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

man aber einige Emergenzen mit Sublimat-Alkohol, so sterben sie ab und scheiden kein Wasser mehr aus.

Alle bisher besprochenen Wasser ausscheidenden Organe sind mehrzellig. HABERLANDT beschreibt aber auch einzellige Wasser ausscheidende Organe[1]). Doch muß ich an deren Fähigkeit, größere Quantitäten von Wasser auszuscheiden, zweifeln, weil Wassertröpfchen auch an den toten Blattstücken, die vom Herbarmaterial genommen sind, im feuchten Raum erscheinen. Das Erscheinen der Wassertröpfchen muß man also hier der Hygroskopizität der Stoffe zuschreiben, welche sich in dem von dem Organe ausgeschiedenen Schleim befinden.

---

50. N. Cholodny: Zur Frage nach der Rolle der Ionen bei geotropischen Bewegungen.

(Eingegangen am 11. Mai 1923. Vorgetragen in der Maisitzung.)

I.

Im Jahre 1918 ist meine Arbeit „Über den Einfluß der Metallionen auf die Reizerscheinungen bei den Pflanzen"[2]) erschienen. Im letzten Kapitel dieser Arbeit ist der Versuch gemacht worden, eine Theorie des Geotropismus aufzubauen, welche einerseits mit den modernen Vorstellungen von der physikalisch-chemischen Natur der Reizerscheinungen übereinstimmte, andererseits als Arbeitshypothese bei weiteren Untersuchungen über den Geotropismus dienen könnte. Da dieser Teil meiner Arbeit etwas abgekürzt später auch in einem deutschen Aufsatz[3]) dargestellt wurde, so brauche ich hier diesen Gegenstand nicht mehr zu besprechen. Es sei nur bemerkt, daß als Grundlage der ganzen Theorie der Gedanke LOEBs von der hervorragenden Rolle der Ionen der Alkali- und Erdalkalimetalle im Mechanismus der Reizerscheinungen angenommen wurde. Deshalb könnte die von mir vorgeschlagene Theorie „Metallionentheorie des Geotropismus" genannt werden. Bezüglich der Frage über die Wirkung dieser Ionen auf geotropische Erscheinungen wird der Leser einige Tatsachen in meiner anderen Arbeit[4]) finden.

1) Physiologische Pflanzenanatomie (letzte Ausgabe).

2) Schriften der Universität zu Kiew (1918), S. 1—133 (russisch mit deutsch. Zusammenfassung).

3) Beihefte z. Botan. Zbl., Bd 39 (1922), Abt. I, S. 222.

4) Beihefte z. Botan. Zbl., Bd. 39 (1923), Abt. I, S. 239

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

Im Jahre 1920 erschien die Arbeit J. SMALLs[1]), in welcher der Verfasser ebenfalls den Versuch macht, an die Erscheinungen des Geotropismus vom physikalisch-chemischen Standpunkt heranzutreten. Die von ihm vorgeschlagene Hypothese hat den Namen „Wasserstoffionentheorie des Geotropismus" (The Hydrion Theory of Geotropism) erhalten. Dem Verfasser ist, selbstverständlich, meine russische Arbeit unbekannt geblieben. Trotzdem stimmen manche von seinen Hauptannahmen mit den meinigen zusammen. Ebenso wie ich geht er von dem Gedanken aus, daß unter der Wirkung der Schwerkraft eine Umlagerung der Partikelchen im Plasma stattfinden soll, und daß mit dieser Umlagerung das Entstehen einer elektromotorischen Kraft in den Pflanzenzellen verbunden ist. Übrigens beschränkt sich die Ähnlichkeit unserer Theorien auf diese zwei Punkte. Im weiteren haben wir in unseren Überlegungen ganz verschiedene Wege eingeschlagen, und im letzten Fazit gehen die von uns konstruierten Hypothesen weit auseinander. Welcher von beiden ein größerer heuristischer Wert zugesprochen werden muß, wird selbstverständlich die Zukunft zeigen.

Das Wesen der Hypothese SMALLs besteht in folgendem: In der oberflächlichen Plasmaschicht der Zellen der Perzeptionszone findet unter der Wirkung der Schwerkraft ein Emporschwimmen der kolloidalen Eiweißpartikelchen statt, demzufolge die Anzahl der letzteren im oberen Teil jeder Zelle größer, im unteren geringer wird. Da diese Partikelchen elektrisch geladen sind, so hat eine solche Verteilung derselben „eine Verminderung der Polarisation an der Unterseite der Zelle und eine Vergrößerung an deren Oberseite" zur Folge. In diesem Zustand kann man jede Zelle als ein Konzentrationselement mit einer bestimmten, obwohl geringen elektromotorischen Kraft betrachten. Als Resultat der Zusammenwirkung dieser elementaren elektromotorischen Kräfte sollen Ströme entstehen, welche längs der Wachstumsregion des Organs zirkulieren und Veränderungen der Wachstumsgeschwindigkeit an dessen Ober- und Unterseite hervorrufen. Die Verschiedenheit in der geotropischen Reaktion der Wurzel und des Stengels wird dadurch erklärt, daß die Partikelchen der dispersen Phase im Wurzelplasma elektropositiv, im Stengelplasma dagegen elektronegativ sind; folglich soll die Richtung der elektromotorischen Kraft resp. der elektrischen Ströme in diesen beiden Fällen diametral verschieden sein, weshalb auch alle dadurch hervorgerufenen Veränderungen entgegengesetzt sein sollen. Die Verschiedenheit der Ladungszeichen wird, der

1) New Phytologist, Vol. XIX (1920), p 49

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

Ansicht des Verfassers nach, durch den verschiedenen Wasserstoffionengehalt (P_H) im Dispersionsmittel des Wurzel- und Stengelprotoplasmas bedingt.

Es liegt nicht in meiner Absicht, hier auf die ausführliche Kritik der SMALLschen „Wasserstoffionentheorie des Geotropismus" einzugehen. Auf manche wesentliche Defekte seiner Hypothese ist schon von anderer Seite[1]) hingewiesen worden. Ich muß mich mit wenigen und kurzen Bemerkungen begnügen[2]).

1. Als die Stelle, wo unter der Schwerkraftwirkung im Protoplasma eine Umlagerung der Partikelchen der dispersen Phase stattfinden soll, betrachtet der Verf. die „plasma membranes" der Zellen der Perzeptionszone, also denjenigen oberflächlichen Teil des Protoplasmas, welcher, infolge der Abwesenheit von körnigen Einschlüssen in demselben, schon längst die Benennung Hyaloplasma erhalten hat. In seinen Vorstellungen von der Struktur dieser Schicht stützt sich SMALL auf die Angaben von PRICE[3]). Aber eben PRICE hat in seiner Arbeit gezeigt, daß die Außenschicht des Protoplasmas eine „fein kolloidale Struktur" besitzt und nur „extremely fine particles" enthält: Größere Mikrosomen befinden sich nur im inneren Teil des Protoplasmas (Polioplasma). Nehmen wir sogar an, daß in diesem fein-kolloidalen Medium unter der Schwerkraftwirkung eine Verschiebung der Partikelchen der dispersen Phase stattfindet, so muß das wegen der äußerst geringen Größe dieser Partikelchen (eines hohen Dispersionsgrades) nur äußerst langsam vor sich gehen. Um einen merkbaren physiologischen Effekt hervorzurufen, ist aber ein verhältnismäßig kurzer Zeitraum genügend: die sog. „Präsentationszeit" beträgt bekanntlich nur wenige Minuten. SMALL selbst findet es in einer anderen Arbeit[4]), welche der Erwiderung auf die kritischen Bemerkungen von BLACKMAN gewidmet ist, schon nötig, auch größere Partikelchen zur Teilnahme heranzuziehen, aber dabei vergißt er, daß solche Partikelchen im „plasma membrane" gar nicht vorhanden sind. Es wäre doch zweckmäßiger, anzunehmen, daß als Schauplatz der Schwerkraftwirkung nicht die Außenschicht des Plasmas dient, sondern der innere Teil desselben, in welchem ver-

---

1) BLACKMAN, V. H., New Phytologist, Vol. 20 (1921), p. 38 und 246; SNOW, R., ebenda, Vol. 20 (1921), p. 247.

2) Die Arbeiten von BLACKMAN und SNOW sind mir nur nach Referaten bekannt, und deshalb ist es möglich, daß ich in meinen Bemerkungen manche schon geäußerte Überlegungen wiederhole.

3) Ann. of Botany, Vol. 28 (1914), p. 601.

4) New Phytologist, Vol. 20 (1921), p. 73.

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

hältnismäßig große Mikrosomen in Überfluß vorhanden sind. Eben diese Annahme wurde von mir in der oben zitierten Arbeit ausgesprochen.

2. Nach SMALL müssen die in dem Dispersionsmittel des Protoplasmas suspendierten Partikelchen unter der Schwerkraftwirkung emporschwimmen. Man kann selbstverständlich nicht verneinen, daß unter den ihrer Zusammensetzung nach verschiedenen körnigen Einschlüssen des Plasmas sich auch solche finden können, welche leichter als die sie umgebende Flüssigkeit sind (z. B. Fetttröpfchen). Dennoch zeigen die Versuche mit der Wirkung der Zentrifugalkraft auf das Protoplasma, daß die Mehrzahl dieser Einschlüsse schwerer als das sie umgebende Medium sind, und deshalb müssen sie unter der Schwerkraftwirkung sich nicht nach oben, sondern nach unten bewegen. Eben das wurde auch von mir bei dem Aufbau meiner Hypothese in Aussicht genommen.

3. Eine von den Grundannahmen SMALLs besteht darin, daß die Partikelchen der dispersen Phase des Protoplasmas in den Wurzelzellen eine positive, in den Stengelzellen eine negative Ladung tragen. Das Ladungszeichen der Partikelchen kann man nach der Richtung ihrer Bewegung im elektrischen Feld während der Kataphorese bestimmen. Soweit das bis jetzt bekannt ist, bewegen sich die Plasmamikrosomen während der Kataphorese immer zur Anode, also tragen sie eine negative Ladung. Was die Wurzeln betrifft, so ist das z. B. durch die Versuche MC. CLENDONs[1]) festgestellt.

4. Der Verf. vermutet, daß die Umlagerung der Partikelchen im Plasma von dem Entstehen einer elektromotorischen Kraft in jeder Zelle begleitet wird, und daß demzufolge zwischen der Ober- und Unterseite der Perzeptionszone eine Potentialdifferenz und ein elektrischer Strom entstehen müssen. Das Entstehen solch eines „Aktionsstroms", welcher nicht nur die einzelnen Zellen, sondern das ganze Organ durchfließe, ist schon aus theoretischen Gründen höchst unwahrscheinlich. Denn im normalen Zustand stellt die oberflächliche Plasmaschicht (Plasmahaut) der Pflanzenzellen beinahe einen Nichtleiter dar und funktioniert also gleich einem Isolator[2]). Deshalb kann von einer Summierung der Potentialdifferenzen, die innerhalb einzelner Zellen entstehen, keine Rede sein. Das Vorhandensein solcher Aktionsströme wird auch experimentell nicht bestätigt. [S. die Arbeiten von CZAPEK[3]) und CHOLODNY[4]). Die

1) Archiv f. die Entwicklungsmech. d. Org., Bd. 31 (1911), S. 80.
2) HÖBER, R., Physik. Chemie d. Zelle u. d. Gew., 5. Aufl. (1922), S. 461.
3) Berichte d. D. Bot. Ges., Bd. 15 (1897), S. 517.
4) Schriften d. Univ. z. Kiew, l. c., S. 68.

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

positiven Angaben von BOSE[1]) bedürfen einer kritischen Prüfung.] Aber wenn man auch das Entstehen solcher Ströme als möglich annimmt, so bleibt es doch ganz unverständlich, warum sie nicht nur die Perzeptionszone, sondern die ganze Wachstumsregion durchfließen sollten. Es wäre wohl zu erwarten, daß sie vielmehr den kürzesten Weg nach den Linien des geringsten Widerstandes einschlagen sollten. Außerdem kann die durch Schwerkraft gegen die elektrischen, zwischen einzelnen Partikelchen wirkenden Kräfte ausgeübte Arbeit gewiß nur geringe Potentialdifferenzen hervorrufen, welche infolge des kolossalen Widerstandes der lebendigen Pflanzengewebe nur verschwindend schwache Ströme geben können.

Diese wenigen Bemerkungen scheinen mir schon zu genügen, um die Hypothese SMALLs beurteilen zu können: In ihrem größeren Teil besteht sie, meines Erachtens, aus Vermutungen, welche vom Standpunkt der physikalischen Chemie und Physiologie entweder wenig plausibel oder sogar ganz unannehmbar sind.

II.

Wenden wir uns zum experimentellen Teil der Untersuchungen SMALLs.

Die Versuche hatten den Zweck, ein Umkehren (the Reversal) der geotropischen Reaktion bei den Wurzeln und Stengeln vermittels der Einwirkung eines entsprechend alkalischen oder sauren Mediums auf dieselben zu erzielen. Der Meinung des Verf. nach könnte ein positives Ergebnis dieser Experimente als ein indirekter Beweis zugunsten seiner Hypothese dienen.

Fangen wir mit den Wurzeln an[2]). Die Keimlinge von *Vicia Faba* und *Zea Mays* wurden in eine Atmosphäre gebracht, welche eine kleine, näher nicht bestimmte Quantität Ammoniakdämpfe enthielt. Nach einem nicht genau angegebenen Zeitraum zeigten einige Wurzeln „negative geotropische Krümmungen". Da in der Arbeit kein einziges Versuchsprotokoll angeführt wird, so kann man sich das Urteil über diese Experimente nur mit Hilfe der dem Text beigelegten Photographien (Pl. I, Fig. 1—5) bilden. Bei der näheren Durchmusterung dieser Abbildungen erfährt aber der Leser eine völlige Enttäuschung. Es ist nicht schwer zu konstatieren, daß, mit Ausschluß einer einzigen Wurzel (Fig. 4, links), welche ganz normal nach unten wächst, alle übrigen hier dargestellten Wurzeln schon tot sind. Diese zusammengeschrumpften und verschiedenartig gekrümmten, dunklen und dünnen Würzelchen

1) BOSE, J., Comparative Elektrophysiology (1907), p. 434.
2) New Phytologist, Vol. XIX (1920), p. 56.

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

sind den kräftigen, glänzend weißen lebenden Wurzeln derselben Pflanzen ganz unähnlich. Zwar ist die Mehrzahl davon mit ihren Spitzen nach oben gerichtet, aber ob diese Krümmungen sich während des Lebens gebildet haben, und ob sie einen geotropischen Charakter hatten, — das auf Grund der beigelegten Photographien zu entscheiden, ist leider ganz unmöglich.

Besonders merkwürdig sind die Figuren 4 und 5. Aus der Tafelerklärung erfahren wir, daß auf Fig. 4 die „Adventivwurzeln" von *Zea Mays* abgebildet sind, von welchen zwei „eine schwache Krümmung nach oben" zeigen (Fig. 4, rechts). Der Keimling ist schon tot, was durch dessen Vergleich mit dem oben erwähnten linken Keimling leicht zu konstatieren ist. Aus der Erklärung zu der Fig. 5 erfährt der Leser mit Erstaunen, daß hier derselbe Keimling, aber 5 Tage später, abgebildet ist, wobei an den Adventivwürzelchen „more pronounced upward curves" zu beobachten sind. In welcher Weise die toten Würzelchen diese, der Ansicht des Verf. nach, geotropischen Krümmungen bilden konnten, bleibt für den Leser ein Rätsel.

Man muß sich wundern, daß der Verfasser, welcher selbst eine starke toxische Wirkung der Ammoniakdämpfe konstatiert, es nicht versuchte, irgendein anderes weniger giftiges alkalisches Medium zu benutzen. Um diese Lücke auszufüllen und zugleich die Angaben SMALLs bezüglich des Umkehrens der geotropischen Reaktion bei Wurzeln unter der Wirkung der OH-Ionen zu prüfen, habe ich eine Reihe eigener Versuche angestellt. Als Medium, in welches die Wurzeln eingesenkt wurden, diente mir in der Mehrzahl der Versuche eine schwache ($^n/20$—$^n/200$) Sodalösung, zu welcher ein wenig $CaCO_3$ in suspendiertem Zustand zugesetzt wurde. Zuweilen benutzte ich auch eine $^n/250$—$^n/500$ - Lösung $Ca(OH)_2$. Die Versuchsanordnung war im allgemeinen dieselbe, welche in meiner oben zitierten Arbeit[1]) beschrieben ist. Die Wurzeln verblieben in der Lösung ungefähr 1 Stunde in vertikaler Lage und wurden dann in eine horizontale in der feuchten Luft des Behälters übergeführt. Im Laufe des Versuches wurden sie mehrmals auf 1—2 Sek. in die Lösung getaucht, damit die sie umspülende Flüssigkeit fortwährend eine alkalische Reaktion beibehalte. Als Objekt dienten Keimlinge von *Lupinus angustifolius*. Es stellte sich heraus, daß bei einer schwachen Konzentration der OH-Ionen ($^n/200$ Na_2CO_3) die geotropische Reaktion ganz so wie bei den Kontrollpflanzen vor sich geht; bei einer etwas stärkeren

1) Beih. z. Bot. Zbl., Bd. 39 (1923), Abt. I, S. 240—241.

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

beobachtet man eine mehr oder weniger deutlich ausgesprochene Verzögerung in der Bildung der geotropischen Krümmung[1]). Die mit $Ca(OH)_2$ behandelten Wurzeln verblieben sogar während des ganzen Versuches (5—6 St.) gerade. Die negativ-geotropische Reaktion wurde in keinem einzigen Fall beobachtet: Die Wurzeln krümmten sich nur nach unten. Also konnte ich durch diese Versuche die Ergebnisse SMALLs, insofern sie Wurzeln betreffen, nicht bestätigen.

Nicht besser steht es auch mit den Stengeln. Die vom Verfasser und seinen Mitarbeitern beschriebenen Versuche mit negativ-geotropischen Organen wurden viel zahlreicher und mehr verschiedenartig als diejenigen mit Wurzeln angestellt. Zunächst wurden die Keimlinge in eine Dämpfe von Essigsäure enthaltende Atmosphäre gebracht. Die Koleoptilen von *Zea Mays* zeigten dabei „eine positive geotropische Krümmung"[2]). Da wir keine ausführliche Beschreibung dieser Experimente in dem zitierten Artikel finden, so müssen wir, um diese beurteilen zu können, uns abermals zu den Photographien wenden (Pl. I, Fig. 6—11). Aus diesen und aus der Tafelerklärung erfahren wir, daß die Keimlinge von *Zea Mays* sich in der Atmosphäre der Essigsäuredämpfe, wie das auch von vornherein zu erwarten wäre, schlecht fühlten. Fig. 8 z. B. stellt zwei Keimlinge dar, bei welchen der Verf. „cytolysis and fungal infection after downward curves had taken place" konstatiert. Diese Krümmungen betrachtet er offenbar als geotropische. Es ist indeß nicht schwer, zu ersehen, daß sie infolge eines im jüngeren Teil des Koleoptils stattfindenden Knickens zustande kommen. Diese Erscheinung ist durch den Umstand, daß die Gewebe ihren Turgor unter der Wirkung der giftigen Essigsäuredämpfe verlieren, leicht zu erklären. Auf den Photographien sind diese angeknickten Stellen sehr gut sichtbar. Ebensolche teilweise pathologische, teilweise vielleicht schon postmortale Erscheinungen sind auch an anderen Keimlingen zu beobachten (s. z. B. Fig. 11, die zwei oberen Keimlinge, oder Fig. 10, die zwei unteren). Mit diesen Angaben können wir uns wohl begnügen, um uns eine Meinung von den Versuchen mit der Essigsäure zu bilden und deren Beweiskraft als gleich Null zu bezeichnen.

Eine andere, nicht weniger „feine" Methode, welcher sich der Verf. bediente, bestand darin, daß Stengel verschiedener Pflanzen

1) Ob diese Erscheinung mit einer durch OH-Ionen hervorgerufenen Wachstumshemmung in Zusammenhang steht, muß zurzeit unentschieden bleiben.

2) New Phytologist, Vol. XIX (1920), p. 57.

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

von allen Seiten mit Vaselin beschmiert wurden[1]). Dabei sollte, der Meinung SMALLs nach, eine Kohlensäureanhäufung bzw. eine Steigerung des H-Ionengehaltes in den Zellen stattfinden. Bei so behandelten Stengeln konnte man „eine positiv-geotropische Reaktion" beobachten, aber dazu war es nötig, dieselben nach dem Bestreichen mit Vaselin vorläufig noch 2 bis 7 Tage lang im Dunkeln in vertikaler Lage zu halten. Also: ein mehrtägiges Hungern unter einer Schicht von Vaselin! Ein wohl genügend starkes Mittel, um jede Pflanze auch ohne Teilnahme des Geotropismus herabsinken zu lassen!

In der dritten Gruppe von Versuchen, welche in größter Zahl und zugleich am rationellsten angestellt wurden, wurden die Keimlinge von *Helianthus annuus* unter eine Glasglocke in eine mit CO_2 bereicherte Atmosphäre gebracht. Bei dem Kohlensäuregehalt von 10 bis 33 % sollte hier ebenfalls ein Umkehren der geotropischen Reaktion stattfinden, während bei einem geringeren CO_2-Gehalt die Stengel normal reagierten.

In einer Arbeit von M. LYNN[2]), welche diese Experimente unter der Leitung von SMALL anstellte, finden wir eine Reihe von Angaben, welche uns schon a priori den geotropischen Charakter der von ihr beschriebenen positiven Krümmungen zu bezweifeln zwingen. Erstens befremdet die außerordentlich große Geschwindigkeit, mit welcher sich diese Krümmungen bei dem hohen Kohlensäuregehalt (ca. 30 %) bildeten: Trotz der verhältnismäßig niedrigen Temperatur (11—14° C.) waren ½—¾ Stunden genügend, damit sich „eine Umkehrung der geotropischen Krümmung" zeigen konnte.

Ferner fallen uns auf den der Arbeit beigelegten Photographien (Pl. I, Fig. 1 und 3) zwei Umstände in die Augen: Erstens der eigenartige Charakter der positiven Krümmungen. Unter den nach unten gekrümmten Stengeln zeigt kein einziger eine normale vollendete Krümmung mit einem Maximum in der Zone des stärksten Wachstums. Man bekommt den Eindruck, daß die Keimlinge passiv unter der Wirkung der eigenen Schwere herabhängen. Eine andere interessante Tatsache besteht darin, daß auf beiden Abbildungen nur bei langen Keimlingen positive Krümmungen zu beobachten sind; kürzere sind gerade geblieben oder zeigen sogar negative geotropische Krümmungen. Verfasserin macht diesbezüglich die Bemerkung (S. 120, Exp. 12), daß einer von den Keim-

1) SMALL and REA, New Phytologist, Vol. XIX, S. 208; SMALL, Proceed of the Belfast Nat. Hist. and Phil. Soc., 100th. Sess., Nr. 2, p. 91 (1921).

2) New Phytologist, Vol. XX (1921), p. 116.

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

lingen „zu kurz war, um eine Krümmung zu bilden". Aber eine geotropische Krümmungsfähigkeit besitzen ja keinesfalls nur lange Keimlinge!

Alle diese Tatsachen zusammenstellend, kommen wir natürlich zur Vermutung, daß auch die von Lynn beschriebenen Krümmungen wahrscheinlich mit Geotropismus nichts zu tun haben. Es liegt der Gedanke nahe, daß man deren Ursache in irgendwelchen anormalen Erscheinungen suchen muß, welche durch die Einwirkung von CO_2 bei deren hohen Konzentrationen hervorgerufen werden. Daß Kohlensäure toxisch wirken kann, darüber finden wir manche Angaben in der Literatur. So macht z. B. Chapin[1]) darauf aufmerksam, daß in der Atmosphäre, welche 20—40 % CO_2 enthält, das Wachstum der Stengel stark verzögert wird, und daß nach 2—4 Tagen die Pflanzen zugrunde gehen. Es ist sehr wahrscheinlich, daß pathologische Veränderungen, welche zu solch einem Ende führen, schon bedeutend früher beginnen; in größerem oder geringerem Grade können sie auch bei schwächeren CO_2-Konzentrationen stattfinden.

Um diese Vermutungen zu prüfen, habe ich zunächst einige Versuche mit demselben Objekt und unter denselben Bedingungen, wie sie in der Arbeit von Lynn angegeben sind, angestellt. Der CO_2-Gehalt der Luft des Behälters war gewöhnlich etwa 20 %. Auch meine Versuchsergebnisse stimmten ziemlich gut mit denjenigen von Lynn überein. Schon nach Verlauf einer Stunde, manchmal aber auch früher, wurden an den etiolierten Keimlingen von *Helianthus* deutliche nach unten gerichtete Krümmungen beobachtet. Der Neigungswinkel war verhältnismäßig gering, und die Krümmung war längs des Stengels so verteilt, daß der Gedanke an ein passives Herabsinken der Keimlinge unwillkürlich wiederkam. Manche Keimlinge zeigten eine normale geotropische Reaktion, indem sie sich etwas nach oben krümmten. Diese negativen Krümmungen erreichten jedoch unter diesen Bedingungen nie ihre volle Entwicklung.

Wenn die von Lynn beschriebenen Krümmungen passiv sind, so folgt daraus, daß unter der Wirkung von Kohlensäure bei deren stärkeren Konzentrationen in den Stengeln mechanische Veränderungen hervortreten: Sie müssen weniger elastisch und zugleich plastischer als in normalem Zustand werden. Es war nicht schwer, diesen Schluß experimentell zu prüfen. Zu diesem Zweck verfuhr ich folgendermaßen: Der Basalteil des Stengels wurde mit Hilfe

1) Flora, Bd. 91 (1902), S. 348.

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

einer hölzernen Querleiste, welche fest zwischen die Wände eines Topfes gesteckt wurde, unbeweglich befestigt. Auf dem Gipfel, unweit von den Kotyledonen, wurden zwei Tuschemarken angebracht. Der Topf mit der Pflanze wurde auf einem Stativ in horizontaler Lage befestigt. Dann visierte man eine von den Marken durch ein horizontales Mikroskop derart, daß sie mit der Nullteilung der Okularmikrometerskala zusammenfiel. Darauf wurde an dem Punkt, wo die zweite Marke angebracht war, ein Gewicht von 2 g angehängt. Das Gewicht verblieb auf dem Stengel 3 Min. und am Ende dieses Zeitraums wurde die neue Stellung der visierten Marke auf der Skala gemerkt. Nennen wir die beim Ablesen gewonnene Größe „Anfangsdeformation". Jetzt wurde das Gewicht entfernt und nach 2 Min. ein neues Ablesen vorgenommen. Dabei kehrte freilich die Marke zu ihrer anfänglichen Stellung nicht zurück. Der Abstand derselben von der Nullteilung kann als Maß der sog. „Restdeformation" dienen. Diese zwei Größen geben uns die Möglichkeit, die mechanischen (elastischen) Eigenschaften des Stengels gewissermaßen quantitativ zu beurteilen.

Nachdem ich solche Messungen an einigen Stengeln ausgeführt hatte, brachte ich sie in vertikaler Lage in eine Atmosphäre, welche ca. 20 % CO_2 enthielt; darin verblieben sie etwa 1 Stunde. Darauf wurden die Keimlinge aus der Glocke herausgenommen, wieder in eine horizontale Lage gebracht und der Wirkung derselben deformierenden Kraft ausgesetzt. Es wurden dieselben Messungen vorgenommen. Durch den Vergleich der dabei erhaltenen Größen mit denen des ersten Ablesens konnte man die in mechanischen Eigenschaften des Stengels eingetretenen Veränderungen beurteilen. Es stellte sich heraus, daß unter der Wirkung der Kohlensäure beide Deformationen beträchtlich an Größe zunehmen. In einer Reihe von Versuchen, welche mit etiolierten ca. 6 cm langen Stengeln angestellt wurden, erreichte die Zunahme der Anfangsdeformation im Mittel 45 % und die der Restdeformation sogar 130 %. So sehen wir, daß in einer mit CO_2 bereicherten Atmosphäre die Stengel wirklich an ihrer Elastizität einbüßen und viel plastischer werden.

BURGERSTEIN hat schon im Jahre 1876 festgestellt[1]), daß durch Kohlensäure, ebenso wie durch andere Säuren, die Transpiration beschleunigt wird[2]). Die Ursache dieser Erscheinung liegt wahr-

1) Sitzb. d. K. Akad. d. Wissensch. Wien, Bd. 73 (1876)

2) Ich benutze die Gelegenheit, um auf den ärgerlichen und wichtigen Druckfehler aufmerksam zu machen, welcher sich in PFEFFERs Pflanzen-

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

scheinlich in den Veränderungen, welche im kolloidalen Zustand und in der Permeabilität des Plasmas durch H-Ionen hervorgerufen werden. Es ist wohl möglich, daß auch die von mir konstatierten Veränderungen in mechanischen Verhältnissen des Stengels durch dieselben Erscheinungen erklärt werden können.

Wenn wir jetzt berücksichtigen, daß die Schwere der Stengel selbst eine Größe derselben Ordnung ist, wie das von mir zum Deformieren benutzte Gewicht (die abgeschnittenen Stengel wogen etwa 1 g), so kann man, meines Erachtens, mit voller Bestimmtheit behaupten, daß die Krümmungen, welche in den Versuchen von LYNN und in den meinigen zu beobachten waren, ganz passiv durch die Schwere des Organs hervorgerufen werden. Da dieser Prozeß verhältnismäßig langsam vor sich geht, so ist es wohl verständlich, daß im Verlaufe desselben die Krümmungen nach und nach durch Wachstum fixiert werden. Es sei bemerkt, daß während der ersten Stunden der Kohlensäurewirkung dieselbe nicht nur keine Hemmung, sondern sogar eine Beschleunigung des Wachstums hervorruft. Daß die durch eine äußere Kraft bei den verwelkten Pflanzen erzeugten Krümmungen durch fortdauerndes Wachstum fixiert werden können, ist allbekannt[1]).

Um den geotropischen Charakter der von ihr beobachteten Krümmungen zu beweisen, hat LYNN noch einige Versuche mit dem Klinostaten angestellt. Dabei zeigte es sich, daß die Keimlinge, welche in einer ca. 30 % CO_2 enthaltenden Atmosphäre sich befanden, sogar nach 6stündiger Rotation ganz gerade verblieben. Diese Versuche sollen, nach der Meinung der Verf., den geotropischen Charakter der von ihr konstatierten Krümmungen endgültig beweisen. Es ist aber leicht zu ersehen, daß, vom Standpunkt der von mir vorgeschlagenen Erklärung, die Klinostatenversuche LYNNs keine Beweiskraft besitzen. Es ist nämlich klar, daß bei Rotation um eine horizontale Achse alle Seiten des Organs in gleichem Maße deformiert (ausgedehnt) werden, und da alle diese Deformationen bald durch Wachstum fixiert werden, so bleibt der Stengel, wie früher, gerade.

Nach LYNN zeigten die Keimlinge positive Krümmungen nur in dem Fall, wenn sie im Dunkeln oder bei schwacher Beleuchtung

---

physiologie (II. Aufl., Bd. I, S. 231) eingeschlichen hat. Es steht da, daß nach den Angaben von BURGERSTEIN die Transpiration durch Säuren verlangsamt und durch Alkalien beschleunigt wird. Es müßte gerade das Gegenteil stehen: Die Säuren beschleunigen, die Alkalien verlangsamen die Transpiration.

1) S. z. B. PFEFFERs Pflanzenphysiologie, Bd. II, S. 65 (II. Auflage).

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

erwachsen waren. Das kann uns nicht befremden, wenn wir in Betracht ziehen, daß etiolierte Stengel eine bedeutend geringere Festigkeit und Elastizität besitzen als normale grüne. Das ist eine allgemein bekannte Tatsache. Bei der Belastung mit einem Gewicht deformieren sie sich viel stärker als ebensolche grüne Keimlinge bei gleichen sonstigen Bedingungen.

Aus all dem oben Gesagten kann man folgende Schlüsse ziehen:

1. In der Hypothese SMALLs (The Hydrion Theory of Geotropism) verdient unsere Aufmerksamkeit nur die Grundannahme, daß unter der Schwerkraftwirkung im Protoplasma eine Umlagerung der mit Elektrizität geladenen Partikelchen stattfindet. Alle übrigen Vermutungen des Verf. sind entweder ungenügend begründet oder sogar gänzlich vom physikalisch-chemischen und physiologischen Standpunkt unannehmbar.

2. Die Versuche, mit denen SMALL das Umkehren der geotropischen Reaktion bei Wurzeln und Stengeln festzustellen gedenkt, beweisen gar nichts. Die von ihm und seinen Mitarbeitern beschriebenen Krümmungen stellen das Resultat pathologischer oder anormaler physiologischer Veränderungen unter der Wirkung angewandter chemischer Agentien dar.

3. An *Helianthus*-Stengeln, welche in eine Atmosphäre mit großem CO_2-Gehalt gebracht werden, sind wirklich nach unten gerichtete Krümmungen zu beobachten; sie haben aber mit Geotropismus nichts zu tun: Die Stengel krümmen sich ganz passiv unter der Wirkung der eigenen Schwere. Darauf werden diese Krümmungen durch Wachstum fixiert.

4. Das Entstehen solcher anormaler Krümmungen steht mit einer durch Einwirkung von Kohlensäure hervorgerufenen Veränderung der mechanischen Eigenschaften der Stengel in Zusammenhang: Nach einstündigem Verweilen in einer ca. 20 % CO_2 enthaltenden Atmosphäre steigert sich deren Plastizität um mehr als das Zweifache.

Pflanzenphysiologisches Laboratorium der Universität Kiew (Ukraine).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: 41

Autor(en)/Author(s): Cholodny Nikolai Grigorjewitsch

Artikel/Article: Zur Frage nach der Rolle der Ionen bei geotropischen Bewegungen. 300-311