© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

sei, denn das stehe im Pflanzenreiche ohne Beispiel da. Es ist dies meiner Meinung nach ein Einwand, wie er bedenklicher wohl kaum vorgebracht werden kann. Wollte man jede neue Ansicht mit der Behauptung zurückweisen, sie sei neu und habe ihres Gleichen nicht, so würde damit ja jeder Fortschritt in einer Wissenschaft unmöglich gemacht sein. Hätte man den positiven Nachweis geliefert, dass nur das Wurzelmeristem der Schwerkraft gegenüber empfindlich ist, dann würde eben ein embryonales Gewebe reizbar sein und ich weiss nicht, was man daran ändern könnte. Nun aber ist es allerdings sehr fraglich, ob gerade das punctum vegetationis die empfindliche Partie der Wurzel repräsentirt. Ich habe bereits in meiner früheren Abhandlung p. 232 hervorgehoben, dass zur Elimination des Geotropismus die Entfernung des ganzen Wurzelmeristems nicht immer nothwendig ist. Doch habe ich diese Frage seiner Zeit nicht eingehender geprüft, weil sie von ganz nebensächlicher Bedeutung ist. Die Hauptsache bleibt vielmehr, dass die Anwesenheit der Wurzelspitze in einer je nach den Einzelfällen etwas variirenden Länge zum Zustandekommen der geotropischen Krümmung erforderlich ist, und dass deshalb die Wurzelspitze die von Darwin behauptete Funktion besitzen muss. Genau wissen wollen, ob nun die ganze weggeschnittene Spitze oder nur ein bestimmter Zellenkomplex derselben den empfindlichen Theil darstellt, ist eine Frage, auf die man nach Lage der Dinge schwerlich eine präcise Antwort wird finden können.

Botan. Institut der Universität Berlin.

---

32. J. Brunchorst: Ueber die Funktion der Spitze bei den Richtungsbewegungen der Wurzeln.

II. Galvanotropismus.

(Mit Tafel IV.)

Eingegangen am 20. Mai 1884.

Ehe ich zu meinem eigentlichen Thema, die mögliche „Gehirnfunktion“ bei den durch galvanischen Strom hervorgerufenen Krümmungen übergehe, ist es nothwendig die Erscheinung des Galvano- oder Elektrotropismus ganz im Allgemeinen kurz zu betrachten. Das, was bis jetzt darüber bekannt wurde, ist nämlich sehr mangelhaft.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Entdeckt wurde diese Erscheinung durch Elfving[1]). Er fand, dass Wurzeln von den verschiedensten Pflanzen, wenn sie, in Wasser zwischen zwei Metallelektroden wachsend, der Einwirkung eines von gewöhnlich 4 Leclanche schen Elementen erzeugten Stromes ausgesetzt wurden, in kurzer Zeit eine Krümmung machten, wodurch die Spitze nach dem positiven Pole hingerichtet wurde, es entstand eine Krümmung gegen den positiven Strom. Die Krümmung trat in der wachsenden Region auf, wurde, wie gesagt, in kurzer Zeit bemerkbar (nach 1 Std. schon in mehreren Fällen), und trat bei verschiedenen Stromstärken (1—4 Leclanché, genauer nicht angegeben) auf.

Weil es für meine Untersuchung von besonderer Bedeutung ist, soll noch hervorgehoben werden, dass die Krümmung auch bei decapitirten Wurzeln eintritt, dass also die Spitze nicht die empfindliche oder wenigstens nicht die allein empfindliche Region ausmacht, wie dies ja für die geotropische Krümmung der Fall ist.

Aber noch eine andere galvanotropische Krümmung hat Elfving beobachtet. Er hat nämlich gefunden, dass Keimwurzeln von einigen Pflanzen eine der oben erwähnten entgegengesetzte Krümmung machen, ihre Spitze also nach dem negativen Pole hinrichten oder, mit anderen Worten, mit dem Strome wachsen. In dieser Weise galvanotropisch ist nach Elfving besonders *Brassica*; die anderen Wurzeln, die daraufhin untersucht wurden *(Lepidium*, *Sinapis* und *Raphanus)* gaben nämlich kein konstantes Resultat. „Bald blieben sie gerade, bald krümmten sie sich nach allen Seiten“, oder wie er von *Raphanus* sagt, „bald krümmten sie sich alle nach dem negativen, bald nach dem positiven Pole, bald ganz unregelmässig“. Von der Ursache dieses eigenthümlichen Verhaltens wird gar keine Erklärung gegeben.

Das Resultat der Elfving'schen Arbeit ist also: dass sich viele Wurzeln im Strome nach dem positiven, manche, wie es scheint, willkürlich entweder nach dem negativen oder nach dem positiven und eine *(Brassica)* immer nach dem negativen Pole hin krümmen.

Durch die zweite diesbezügliche Arbeit von Müller-Hettlingen[2]) wird nun die Sache nicht viel klarer. Erstens bestätigt er die Angaben Elfving's über die Krümmungen der meisten Wurzeln nach der positiven Elektrode, findet aber, dass Elfving's einzige negativ-galvanotropische Wurzel, *Brassica*, wenn der Versuch in der Elfving-schen Weise angestellt wird, sich ebenso verhält wie die Wurzeln der anderen Pflanzen und sich nach dem positiven Pole krümmt; diese Pflanze musste also auch Elfving's „unbestimmten“ Wurzeln zugereiht werden.

---

1) Ueber eine Wirkung des galvan. Stromes auf wachsende Wurzeln. (Botan. Zeit. 1882, p. 257).

2) Pflüger's Archiv f. Physiologie. Bd XXXI. p. 193.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Zweitens findet aber Müller-Hettlingen, dass es durch eine andere Versuchs-Anstellung möglich ist, die Wurzeln verschiedener Pflanzen *(Lepidium, Lactuca, Cheiranthus, Convolvulus, Medicago, Brassica)* und sogar *Faba* dazu zu bringen, dass sie sich nach dem negativen Pole hinlenken, wie es Elfving für *Brassica* beobachtet hatte. Seine Versuchs-Anstellung ist für die kleineren Samen die folgende:

Auf eine horizontale Glasplatte wurde ein Stück Flanell, was durch Eintauchen in Wasser immer nass gehalten wurde, ausgebreitet. Auf diesem Keimbette wurden die eben gequollenen Samen gelegt und zwar so, dass das Würzelchen in die Querrichtung der Platte gelegt war. Ueber die Samen kam, auf dünnen Glasleisten ruhend, nun noch eine Glasplatte, welche die Pflanzen feucht zu halten hatte und dann wurde der Strom durch das Flanell geleitet. Die Wurzeln wuchsen dann ganz gut und immer nach der negativen Polplatte zu, indem sie zum Theil durch das Flanell sich hindurchdrängten. Ich habe diesen Versuch mit *Lepidium* wiederholt und bestätigt gefunden, insofern als die Wurzeln, die durch das Flanell durchwuchsen, sich nach dem negativen Pole hinrichteten, glaube aber nicht, dass man berechtigt ist, viel daraus zu schliessen, selbst wenn man Kontrolversuche anwendet, was ganz unerlässlich ist, aber von Müller-Hettlingen nicht gemacht wurde.

Nachdem das Verhalten der Wurzeln im Strome ganz klar geworden, kann dieser Versuch einen bequemen Vorlesungsversuch abgeben, aber für die Analyse so verwickelter Vorgänge, wie die galvanotropischen Krümmungen, ist die Methode ganz verwerflich, weil die Wurzeln zu vielen störenden Einflüssen ausgesetzt sind. Erstens krümmen sich die horizontalen Wurzeln geotropisch in einem Bogen nach oben, zweitens stösst dieser Bogen auf die überdeckende Glasplatte auf und muss zur Seite weichen, drittens entwickelt sich auch das hypocotyle Glied des Sämlings, krümmt sich nach oben und stösst ebenfalls gegen die Glasplatte an, wodurch auch noch die Lage des Samens und die Richtung der Wurzel geändert werden kann, und was das Gefährlichste ist: eine geringe Neigung der Glasplatte nach dem einen Pole zu wird ebensogut wie ein Strom die Wurzeln veranlassen können, in Folge des Geotropismus in dieser Richtung zu wachsen. An eine Bestimmung der durchströmten Zone und der Region, in der die Krümmung vor sich geht, ist ja bei einer Versuchs-Anstellung, wo so viele Krümmungen mit ins Spiel kommen, nicht zu denken, und ebenso wenig kann die Stärke des Zweigstromes, welcher die Wurzel durchströmt, bestimmt werden.

Die Versuchs-Anstellung bei den grösseren Samen, wesentlich *Faba*, ist ebenso mangelhaft. Die Wurzeln krümmten sich im feuchten Raume geotropisch, bis die Spitze auf eine Wasserschicht, auf dem

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Boden des Gefässes, aufstiess, wo dann die Spitze von der Elektrizität durchströmt wurde (und zwar muss dies schief, auf der einen Seite höher hinauf wie auf der anderen stattfinden, weil die Wurzeln doch nie senkrecht aufstossen). Näher auf die Mängel dieses Versuchs einzugehen, ist aber nicht nöthig, weil das Resultat dieselbe am deutlichsten anzeigt: Die Wurzeln krümmten sich öfter nach dem negativen Pole, aber „sehr oft" trat auch die Elfving'sche, also die entgegengesetzte Krümmung auf.

Klar ist, wie man sieht, die Sache durch diese Versuche nicht geworden, und klarer wird sie nicht dadurch, dass bei der erwähnten Versuchsanstellung bei *Brassica* immer gleichzeitig die Elfving'sche Krümmung nach dem positiven Pole und die galvanotropische, wie Müller dies nennt, nach dem negativen auftritt oder dadurch, dass, wenn das Keimbett vertikal gestellt wird, jede Krümmung aufhört.

Hiermit werde ich diese kritischen Bemerkungen abschliessen und erwähne nun zuerst die

Versuchs-Anstellung.

Ich benutzte zwei verschiedene Apparate, den einen für stärkere, den anderen für schwache Ströme. Für beide gemeinsam ist, dass die Elektroden Kohlenplatten von etwa 8 *qcm* sind.

Diese sind mit 1 *cm* tiefen Bohrlöchern zur Aufnahme der Zuleitungsdrähte versehen. Für stärkere Ströme ist der Apparat derselbe wie der von Elfving. Die Kohlenplatten wurden mitten auf zwei Holzstäbe aufgekittet, die Holzstäbe dann einfach auf dem Rande eines Glasgefässes aufgelegt. Auf dem Boden des Gefässes wird eine Korkplatte zum Feststechen der grösseren Samen gekittet. Die kleineren Samen (*Brassica*, *Lepidium* u. s. w.) wurden auf dem von Gaze gebildeten Boden viereckiger Holzrahmen ausgesäet, die Rahmen auf Sägespähne gelegt und die Samen mit Sägespähnen bedeckt. Wenn die Wurzeln eine passende Länge hatten, wurden die Rahmen mit den Wurzeln einfach hochgehoben, ein wenig geschüttelt, damit anhängende Sägespähne entfernt werden, und man hat eine grosse Anzahl in ihrem Wachsthum nur wenig gestörter Wurzeln zur Beobachtung fertig.

Der andere Apparat ist etwas komplizirter gebaut und wird für schwächere Ströme benutzt, wo eine Ausschliessung der Wirkung der Schwerkraft wünschenswerth ist. Er besteht aus einem Glascylinder, der in eine dreiarmige Fassung passt, die mit dem Pfeffer'schen Klinostaten verbunden ist (vergl. Taf. IV). Der Glascylinder hat passend eine Höhe von ca. 14 *cm*.

In diesen Cylinder wird nun ca. 8 *cm* vom Boden eine 5 *mm* dicke Korkplatte (*k*) eingekittet, an welcher unten die zwei Kohlenelektroden (*el*, *el*) mittelst Korkleisten und Kitt[1]) befestigt sind. Durch

1) aus Wachs und Colophonium.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Korkplatte gehen die zwei mit Guttapercha isolirten Leitungsdrähte (*l*) zu zwei engen mit Quecksilber gefüllten Löchern in den schmalen angekitteten Seiten der Kohlenelektroden.

In die Korkplatte sind vor der Einsetzung eine Anzahl von (bei meinem Apparat 13) Löchern gebohrt, die gerade so weit sind, dass *Phaseolus*- und *Faba*wurzeln bis zum obersten Ende in dieselben hineingehen. Am besten werden die Löcher mit dem konischen Ende einer runden Feile gebrannt.

Der Cylinder ist mit einem runden Holzdeckel (*d*) bedeckt, welcher mit einer ringförmigen Rinne über den Rand desselben hinübergreift. Auf den Deckel, und zwar genau in die Mitte, kommt nun die Vorrichtung zur Einleitung des Stromes zu den Elektroden. Diese besteht aus einem dickeren Kupferdraht (*D*), auf dessen Ende eine runde Kupferscheibe (s_1) aufgelöthet ist, und aus einem dünneren isolirten Draht mit einer ebensolchen Kupferplatte (s_2), welche in der Mitte ein Loch hat, wodurch der andere Draht durchgesteckt wird, während der dünne Draht um denselben umgewickelt wird. Unten sind beide Drähte mit Klemmschrauben (*S*, *S*) versehen, welche die Leitungsdrähte der Elektroden aufnehmen. Unter die zwei runden Kupferplatten wird ein länglicher, in der Mitte durch eine Holzwand getheilter Trog mit Quecksilber gestellt, in welches die Platten eintauchen und dessen beide Hälften je einen der von den Elementen kommenden Drähte aufnehmen.

Wirkung verschieden starker Ströme.

Mit dem hier beschriebenen Apparate wurden nun die Wurzeln verschiedener Pflanzen in Bezug auf ihr Verhalten gegenüber verschieden starken galvanischen Strömen untersucht, und zwar wurden dem Versuch unterworfen: *Phaseolus multiflorus*, *Vicia Faba*, *Lupinus luteus*, *Helianthus giganteus*, *Cucurbita Pepo*, *Brassica oleracea* (Kopfkohl), *Sinapis alba* und *Lepidium*. Besonders wurde *Phaseolus* als sehr geeignet befunden, weil sie besser wie *Faba* Temperaturänderungen und Umsetzen aus Sägespähnen, in welchen die Wurzeln gewöhnlich gezogen wurden, in Wasser verträgt, ohne unregelmässige Krümmungen zu machen.

Ich gebe nachstehend einige Tabellen, die aus meinen Notizen zusammengestellt sind, die aber meistens nur die Versuche umfassen, wo die Stromstärke mittelst des Kupfervoltameters genau bestimmt wurde; die vielen anderen, deren Resultat dasselbe ist, wo aber keine Messungen stattfanden, sind weggelassen. In der Tabelle sind die Versuche nach der Stromstärke angeordnet und zwar so, dass ich mit der niedrigsten Stromstärke anfange. In der ersten Vertikalreihe ist die pro Stunde im Voltameter ausgeschiedene Kupfermenge als Maass der Stromstärke in Milligrammen angegeben. In der zweiten und dritten Reihe kommen dann zur Orientirung die Anzahl Elemente und die Entfernung

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

der Elektroden, welche diese Stromstärke gegeben haben, in der vierten die Anzahl Wurzeln, welche dem Versuche unterworfen wurden und in der fünften Reihe endlich sind die Krümmungen angeführt. Ich fange mit *Phaseolus* an, weil bei dieser die Tabelle am vollständigsten ist.

Phaseolus.

Temperatur 20—21° C.

Nummer	Cu pro Stunde *mg*	Elemente	Abstand der Electroden	Anzahl der Wurzeln	Krümmung
I	0,14	1	8	6	2 negative, 4 gerade oder seitliche
II	0,32	1	8	5	4 negative, 1 gerade
III	0,54	2	8	17[1])	13 negative, 3 gerade oder seitliche
IV	3,5	3	8	6	alle sehr stark negativ, ein Paar rechtwinklig.
V	5,6	4	7	10	Temperatur 14—15° C., 4 positiv, 6 *s*-förmig, Spitze schwach negativ.
VI	17,0	5	5	8	5 stark positiv, 3 *s*-förmig, Spitze negativ.

Wie man aus der Tabelle sieht, wirkt der schwächste zur Anwendung gekommene Strom (0,14 *mg* per Stunde) kaum mehr richtend auf die Wurzeln ein. Schon bei ein wenig stärkerem Strom ist eine deutliche Wirkung zu bemerken und bei 3,5 *mg* per Stunde machten alle Wurzeln starke, zum Theil rechtwinklige Krümmungen nach dem negativen Pole.

Steigt die Stromstärke noch mehr, dann tritt die entgegengetzte, von Elfving allein beobachtete Krümmung nach dem positiven Pole ein, welche auch bei den stärksten Strömen noch auftritt, und zwar um so schneller, je stärker der Strom ist. Bei einer Stromstärke von 5,6 *mg* per Stunde und auch, wennschon weniger häufig bei stärkeren Strömen, tritt ausser der positiven Krümmung noch eine andere, die ich in der Tabelle als „*S*-förmige" bezeichnet habe, auf. Dieselbe ist auf Taf. IV abgebildet und besteht in einer in der am stärksten wachsenden Region belegenen Krümmung nach dem negativen Pole und einer etwas höher hinaufgreifenden nach dem positiven. Diese Krümmung habe ich sowohl bei *Phaseolus*, wie bei *Faba* und andere Pflanzen gesehen und zwar immer bei einer Stromstärke, welche an der Grenze zwischen der niedrigeren liegt, wo nur negative Krümmungen auftreten und der höheren, wo nur oder meistens positive zu finden sind, und es ist auch sehr erklärlich, dass eine solche Krümmung zu Stande kommen muss.

1) 2 Versuche bei derselben Stromstärke.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wenn eine bestimmte Stromstärke eine negative, eine stärkere eine entgegengesetzte positive Krümmung hervorruft, müsste ja nothwendigerweise ein Grenzwerth zu finden sein, wo die Wurzel gerade bliebe, vorausgesetzt, dass beide Krümmungen gleich stark sind und in genau derselben Region stattfinden. Dieser Grenzwerth ist nun, glaube ich, eben der, bei welcher die *S*-förmige Krümmung zu Stande kommt, nur bleibt die Wurzel nicht gerade, weil die zwei einander entgegenwirkenden Krümmungen verschiedener Natur sind, und nicht genau dieselbe Region der Wurzel betreffen, und weil auch die Stromstärke während der Versuchsdauer immer etwas abnimmt. Zuerst, wenn die Stromstärke am grössten ist, machen die Wurzeln eine schwach positive Krümmung, zu welcher nachher, wenn die Stromstärke schwächer wird, die negative hinzukommt. Auch andere Umstände kommen hier in Betracht, auf die ich aber hier nicht näher eingehen werde, aber jedenfalls repräsentirt die Stromstärke, welche *S*-förmige Krümmung hervorbringt ungefähr den Werth, wo der Uebergang der negativen in die positive Krümmung stattfindet. Natürlich ist diese bei individuell verschiedenen Wurzeln verschieden und nimmt auch, wie ich glaube, mit der Temperatur und dem daraus folgenden stärkeren Wachsthum zu. Diese Details gehören aber nicht hierher, wo wir ja mit dem Galvanotropismus im allgemeinen nur insofern zu thun haben, als es für die Frage nach der Funktion der Spitze nothwendig ist, und dafür genügt es zu konstatiren, dass verschieden starke Ströme entgegengesetzte Krümmungen hervorrufen.

Um nun zu den anderen untersuchten Pflanzen überzugehen, so verhält sich *Faba* ebenso wie *Phaseolus*, im allgemeinen wenigstens. Der „Grenzwerth“ liegt wohl hier etwas anders, aber was das wichtigste ist: bei schwachen Strömen erhält man negative, bei stärkeren positive Krümmung und dazwischen liegt ein Punkt, wo man theils positive, theils *S*-förmige Krümmung erhält (vgl. Taf. IV). Aus verschiedenen zufälligen Ursachen sind die Versuche mit *Faba* unvollständiger geworden, wie die mit *Phaseolus*, welche Pflanze sich viel besser für diese Experimente eignet und gebe ich deshalb (hier wenigstens) keine Tabelle über das Verhalten dieser Pflanze

Bei den eben erwähnten zwei Species habe ich um die negative Krümmung ganz rein und ungestört durch Geotropismus zu bekommen den vorhin beschriebenen Apparat zur Durchströmung während einer langsamen Drehung auf dem Klinostaten benutzt; dies ist bei der dritten Leguminose, *Lupinus*, die ich untersucht habe, nicht nöthig. Ich gebe nachstehend die ziemlich vollständige Tabelle für dieselbe.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Lupinus.

Temperatur 19—21° C.

Nummer	Cu pro Stunde *mg*	Elemente	Abstand der Electroden	Anzahl der Wurzeln	Krümmung
I	—	3	7	10	alle negativ
II	4,8	3	4,5	13	9 gerade, 2 negativ, 1 positiv[1])
III	7[2])	6	4,5	10	5 positiv, 4 negativ, 1 gerade
IV	10,2	5	4,5	18	16 schon nach ein Paar Stunden stark positiv, 2 grade

Bei Lupinen habe ich nie eine der für *Faba* und *Phaseolus* charakteristischen *S*-förmigen Krümmungen erhalten, dagegen kommt es bei mittlerer Stromstärke oft vor, dass sich die Wurzeln erst schwach positiv krümmen um nachher gerade zu werden oder dass die Wurzeln theils negativ, theils positiv sind. Um eine Stromstärke von etwa 6 *mg* pro Stunde herum liegt wohl auch hier der Grenzwerth, obwohl diese Bestimmung keine Genauigkeit beanspruchen kann; auch hat es ja einstweilen keinen Zweck, dieselbe genau zu bestimmen.

Nachstehend gebe ich nun einige kurze Tabellen, die unter anderem das Verhalten von *Brassica* zeigen, mit welcher Elfving und Müller-Hettlingen gerade entgegengesetzte Resultate bekommen haben, der erstere immer nur negative, der letztere nur positive Krümmungen. Wie man sieht, giebt sie beiderlei je nach der Stromstärke.

Brassica.

Temperatur 18—20° C.

Nummer	Cu pro Stunde *mg*	Elemente	Abstand der Electroden	Anzahl der Wurzeln	Krümmung
I	8,4	3	4,5	10	alle stark negativ, turgescent und nachher weiter gewachsen. (Taf. IV, rechts unten.)
II	14	6	9	400[3])	schon nach wenigen Stunden Spitzen negativ, bei vielleicht den meisten im oberen Theil eine Krümmung nach dem positiven Pole. (Mittlere Figur.)
III	24	8	4,5	10	alle nur positiv, schlaff und abgestorben. (Links unten.)

1) Nach 2 Stunden waren alle schwach positiv, nachher sind sie gerade geworden.

2) ungefähr.

3) 2 Versuche mit je ca. 200 auf Gaze gewachsenen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Lepidium.

Nummer	Cu pro Stunde *mg*	Elemente	Abstand der Elektroden	Anzahl der Wurzeln ca.	Krümmung
I	—	3	6	100	schwach negativ.
II	—	6	9	500	alle kräftig negativ (auf Gaze gewachsen)
III	—	8	9	200	in einem scharfen Bogen negativ (2 Versuche mit je 100 auf Gaze gewachsenen Wurzeln)
IV	16	7	4,5	100	einige positiv, die meisten negativ.
V	37	8	4	10	nach 1 Stunde alle positiv.

Sinapis.

Temperatur 19—21° C.

Nummer	Cu pro Stunde *mg*	Elemente	Abstand der Electroden	Anzahl der Wurzeln	Krümmung
I	8,4	3	4,5	10	negativ, schon nach wenig Stunden deutlich, nach 22 beinahe rechtwinklig.
II	22,9	8	4	10	positiv, schon in 2 Stunden stark.

Helianthus.

Nummer	Cu pro Stunde *mg*	Elemente	Abstand der Electroden	Anzahl der Wurzeln	Krümmung
I	4,9	3	4,5	9	alle schwach, aber deutlich, negativ, im oberen Theil eine sehr schwache positive Krümmung bemerkbar.
II	6,0	4	4,5	6	während den ersten 6 Stunden alle schwach positiv, nach weiteren 15 Stunden überall eine ganz starke negative Krümmung hinzugekommen, ganze Wurzel also *s*-förmig.
III	22,0	8	4,5	6	schon nach 3 Stunden alle energisch positiv.

Aus dem übereinstimmenden Ergebnisse dieser Versuche geht nun hervor, dass Elfving's Annahme „der Sinn der Krümmung ist von der Stromstärke unabhängig", für die angeführten sieben, zu drei weit verschiedenen Familien gehörige Pflanzen wenigstens, nicht zutrifft; der Sinn der Krümmung ist eben im höchsten Grade von der Strom-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

stärke abhängig und zwar so, dass schwächere Ströme Krümmungen hervorrufen, deren Concavität nach der negativen Electrode gerichtet ist, stärkere Ströme dagegen solche, deren Concavität gegen die positive Electrode gewendet ist.

Auf der Grenze zwischen derjenigen Stromstärke, welche negative und derjenigen, welche positive Krümmung hervorruft, liegt eine, welche bei einigen Pflanzen, besonders *Phaseolus* und *Faba* die auf Taf. IV abgebildeten *S*-förmigen Krümmungen hervorruft; andere Wurzeln, wie z. B. Lupinen, bleiben aus unbekannten Gründen gerade oder einige krümmen sich negativ, andere positiv, ohne dass an derselben Wurzel die *S*-förmige Combination dieser beiden Krümmungen auftritt. Bei *Brassica* tritt bei mittleren Stromstärken (und zwar, wie mir es scheint, vorwiegend an den dem positiven Pole genäherten Wurzeln, (was auf eine chemische Wirkung der dort ausgeschiedenen Stoffe hindeutet) eine in der mittleren Figur unten abgebildete, mit der *S*-förmigen, wohl am ehesten vergleichbare, eigenthümliche Krümmung auf. *Lepidium* gab in einem Versuche auch eine sehr ausgesprochene *S*-förmige Krümmung (vergl. Tafel). An der Allgemeinheit des obigen Resultates glaube ich nach den sonstigen Erfahrungen über das Verhalten der Wurzeln nicht zweifeln zu müssen; ein Unterschied ist aber schon bei diesen wenigen Pflanzen bemerkbar: die Stromstärke, welche erforderlich ist, um positive Krümmungen hervorzurufen, oder wenn man will, die Grenze zwischen negativen und positiven Krümmungen liegt bei verschiedenen Pflanzen bei verschiedener Stromstärke.

Bei den Leguminosen und, wie ich glaube, besonders bei *Faba* ist sie sehr niedrig, positive Krümmungen treten bei sehr schwachen Strömen schon ein; bei den Cruciferen und vielleicht besonders bei *Brassica* liegt sie dagegen sehr hoch. Wo sie liegt und wovon sie abhängt, hat ja für diese Untersuchung wenig Bedeutung, und muss überhaupt noch näher untersucht werden. Wahrscheinlich werde ich in einer anderen Arbeit darauf zurückkommen.

Durch dieses Resultat erklären sich nun die Widersprüche zwischen Elfving's verschiedenen Versuchen mit *Sinapis*, *Lepidium* und *Raphanus*, welche sich zum Theil nach dem positiven, zum Theil nach dem negativen Pole krümmen, und es wird auch verständlich, warum er nur bei *Brassica* ausschliesslich negative Krümmungen erhalten hat, während sich seine meisten Wurzeln nur positiv verhielten: er hat eben, wie auch aus seinen Angaben über Anzahl der Elemente, Grösse und Entfernung der Elektroden hervorgeht, ziemlich starke Ströme gehabt, welche bei *Brassica* noch negative Krümmungen hervorbringen, während *Phaseolus*, *Faba*, *Cucurbita*, *Helianthus* u. and. bei denselben Strömen schon energische positive Krümmungen ausführen. Bei einer Stromstärke von 12—16 *mg* Cu. pro Stunde würde dies der Fall sein, und dieser Strom würde wahrscheinlich auch den Grenzwerth bei *Sinapis* und *Lepidium*

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

treffen. Genaueres über seine Stromstärke giebt Elfving nirgends an. Auch wird durch meine Versuche der eigenthümliche Widerspruch zwischen Müller-Hettlingen's und Elfving's Versuchen mit *Brassica* gehoben; der erstere hat nur negative, der letztere nur positive Krümmungen erhalten, also auch wegen der verschiedenen Stromstärke, welche bei Müller-Hettlingen in der That sehr gross gewesen sein muss (2 Groves, Elektroden 1 × 3,4 *cm* gross und nur 2,2 *cm* entfernt), jedenfalls sicher bedeutend höher wie Elfving's.

Von einem verschiedenen Verhalten verschiedener Pflanzen dem Strom gegenüber, (etwa negativ und positiv galvanotropische Wurzeln, wie Elfving annimmt) kann also nicht die Rede sein, ebensowenig von einem möglichen Zusammenhange galvanotropischer mit heliotropischen Eigenschaften[1]).

Was die Nebenwurzeln betrifft, bei denen Elfving auch positiven Galvanotropismus erhalten hat, so werden sie sich wohl ganz wie die Hauptwurzeln verhalten. Nur mit *Phaseolus* habe ich ein Paar Versuche gemacht und die schönsten negativen Krümmungen erhalten. Sowohl die Wurzeln, die senkrecht auf der Stromrichtung orientirt waren, wie diejenigen, die schief dazu standen, hatten sich scharf umgekrümmt, so dass das äusserste Stück in der Stromrichtung lag und die Spitze gegen die negative Electrode gerichtet war. Die Stromstärke betrug 4—5 *mg* Cu pro Stunde.

Elfving hat bei Wurzeln in Erde keine Krümmungen erhalten können. Ich habe einen Versuch mit Sägespähnen gemacht, und bei *Faba* deutliche, obschon ganze schwache positive Krümmungen erhalten. Die Stromstärke war sehr gross und die Wurzeln ganz geschwärzt und vollständig getödtet.

Funktion der Spitze.

Die nächste Frage, nachdem das galvanotropische Verhalten der Wurzeln klargelegt ist, ist nun die: wie verhält sich die Spitze? Ist hier eine „Gehirnfunktion“ nachweisbar, und ist sie es bei beiden entgegengesetzten Krümmungen, oder verhalten sich diese verschieden?

Elfving hat schon mit decapitirten Wurzeln Versuche gemacht und hat (wie bei seinen intacten) positive Krümmungen erhalten. Er scheint jedoch nur mit *Faba* und *Phaseolus* experimentirt zu haben.

Nachdem es festgestellt ist, das verschiedene Ströme verschiedene

---

1) Wie Elfving nach seinen Versuchen auf die Idee einer solchen Möglichkeit kommen konnte, ist mir unverständlich, da doch auch seine positiv galvanotropischen Wurzeln negativ heliotropisch sind, ob auch schwächer wie *Brassica*, und wenn er nebenbei *Sinapis* negetativen Heliotropismus abspricht, so muss ich die Richtigkeit dieser Angabe auf das entschiedenste bestreiten. *Sinapis* ist und bleibt stark negativ heliotropisch, obwohl auch *Brassica* diese Eigenschaft in noch höherem Grade besitzt.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wirkungen auf intacte Wurzeln haben, musste nun auch das Verhalten decapitirter Wurzeln näher geprüft werden. Ich habe Versuche mit sämmtlichen oben genannten Pflanzen gemacht. Die Versuche sollen hier kurz aufgeführt werden und zwar fange ich wieder mit *Phaseolus* an.

Decapitirte Wurzeln dieser Pflanze habe ich den verschiedensten Stromstärken ausgesetzt, von 20 *mg* Cu pro Stunde und noch mehr, bis herunter zu 0,14 *mg*. Wenn Krümmungen eintraten, krümmten sich die Wurzeln ohne Ausnahme positiv. Bei starken Strömen tritt die Krümmung in kurzer Zeit (wenigen Stunden) ein und ist sehr stark, oft rechtwinklig. Bei schwächeren Strömen sind die Krümmungen schwächer und bei Strömen, die nur 3,5 bis 0,54 *mg* Cu pro Stunde ausscheiden, bilden die Krümmungen auch nach 24 Stunden nur noch einen ganz flachen Bogen von sehr grossem Krümmungsradius. Bei noch schwächeren Strömen ist keine deutliche Einwirkung mehr zu bemerken, die Wurzeln machen kleine willkürliche Krümmungen nach allen Seiten hin, wie es decapitirte Wurzeln immer machen, eine Beeinflussung ist nicht mehr zu bemerken. Bei einer Stromstärke von 0,54 *mg* und noch mehr bei der von 3,5 *mg* pro Stunde habe ich auf dem Klinostaten zugleich mit decapitirten und intacten Wurzeln experimentirt, und den eigenthümlichen Anblick bekommen, dass sich die letzteren stark negativ krümmten, während die ersteren in ganz schwachem Bogen der positiven Electrode zugewendet waren. Besonders ist hierbei in Betracht zu ziehen, dass bei schwachen Strömen die Krümmung langsamer eintritt und viel schwächer ist, wie bei stärkeren. *Faba* und *Lupinus* verhalten sich ebenso. Bei den verschiedensten Stromstärken sind immer nur positive Krümmungen zu erzielen. Mit *Brassica*, *Sinapis* und *Helianthus* habe ich je zwei Versuche gemacht und zwar bei je zwei verschiedenen Stromstärken, die so gewählt waren, dass die intacten Kontrollwurzeln sich bei dem einen negativ, bei dem anderen positiv krümmten. In denjenigen Versuchen, wo die intacten negativ wurden, blieben die decapitirten gerade oder machten theilweise (*Helianthus*) eine schwache positive Krümmung; da wo intacte positiv wurden, wurden es auch die decapitirten und zwar gleich stark.

Hieraus geht nun in Uebereinstimmung mit Elfving's Versuch hervor, dass die Spitze bei der positiven Krümmung keine besondere Rolle spielt, und dass diese Krümmung durch Einwirkung auf die ganze wachsende und sich krümmende Region der Wurzel hervorgebracht wird. Gleichzeitig kann man aber aus diesen Versuchen sehen, dass decapitirte Wurzeln unfähig sind, die negativen bei intacten Wurzeln durch schwächere Ströme bewirkten Krümmungen auszuführen; dies zeigt, dass bei der negativen Krümmung die Spitze allein die empfindliche Region ist, von welcher aus der Reiz auf

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die obere Region übertragen wird.[1]) Noch weiter nachgewiesen wird dies durch folgenden Versuch mit *Phaseolus*.

In einer Krystallisirschale wurde auf dem Boden eine Korkplatte aufgekittet, auf derselben wurden die zwei am Rande des Gefässes befestigten Kohlenelectroden aufgestellt. Dann wurde Wasser eingefüllt und 7 *Phaseolus*wurzeln mittelst Stecknadeln so in dem Gefässe befestigt, dass nur die äussersten Spitzen bis ungefähr 1 *mm* und nirgends mehr wie 2 *mm* in das Wasser eintauchen. Durch das Wasser wurde der Strom von 5 Elementen geleitet. Jede Stunde wurden die Wurzeln an den Stecknadeln ein wenig in die Höhe gezogen, so dass sie nie tiefer wie bis zu dem durch einen Tuschstrich markirten zweiten *mm* eintauchten. Schon nach 3 Stunden waren bei vier der 7 Wurzeln deutlich erkennbare, ob auch noch ganz schwache Krümmungen, in dem oberhalb des Wassers befindlichen Theile der Wurzeln eingetreten, nach 5 Stunden war die Krümmung bei allen Wurzeln sehr deutlich geworden und zwar war die Concavität derselben nach dem negativen Pole hingerichtet. Bei einer Wurzel war die Krümmung so stark, dass die Spitze aus dem Wasser herausgehoben war, und zwar lag die Mitte derselben in der am stärksten wachsenden Region, und die Krümmung sah genau wie eine gewöhnliche geotropische Krümmung aus.

Die Wurzeln wurden dann herausgenommen, 1,5 *mm* von den Spitzen decapitirt und wieder in derselben Stellung wie vorher in den Stromkreis derselben Elemente eingesetzt, nur mit dem Unterschiede, dass jetzt die ganzen Wurzeln bis zu den *Cotyledonen* in das Wasser eintauchten. Am anderen Morgen (nach 14 Stunden) hatten sich sämmtliche Wurzeln stark gegen die positive Elektrode hingekrümmt. Dies zeigt also: dass derselbe Strom, welcher auf die ganze intacte Wurzel oder auf die wachsende Region derselben allein einwirkend eine positive Krümmung hervorrufen würde, wenn er auf die Spitze allein einwirkt, die entgegengesetzte Krümmung nach dem negativen Pole zu Stande bringt.

Das ganze hier dargelegte Verhalten der Wurzeln gegen verschieden starke Ströme sich entgegengesetzt zu verhalten, indem für den einen die Spitze allein, für den anderen die ganze wachsende Region empfindlich ist, wäre ein sehr merkwürdiges Verhalten, wenn beide Krümmungen, die positive wie die negative den eigentlichen Richtungsbewegungen der Wurzeln vollständig analog wären und auf einer ähnlichen Reaction der Wurzel gegen äussere Kräfte beruhten wie z. B. die geotropischen Krümmungen. Ich glaube aber nicht, dass dies der Fall ist, wenigstens nicht was die positive Krümmung betrifft.

---

1) Müller-Hettlingen nimmt dasselbe an, nur hat er mit seiner schlechten Versuchsanstellung einen exakten Beweis nicht geliefert. Decapitiren der Wurzeln kannte er, wie es scheint, gar nicht.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wenn man Elfving's Arbeit durchliest, muss es schon auffallen, dass seine Wurzeln immer, sowie die positive Krümmung eingetreten ist, auch abgestorben sind, wenigstens an der Spitze, und dass der Strom eine sehr starke Verlangsamung des Wachsthums bewirkt. Dies habe ich auch durchweg bestätigt gefunden. Elfving giebt nur einmal an, wie gross die Verlangsamung gewesen ist. 7 *Faba*wurzeln hatten an der convexen (also längsten) Seite während 6 Stunden durchschnittlich nur 4,7 *mm* zugenommen, während sich die ausserhalb des Stromkreises befindlichen während derselben Zeit um 7,2 *mm* verlängert hatten. Wenn man in Betracht zieht, dass dies die Verlangsamung schon während der ersten 6 Stunden ist und die längste Seite betrifft, so ist sie schon ziemlich gross. Ich habe den Zuwachs gewöhnlich sogar geringer gefunden, was wohl von der Temperatur abhängt, jedenfalls ist die Verlangsamung sehr bedeutend, und was sehr wichtig ist: ein Absterben der Wurzeln an der Spitze findet nach einiger Zeit immer statt. In Folge dieses Absterbens findet gewöhnlich bei Wurzeln, die längere Zeit im Strome waren und darin eine positive Krümmung ausgeführt haben, nur ein sehr geringes Wachsthum während der nächsten 24 Stunden statt, wenn die Wurzel in gewöhnlichem Wasser weiter wächst. Manche Wurzeln wachsen während diesen nächsten 24 Stunden nur an der convexen Seite weiter, was eine Zunahme der Krümmung zur Folge hat (z. B. sehr deutlich in einigen Versuchen mit Kürbis und *Faba*) manche wachsen auf beiden Seiten etwas, aber ausserordentlich wenig, weil die äussersten wachsenden Zonen abgestorben sind, und der Zuwachs erlöscht bald, weil die obere Zone in den Dauerzustand übergeht. Es findet dann nur noch Bildung von Nebenwurzeln statt, welche die Hauptwurzel ersetzen. Schon dieses beinahe ohne Ausnahme erfolgende Absterben der Wurzel, welches also besonders oft auf der concaven Seite stattfindet, deutet darauf hin, dass man es hier mit einem von den Richtungsbewegungen ganz verschiedenen Phänomen zu thun hat. Die Gründe, welche für die Ansicht sprechen, dass die positiv galvanotropische Krümmung eine den Richtungsbewegungen gleichwerthige Krümmung ist, sind wohl besonders zwei: dass sie auf Wachsthum beruht, sich also, wenigstens nach einiger Zeit, nicht durch Plasmolyse beseitigen lässt, und dass die Krümmung in der am stärksten wachsenden Region stattfindet, also dieselbe Form hat, wie die geotropische Krümmung. Beide Thatsachen sind, wie ich glaube, richtig, (die letztere jedoch mit Modification), aber sie beweisen nicht, was sie beweisen sollen, denn wenn man bei einer Wurzel, durch Höllenstein z. B., die wachsende Region auf der einen Längsseite tödtete, dann würde sich auch eine Krümmung einstellen, welche aber mit den Richtungsbewegungen, die eine Reaction der Wurzel gegen äussere Einflüsse einschliessen, nichts zu thun hätte, die sich aber auch nicht durch Plasmolyse beseitigen liesse und auch in der am stärksten wachsenden Region am stärksten sein würde.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Ein anderer Versuch, welcher meiner Ansicht nach beweist, dass die positiv galvanotropische oder wie man sie vielleicht besser nennen könnte, die Elfving'sche Krümmung nichts mit den Richtungsbewegungen zu thun hat, ist folgende. Bei einer grösseren Stromstärke kommen, wie früher schon erwähnt, bei *Phaseolus* und *Faba* theils positive, theils *S*-förmige Krümmungen vor, deren unterster Bogen nach dem negativen Pole gerichtet ist. Wenn die positiv galvanotropische Krümmung, wie der Geotropismus, auf einer Reaction gegen äussere Agentien beruhte, und dieselbe dem Geotropismus also gleichwerthig wäre, dann müssten in Uebereinstimmung mit dem, was bei den letzteren der Fall ist, die am kräftigsten wachsenden Wurzeln sich auch am besten positiv galvanotropisch krümmen. Dies ist nun aber nicht der Fall. Ich habe sowohl bei *Faba* wie bei *Phaseolus* in solchen Fällen, wo beiderlei Krümmungen vorkamen, die Zuwachse gemessen. In dem einen Versuche mit 10 *Faba*wurzeln hatten sich 7 gut positiv gekrümmt und waren durchschnittlich um 1,6 *mm* auf der concaven, 3,8 *mm* auf der convexen Seite verlängert. Die drei schwach S-förmig, mit der Spitze negativ gekrümmten hatten während derselben Zeit um 6, 7,5 und 8 *mm* an Länge zugenommen. Bei einem Versuche mit 10 *Phaseolus*wurzeln waren 6 schwach S-förmig gekrümmt, 4 stark positiv. Die ersteren hatten zwischen 4 und 7 *mm* an Länge zugenommen, während bei den letzteren die Verlängerung der concaven Seite durchschnittlich ungefähr 0,6 *mm* betrug, die der convexen 2,5 *mm*. Während der nächsten 24 Stunden in Wasser verlängerten sich die positiv gekrümmten nur ganz wenig oder garnicht, während die nicht gekrümmten im Durchschnitt 7,25 *mm* wuchsen.

Aus diesen Versuchen (ich habe mit denselben Pflanzen auch andere Versuche mit dem gleichen Resultate gemacht) geht nun hervor, dass die am wenigsten an Länge zunehmenden und folglich vom Strome am stärksten beinflussten und geschädigten Wurzeln die positive Krümmung machen, während diejenigen, welche der schädlichen Einwirkung desselben Stromes besser widerstehen, eine Andeutung zur negativen Krümmung zeigen.

Dies, in Verbindung damit, dass die positive Krümmung, wie oben nachgewiesen, nur durch starke Ströme, welche die Wurzeln stark schädigen, bewirkt wird, während die weniger oder kaum schädlichen schwächeren Ströme die entgegengesetzte negative Krümmung bewirken, stellt meiner Ansicht nach die positive Krümmung in eine ganz andere Kategorie wie die eigentlichen Richtungsbewegungen; am nächsten muss sie wohl als eine durch die chemische Wirkung des Stromes verursachte Krankheits- und Absterbeerscheinung aufgefasst werden. Man darf sich daher auch nicht wundern, dass diese Krümmung, was die Function der Spitze anbelangt, sich anders verhält, wie die Richtungsbewegungen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Wie ist es nun mit der durch schwache Ströme hervorgerufenen Krümmung nach dem negativen Pole? Diese hat viel mehr Aehnlichkeit mit den Richtungsbewegungen wie die andere. Es findet dabei kein Absterben der Wurzeln statt, sie wachsen ruhig weiter ob auch nicht so gut wie nicht im Strome befindliche und machen, wenn der Strom nicht mehr auf sie einwirkt, normale geotropische Krümmungen (s. Taf. IV, *Brassica*)[1]) Es liegt deshalb bis jetzt nichts vor, was, eine andere Auffassung wie die, sie als eine den Richtungsbewegungen ganz analoge Krümmung zu betrachten, nothwendig macht. Dass auch durch schwache Ströme eine schwache Verlangsamung des Wachsthums stattfindet, widerspricht dieser Auffassung nicht, da dasselbe auch für das Licht gilt, welches doch eine der typischen Richtungsbewegungen bei Wurzeln hervorruft.[2])

Mit ebensoviel Recht kann aber auch die Auffassung geltend gemacht werden, dass die Krümmung nie Form der, von Wiesner benannten „Darwin'schen" ist, wenn es nicht rathsamer erscheint, diese Bezeichnung für die durch Verwundung oder nachweisbare äussere Schädigung der Spitze hervorgerufene Krümmung allein beizubehalten.

Pflanzenphysiolog. Institut der königl. landw. Hochschule
in Berlin.

---

33. Karl Prohaska: Zur Frage der Endospermbildung bei Daphne.

Eingegangen am 23. Mai 1884.

Im dritten Hefte (Jahrgang 1884) dieser Zeitschrift hat Strasburger meine Angaben über die Endospermbildung bei *Daphne*[3]), wonach die Endospermkerne im Embryosack zu einer Zeit sichtbar werden, wo der secundäre Embryosackkern (hier als Doppelkern ausgebildet) noch vorhanden ist, in Abrede gestellt und auf einen groben Fehler in der Beobachtung zurückgeführt.

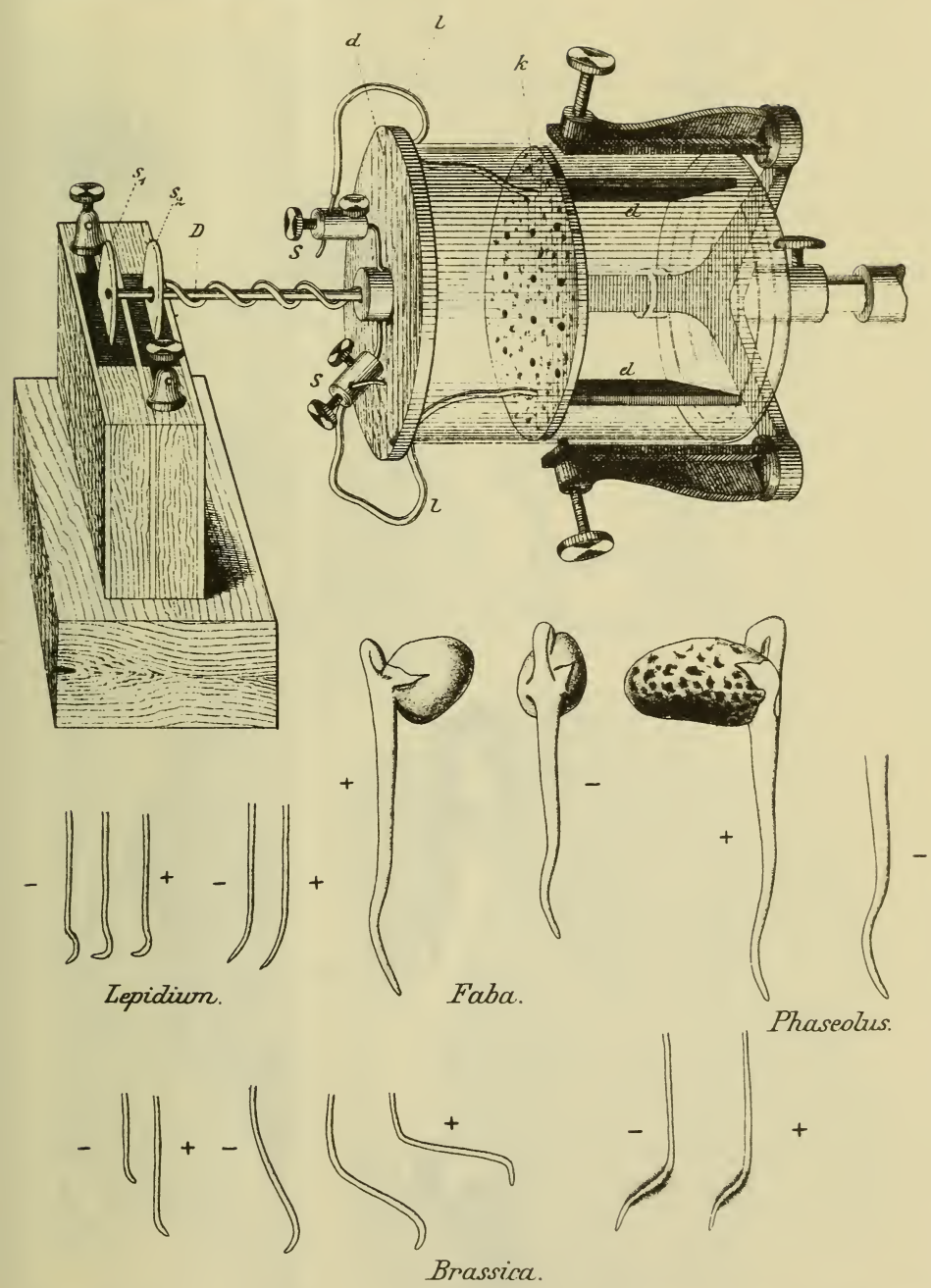
Die von mir erwähnten, im Embryosack nach erfolgter Befruchtung auftretenden und als Endosperm gedeuteten Gebilde hat auch

1) Bei *Brassica* und *Sinapis* tritt an der negativ gekrümmten Zone allgemein eine mehr weniger ausgesprochene Verdickung auf.

2) cfr. Fr. Darwin in Arb. d. Bot. Instit. Würzb. Bd. II., p. 521. 20 Wurzeln von *Sinapis* wuchsen im Dunkeln durchschnittlich um 7,0 *mm*, ebensoviele im Licht nur um 4,3 *mm*.

3) Bot. Zeit. 1883. Nr. 52.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at



Brunchorst del. *C. Lauc lith.*

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1884

Band/Volume: 2

Autor(en)/Author(s): Brunchorst J.

Artikel/Article: Ueber die Funktion der Spitze bei den Richtungsbewegungen der Wurzeln 204-219