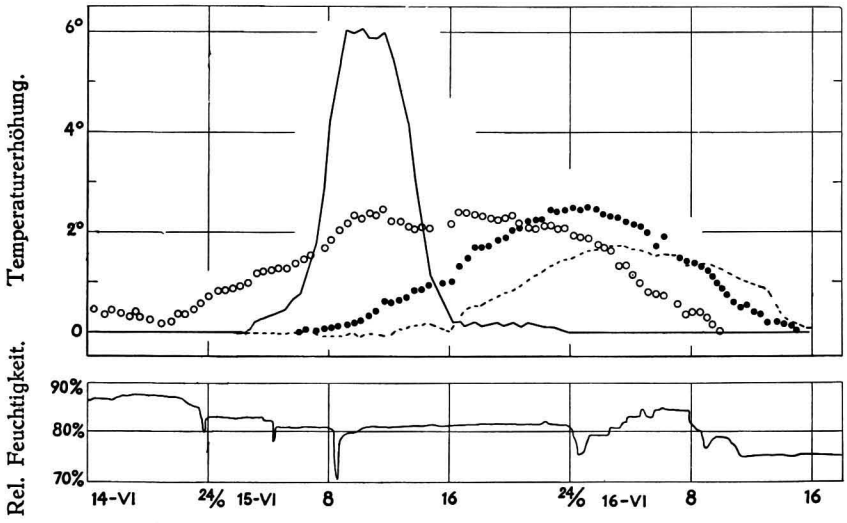

Abb. 1. Die Erwärmungskurven der normalen Pflanze.

——— Appendix
○ ○ ○ ○ Männliche Blüten
● ● ● ● Sterile Teile
— — — — Weibliche Blüten

Temperatur des Versuchszimmers: 24,5° ± 0,1.

zum Teil werden sie von den äusseren Verhältnissen während der Entwicklung des Blütenstandes hervorgerufen. Bei warmem, sonnigem Wetter entwickeln sich die Kolben in etwa 2 Wochen und die maximale Temperatursteigerung beträgt 10°—12°. Wachsen die Pflanzen bei trübem Wetter auf, so kann die Entwicklungszeit sich bis auf 6 Wochen verlängern und die Erwärmung beträgt nur ± 5°. ARCANGELI und KRAUS, die einzigen Forscher, die Temperaturmessungen an Sauromatumkolben angestellt haben (soweit mir bekannt ist), berichten über Erhöhungen von 8° bis 11°.

Die Belichtung der Pflanzen hat einen grossen Einfluss auf das Phänomen. Stellt man den Blütenstand einige Tage vor der Entfaltung in's Dunkle oder belichtet man ihn mit schwachem Lichte, so beobachtet man keine oder nur eine geringe Temperatursteigerung (0,5°—1°). Im letzterwähnten Falle tritt sie mehrere Tage zu spät auf. Bringt man die nichtblühenden Kolben wieder ins helle Licht zurück, so können sie in normaler Weise reagieren. Durch diese Behandlung kann man den Prozess der Wärmebildung höchstens einige Tage verschieben.

Belichtet man die Kolben am frühen Morgen des Tages vor der Entfaltung stark, dann tritt die Erwärmung am nächsten Tage auch im Dunkeln unvermindert auf. Aus diesen Beobachtungen geht hervor, dass die Belichtung noch ihren grossen Einfluss hat bis etwa 20 Stunden vor der Erwärmung.

Die Versuchspflanzen wurden im Dunkelzimmer immer mit konstantem Lichte bestrahlt. Die Beleuchtungsstärke war in allen Teilen des Strahlenbündels nicht gleich gross und variierte zwischen 7000—14000 Lux. Die Lichtquelle befindet sich ausserhalb des Versuchszimmers. Ein strömendes Wasserbad steht im Wege der Lichtstrahlen zur Verhütung einer übermässigen Wärmewirkung. Die Kolben entwickeln sich bei dieser Belichtung normal. Während bei normalem Licht- und Dunkelwechsel das Maximum der Erwärmung Vormittags zwischen 7 und 11 Uhr fällt, besteht diese Regelmässigkeit in konstantem Lichte nicht; die Erwärmung ist zu jeder Stunde möglich.

Die Erwärmung fängt in der Spitze und in der Basis des Appendix ungefähr zu gleicher Zeit an; Differenzen von 1 bis 1½ Stunden sind möglich. (Abb. 2.) Bald tritt die Temperaturerhöhung im Appendixgipfel

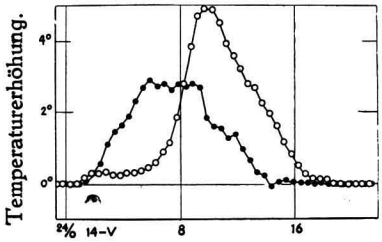

Abb. 2. Die Erwärmungskurven des Appendix einer normalen Pflanze.

●——● Appendix-Gipfel
○——○ Basaler Teil

Temperatur des Versuchszimmers: 22,0° ± 0,1. Relative Feuchtigkeit: 73 %—80 %.

am stärksten hervor; dieser kann einige Grade wärmer sein als die Basis. Nach und nach erwärmt sich der basale Teil stärker und hier erreicht man

die höchsten Werte. Das Maximum der Erwärmung verschiebt sich also von oben nach unten. Es tritt durchschnittlich 3—6 Stunden nach dem Beginn der Temperatursteigerung auf; in einigen wenigen Ausnahmefällen wird es in 2 Stunden erreicht. Nach Ueberschreiten des Höhenpunktes erfolgt eine rasche Abnahme der Wärmeproduktion und in 8—16 Stunden ist der ganze Vorgang beendigt. Nach raschem Absinken der Temperatur kann der Appendix sogar während kurzer Zeit 0,1°—0,3° kälter sein als die Umgebung. Das wird durch die kräftige Transpiration hervorgerufen.

In der ersten Arbeit wurde nachgewiesen, dass die Atmung am intensivsten ist in der Appendixspitze. Dass ich trotzdem die höchsten Temperaturwerte im basalen Teil erhalten habe, ist darauf zurückzuführen, dass hier die aktive Gewebsmasse am grössten ist.

Auch die männlichen Blüten zeigen eine Temperaturerhöhung, welche schon vor der Erwärmung des Appendix anfängt. Sie steigt jedoch sehr langsam an. Das Maximum beträgt 2°—5° und fällt zeitlich mit dem völligen Erkalten des Appendix zusammen. Nach Ueberschreiten des Maximums nimmt die Eigenwärme erst langsam ab. Der Prozess ist vor der Pollenemission beendet.

Die Erwärmungskurven der sterilen Teile zeigen grosse Aehnlichkeit mit den der männlichen Blüten; nur sind sie um viele Stunden verschoben. Der Anstieg fällt etwa mit dem Maximum der Appendixwärme zusammen. Das Maximum beträgt 2°—5°.

Die mit den weiblichen Blüten bedeckte Kolbenbasis wird nur wenig wärmer als ihre Umgebung.

Die Wärmeentwicklung im Appendix nach Entfernung verschiedener Teile der Pflanze.

Der Erwärmungsprozess ändert sich nicht, wenn man den Kolben einige Tage vor der Blüte unter Wasser abschneidet. Die gemessenen Temperatursteigerungen der Versuchspflanzen sind ebenso gross wie die der Kontrollpflanzen; auch der Zeitpunkt der Erwärmung ändert sich nicht.

Schneidet man die Infloreszenz in einem frühen Entwicklungsstadium ab, — z.B. ± 10 Tage vor der Blüte (normale Entwicklungszeit: ± 4 Wochen) —, so kann man noch eine geringe Erwärmung feststellen. Sie beträgt 1°—2°. Entfernt man die Knolle bei einer ganz jungen Pflanze (Appendixlänge höchstens 10 cm), dann stirbt der Blütenstand ohne nachweisbare Wärmeproduktion.

Diese Differenzen kann man in folgender Weise erklären. Entfernt man die Knolle bevor die Infloreszenz ihre maximale Grösse erreicht hat, so entsteht bald ein Defizit an Reservesubstanzen. Dadurch entwickelt der Appendix sich kümmerlich und werden die Oxydationsprozesse, nach der Aktivierung der Atmungsfermente, bald wieder gehemmt; man beobachtet nur eine geringe Temperaturerhöhung. Da schon einige Tage vor der Blüte das Verbrennungsmaterial in maximaler Menge im Appendix

aufgespeichert ist, kann zu diesem Zeitpunkt nie ein Defizit durch das Abschneiden der Knolle entstehen und die Erwärmung ist normal.

Der Appendix ist vor der Entfaltung intensiv hell-rot gefärbt und wird einen halben Tag vor der Blüte rötlich-braun. Diese Verfärbung tritt auch bei der geringsten Temperatursteigerung auf.

Aehnliche Temperaturkurven wie nach der Entfernung der Knolle erhält man, wenn die Infloreszenzen zwischen den weiblichen Blüten und dem sterilen Teil oder zwischen dem sterilen Teil und den männlichen Blüten durchgeschnitten sind. Nach 6 Tagen sind die Maxima noch 4°—9°; nach längerer Zeit werden sie niedriger.

Bei der Exstirpation der weiblichen Blüten wird die darunter sich befindende gelbe Gewebeschicht teilweise zerstört; das weisse Markgewebe wird nicht geschädigt. Um Austrocknen zu verhindern habe ich die Schnittfläche mit Kakaobutter geschlossen. Die Operation hemmt die Wärmeentwicklung der älteren Pflanzen nicht; man beobachtet nach einer Woche noch Maxima von 5°—10° (Abb. 3). Dagegen stört die Operation die jüngeren Pflanzen stark: die Temperaturerhöhung is 1°—2° (Abb. 4).

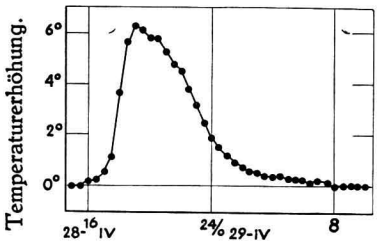

Abb. 3. Die Erwärmungskurve des Appendix.

Am 24—IV—9 wurden die weiblichen Blüten entfernt.

Temperatur des Versuchszimmers: 21,9° ± 0,1. Sättigungsgrad der Luft: 71 %—80 %.

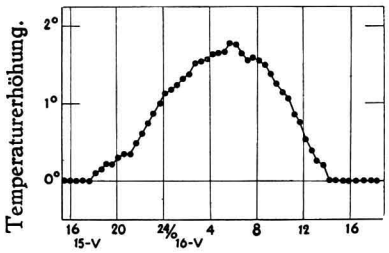

Abb. 4. Die Erwärmungskurve des Appendix.

Am 6—V—17 wurden die weiblichen Blüten entfernt.

Temperatur des Versuchszimmers: 22,0° ± 0,1. Relative Feuchtigkeit: 70 %—83 %.

Die Entfernung des Rindenmantels des sterilen Teiles ändert die Erwärmungskurven wenig; nach längerer Versuchsdauer (1—2 Wochen) beobachtet man Hemmungserscheinungen.

Ich kann die Ursache dieser Hemmungen nicht genau angeben. Man könnte daran denken, dass durch die Verwundung der Stofftransport zum Appendix ungünstig beeinflusst wird. Tatsächlich ist bei längeren Verzuchszeiten die Wachstumsgeschwindigkeit nach der Operation etwas herabgesetzt, doch erreichte der Appendix in mehreren Fällen seine normale Länge, in anderen Fällen war die Entwicklung mangelhaft. In allen operierten Pflanzen, die eine kleine Temperaturerhöhung hatten, war auch zuvor die Menge der Reservesubstanzen (Stärke) gering. Immer ist am Ende der Reaktion das Atmungsmaterial fast völlig verschwunden, sogar

nach der geringsten Erwärmung. Ich möchte darauf hinweisen, dass in normalen Pflanzen die Stärke nicht immer ganz verschwindet; kleine Gruppen von Zellen können sich mit Jodium noch blau färben. Schon KRAUS hat auf diese Erscheinung hingewiesen. Aus Obigem geht hervor, dass die Hemmung der Wärmeproduktion von einer Störung in der Entwicklung verursacht wird.

Auch wäre es möglich, dass die weiblichen Blüten oder der sterile Teil den Erwärmungsvorgang beeinflussen. Allerdings müsste der Einfluss dann auf ein junges Entwicklungsstadium einwirken und könnte nicht spezifisch wirksam sein. Ich betrachte diese letzte Erklärung als wenig wahrscheinlich.

Welchen Einfluss hat die Exstirpation der männlichen Blüten? Auch hier ist die Grenze zwischen den Blüten und der gelben Gewebeschicht nicht scharf und wird diese Schicht oft teilweise zerstört; das weisse Markgewebe bleibt völlig unversehrt.

Der Reaktionsverlauf ist vollkommen normal, *wenn man die Operation wenige Stunden (höchstens 16—18) vor der Entfaltung der Blütenkolben ausführt.* Je nach der Vorgeschichte der Pflanzen sind die Temperatursteigerungen 5° bis 12°; ich konnte keine Differenzen mit den Kontrollpflanzen feststellen. (Abb. 5.)

Drei Versuchspflanzen erwärmten sich wenig (1,3°; 0,7° und 0,5°). Zwischen der Operation und dem Anfang der Reaktion war ein grosser

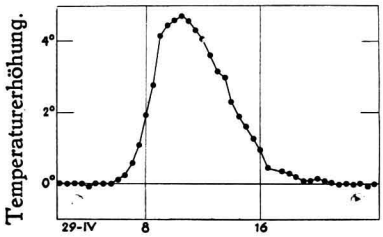

Abb. 5. Die Erwärmungskurve des Appendix. Am 28—IV—17 wurden die männlichen Blüten entfernt.

Temperatur des Versuchszimmers: 21,9° ± 0,1. Sättigungsgrad der Luft: 72 %—78 %.

Zeitraum: 20, 20 und 21 Stunden. Das Reservematerial der Appendices wurde sehr unvollkommen verbrannt.

In allen andern untersuchten Pflanzen konnte ich keine Temperaturerhöhung nachweisen (Genauigkeit der Messungen: 0,1°). Das Ergebnis ist unabhängig davon, ob man die männlichen Blüten zwei Wochen oder 24 Stunden vor der Blüte entfernt. Die Atmungssubstanzen verschwinden nicht; die oben erwähnte Verfärbung der Appendices tritt nicht auf.

Man könnte vielleicht meinen, dass auch in diesem Falle die Hemmung des Prozesses einer allgemeinen Schädigung der Pflanze zuzuschreiben wäre. Ich kann dieser Anschauung nicht zustimmen. Die Operation ändert das Längenwachstum nicht, wenn der Appendix etwa 24 cm lang ist (Abb. 6*a*). In einem jungen Stadium ist die Wachstumsgeschwindigkeit verringert, jedoch kann der Appendix sich normal entwickeln (Abb. 6*b*). Er enthält die normale Menge der Atmungssubstanzen; trotzdem tritt keine

Erwärmung auf! Bei sehr jungen Pflanzen (Appendixlänge: 5 cm) wirkt die Operation tötlich.

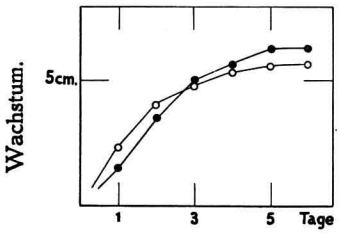

Abb. 6*A*. Die Wachstumskurve des Appendix (Länge: 254 mm)

○———○ einer normalen Pflanze

●———● nach Entfernung der männlichen Blüten (6 Tage von der Blüte).

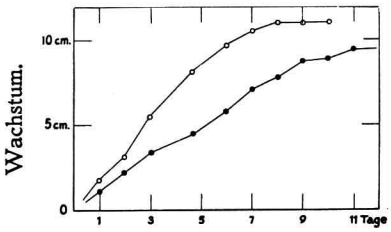

Abb. 6*B*. Die Wachstumskurve des Appendix (Länge 176 und 179 mm)

○———○ einer normalen Pflanze

●———● nach Entfernung der männlichen Blüten (10 Tage von der Blüte).

Auf die folgende Parallelität sei noch hingewiesen. Während der 16 bis 18 Stunden vor der Blüte hängt der Erwärmungsprozess weder ab von der An- oder Abwesenheit der männlichen Blüten, noch von der Beleuchtung. Das weist darauf hin, dass der ganze Reaktionsverlauf zu diesem Zeitpunkte schon völlig bestimmt ist.

Trennt man den Appendix vom Blütenstande, so beobachtet man entweder eine normale, oder keine Temperaturerhöhung. Ohne jede Ausnahme tritt der zuerstgenannte Fall ein, wenn man den Eingriff spätestens 16—18 Stunden vor der Erwärmung ausführt; und der zuletzterwähnte Fall, wenn man den Appendix mehr als 20 Stunden vor der Blüte abschneidet. Gerade bei diesen Versuchen ist die Blütezeit genau bekannt durch die Bestimmung des Zeitpunktes der Pollenemission, der durch die Operation nicht geändert wird.

Aus Abb. 7 geht hervor, dass der Erwärmungsvorgang nicht durch das Abschneiden des Appendix gestört wird. Bei diesem Versuch zerlegte ich

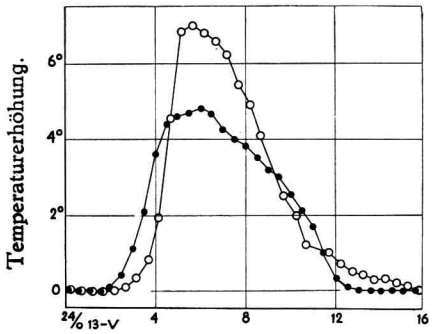

Abb. 7. Die Erwärmungskurve:

●———● der Appendixspitze (abgeschnitten)

○———○ des basalen Teiles (abgeschnitten)

Der Appendix wurde am 12—V—17 abgeschnitten.

Temperatur des Versuchszimmers: 22,5° ± 0,1. Sättigungsgrad der Luft: 70 %—80 %.

den abgeschnittenen Appendix in zwei Hälften: in den Gipfel und die Basis. Die obere Schnittfläche des basalen Teiles ist mit Kakaobutter

bedeckt. Die Erwärmungskurven der beiden Teile stimmen vollkommen mit denen der normalen Pflanzen überein (vgl. Abb. 7 und Abb. 2). Die Spitze und die Basis werden, unabhängig von einander, zur gleichen Zeit warm.

Scheidet man die Spitze etwa 24 Stunden und die Basis 16 Stunden vor der Entfaltung vom Blütenstande ab, so erwärmt sich allein die Basis.

Aus diesen Versuchen komme ich zu folgendem Schluss:

1. Im Allgemeinen wird durch das Entfernen der Knolle, der weiblichen Blüten oder der sterilen Teile, die normale Erwärmung im Appendix nicht gestört. Führt man die Operation in einem jungen Entwicklungsstadium aus, so können das Wachstum, die Speicherung der Reservesubstanzen und die Erwärmung gehemmt werden. Ich konnte nicht feststellen, ob diese Organe einen Faktor enthalten, welcher die Erwärmung reguliert. Würde ein solcher Faktor bestehen, so könnte er nur die sehr jungen Appendices beeinflussen und wäre seine Wirkung eine unspezifische.

2. In den männlichen Blüten befindet sich ein Komplex von Faktoren, der den Erwärmungsprozess im Appendix bedingt. Der Komplex übt seine Wirkung ± 20 Stunden vor dem Anfang der Temperaturerhöhung aus (unter Innehaltung der von mir gewählten Versuchsbedingungen!): denn entfernt man die männlichen Blüten nach diesem Zeitpunkte, so tritt die Erwärmung normal auf, führt man dagegen die Operation vor diesem Zeitpunkte aus, so erwärmt der Appendix sich nie.

Amsterdam, Pflanzenphysiologisches Institut der Universität.

Histology. — *Grundlinien einer Theorie der Golgikörper.* I. *Die Golgikörper im Raum.* (Vorläufige Mitteilung.) Von GOTTWALT CHRISTIAN HIRSCH. (Aus dem Labor. für experimentelle Morphologie des Zoologischen Instituts Utrecht.) (Communicated by Prof. H. J. JORDAN.)

(Communicated at the meeting of June 26, 1937).

Fragestellung.

Die Golgikörper sind durch GOLGI vor 40 Jahren entdeckt worden. Seitdem sind über diesen „Apparat", etwa 400 Untersuchungen erschienen. Eine klärende Zusammenfassung haben COWDRY (1924), W. JACOBS (1927) und G. HERTWIG (1929) geschrieben. Seitdem sind Tatsachen zu Tage gefördert worden, die es mich wagen lassen, eine allgemeine Theorie darüber aufzustellen, was die Golgikörper sind und welche Rolle sie im Zellleben spielen. Die Kürze des mir zur Verfügung stehenden Raumes zwingt mich, auf nur relativ wenige der bisherigen Untersuchungen ein-