

Ueber einige mit der Transpiration und Wasseraufnahme
verbundene elektrophysiologische Erscheinungen
bei den Pflanzen.

Von N. CHOLODNY (Kiew).

I.

Die Frage über die Abhängigkeit der elektrischen Erscheinungen bei den Pflanzen von der Transpiration wurde bis jetzt nur einmal auf experimentellem Wege erforscht: ich meine einige von O. HAACKE angestellte Versuche, die in seiner bekannten Arbeit "Über die Ursachen elektrischer Ströme in Pflanzen" (1892) beschrieben sind. Die Resultate dieser Versuche hatten im allgemeinen einen unbestimmten Charakter und erlaubten dem Verfasser nur den Schluss zu ziehen, dass die durch Transpiration innerhalb der Pflanze verursachte Wasserbewegung nicht als Haupt-Ursache der in ihr zu beobachtenden elektrischen Ströme dienen könnte.

Was die mit Wasseraufnahme verbundenen elektrophysiologischen Erscheinungen anbetrifft, so sind meines Wissens in dieser Beziehung keine Versuche angestellt worden. Nur in der alten Arbeit von MÜLLER-HETTLINGEN (1) finden wir eine Angabe, dass die von der Wurzel besorgte Wasserresorption nicht ohne Einfluss auf die elektrischen Eigenschaften dieses Organs bliebe. MÜLLER-HETTLINGEN weist auf die Tatsache hin, dass in dem vermittelst unpolarisierbarer Elektroden von den Kotyledonen und der Wurzelspitze von *Viola Faba* abgeleiteten Stromkreise eine beträchtliche Verminderung der elektromotorischen Kraft zu beobachten ist, wenn man auf die Wurzelspitze einen Wassertropfen bringt.

So sehen wir, dass die Frage über die elektrophysiologische Rolle dieser zwei Faktoren (der Transpiration und Wasseraufnahme) bis jetzt fast ganz unerforscht bleibt. Es ist auffallend, dass dieser Lücke in unserer Wissenschaft so lange nicht die nötige Aufmerksamkeit geschenkt wurde. Das Blatt - ein Organ, in welchem die Transpiration eine so grosse Rolle spielt - ist wohl das beliebteste Objekt der meisten Forscher gewesen, die sich mit der Elektrophysiologie der Pflanzen befassten. Es ist bekannt, wie viel Aufmerksamkeit z.B. der Frage über die Lichtwirkung auf elektrische Erscheinungen im Blatte zuteil wurde. Aber ist es möglich, irgendwelche Schlüsse über die Abhängigkeit dieser Erscheinungen vom Lichte zu machen, solange wir nicht wissen, wie sie von der Transpiration beeinflusst werden? Denn im beleuchteten Blatte verläuft ja die Transpiration wegen Temperaturerhöhung und Erweiterung der Spaltöffnungen ganz anders, als im verdunkelten. Unterdessen vergassen manche Autoren, dass dieser Faktor die elektrischen Erscheinungen im Blatte beeinflussen könnte und hielten es sogar nicht für nötig, ihre Untersuchungsobjekte in eine mit Wasserdampf gesättigte Atmosphäre zu bringen (2).

Andererseits führt die Methode der elektrophysiologischen Untersuchung selbst, die ja darin besteht, dass an die Pflanzenteile feuchte Elektroden gebracht werden, unbedingt zu einer Veränderung des Wassergehaltes des Organes, und dies verlangt von uns die genaueste Kenntnis der Verhältnisse, welche zwischen der Wasser-Resorption und den elektrischen Erscheinungen in den Pflanzen bestehen.

Alle diese Überlegungen überzeugen uns, dass die Erforschung des Zusammenhanges zwischen der Verdunstung und Wasseraufnahme einerseits und den elektrischen Erscheinungen andererseits zu den wichtigsten Aufgaben der pflanzlichen Elektrophysiologie zu rechnen ist.

Als ich mich vor einigen Jahren mit der Elektrophysiologie der Pflanzen zu beschäftigen anfang, bin ich sofort auf die hier berührte Frage gestossen. Bei den ersten Schritten auf diesem Gebiete überzeugte ich mich, dass die Transpiration u. Wasseraufnahme die elektrischen Eigenschaften der Pflanzenorgane in hohem Masse beeinflussen. Um diese Erscheinungen näher zu studieren, habe ich eine Reihe von

Versuchen angestellt, deren Resultate ich in dieser Abhandlung mitteilen will.

Wie ich schon bemerkt habe, sind experimentelle Angaben über den Einfluss der Transpiration auf elektrische Erscheinungen bei den Pflanzen nur in HAACKES Arbeit zu finden. Deshalb halte ich es für zweckmässig, hier daran zu erinnern, wie diese Versuche angestellt wurden und was sich aus ihnen ergab. Ein frisch abgeschnittenes Blatt wurde in einen Glaszylinder gebracht, welcher als Behälter diente. Unpolarisierbare Elektroden (mit Wattepinselchen), die zuvor in den Zylinder durch angeschmolzene Tuben eingeleitet waren, wurden die eine auf der Mittelrippe dicht bei deren Übergang in den Stiel, die andere auf dem Mesophyll, annähernd in der Mitte der Blattspreite aufgesetzt. Nach einigen Minuten wurde der Ausschlag des Quecksilbermeniskus im Kapillar-Elektrometer notiert und gleich darauf wurde durch den Apparat ein sehr langsamer Strom von trockener Luft gesaugt. "Es zeigte sich nach $1/2$ bis 1 Minute eine Bewegung des Quecksilbers, anfangs gewöhnlich ein lebhaftes Sinken, dem dann in \pm kurzen Intervallen Oscillationen folgten. Ich habe aber, sagt HAACKE, keine Gesetzmässigkeit finden können".

Um das Austrocknen der Elektroden und eine damit verbundene Abnahme der Leitungsfähigkeit zu verhüten, versuchte es HAACKE, auch die Oberfläche des Blattes an den Stellen, wo es von den Elektrodenpinseln berührt wurde, Wassertropfen zu bringen. Diese Vorsichtsmassnahme übte jedoch auf das Versuchsergebnis keinen Einfluss aus. Als den Entschluss spricht HAACKE die Vermutung aus, dass die erste Quecksilberbewegung im Elektrometer wahrscheinlich auf die Transpirationsströmung zurückzuführen ist.

Im selben Kapitel von HAACKES Arbeit werden unter dem Titel: "Untersuchungen über den Einfluss der Transpiration" noch Versuche mit der Temperatursteigerung und mit den Turgorveränderungen des blatttragenden Sprosses beschrieben. Da aber diese Versuche keine direkte Beziehung zu unserm Thema haben, so will ich auf sie nicht weiter eingehen.

Was die Untersuchungsmethode meiner eigenen Versuche betrifft, so muss ich folgendes bemerken: Die Messungen wurden mit LIPPMANNs Elektrometer von gewöhnlichem Typus mit einem vertikalen Kapillarröhrchen gemacht; die Schwankungen des Quecksilber-Meniskus wurden mit Hilfe eines horizontalen Mikroskops, welches mit einem Okular-Mikrometer versehen war, vorgenommen. Die Kapillaren wurden aus einem dickwandigen Glasrohr angefertigt und dann graduiert. Die Graduierung geschah, indem das Elektrometer in einen Stromkreis mit bestimmter elektromotorischer Kraft eingeschaltet wurde. Als Spannungsquelle diente ein Akkumulator, dessen beide Pole mit einem Widerstandskasten verbunden waren. Von diesem letzteren konnte man mittels einer Seitenkette das Elektrometer bis zu einer beliebigen, genau bestimmten Potentialdifferenz laden.

Es wurden, selbstverständlich, nur unpolarisierbare Elektroden benützt. Die von mir konstruierte Elektrode ist in Fig. 1 abgebildet. Sie besteht aus zwei miteinander kommunizierenden Röhrchen A und B. Das dünnere Röhrchen ist an seinem unteren Ende U-förmig gebogen und durch einen Gummipropf fest mit dem breiteren Röhrchen A (welches ca 10 cm lang und 0,7 cm breit ist) verbunden.

Im Röhrchen A befindet sich eine gesättigte $ZnSO_4$ -Lösung, welche vom unteren gebogenen Ende des Röhrchens B durch einen Kaolinpropf C und zwei Wattetampons D getrennt ist. Ins Röhrchen A ragt von oben ein mit einer Kupferklemme F versehenes amalgamiertes Zinkstäbchen herein, welches mittels eines zweiten Gummipropfens, der ziemlich lose ins Röhrchen A hereingeht, fixiert ist. Das Röhrchen B wurde mit Leitungswasser gefüllt. Mit dem Untersuchungsobjekt wurde die Elektrode durch ein sehr dünnes Kapillarröhrchen G in Kontakt gebracht, welches in Röhrchen B eingesteckt und auch mit Leitungswasser gefüllt wurde. Zuweilen wurde der Kontakt, anstatt des Röhrchens G, einfach durch einen Faden hergestellt.

Der Hauptvorteil dieser Konstruktion besteht darin, dass hier ein Diffundieren von Zinksulfat bis zum Objekt fast gänzlich ausgeschlossen ist.

Der Behälter, welcher zur Aufnahme der Untersuchungsobjekte diente, war folgendermassen eingerichtet: Als dessen Basis diente eine dicke, auf einer vierfüssigen, hölzernen Unterlage befestigte Glasplatte, welche in der Mitte eine grosse runde Öffnung besass, in die ein paraffinierter Kork B (Fig. 2) eingesteckt war. In diesem

Kork war ein Glasstäbchen C befestigt, welches an seinem oberen Ende eine Korkplatte D trug. In diese letztere waren nun wieder zwei andere Glasstäbchen E eingesteckt, an welchen die Elektroden ver-

mittelst zweier aus Kork angefertigter Elektrodenhalter F befestigt wurden. Der Korkansatz G diente als Objektträger.

Ausserdem wurden im Kerk B noch 3 Öffnungen durchbohrt: zwei an den Seiten und eine in der Mitte. Durch die seitlichen wurden isolierte Drähtchen, vermittelst deren die Elektroden mit dem Elektrometer verbunden wurden, geleitet. Durch die mittlere Öffnung ging ein Glasstab H, welcher an seinem oberen Ende eine Korkplatte trug, die als ein von oben nach unten bewegbares Tischchen

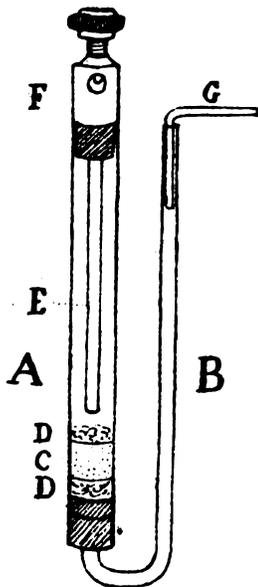


Fig. 1.

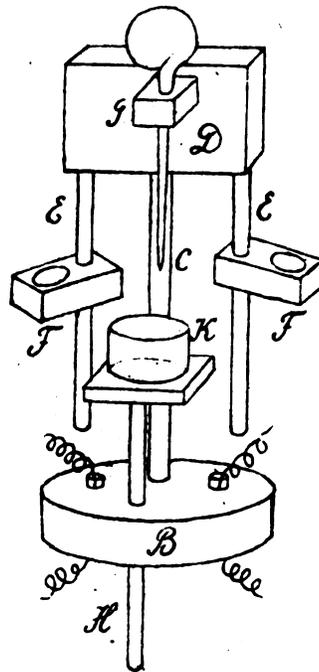


Fig. 2.

diente; eine kleine Schale K, deren Bedeutung etwas später erörtert werden wird, konnte hier Platz finden.

Diese ganze Vorrichtung wurde samt den an ihr befestigten Elektroden und Objekte mit einer Glasglocke bedeckt, die von innen mit mehreren Schichten von nassem Filtrierpapier belegt war. Indem man diese Glocke aufsetzte oder herunternahm, konnte man nach Belieben das Objekt bald in einer feuchten Kammer, bald in trockener Zimmerluft haben. So sehen wir, dass der Übergang von der feuchten zur trockenen Luft sich in meinen Versuchen nicht langsam und stufenweise, wie es bei HAACKE der Fall gewesen war, sondern immer plötzlich vollzog. Solch' eine Modifizierung der Versuchsmethodik konnte ich mir deshalb erlauben, weil ich ein Austrocknen der Elektroden, welche ja aus den mit Wasser gefüllten Glasröhrchen bestanden, nicht zu fürchten hatte. Zugleich hoffte ich durch einen schnelleren Wechsel des Feuchtigkeitsgrades auch einen stärkeren und bestimmteren elektro-physiologischen Effekt zu erzielen.

Eine andere viel wesentlichere Abänderung der Methodik war auf folgenden Überlegungen gegründet: In HAACKEs Versuchen folgten nach dem ersten, mehr oder weniger bedeutsamen Sinken des Quecksilbermeniskus unregelmässige Schwankungen desselben. Da HAACKE keine Gesetzmässigkeit in diesen Oscillationen feststellen konnte, so wagte er es nicht, dieselben als Resultat der Transpiration zu betrachten. Es ist aber nicht schwer zu beweisen, dass bei solch einer Elektroden-einstellung, wie sie in HAACKEs Versuchen gewesen war, sogar bei der Annahme, dass eine verstärkte Transpiration ganz gesetzmässig den elektrischen Zustand des Organes beeinflussen müsste, ein anderes Resultat kaum zu erwarten wäre. In Wirklichkeit zeigt ja das Elektrometer die Differenz der Potentialgrössen an den Stellen, wo die beiden Elektroden das Blatt berühren. Wenn diese beiden Grössen während des Versuches wechseln, wobei diese Veränderungen in dem Laufe derselben Zeit nicht gleich sind, so kann die Differenz bald grösser, bald kleiner werden und dem entsprechend wird der Quecksilbermeniskus bald steigen, bald sinken, mit andern Worten, es werden die von HAACKE beobachteten unregelmässigen Schwankung-

en entstehen. Um diese Unregelmässigkeiten zu vermeiden, muss man eine von den beiden Partialgrössen zur Konstanten machen. Dies kann sehr leicht dadurch geschehen, dass wir nur eine Elektrode in Kontakt mit der Blattspreite bringen, die andere aber direkt mit der Flüssigkeit, in welche der Stiel des abgeschnittenen Blattes eintaucht, verbinden. Bei diesen Bedingungen kann man wohl annehmen, dass die Feuchtigkeitsveränderungen eine Potentialschwankung nur an der ersten Elektrode hervorrufen werden, und die ganze Erscheinung einfacher und gesetzmässiger verlaufen wird. Ausserdem bietet diese Anordnung noch den Vorzug, dass das mit dem Stiel im Wasser tauchende Blatt besser mit Wasser versorgt wird.

Die dritte von mir eingeführte Modifizierung bestand darin, dass der Übergang von feuchter zu trockener Luft nicht einmal, wie bei HAACKE, sondern mehrmals während eines jeden Versuches stattfand, was leicht durch das Herunternehmen der Glocke und das Aufsetzen derselben geschehen konnte. Es ist selbstverständlich, dass durch Wiederholung der Erscheinung die Zuverlässigkeit der erhaltenen Resultate nur gesteigert werden konnte.

Nach diesen Vorbemerkungen wollen wir nun zur Beschreibung meiner eigenen Versuche mit Blättern übergehen.

In allen diesen Versuchen war eine Elektrode mit dem Blattstiel, aber nicht unmittelbar, sondern durch ein mit Wasser angefülltes Schälchen, wie es oben erwähnt wurde, verbunden. Die andere berührte unmittelbar die Blattspreite an ihrer oberen Seite, genauer gesagt, das Kapillarröhrchen G (Fig. 1) tauchte in einen kleinen Wassertropfen, der sich an der Oberfläche des Blattes befand.

Die Kurven, welche die Versuchsergebnisse wiedergeben, wurden folgendermassen gezeichnet: Auf der Ordinatenaxe wurden die Potentialdifferenzen in Millivolten abgetragen, auf der Abscissenaxe die Zeit in Minuten. Falls das Potential der Blattspreite V_1 (d. i. die veränderliche Grösse) grösser als das Potential des Stiels V_p (d. i. die konstante Grösse) war, so wurde die Differenz zwischen diesen beiden Grössen bedingungsweise als positiv betrachtet und dementsprechend nach oben von der Abscissenaxe abgetragen. Im entgegengesetzten Falle (V_p grösser als V_1) wurden die Potentialdifferenzen, als negative, selbstverständlich nach unten abgetragen.

Vertikale Pfeile zeichnen die Momente der Feuchtigkeitsveränderung: falls der Pfeil mit der Spitze nach unten gerichtet ist, so bedeutet dies, dass das Blatt mit der Glocke bedeckt wurde, resp. in die mit Wasserdämpfen gesättigte Atmosphäre kam; ein mit der Spitze nach oben gerichteter Pfeil zeigt, dass die Glocke beseitigt und das Blatt der Wirkung von trockener Luft ausgesetzt wurde.

Versuch 1 (Fig. 3, Kurve I). - Ein junges Blatt von *Chelidonium majus*. Lässt sich sehr schlecht benässen. Das Abnehmen der Glocke und das Aufsetzen derselben geschieht in regelmässigen Zeitintervallen von 5 Minuten. Kurve I zeigt, dass die Transpirationssteigerung jedes mal von einer Verminderung der Potentialdifferenz begleitet war und dass umgekehrt einer Abschwächung der Transpiration ebenso regulär eine Vergrösserung dieser Differenz entsprach. Es lässt sich auch eine allmähliche Abnahme der Amplituden von einzelnen Schwankungen bemerken.

Versuch 2 (Fig. 3, Kurve II). - Dasselbe Blatt von *Chelidonium majus*, aber seine Oberfläche ist durch Reiben mit einem nassen Pinsel in solch einen Zustand gebracht, dass sie sich jetzt leicht benetzen lässt. Das Aufsetzen und das Abnehmen der Glocke erfolgt, wie im vorigen Versuche, alle 5 Minuten. Die Transpirationssteigerung wird von einer scharfen Vergrösserung der P.d. (= Potentialdifferenz) begleitet; der Transpirationsverminderung folgt stets eine Abnahme der P.d.

Versuch 3. - (Fig. 3, Kurve III). - Ein anderes noch jüngeres Blatt von *Chelidonium majus*. Seine Oberfläche wurde vor dem Versuch befeuchtet. Das Zeichen der P.d. wechselte im Laufe des Versuches mehrmals: bald war V_p grösser als V_1 , bald umgekehrt V_1 grösser als V_p . Wie Kurve III zeigt, sind im ganzen die Potentialschwankungen denen, die in den ersten zwei Versuchen zu beobachten waren, analog.

Versuch 4 (Fig. 4). - Ein junges Blatt von *Asarum europaeum*. - Die Versuchsanordnung ist dieselbe, wie bei den vorigen Versuchen. Vor dem Beginn des Versuchs befand sich das Blatt ca. 40 Minuten in der feuchten Luft unter der Glocke. Kurve zeigt, dass hier, wie im Versuch 2, die Feuchtigkeitsabnahme von einer Vergrösserung des P.d. $V_p - V_1$ begleitet wird. Bei der Feuchtigkeitssteigerung dauert das

Sinken der Kurve noch einige Zeit weiter fort, aber darauf fängt die P.d. sich zu vermindern an. Es lässt sich auch eine gewisse Abdämpfung der Schwankungen wahr-

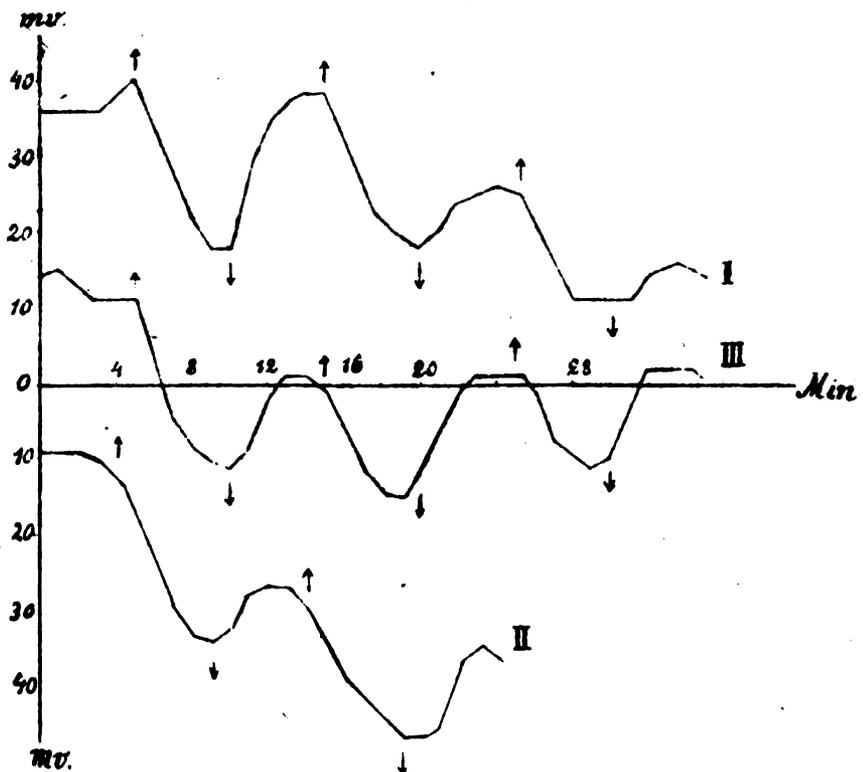


Fig. 3.

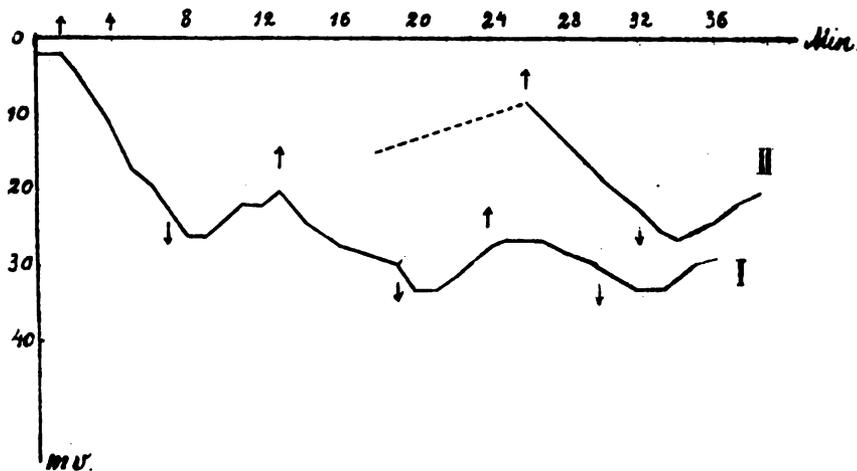


Fig. 4.

alten Blatt genommenen Blättchen. Wie wir sehen, rufen hier die Feuchtigkeitsveränderungen beinahe gar keine elektrophysiologische Reaktion hervor.

Wie ich schon darauf hingewiesen habe, kann man es als höchst wahrscheinlich betrachten, dass bei der beschriebenen Versuchsanordnung das Potential V_p konstant bleibt. In diesem Falle kann man die wichtigsten Schlüsse aus den angeführten Experimenten folgendermassen formulieren:

1. Die Steigerung und die Abschwächung der Transpiration wird von Veränderungen des elektrischen Potentials in der Blattspreite begleitet. Diese Veränderun-

nehmen. Die Kurve II stellt die Fortsetzung desselben Versuches dar. Das Objekt blieb während 25 Minuten von der Glocke bedeckt. Wie wir sehen, wurde solch ein langes Verweilen in feuchter Luft von einer scharfen abnahme der P.d. begleitet. Das darauf folgende Abnehmen der Glocke hatte eben solch eine starke Senkung der Kurve, wie beim Anfange des Versuches, zur Folge.

Versuch 5 (Fig. 5). - *Lysimachia nummularia*. Kurve I entspricht einem alten Blatte, Kurve II einem noch ganz jungen, dessen Wachstum noch nicht beendet ist. Der Erscheinungsgang ist im allgemeinen derselbe, wie in den vorigen Fällen, aber der Vergleich der Kurven zeigt, dass das junge Blatt auf die Feuchtigkeitsveränderungen mit grösseren P.d.-Schwankungen, als das alte, reagiert.

Versuch 6 (Fig. 6). - *Robinia Pseudacacia*. Kurve I entspricht einem noch ganz jungen Blatte eines Keimlings. Am Anfang des Versuches, nachdem der Behälter zum ersten male aufgedeckt wurde, fand eine schnelle Vergrösserung der P.d. statt, die von den Feuchtigkeitsveränderungen nur wenig beeinflusst wurde; dann setzten dieselben charakteristischen Schwankungen, wie in den vorigen Versuchen, ein. - Kurve II entspricht einem von einem

en haben stets verschiedene Zeichen: wenn im ersten Falle die P.d. sich vergrößert, so nimmt sie im zweiten Falle ab, und-umgekehrt.

2. Bei jungen Blättern, deren Wachstum noch nicht beendet ist, rufen die Feuchtigkeitsveränderungen mehr ausgesprochene Potentialschwankungen, als in alten Blättern, hervor.

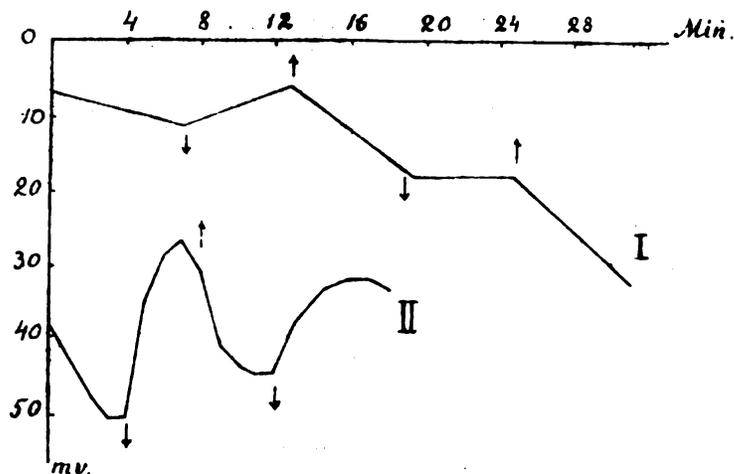


Fig. 5.

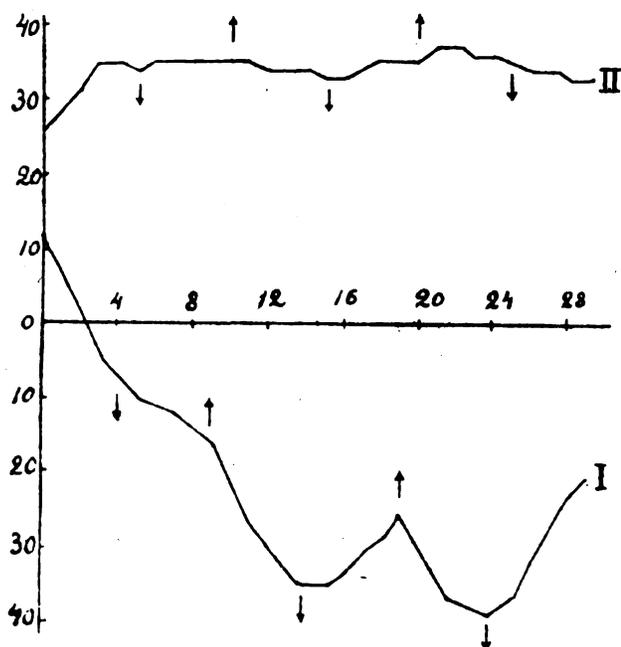


Fig. 6.

wöhnlich die Wachstumszone, unweit der Wurzelspitze, die obere dagegen die Kotyledonen, das Hypokotyl oder die Wurzel in dem Teile, dessen Wachstum schon länger beendet war. Durch spezielle Versuche wurde festgestellt, dass die Feuchtigkeitsveränderungen nicht von irgendwelchen beträchtlichen Schwankungen des elektrischen Potentials an den erwähnten Berührungspunkten der oberen Elektrode begleitet werden. Wenn wir z.B. eine Elektrode mit den Kotyledonen und die andere mit dem Hypokotyl verbinden, so werden wir bei dem Abnehmen oder Aufsetzen der Glocke entweder gar keine Bewegung der Quecksilbermeniskus, oder nur eine ganz geringe Bewegung desselben beobachten. So kann man annehmen, dass die scharfen Veränderungen der P.d., die in den weiter zu beschreibenden Versuchen notiert wurden, lediglich den Potentialschwankungen an der unteren Elektrode zuzuschreiben waren.

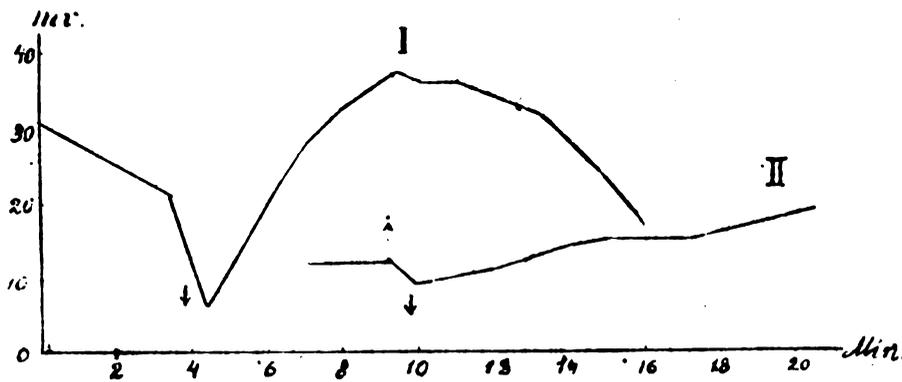
Der zweite Punkt, worin sich diese Versuche von jenen mit den Blättern unter-

II.

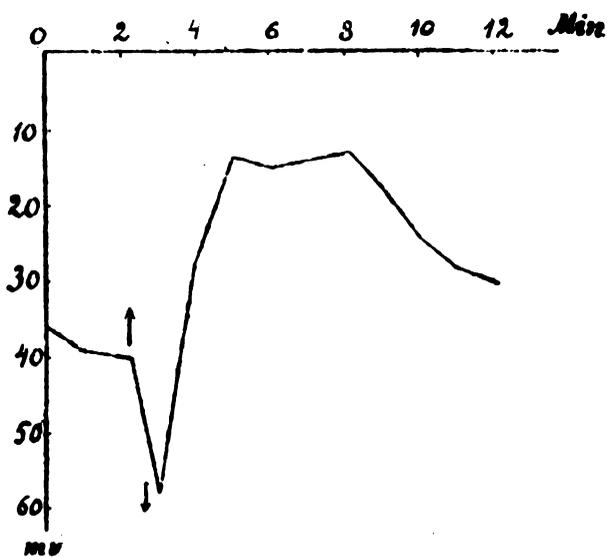
Nun wollen wir zu Versuchen mit den Wurzeln übergehen. Da die Wurzel nicht von einer Kutikula bedeckt und deshalb für das Wasser leicht permeabel ist, so ist sie für Versuche über d. Zusammenhang der elektrophysiologischen Erscheinungen mit d. Transpiration und Wasseraufnahme noch mehr als das Blatt geeignet. Vom theoretischen Standpunkte aus kann man hier viel ausgesprochenere und mehr charakteristische Schwankungen der P.d., als bei Versuchen mit den Blättern, erwarten. Und wirklich werden unsere Voraussetzungen durch das Experiment bestätigt.

Als Untersuchungsobjekte dienten hauptsächlich die Keimwurzeln von *Lupinus albus* und *Lupinus angustifolius*, sowie auch von *Helianthus annuus*, *Pisum sativum*, *Zea Mays* und von manchen anderen Pflanzen. Was die Versuchsanordnung anbetrifft, so unterschied sie sich nur in zwei Punkten von den Versuchen mit Blättern: Erstens: beide Elektroden wurden hier an die Oberfläche des Keimlings, welcher vorher zur Beseitigung der anhaftenden Torfpartikelchen gewaschen und dann, wie auf Fig. 2 abgebildet, im Behälter befestigt wurde, gebracht. Die untere Elektrode berührte ge-

schieden, betrifft die Einwirkungsdauer der trockenen Luft. Um ein bemerkbares Abwelken der Wurzel zu vermeiden, musste man die Glocke nur auf sehr kurze Zeit (weniger als 1 Minute) abnehmen. Übrigens, wie wir bald sehen werden, hatte es sich



Figur 7.



Figur 8.

herausgestellt, dass ein Abnehmen der Glocke auf 30" - 50" schon genügt, um eine sehr intensive elektrophysiologische Reaktion zu erzeugen.

Die Schwankungsschnelligkeit des Quecksilbermeniskus war bei den Versuchen mit Wurzeln gewöhnlich viel grösser, als bei den Versuchen mit Blättern. Deshalb wurden hier die Kurven in einem anderen Masstabe gezeichnet: die einer Minute ent-

sprechenden Abschnitte auf der Abscissenaxe sind zweimal vergrössert. Dem entsprechend sind diese Kurven im Vergleich mit den vorigen etwas in horizontaler Richtung ausgezogen.

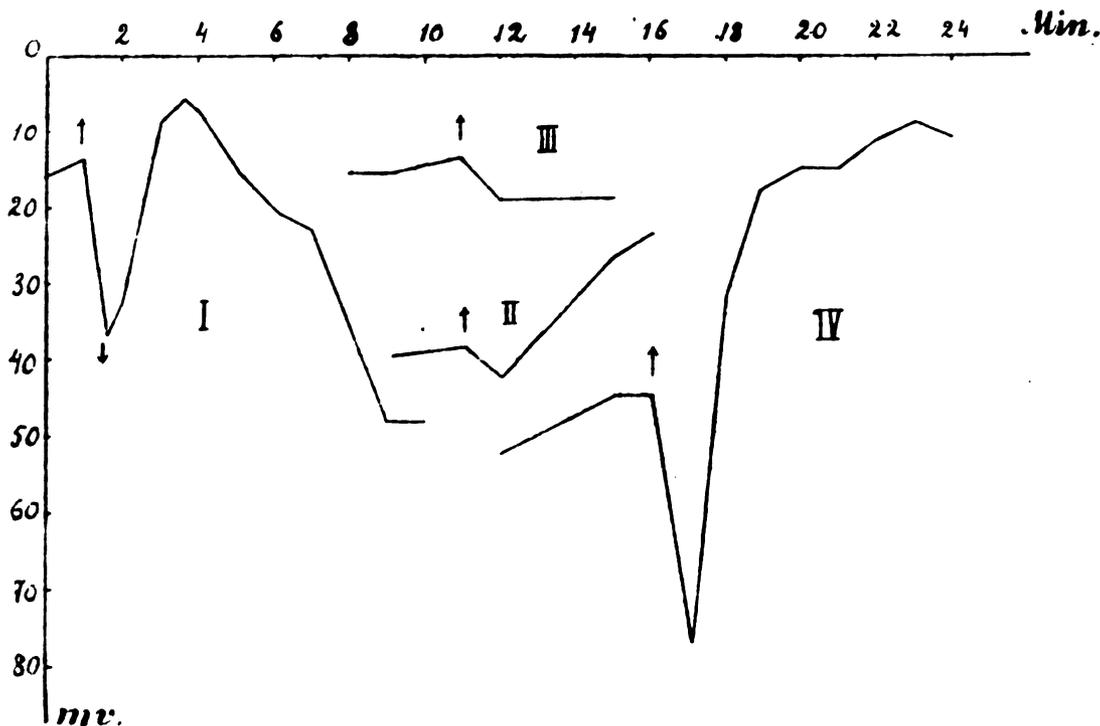
Bei der Entscheidung der Frage, wann die Potentialdifferenz als positiv und wann sie als negativ zu betrachten wäre, hielt ich mich an dieselbe Regel, wie in den Versuchen mit den Blättern; nämlich, wurde die P.d. als positive Grösse dann betrachtet, wenn das veränderliche Potential (an der unteren Elektrode) grösser, als das konstante (an der oberen Elektrode) war.

Nun wollen wir einige typische Versuche betrachten. (Alle Versuche waren während d. warmen Sommermonate vorgenommen; $t = 23 - 28^{\circ} \text{C.}$)

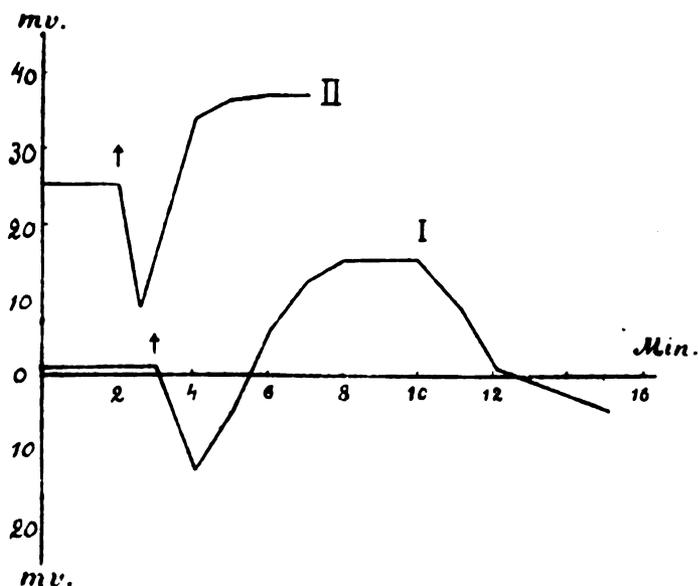
Versuch 7 (Fig. 7). - Ein ca. 9 cm langer Keimling von *Lupinus albus*. Die Samenschale ist entfernt. Die obere Elektrode berührt einen Kotyledo, die untere das Hypokotyl. V_k grösser als V_h .¹⁾ Die P.d. = 60 - 61 mv. im Laufe von 5 Minuten. Dann wurde die Glocke auf 30" abgenommen und wieder aufgesetzt. Diese Prozedur hatte keine Schwankungen des Quecksilbermeniskus hervorgerufen. Nach diesem wurden die Elektroden auf dem Hypokotyl und auf der Wurzelspitze eingestellt. V_a grösser als V_h . Die P.d. wird allmählig kleiner, im Durchschnitt auf 2 - 3 mv. pro Minute. Jetzt wird die Glocke auf 35" beseitigt. Die P.d., die in diesem Momente 22 mv. beträgt, fängt an viel schneller abzunehmen (12 mv. pro Minute) und geht bis auf 6 mv. herunter. Dann fängt sie an (nachdem das Objekt wieder von der Glocke bedeckt wurde) zu steigen und erreicht 37 mv., wonach sie wieder allmählig zu sinken anfängt. Kurve I stellt den Gang der Erscheinung graphisch dar. - Darauf wurde die untere Elektrode 2,5 cm oberhalb der Wurzelspitze eingestellt; die obere blieb an ihrer alten Stelle. V_r grösser als V_h . Die P.d. beträgt (im Laufe einiger Minuten) 12 mv. Die Glocke wurde auf 30" entfernt. Schwache Potentialschwankungen, die in der Kurve II abgebildet sind.

1) Im folgenden werden überall folgende Bezeichnungen angenommen: V_k - das Potential der Kotyledonen, V_h - das vom Hypokotyl; V_r - das Potential der Wurzel in ihren alten Teilen; V_a - das der Wurzelspitze.

Versuch 8. (Fig. 8). - Ein ca. 9 cm langer Keimling von *Lupinus albus*. Eine Elektrode befindet sich an der Wurzelspitze, die andere 2 cm höher. V_r grösser als V_a . Die Glocke wurde auf 30" entfernt. Auf der Kurve (Fig. 8) ist das Resultat des Versuches wiedergegeben.



Figur 9.



Figur 10.

Wurzelspitze. Die Glocke wurde auf 30" entfernt. - Siehe die Kurve II.

Versuch 12 (Fig. 11). - Ein Keimling von *Pisum sativum*. Die Elektroden an d. Kotyledonen und an der Wurzelspitze. Die Glocke wurde auf 30" entfernt: siehe d. Kurve I.

Versuch 13 (Fig. 11). - Ein Keimling von *Helianthus annuus*. Die Samenschale wurde entfernt. Die Elektroden an einem Kotyledo und an der Wurzelspitze. Die Glocke wurde auf 40" heruntergenommen: siehe die Kurve II.

Vorläufig wollen wir diese Versuche näher betrachten. Sie erlauben folgende Schlüsse zu ziehen: Der Übergang von feuchter Luft der Glocke zur trockenen Zim-

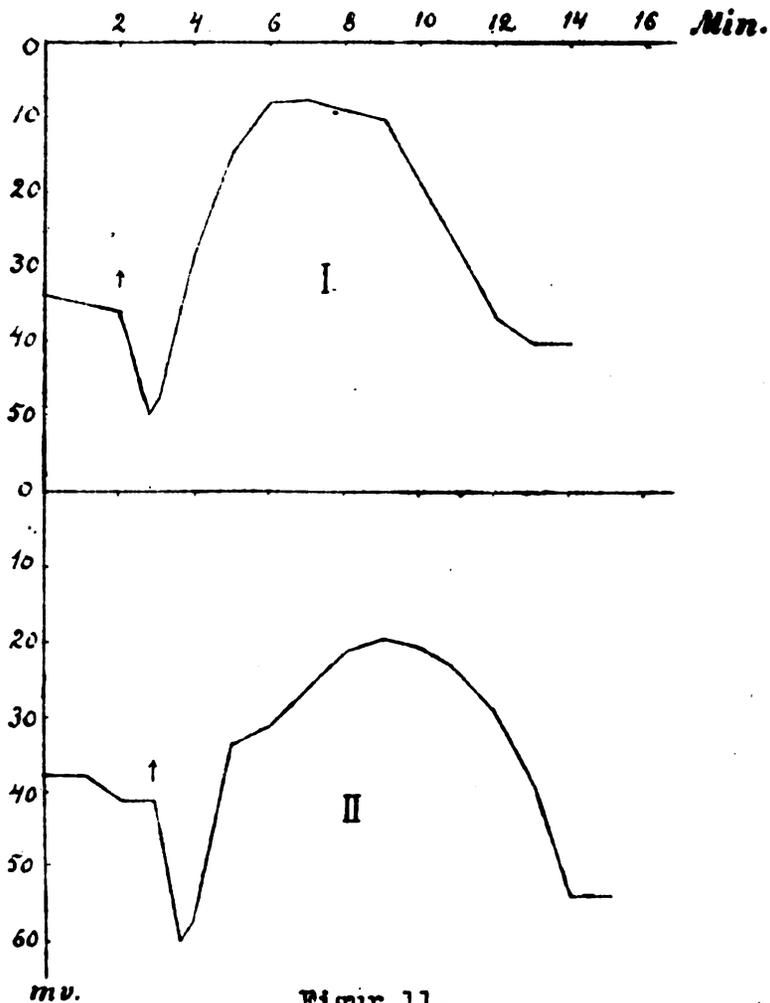
Versuch 9 (Fig. 9). - Ein kleiner, ca. 4 cm langer Keimling v. *Lupinus angustifolius*. Die Elektroden befinden sich an den Kotyledonen und an d. Wurzelspitze. V_k grösser als V_a . Die Glocke wurde auf 30" entfernt: siehe die Kurve I. - Die untere Elektrode wurde jetzt auf 1,2 cm oberhalb der Wurzelspitze eingestellt. V_k grösser

als V_r . Die Glocke wurde 2 mal auf je 30" entfernt. Das Resultat ist in den Kurven II und III dargestellt. - Die untere Elektrode wird auf 5 mm oberhalb der Wurzelspitze eingestellt und die Glocke auf 30" heruntergenommen: siehe Kurve IV.

Versuch 10 (Fig. 10). - Ein Keimling von *Zea Mays*. Die Elektroden befinden sich an der Samenschale und auf der Wurzelspitze. Die Glocke wird auf 45" entfernt: siehe die Kurve.

Versuch 11 (Fig. 10). - Ein Keimling von *Cucurbita Pepo*. Die Elektroden befinden sich am Hypokotyl und an der

merluft ruft schnelle und beträchtliche Schwankungen der P.d. hervor. Diese Schwankungen sind besonders gross, wenn eine Elektrode den jungen wachsenden Teil der Wurzel berührt. Falls beide Elektroden oberirdische Organe des Keimlings berühren oder wenn sogar eine von ihnen die Wurzel, aber an einer Stelle, deren Wachstum schon längst beendet ist, berührt, so haben die Feuchtigkeitsveränderungen nur ganz geringe Schwankungen der P.d. zur Folge oder sind sogar zuweilen überhaupt keine Bewegungen des Quecksilbermeniskus zu beobachten¹⁾. Also reagieren bei der Wurzel,



Figur 11.

andere steil ansteigende Teil, welcher oft eine grössere Höhe, als der Anfangsteil der Kurve, erreicht. Nach diesem Gipfel folgt eine neue, aber nicht so steile Senkung der Kurve.

Was den ersten, heruntergehenden Teil der Kurve anbetrifft, so unterliegt es keinem Zweifel, dass derselbe mit der durch trockene Luft verursachten Wasserverdunstung in kausalem Zusammenhang steht: die starke Veränderung der P.d., welche diesem Teil der Kurve entspricht, beginnt unmittelbar nach der Beseitigung der Glocke, um sofort mit dem Aufsetzen der Glocke oder noch etwas früher aufzuhören. Wenn auf den Fig. 7 - 9 die Senkung der Kurve sich auch nach rechts vom unteren Pfeile, welcher den Moment der Glockenaufsetzung markiert, fortsetzt, so ist dies nur als Resultat einer unvollkommenen Registration der Erscheinung zu betrachten:

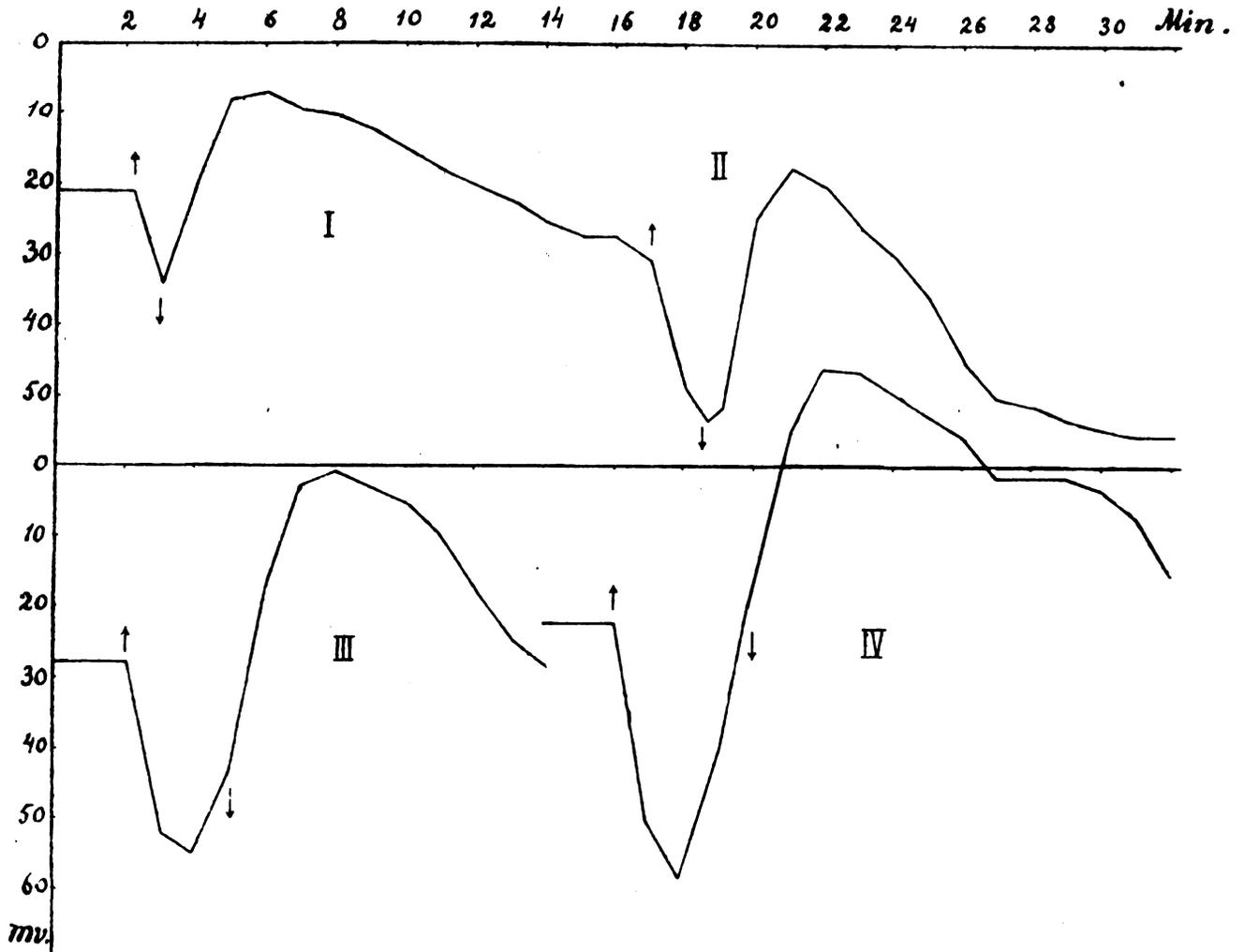
1) Man muss übrigens bemerken, dass bei der Einstellung der unteren Elektrode auf dem alten Teil der Wurzel nicht alle Pflanzen eine so schwache elektro-physiologische Reaktion zeigen, wie das bei *Lupinus albus* und *L. angustifolius* der Fall ist. Bei Pflanzen mit dünneren und schnell wachsenden Wurzeln können zuweilen ziemlich ausgesprochene Schwankungen der P.d. sogar in Fällen, wo die untere Elektrode an der Wurzel ausserhalb der Wachstumszone eingestellt ist, wahrgenommen werden.

zel, wie auch beim Blatte, die jungen Zellen viel intensiver auf die Feuchtigkeitsschwankungen, als die alten, deren Wachstum schon beendet ist und die dem entsprechend von dickeren Zellmembranen bedeckt sind. Deshalb können wir, wenn wir von kleinen, durch Potentialveränderungen an der oberen Elektrode hervorgerufenen Schwankungen des Quecksilbermeniskus absehen, annehmen, dass die Ausschläge des Elektrometers in den beschriebenen, wie auch bei allen weiteren Versuchen, nur vom Potential des jungen Wurzelteiles, der von der unteren Elektrode berührt wird, abhängen. Diese Annahme wird noch viel wahrscheinlicher, wenn wir unsere Aufmerksamkeit dem Umstande zuwenden, dass die Kurven, welche an verschiedenen Pflanzen und bei verschiedener Einstellung der oberen Elektrode gewonnen wurden, ganz einförmig sind.

Zwei Teile sind besonders für diese Kurven charakteristisch: der eine steil heruntergehende Teil, welcher dem Zeitintervalle zwischen der Beseitigung der Glocke und der nachträglichen Bedeckung mit derselben entspricht, und der

die Ablesungen wurden nach je einer Minute vorgenommen und die entsprechenden Punkte auf den Diagrammen durch gerade Linien verbunden. In Wirklichkeit wurde, selbstverständlich, die Schnelligkeit der Bewegung des Quecksilbermeniskus immer langsamer, je mehr er sich dem Wendungspunkte näherte; dann folgte ein kurz dauernder Stillstand und nur darauf begann eine entgegengesetzte Bewegung.

Da der Anfang des zweiten, ansteigenden Teiles der Kurve zeitlich ungefähr dem Aufsetzen der Glocke entspricht, so könnte man meinen, dass diese neue P.d.-Veränderung durch den Übergang von trockener Luft zur feuchten Luft, resp. durch entsprechende Abnahme der Verdunstung erzeugt sein könnte. Es würde aber solch' ein Schluss etwas voreilig sein, denn in manchen von den beschriebenen Versuchen

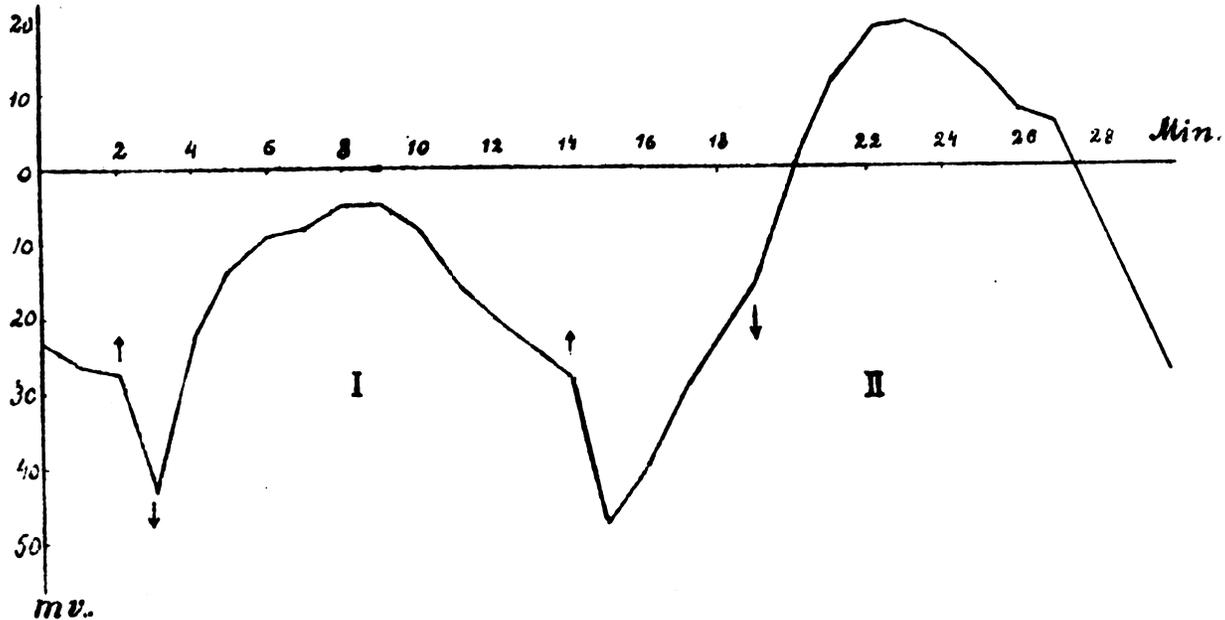


Figur 12.

verlangsamte sich die dem ersten Kurventeile entsprechende Veränderung des P.d. u. hörte sogar ganz auf noch vor dem Aufsetzen der Glocke, obgleich die Einwirkung von trockener Luft in diesen Fällen nur sehr kurze Zeit dauerte. Es ist also möglich, dass noch vor dem Übergang zur feuchten Luft der Glocke in der Wurzel schon die Prozesse, welche eine Veränderung der P.d. im entgegengesetzten Sinne hervorrufen, beginnen. Um diese Voraussetzung zu prüfen, hatte ich Versuche angestellt, in welchen die Keimlinge der Wirkung von trockener Luft für längere Zeit ausgesetzt wurden. Hier wollen wir zwei von ihnen genauer betrachten.

Versuch 14 (Fig. 12). - Ein ca. 8 cm langer Keimling von *Lupinus albus*. Beide Elektroden sind auf die Wurzel gebracht: die eine an der Spitze, die andere 2,5 cm höher. Die Ausschläge des Elektrometers wurden nach je einer Minute im Laufe von 2 Stunden ununterbrochen notiert, und die Glocke während dieser Zeit viermal

entfernt: auf 45°, 1,5', 3' und 4', wobei zwischen der ersten und zweiten Beseitigung der Glocke ein Zeitraum von 15' und zwischen den anderen ein solcher von je 30' stattgefunden hatte. Das Versuchsergebnis kann aus den Kurven Fig. 12, I - IV ersehen werden. Wie wir sehen, fällt in den ersten zwei Kurven der untere Wendungspunkt noch annähernd mit dem Zeitpunkt des Überganges von trockener zu feuchter Luft zusammen. Aber bei längerer Einwirkung der trockenen Luft (Kurven II und IV) beginnt die Kurve viel früher zu steigen.



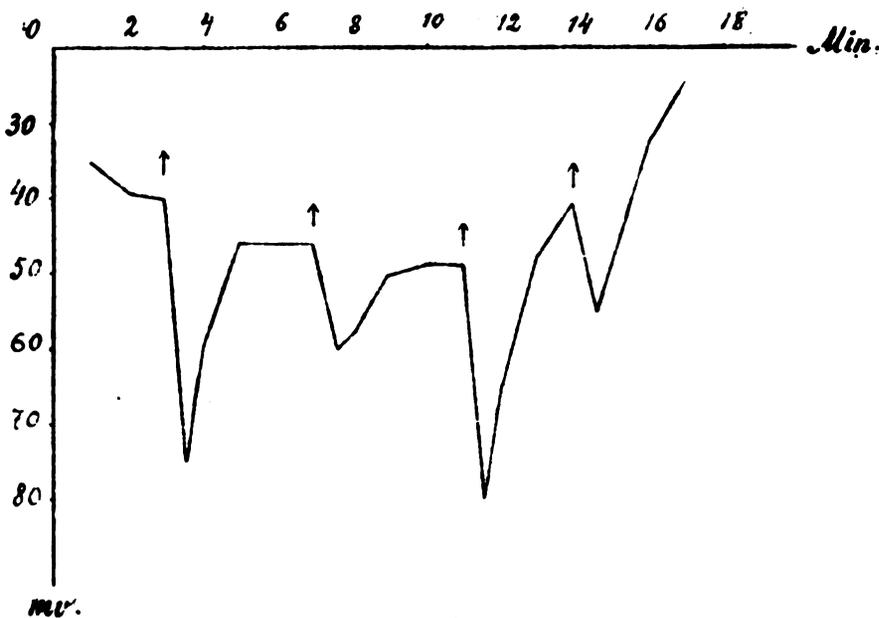
Figur 13.

Versuch 15 (Fig. 13). - *Lupinus angustifolius*. Die Elektroden befinden sich an den Kotyledonen und an der Wurzelspitze. Die Glocke wurde auf 50° (siehe die Kurve I) und auf 5' (siehe die Kurve II) beseitigt.

So kommen wir zum Schluss, dass der Anfang des steilen Ansteigens der Kurve in dem zweiten Teile derselben in keinem Falle mit der Feuchtigkeitsvergrößerung in Beziehung zu bringen ist. Aber, wie es scheint, fängt auch dieser

Faktor etwas später eine Rolle zu spielen an, indem er zur P.d.-Veränderung im gleichen Sinne beiträgt: in allen von uns betrachteten Fällen steigt die Kurve auch nach dem Aufsetzen der Glocke weiter fort, was zuweilen noch schneller, als zu Anfang, geschieht (Fig. 13, Kurve II) und nur nach einem ± beträchtlichen Zeitraum, von diesem Momente ab gerechnet, erreicht sie ihren Gipfel.

Versuche 14 und 15 belehren uns noch in anderer Hinsicht. Wir sehen, dass die längere Einwirkung der trockenen Luft auch eine



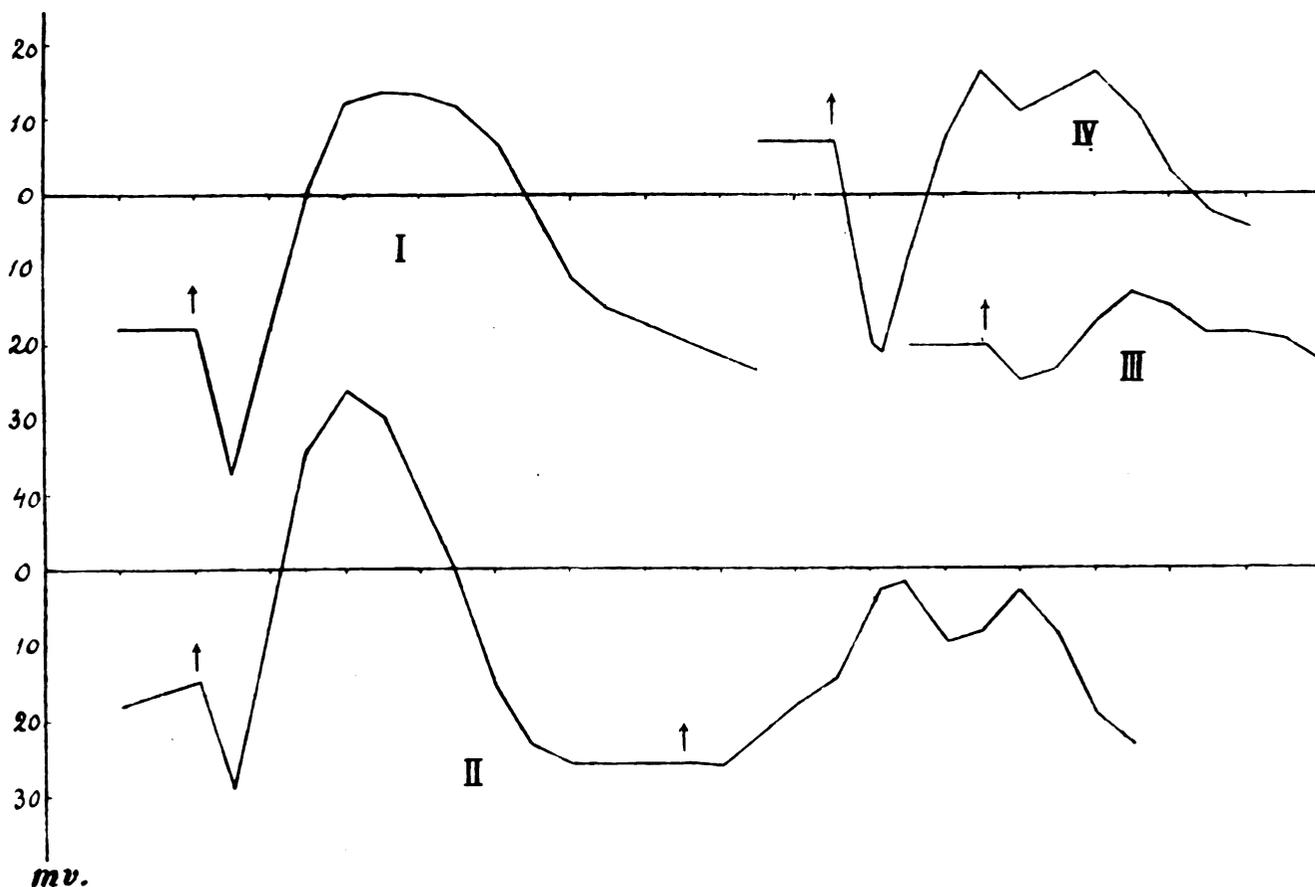
Figur 14.

tieferer Senkung der Kurve hervorruft. Diese Erscheinung ist noch ein Beweis dafür, dass die entsprechende Potentialveränderung der Wurzelspitze durch die Wasserverdunstung von ihrer Oberfläche erzeugt wird. Ist diese Voraussetzung richtig, so muss die verstärkte Verdunstung, auf welchem Wege sie auch zustande kommen würde, einen mehr ausgesprochenen elektrophysiologischen Effekt hervorrufen. In dieser Beziehung ist folgender Versuch 16 von Interesse.

Versuch 16 (Fig. 14). - *Pisum sativum*. Die Elektroden befinden sich an den Kolyedonen und 1,5 cm oberhalb der Wurzelspitze. Der Versuch findet an einem trockenen, warmen und sonnigen Maitage statt. Bei offenem Kappfenster wurde das Laboratorium von einem warmen, trockenen Zugwinde durchströmt. Die Glocke wurde vier mal, das erste und dritte mal bei offenem, das zweite und vierte mal bei geschlossenem Kappfenster auf 30° entfernt. Wie die Kurve zeigt, waren in den zwei ersten Fällen die Schwankungen des Quecksilbermeniskus viel stärker.

III.

Es ist nicht schwer zu beweisen, dass die in den vorigen Versuchen beschriebenen charakteristischen Potentialschwankungen des jungen Wurzelteiles mit irgendwelchen Veränderungen des lebendigen Plasmas verbunden sind. Zu diesem Schlusse gelangen wir schon aufgrund der Versuche mit abgetöteten Wurzeln: hier wird bei Beseitigung der Glocke keine elektrophysiologische Reaktion beobachtet. Man kann aber diese Versuche nicht als entscheidend betrachten: die Abtötung der Wurzel (z.B. durch Eintauchen in heisses Wasser) wird von einer sehr weitgehenden Veränderung aller ihrer physikalischen und chemischen Eigenschaften begleitet. Würden

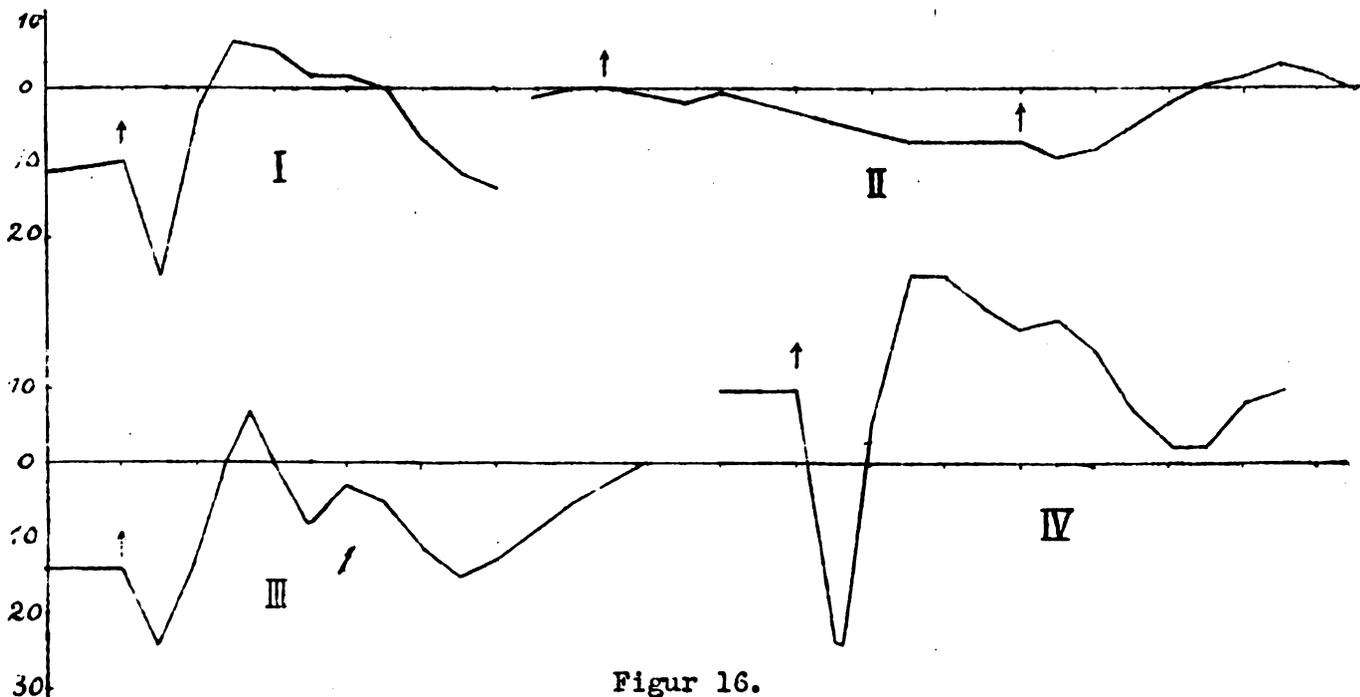


Figur 15.

auch nur die Zellmembranen die Quelle der elektromotorischen Kraft bilden, so könnte man auch in diesem Falle eine starke Veränderung der elektrischen Eigenschaften des Organs nach seinem Tode erwarten. Um diesen Einwand zu vermeiden, versuchte ich zwei andere, weniger grobe Verfahren anzuwenden: 1. die Narkose und 2. die Sistie-

zung der Nährstoff-Zufuhr zur Wurzelspitze, was durch operatives Entfernen der Kolyedonen geschah. Hier wollen wir nur einige diesbezügliche Versuche betrachten.

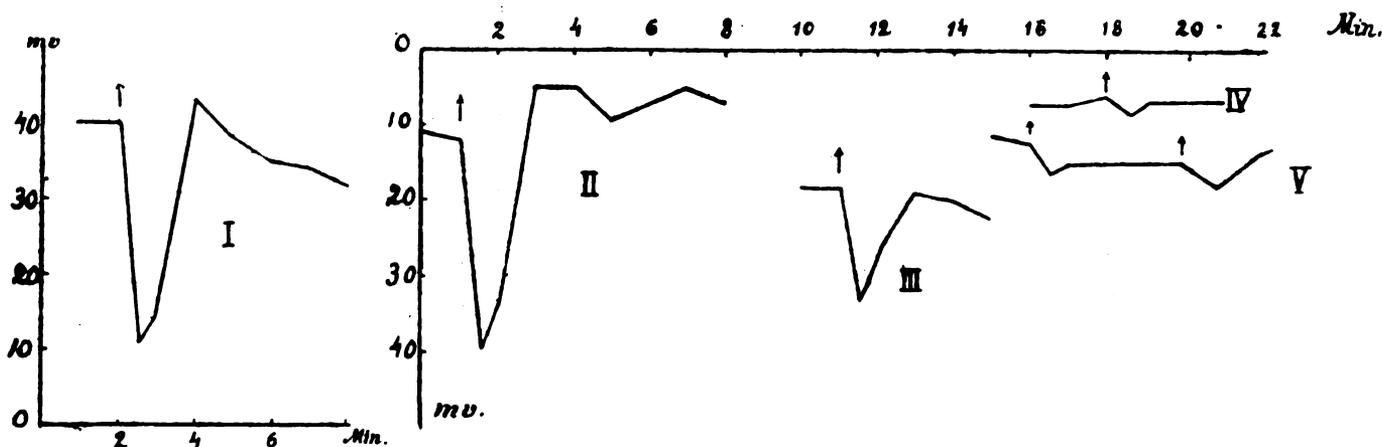
Versuch 17 (Fig. 15). - Ein ca. 5 cm langer Keimling von *Lupinus albus*. Die Elektroden befinden sich auf dem Hypokotyle und auf der Wurzelspitze. Beginn des Versuchs um 11 Uhr. Um 12 Uhr wurde die Glocke zum ersten mal auf 30" beseitigt, um zu prüfen, ob die Wurzel normal reagiert. Der beobachtete Effekt war der gewöhnliche: siehe die Kurve I. - Um 12 Uhr 25 Minuten wurde die Glocke noch auf 30" heruntergenommen (siehe die Kurve II links) und zugleich ein kleines Schälchen mit Äther unter den Keimling gebracht. Nach 13' (um 12 h 48 Min.) wurde die Glocke auf 50" abgenommen (Kurve II, rechts) und das Schälchen mit Äther beseitigt. Trotz der längeren Einwirkung der trockenen Luft war die beobachtete Reaktion nur sehr schwach gewesen. Die P.d. vergrößerte sich nur um 1 mv., wonach die Kurve zu steigen anfing. Es ist höchst wahrscheinlich, dass dieses Ansteigen nur in seinem Anfangsteile der gewöhnlichen Reaktion auf Feuchtigkeitsverminderung (in sehr abgeschwächter Form) entsprach. Was die später eingetretenen Quecksilberschwankungen anbetriift, so wurden sie offenbar durch irgendwelche andere Ursachen erzeugt. Zu diesem Schlusse müssen wir bei Betrachtung der folgenden Kurve III gelangen, die ich 44 Min. nach der Ätherbeseitigung erhielt: die Glocke wurde auf 30" beseitigt die Reaktion war äusserst schwach, aber dennoch viel mehr ausgesprochen und typisch, als im vorigen Falle; unregelmässige Quecksilberschwankungen wurden hier nicht beobachtet. Um 1 h 30' wurde der Keimling aus einem Pulverisator mit Wasser bespritzt und in Ruhe bis 3 h 07' gelassen, wo ich die Glocke wieder auf 30" entfernte. Kurve IV zeigt, dass in diesem Falle eine ganz normale Reaktion eintrat, welche in ihrem ersten Teile sogar viel ausgesprochener als vor der Narkose war.



Figur 16.

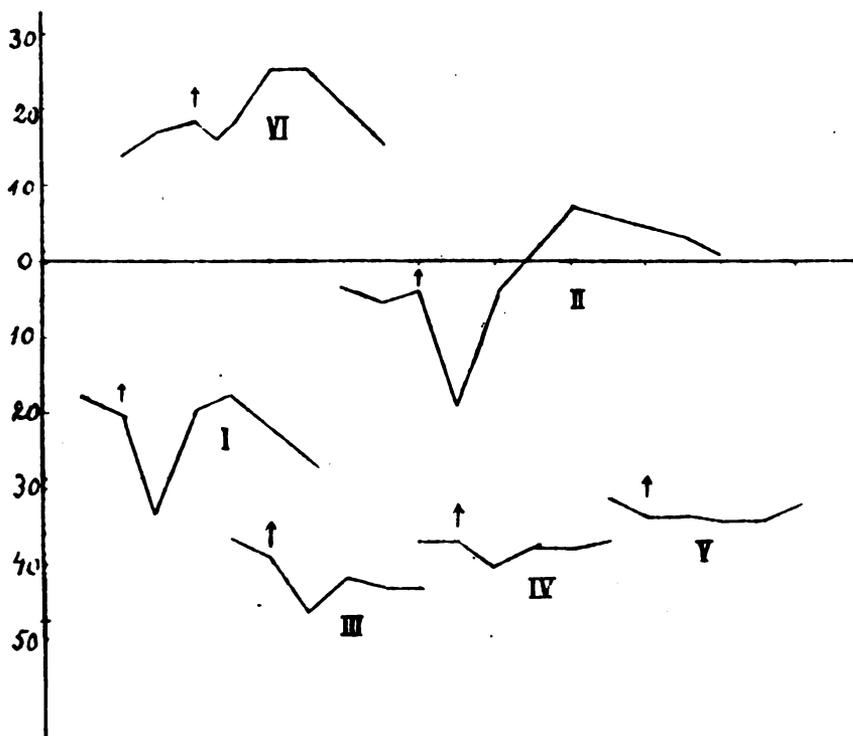
Versuch 18 (Figur 16). - Ein ca. 7 cm langer Keimling von *Lupinus albus*. Eine Elektrode befindet sich an der Wurzelspitze, die andere 2 cm höher. Um 2 h 45' wurde die Glocke auf 15" beseitigt. Die Kurve I zeigt, dass die Wurzel darauf normal reagierte. Um 2 h 55" wurde ein Schälchen mit Äther eingestellt. Nach 10' wurde der Äther beseitigt, wobei die Glocke nur ein wenig emporgehoben wurde, und nach weiteren 10' (um 3 h 15') wurde sie für 30" ganz heruntergenommen (Kurve II, der linke Pfeil). Wie wir sehen, war eine kaum bemerkbare Reaktion eingetretet. Eben solche kaum wahrnehmbaren Spuren der gewöhnlichen Reaktion konnten wir, als die Glocke nochmals nach 11' (um 3 h 26') für 30" entfernt wurde, beobachten (Kurve II, der rechte Pfeil). Nach 1/2 Stunde (3 h 56') wurde die Glocke wieder auf 30" beseitigt, und diesmal trat schon eine beinahe normale und ziemlich ausgespro-

chene Reaktion ein (Kurve III). Um 4 h 24' (d.h. 1 h 18' nach der Ätherbeseitigung) wurde die Glocke zum letzten mal auf 30" entfernt, wobei eine ganz typische und starke Reaktion beobachtet wurde (Kurve IV). - Während dieses ganzen Versuchs wurde der Keimling mit Wasser nicht benetzt.



Figur 17.

Versuch 19 (Fig. 17). - Ein Keimling von *Lupinus angustifolius*. Beide Elektroden befinden sich an der Wurzel: die untere in der Mitte der Wachstumszone (5 mm oberhalb der Wurzelspitze), die obere 2 cm höher. Um 10 h 33' wurde die Glocke auf 30" entfernt: es folgte die gewöhnliche Reaktion (Kurve I). Um 10h 40' wurden die Kotyledonen und das Hypokotyl mit dem Rasiermesser abgetragen. 27 nach der Operation wurde die Glocke auf 30" beseitigt, worauf eine Reaktion, die der ersten beinahe gleich war, erfolgte (Kurve II). Um 12 h 32' wurde die Glocke wieder auf 30" heruntergenommen. Diesmal erfolgte schon eine viel schwächere Reaktion (Kurve III). Um 2 h 42', d.h. 4 Stunden nach der Operation, erzeugte die Beseitigung der Glocke auf 30" nur noch eine kaum wahrnehmbare Reaktion (Kurve IV). Dasselbe konnte man auch um 3 h 07' (Entfernung der Glocke auf 30") und um 3 h 11' (Beseitigung der Glocke für 60") beobachten: siehe die Kurve V.



Figur 18.

Versuch 20 (Fig. 18).
Lupinus angustifolius.

Die untere Elektrode befindet sich 2 mm oberhalb der Wurzelspitze, die obere 2,5 mm höher. Die Kurve I stellt die Reaktion der Wurzel unmittelbar vor dem Abtragen der Kotyledonen dar, die Kurven II, III und IV entsprechend nach Zeiträumen von 40', 2 h und 2 1/2 h nach der Operation (die Glocke wurde alle 3 male auf 30" entfernt). Auf der Kurve V, die 4 h nach der Operation erhalten wurde, sehen wir, dass die Wurzel schon ganz zu reagieren aufhörte, obgleich die Glocke auf 50" beseitigt wurde. Die Wurzel wurde

mit Leitungswasser von Zimmertemperatur befeuchtet und wieder unter die Glocke gebracht. Nach 10 Minuten wurde die Glocke auf 40° heruntergenommen. Es entstand eine Reaktion, die aber sehr schwach war (Kurve VI).

In diesem Versuche wurde zugleich mit der elektrometrischen Messung auch die Wachstumsschnelligkeit der Wurzel mit Hilfe eines horizontalen Mikroskops bestimmt. Vor der Operation zeigte die Wurzel den Zuwachs von 0,9 mm pro Stunde. Nach der Operation im Laufe von 2 Stunden, während welcher die Kurven III und IV erhalten wurden, war der Zuwachs weniger als 0,3 mm (d.h. ca. 0,15 mm pro Stunde).

So sehen wir, dass, indem wir die Pflanze der Narkose aussetzten, wir eine temporäre Abschwächung oder sogar ein vollkommenes Ausbleiben der elektro-physiologischen Reaktion auf trockene Luft bei der Wurzel erzeugen können. Analoge Erscheinungen werden auch in dem Falle beobachtet, wenn die Zufuhr von Nährstoffen zur Wurzel unterbrochen wird. Diese Tatsachen sind, meines Erachtens, ein Beweis dafür, dass die hier beschriebenen Potentialschwankungen mit irgendwelchen im lebendigen und lehenstätigen Plasma der Wurzelzellen sich abspielenden Veränderungen innigst verknüpft sind.

IV.

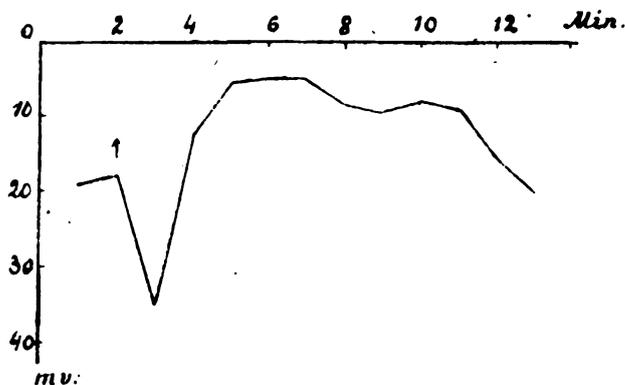
Die auffallende Regelmässigkeit und Gesetzmässigkeit der Potentialschwankungen, welche in der Wurzel durch kurzdauernden Einfluss trockener Luft erzeugt werden, lassen ganz natürlich in dem Forscher die Frage entstehen, worin eigentlich die nächsten physikalisch-chemischen Ursachen dieser Erscheinung zu suchen sind. Die Entscheidung dieser Frage stellt, selbstverständlich, grosse Schwierigkeiten dar. Es genügt, sich daran zu erinnern, wie wenig wir bis jetzt noch über die Entstehung der bioelektrischen Ströme bei den Pflanzen wissen. Solange aber uns die physikalisch-chemischen Ursachen dieser Ströme (resp. der Potentialdifferenzen) nicht genau bekannt sind, ist es schwer, auf eine genügende Lösung der Frage zu hoffen. Es wäre aber unzweckmässig alle Versuche in dieser Richtung von vornherein aufzugeben: verschiedene hier mögliche hypothetische Voraussetzungen haben, natürlich, auch neue experimentelle Forschungen zur Folge und bieten von diesem Standpunkte aus einen gewissen Wert. Deshalb möchte ich noch vor Schluss dieser Arbeit kurz über manche Resultate, die ich bei Versuchen, die beschriebene elektro-physiologische Reaktion der Wurzel vom physikalisch-chemischen Standpunkt aus genauer zu analysieren, erhielt, mitteilen.

Wie bekannt, versuchte KUNKEL schon im Jahre 1878, die Abhängigkeit der elektrischen Ströme bei den Pflanzen von den sogenannten electrocapillären Erscheinungen festzustellen (3). Was die Wurzel anbetrifft, so kann man annehmen, dass die Verdunstung hier in erster Reihe eine parallel der Oberfläche verlaufende Wasserbewegung in den äusseren Membranen der Epidermiszellen zur Folge haben muss. Diese Erscheinung muss offenbar umso intensiver sein, je grösser die verdunstende Oberfläche ist. Stehen also in unserm Falle die Potentialschwankungen mit electrocapillären Erscheinungen in Verbindung, so ist es natürlich zu erwarten, dass sie umso ausgesprochener sein werden, je grösser die an der unteren Elektrode gelegene verdunstende Fläche sein wird. Um diese Voraussetzung zu prüfen, hatte ich einige Versuche mit Keimlingen angestellt, bei welchen die ganze Wurzel, mit Ausnahme der ca. 2 mm langen Spitze, von einer Scheide bedeckt war, die aus 2 miteinander durch einen Gummischlauch verbundenen Glasröhrchen bestand. Indem man diese Glasröhrchen im Gummischlauch zusammen- oder auseinanderschob, konnte man die ganze Scheide auf die passende Länge bringen. Das offene Ende des unteren Röhrchens war derart verengt, dass die Wurzelspitze ziemlich dicht hereingiang; das freie Ende des oberen war entsprechend dem Durchmesser der Wurzel an der Stelle, wo sie ins Hypokotyl übergeht, erweitert.

Die auf diese Art mit der Scheide bedeckte Wurzel konnte, selbstverständlich, beim Abnehmen der Glocke das Wasser nur von der herausstehenden ca. 2 mm langen Wurzelspitze verdunsten. Es hat sich aber herausgestellt, dass bei solchen Wurzeln bei Einwirkung trockener Luft eine nicht schwächere, als bei gewöhnlichen Bedingungen, elektrophysiologische Reaktion zu beobachten war. Als Beispiel will

ich hier einen Versuch anführen.

Versuch 21 (Fig. 19 und 13). - *Lupinus angustifolius*. Die Wurzel ist mit einer Scheide bedeckt. Die Elektroden befinden sich an den Kotyledonen und an der Wurzelspitze. Die Einwirkung trockener Luft im Laufe von 50" hatte eine durch die



Figur 19.

Figur 19 dargestellte Reaktion zu Folge. Darauf wurde die Wurzel aus der Scheide gezogen und nach 15 Minuten wurde die Glocke abermals auf 50" entfernt. Das Resultat ist in der Fig. 19, Kurve I, links, abgebildet. Wie wir sehen, ist irgendeine beträchtliche Differenz zwischen beiden Kurven nicht zu erblicken.

So scheint die Annahme, dass die Potentialschwankungen einen elektrocapillären Charakter besäßen, in unserm Falle wenig plausibel zu sein. Zugleich ergibt es sich auch, dass als Stelle, wo diese Schwankungen entstehen,

der unmittelbar an der untern Elektrode gelegene und sehr beschränkte Wurzelabschnitt zu betrachten wäre.

Die verstärkte Verdunstung an diesem Abschnitte kann folgende Erscheinungen hervorrufen: 1. eine Erhöhung der Konzentration der die Zellmembranen und das Zellplasma durchtränkenden Flüssigkeit; 2. eine gewisse Temperatur-Erniedrigung der Wurzel-Oberfläche. Man kann annehmen, dass eine von diesen Veränderungen den Impuls zu den beim Abnehmen der Glocke auftretenden Potentialschwankungen gibt.

Um die Frage nach dem Einfluss der Temperatur aufzuklären, habe ich einige Versuche angestellt, die ich in extenso nicht anführe, da sie nur einen orientierenden Charakter hatten. Es wurde (bei *Lupinus albus*) die Potentialdifferenz zwischen den Kotyledonen oder dem Hypokotyl und der in ein kleines mit Leitungswasser gefülltes Schälchen K (Fig. 2, p. 441) eingetauchten Wurzelspitze gemessen. In dasselbe Schälchen tauchte auch das entsprechend (umgekehrt U-förmig) gebogene Kapillarröhrchen G (Fig. 1) der untern Elektrode ein. Die Abkühlung der Wurzelspitze wurde dadurch erzielt, dass das Schälchen durch ein anderes mit kälterem Wasser ersetzt wurde. Dabei wurde das bewegliche auf Fig. 2 abgebildete Tischchen H, soweit es möglich war, nach unten geschoben, dann die Glocke ein wenig emporgehoben und ein Schälchen durch ein anderes Wasser von bestimmter Temperatur enthaltendes Schälchen ersetzt. Dann wurde (bei schon aufgesetzter Glocke) das Tischchen emporgeschoben, bis die Wurzelspitze die Wasser-Oberfläche berührte. Durch Kontrollversuche wurde festgestellt, dass so ein geringes Emporheben der Glocke, wie es zum Auswechseln der Schälchen nötig war, an und für sich die P.d. nicht beeinflusst.

Aufgrund einiger solcher Versuche bin ich zur Überzeugung gekommen, dass die Temperatur-Erniedrigung in keinem Falle als der die charakteristische elektro-physiologische Reaktion auf trockene Luft hervorrufende Faktor angesehen werden darf. Obgleich die Abkühlung der Wurzelspitze von einer Schwankung der P.d. begleitet wurde, so war diese Veränderung, erstens, sehr unbedeutend; um eine Schwankung auf 20 - 30 mv. zu bekommen, war eine Temperatur-Erniedrigung auf einige Grade erforderlich, was, selbstverständlich, in meinen Versuchsbedingungen, wo feuchte Luft durch trockene ersetzt wurde, nicht der Fall sein konnte. Andererseits hatte es sich herausgestellt, dass die Abkühlung immer eine Potentialveränderung, welche der elektrophysiologischen Anfangsreaktion der Wurzel diametral entgegengesetzt ist, zur Folge hat: dort, wo eine Vergrößerung der P.d. zu erwarten wäre, verminderte sie sich, und umgekehrt.

Unsere zweite Voraussetzung beruhte darauf, dass die beim Abnehmen der Glocke eintretende Konzentrations-Vergrößerung der die Oberfläche der Wurzelrinde durchtränkenden Salzlösung als nächste Ursache der anfänglichen Potential-Veränderung zu betrachten sei. Es war nicht schwer, auch diese Voraussetzung experimentell zu

prüfen. Zu diesem Zwecke wurden die Elektroden mit *v e r d ü n n t e m* Leitungswasser gefüllt, und eben solch ein Wasser wurde zum Abwaschen der Keimlinge vor dem Versuchsanfang benützt. Darauf folgte die gewöhnliche Einstellung und wurde die P.d. zwischen zwei Keimlingspunkten gemessen. Nach einiger Zeit wurde die Wurzeloberfläche an der unteren Elektrode mit einem *i n g e w ö h n l i c h e s* Leitungswasser eingetauchten Pinselchen benetzt und dadurch an dieser Stelle die Salzkonzentration erhöht, ohne dabei eine qualitative Veränderung der Lösung zu erzeugen. Hier wollen wir einige solche Versuche betrachten.

Versuch 22. - *Lupinus angustifolius*. Die Elektroden sind mit 4-fach verdünntem Leitungswasser (1 Teil auf 3 Teile destillierten Wassers) gefüllt. Die obere Elektrode befindet sich an den Kotyledonen, die untere an der Wurzelspitze. Als das Quecksilber im Kapillar des Elektrometers auf bestimmter Höhe stehen blieb ($V_a - V_k = 31$ mv.), wurde die Glocke ein wenig so emporgehoben, dass man ein Pinselchen hereinführen konnte, und die Wurzelspitze wurde mit *v e r d ü n n t e m* Wasser befeuchtet. Diese Manipulation hatte keine Veränderungen zur Folge. Also üben das Emporheben der Glocke und das Berühren mit einem feuchten Pinselchen an und für sich keinen Einfluss auf die P.d. aus. Darauf wurde die Glocke nochmals ein wenig gehoben und die Wurzel an der unteren Elektrode mit *g e w ö h n l i c h e m* Wasser befeuchtet. Die P.d. sank sofort bis 21 mv. Nach 5 Minuten wurde die Samenschale an der oberen Elektrode befeuchtet; dies hatte eine Abnahme der P.d. um 1 mv. zur Folge. Darauf wurde der Keimling in Ruhe während 1 Stunde unter der Glocke gelassen. Im Laufe dieser Zeit veränderte sich das Zeichen der P.d.: $V_k - V_a = 27$ mv. Nun wurde die Glocke zweimal auf 30" beseitigt: beide male trat eine normale Reaktion auf, wobei die dem absteigenden Kurventeile entsprechende anfängliche Veränderung der P.d. in einem Falle 20 mv., im anderen 19 m.v. betrug. Dann wurden ebensolche Manipulationen mit dem Pinselchen, wie zum ersten male, wiederholt. Die Resultate waren dieselben: das Befeuchten mit verdünntem Wasser hatte beinahe keinen Effekt zur Folge (Vergrößerung des P.d. nur 1 mv.); auf das Benetzen der Wurzelspitze mit gewöhnlichem Wasser folgte eine Vergrößerung der P.d. um 12 mv. und, schliesslich, beim Befeuchten der Kotyledonen eine Vergrößerung um 2 mv.

Versuch 23. - *Lupinus albus*. Die Elektroden (mit vierfach verdünntem Wasser) an den Kotyledonen und an der Wurzelspitze. Auf die Einwirkung von trockener Luft (während 50") folgte eine normale Reaktion, wobei die P.d. im Anfang um 14 mv. zunahm. Als das Quecksilber im Elektrometer unbeweglich stehen blieb ($V_k - V_a = 40$ mv.), wurde die Oberfläche der Wurzel an der unteren Elektrode mit gewöhnlichem Wasser befeuchtet: die P.d. vergrösserte sich sogleich bis 55 mv.

Versuch 24. - *Helianthus annuus*. Der Versuch ist ebenso, wie der vorige, angestellt. Nach der Einwirkung von trockener Luft (während 40") trat eine normale Reaktion auf; die anfängliche Vergrößerung der P.d. = 19 mv. Auf das Befeuchten der Wurzelspitze mit gewöhnlichem Leitungswasser folgte sofort eine Vergrößerung der P.d. um 11 mv.

So sehen wir, dass die Konzentrationsvergrößerung der die Wurzel befeuchtenden Lösung in den Grenzen, wie sie auch bei kurzdauernder Einwirkung von trockener Luft auftreten kann, eine Potentialveränderung an der Wurzel-Oberfläche hervorruft, wobei diese Veränderung dasselbe Zeichen, wie die anfängliche Potentialveränderung beim Abnehmen der Glocke hat und sich von ihr nur wenig durch ihre Grösse unterscheidet.

Aufgrund dessen können wir wohl annehmen, dass die elektrophysiologische Reaktion der Wurzel auf die Verminderung des Feuchtigkeitsgrades der Luft in ihrem Anfangsteile durch die Vergrößerung der Konzentration der Lösung in den Membranen und der oberflächlichen Plasmaschicht der äusseren Wurzelzellen hervorgerufen wird.

Wie wir gesehen hatten, folgt nach dieser ersten Potentialschwankung immer eine Veränderung in entgegengesetzter Richtung, welche durch ein steiles Steigen der Kurve charakterisiert ist. Wie ich schon bemerkt hatte, ist dieser Teil der Reaktion nicht unmittelbar mit dem Übergange von trockener zu feuchter Luft verbunden und beginnt zuweilen noch bei abgenommener Glocke. Worin können nun die

näheren Ursachen dieser Erscheinung liegen? Als ich alle hier möglichen Voraussetzungen überlegte, kam ich zur Vermutung, dass dieser zweite Teil der Reaktion wohl dadurch erzeugt werden kann, dass bei den Wurzelzellen, welche im Verdunstungsprozess mehr, als andere Zellen, Wasser verloren haben, eine verstärkte Wasser-Resorption eintritt. Da die näher zur Elektrode und tiefer im Wurzelgewebe gelegenen Zellen die einzige Quelle zum Ersatz dieses Wasserverlustes bilden, so ist es klar, dass von diesem Standpunkte aus ein kausaler Zusammenhang zwischen dem Übergang des Wassers von wasserreichen zu wasserarmen Zellen und der Potentialveränderung in der Richtung, welche einem Ansteigen der Kurve entspricht, bestehen muss. Wenn wir also auf irgendeine Art in einem beliebigen Wurzelteile solche Bedingungen erzeugen, dass im Resultat sich nebeneinander Zellen von verschiedenem Wassergehalte vorfinden, so muss das hier eine Potentialveränderung im Sinne eines Steigens der Kurve zur Folge haben. Ausser der Verdunstung kann eine Wasserverarmung der Zellen auch durch Plasmolyse erzeugt werden. Um meine Voraussetzung zu prüfen, habe ich mich dieses Verfahrens bedient. Die zwei folgenden Versuche zeigen, was für Resultate ich dabei erhielt.

Versuch 25. - Ein Keimling von *Zea Mays*. Die obere Elektrode berührt die Samenschale; die untere ist in ein Schälchen (K) mit Leitungswasser eingetaucht; in dasselbe taucht auch die Wurzel mit ihrer Spitze ein. V_a grösser als V_b . Als die P.d. eine konstante Grösse erreichte (im Laufe von 5 Minuten veränderte sie sich nur von 11 auf 12 mv.), wurde durch Auswechseln der Schalen das Wasser durch 20% Zuckerlösung (Saccharum recrystallisatum) ersetzt, welche auf Leitungswasser zubereitet war. Der Elektrolytengehalt dieser Lösung war, offenbar, dem des Leitungswassers annähernd gleich. Nach 3 Minuten erreichte die P.d. 14 mv. und nach 5 weiteren Minuten sogar 52 mv. Darauf wurde die Zuckerlösung wieder durch Leitungswasser ersetzt. Schon nach 3 Minuten sank die P.d. auf 7 mv. herunter, dann dauerte dieses Sinken noch einige Zeit weiter fort und erst nach 15 Minuten stieg sie wieder zur Anfangsgrösse zurück.

Versuch 26. - *Lupinus albus*. Die obere Elektrode berührt das Hypokotyl. Im übrigen ist die Versuchsanstellung dieselbe, wie im vorigen Falle. V_a grösser als V_b . Nachdem die P.d. eine annähernd konstante Grösse erreicht hatte (während 5 Minuten 14 - 17 mv.), wurde das Wasser durch 20% Zuckerlösung ersetzt. Nach 4' stieg die P.d. bis 22 mv. und nach 3 folgenden Minuten bis 41 mv. auf. Dann wurde die Wurzel wieder ins Wasser eingetaucht. Nach 5' erreichte die P.d. die anfängliche Grösse (17 mv.) und auf diesem Niveau blieb sie im Laufe von 8 Minuten stehen.

So sehen wir, dass das Eintauchen der Wurzel in konzentrierte Zuckerlösung eine Veränderung der P.d. in demselben Sinne, in welchem sie sich während des zweiten Teiles der elektrophysiologischen Reaktion der Wurzel auf die Einwirkung von trockener Luft verändert (das Aufsteigen der Kurve), hervorruft. Obwohl ich diese Versuche nicht als genügend zur endgiltigen Lösung der Frage betrachte, so glaube ich doch, dass sie die dadurch geprüfte Voraussetzung wahrscheinlicher machen.

Zum Schluss wollen wir die Resultate, welche die mit Wurzeln angestellten Versuche ergaben, kurz zusammenfassen.

1. Die Wurzeln reagieren auf plötzliche und starke Feuchtigkeitsveränderungen mit bedeutend stärkeren Potentialschwankungen, als die Blätter.
2. Besonders stark sind diese Schwankungen im jungen Teile der Wurzel (in der Wachstumszone).
3. Die elektrophysiologische Reaktion der Wurzel auf kurz dauernde Einwirkung von trockener Luft hat bei verschiedenen Pflanzen und bei verschiedenen Bedingungen immer denselben Charakter und kann durch Kurve mit einem Minimum und einem Maximum dargestellt werden.
4. Die anfängliche Potentialveränderung (das Sinken der Kurve bis zum Minimum) wird unmittelbar durch die Wasserverdunstung von der Oberfläche der Wurzel hervorgerufen und nimmt mit deren Verstärkung zu.

5. Die nähere Ursache dieser Veränderung liegt wahrscheinlich in der Vergrößerung der Konzentration der die Wurzel unmittelbar an der Elektrode benetzenden Lösung.

6. Der zweite Teil der Reaktion (das Aufsteigen der Kurve bis zum Maximum) ist nicht direkt mit der Vergrößerung des Feuchtigkeitsgrades der Luft verbunden.

7. Als nähere Ursache der entsprechenden Potentialveränderung sind wohl die Erscheinungen zu betrachten, welche den Übergang des Wassers von Zellen, die den normalen Wassergehalt behalten haben, zu solchen, die durch Verdunstung wasserärmer geworden sind, begleiten.

8. Die Narkose und das Unterbrechen der Zufuhr von Nährstoffen haben eine Abschwächung oder sogar ein vollkommenes Ausbleiben der elektrophysiologischen Reaktion der Wurzel zur Folge; dies zeugt dafür, dass an den beschriebenen Erscheinungen das lebendige und lebensfähige Plasma sich innigst beteiligt.

Literatur-Verweise.

(1) J. MÜLLER-HETTLINGEN, Über galvanische Erscheinungen an keimenden Samen, in Pflügers Archiv XXXI (1883) p. 198; siehe auch BERNSTEINs Elektrobiologie (1912) p. 180. - (2) Siehe z.B. die Arbeit von B. KLEIN in Ber. D. bot. Gesellsch. XVI (1898) p. 335. - (3) A. KUNKEL, Über elektromotorische Wirkungen an unverletzten lebenden Pflanzenteilen, in Arb. Bot. Inst. Würzburg II (1878).

Aus der Monographie des *Orchis Traunsteineri* Saut.

IV. Chromosomen einiger Orchideen.

Von A. FUCHS und H. Ziegenspeck (Augsburg).

Bei dem Versuche, die Chromosomen der von uns behandelten Orchideen zu zählen, um etwaige Unterschiede bei den Arten, Rassen und Bastarden festzustellen, stießen wir auf eine grosse Unregelmässigkeit. So wurden z.B. in einem Schnitte von *Orchis ustulatus* gezählt in 2 x-Zellen: 20 - 22 - 23 - 25 - 28 - 30 - 32 - 33 - 34 - 36 - 38 - 40. Es ist auch anderen schon so ergangen, wie die Literatur zeigt, z.B. SÜSSENCUT (1). Er kommt zu der Folgerung: "Die diploide Zahl ist nicht immer die doppelte der haploiden. Ja, die haploiden Chromosomen sind nicht immer in einer bestimmten, für die Art festliegenden Zahl vorhanden. Eine "Chromosomenzahl" für solche Arten gibt es nicht". "Die Chromosomen sind nicht die eigentlichen Träger der Eigenschaften, sondern die Chromomeren. Bei der Teilung des Chromatinnetzes während der Herausbildung der Chromosomenindividuen können abnormer Weise auch einmal mehr gebildet werden" (2).

Da wir in den Chromomeren die Träger der Eigenschaften vermuten, so könnte das eine Erklärung für eine nicht immer vorhandene Koppelung der Eigenschaften geben. Es wäre wohl denkbar, dass auch sonst Eigenschaften ohne Koppelung auftraten, nicht nur als Folge der MORGANschen Vorgänge bei der Reduktionsteilung. Wir hätten eigentlich eine äusserst bequeme Erklärung für die Formenfülle mancher Pflanzenarten, zu denen ja auch die *Orchis*-Arten zählen. Man könnte sogar im Theoretisieren noch weiter gehen: Die Gruppen sind in ihren Chromosomensätzen noch nicht festgelegt. Sieht man sich die Chromosomen dazu noch genauer an, so findet man sogar grössere und kleinere. Übergänge sind allerdings nur insofern vorhanden, als einige der Gross-Chromosomen wie unvollkommen zweigeteilt aussehen.

Die Auszählung unseres obigen Beispiels kann folgendermassen wiedergegeben werden: 20 grosse; 20 kleine; 18 gr. + 4 kl.; 17 gr. + 6 kl.; 15 gr. + 10 kl.; 12 gr. + 16 kl.; 10 gr. + 20 kl.; 8 gr. + 24 kl.; 7 gr. + 26 kl.; 6 gr. + 28 kl.; 4 gr. + 32 kl.; 2 gr. + 36 kl.; 40 kl.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: [5](#)

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

Artikel/Article: [Ueber einige mit der Transpiration und Wasseraufnahme verbundene elektrophysiologische Erscheinungen bei den Pflanzen 439-457](#)