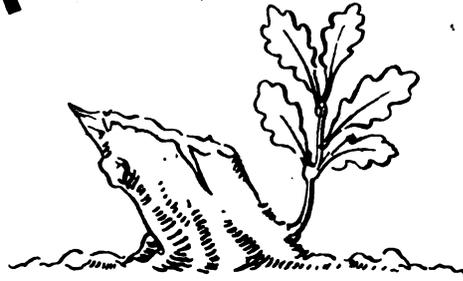


BOTANISCHES ARCHIV



ZEITSCHRIFT FÜR DIE GESAMTE BOTANIK.
HERAUSGEBER DR. CARL MEZ,
PROFESSOR DER BOTANIK AN DER UNIVERSITÄT
KOENIGSBERG.

9. BAND, HEFT 3-4. AUSGEGEBEN AM 1. FEBR. 19 25

Herausgeber: Prof. Dr. Carl Mez, Königsberg Pr., Besselplatz 3 (an diese Adresse alle den Inhalt d. Zeitschrift betreffenden Zusendungen). - Verlag des Repertori-ums, Prof. Dr. Fedde, Berlin-Dahlem, Fabeckstrasse 49 (Adresse für den Bezug der Zeitschrift). - Alle Rechte vorbehalten. Copyright 1925 by Carl Mez in Königsberg.

Beiträge zur Frage
des Galvanotropismus der Wurzeln.
Von JULIE ZEIDLER (Braunschweig).

EINLEITUNG.

Zum ersten Male wurden galvanotropische Krümmungen durch ELFVING (11) beobachtet, der diejenigen Wurzeln, die eine Krümmung zum positiven Pol ausführten, als positiv galvanotropisch, Wurzeln mit Krümmungen nach dem negativen Pol als negativ galvanotropisch bezeichnete. Positiv galvanotropische Krümmungen erhielt er bei *Zea*, *Secale*, *Hordeum* u. s. w., negativ galvanotropische Krümmungen nur bei *Brassica*. MÜLLER-HETTLINGEN (28) konnte die ELFVINGSchen Versuche in der Hauptsache bestätigen, fand aber nur rein negative Krümmungen. Weiter ist dann BRUNCHHORST (5-7) mit der gleichen Versuchsmethodik wie ELFVING zu bedeutend exakteren Feststellungen gelangt. Er fand, dass die Art der Krümmungen nicht von der Natur der Wurzeln, sondern von der Stromstärke, bzw. Stromdichte (7), d. h. Stromstärke auf den Querschnitt des Versuchesgefäßes, insofern abhängig ist, als bei geringeren Stromdichten negative Krümmungen, bei höheren Stromdichten positive Krümmungen, und bei mittleren Stromdichten sogenannte S-förmige Krümmungen auftreten.

BRUNCHHORST erklärte die positive galvanotropische Krümmung als eine Schädigungs-krümmung, die durch die an der positiven Wurzel-seite abgeschiedenen elektrolytischen Zersetzungsprodukte hervorgerufen wird, die negative galvanotropische Krümmung dagegen als eine tropistische Erscheinung, bei der wahrscheinlich die

Wurzelspitze das reizperzipierende Organ ist.

GASSNER (13) konnte zum grössten Teil die experimentellen Feststellungen BRUNCHHORSTs bestätigen und versuchte, durch mannigfache Abänderungen der Versuchsanstellung eine weitere Klärung der Frage des Galvanotropismus herbeizuführen. Auch GASSNER konnte feststellen, dass eine Scheidung in negative und positive Schädigungskrümmungen gerechtfertigt ist. Im Gegensatz zu BRUNCHHORST aber zeigte er, dass die von diesem gegebene Erklärung nicht den Tatsachen entsprechen kann. Durch sinngemässe Änderungen der Versuchstechnik gelang es GASSNER festzustellen, dass eine Schädigung der positiven Wurzelseite nicht durch Zersetzungsprodukte des leitenden Mediums bedingt sein kann, sondern dass diese Schädigung durch eigenartige, in der Wurzel selbst stattfindende polare Zersetzungserscheinungen hervorgerufen wird. Die gleichen polaren Zersetzungserscheinungen wurden von GASSNER auch zur Erklärung der negativen Krümmungen herangezogen und der negative Galvanotropismus als Spezialfall des Traumatropismus gedeutet.

Jedoch blieb auch nach den erwähnten Untersuchungen von GASSNER eine ganze Reihe von Punkten ungeklärt. Vor allem fehlten die mikroskopischen Untersuchungen der galvanotropisch gereizten Wurzeln. Auch musste die Möglichkeit einer Beeinflussung des Statolithen-Apparates durch den Strom berücksichtigt werden. Weiter fehlten Untersuchungen über die absolute Höhe der für die galvanotropischen Krümmungen erforderlichen Strom-Mengen.

I. GALVANOTROPISCHE KRÜMMUNGEN UND DAS LEITVERMÖGEN DER UMGEBENDEN FLÜSSIGKEIT.

1. DIE ART DER BEOBSACHTETEN KRÜMMUNGEN.

Die ersten Versuche stellten naturgemäss eine Nachprüfung der älteren Versuche BRUNCHHORSTs und GASSNERs dar. Die Wurzeln wurden der Einwirkung des elektrischen Stromes innerhalb eines leitenden Mediums ausgesetzt - im vorliegenden Falle kam gewöhnliches Leitungswasser zur Verwendung - und auf ihr Verhalten bei verschiedenen Stromdichten geprüft. Als Versuchsmaterial diente *Lupinus luteus*, der sich als recht geeignet erwies und den seiner Zeit nicht erhältlichen *Lupinus albus* ersetzen musste.

Die angestellten Versuche konnten die älteren Angaben BRUNCHHORSTs und GASSNERs vollauf bestätigen.

Geringe Stromdichten bewirkten negative Krümmungen, die nach ca. 4 Stunden auftraten; sie erfolgten in der wachstumsfähigen Zone.

Mittlere Stromdichten bewirkten sofort eintretende positive Variationskrümmungen der oberen Wurzelzone, die kombiniert sind mit nach etwa 4 Stunden eintretenden negativen Krümmungen.

Hohe Stromdichten bewirken sofort eintretende positive Variationskrümmungen des oberen Wurzelteils.

Auch das in Fig. 1 dargestellte Bild der erhaltenen Krümmungen entspricht in jeder Weise den älteren Beobachtungen BRUNCHHORSTs und GASSNERs.

2. DAS LEITUNGSVERMÖGEN DES DIE WURZELN UMGEBENDEN MEDIUMS UND SEINE BEDEUTUNG FÜR GALVANOTROPISCHE KRÜMMUNGEN.

In den vorstehenden Versuchen ist ohne Rücksicht auf das elektrische Leitungsvermögen des die Wurzeln umgebenden Mediums festgestellt worden, dass die Art der Krümmung einzig durch die Grösse der einwirkenden Stromdichte bestimmt wird. GASSNER (13) konnte aber schon zeigen, dass gleiche Stromdichten auch verschiedene Krümmungen hervorrufen können, wenn sich nämlich das spezifische Leitungsvermögen des umgebenden Mediums ändert. Nach den Ausführungen GASSNERs erklärt sich der Einfluss des spezifischen Leitvermögens der Flüssigkeit auf die galvanotropischen Krümmungen in der Weise, dass "entsprechend den Gesetzen der Stromverzweigung ein grösserer oder geringerer Bruchteil des Stromes die Wurzel durchfliesst. .. Bei einem schlecht leitenden Elektrolyten, als welchen man das Leitungswasser ansehen kann, wird ein grösserer Teil des Gesamtstromes durch die Wurzeln gehen, als es bei

Tabelle I. Versuche zur Bestimmung des Leitungsvermögens verschiedener Lösungen. T. 18° C, Spannung: 220 Volt.

Substanz	Flüssigkeitsquerschnitt 0,78 qcm, Länge der Flüssigkeitssäule 175 mm			Flüssigkeitsquerschnitt 0,78 qcm, Länge der Flüssigkeitssäule 275 mm		
	Stromstärke in M.A. bei einer Molek.konzentr. v.			Stromstärke in M.A. bei einer Molek.konzentr. v.		
HNO ₃	1,57	3,19	16,0	0,74	1,45	7,4
HCl	1,5	3,19	15,6	0,74	1,5	7,2
H ₂ SO ₄	1,4	2,74	11,7	0,64	1,25	5,9
NaOH	0,47	1,32	8,2	0,24	0,52	3,9
KOH	0,47	1,12	8,1	0,25	0,6	3,8

Nach den in Tabelle I. enthaltenen Ergebnissen zeigen die Lösungen der verschiedenen Salze ungefähr eine der Konzentrations-Steigerung parallel gehende Steigerung des Leitvermögens. Das gleiche gilt für die Säuren, während das Leitvermögen der Laugen etwa doppelt so stark steigt. Vergleichen wir die einzelnen Stoffe untereinander, so zeigen die untersuchten Natriumsalze annähernd gleiches Leitungsvermögen. Eine ähnliche Leitwirkung hat MgCl₂ und CaCl₂, während MgSO₄ und Ca(NO₃)₂ etwas schlechter leiten. Die Kalium-Salze leiten bei gleicher Molekular-Konzentration um etwa 15% besser als die Natrium-Salze. Die untersuchten Säuren zeigen gegenüber den Salzen ein 3 - 4fach besseres Leitvermögen; die Laugen stimmen bei schwächerer Konzentration mit den Salzen überein, bei stärkerer Konzentration aber übertreffen sie das Leitvermögen der Salze um ca. 100%

4. DAS GALVANOTROPISCHE VERHALTEN DER WURZELN IN LÖSUNGEN VERSCHIEDENEN LEITUNGSVERMÖGENS.

In den folgenden Versuchen wurden die Wurzeln dem elektrischen Strom in vier-eckigen Glaskuvetten (7 x 8,5 qcm Querschnitt), die mit der entsprechenden Lösung fast bis zum Rande angefüllt waren, ausgesetzt. Als Elektroden fanden Platinelektroden geeigneter Grösse Verwendung. Da negative galvanotropische Krümmungen erst nach 3 - 4 Stunden eintreten und erst nach vielen Stunden ihren Höhepunkt erreichen, wurde zur Charakterisierung der Stromwirkung auf die Feststellung solcher Krümmungen verzichtet und ausschliesslich die nach zwei Stunden vorliegenden positiven Krümmungen als Massstab der Stromwirkung genommen. Am Versuchschluss wurde die Krümmung der Wurzeln mittels eines hinter das Versuchgefäss gehaltenen Winkelmessers gemessen oder in der bei GASSNER (13, p. 189) angeführten Weise durch Kopieren auf lichtempfindliches Bromsilberpapier festgelegt. Als Versuchsmaterial dienten wiederum Wurzeln von *Lupinus luteus* von 4 - 6 cm Länge. Die Zahl der Wurzeln betrug 5 je Versuchsreihe. Eine Berührung der Pflanzen mit den an den Elektroden auferlegenden Wasserstoff- und Sauerstoff-Bläschen wurde dadurch vermieden, dass eine senkrecht angeordnete Filtrierpapierschicht zwischen Elektroden und Versuchspflanzen angebracht war (Fig. 3).

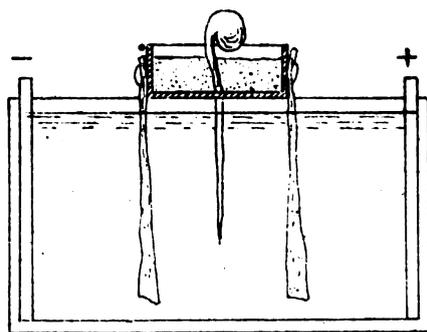


Fig. 3. Versuchsanordnung bei Einwirkung des elektrischen Stromes auf die Wurzeln innerhalb einer leitenden Flüssigkeit.

Die Temperatur der Lösungen betrug 18° C. Als Stromdichte wurde aufgrund von Vorversuchen 1 M-Ampere pro qcm gewählt. Die Beobachtungen ergaben, dass in der Tat

die Wirkung des Stromes von der Konzentration der Lösungen abhängt und daher durch das Leitvermögen beeinflusst wird. Die folgende Tabelle II. enthält die festgestellten Werte der Krümmungswinkel. Die Ergebnisse der Tabelle II. sind ausserdem in den Figuren 4 - 9 graphisch wiedergegeben.

Tabelle nr. II. Durchschnittliche positive Krümmungswinkel von *Lupinus luteus* nach 2-stündiger Stromeinwirkung in Lösungen von verschiedener Molekular-Konzentration. (Berechnet aufgrund der abschriftlich in der Bibliothek der Univ. Jena befindlichen Einzelbeobachtungen). - Dauer der Strom-Einwirkung 2 Stunden. Stromstärke gleichmässig 1 M.A. pro qcm. Temperatur = 18° C. Konzentration versteht sich als Molekularkonzentration.

Substanz	Durchschnittl. Krümmungswinkel bei einer Molekularkonzentration von:											
	0,001	0,002	0,004	0,006	0,008	0,012	0,016	0,02	0,03	0,04	0,045	0,05
NaNO ₃	25°	42°	45°	52°	62°	72°	54°	45°	34°	15°	6°	0°
NaCl	26°	45°	47°	52°	60°	65°	60°	47°	25°	17°	5°	0°
Na ₂ SO ₄	32°	40°	45°	47°	51°	58°	52°	45°	29°	15°	5°	0°
KNO ₃	30°	42°	44°	46°	50°	67°	60°	38°	30°	17°	7°	0°
KCl	35°	42°	46°	48°	50°	67°	58°	45°	38°	15°	5°	0°
K ₂ SO ₄	38°	40°	42°	45°	48°	60°	55°	47°	35°	15°	10°	0°
Mg(NO ₃) ₂	vac.	vac.	vac.	vac.	vac.	vac.	vac.	vac.	vac.	vac.	vac.	vac.
MgCl ₂	42°	44°	45°	53°	60°	68°	60°	42°	30°	28°	8°	0°
MgSO ₄	32°	40°	52°	58°	62°	80°	83°	57°	47°	30°	21°	18°
Ca(NO ₃) ₂	42°	45°	54°	62°	68°	85°	80°	58°	44°	23°	21°	15°
CaCl ₂	34°	43°	49°	53°	56°	63°	48°	29°	20°	9°	7°	0°
CaSO ₄	vac.	vac.	vac.	vac.	vac.	vac.	vac.	vac.	vac.	vac.	vac.	vac.
HNO ₃	33°	40°	45°	35°	18°	10°	0°	0°	0°	0°	0°	0°
HCl	32°	40°	45°	30°	18°	5°	0°	0°	0°	0°	0°	0°
H ₂ SO ₄	33°	35°	45°	45°	18°	15°	0°	0°	0°	0°	0°	0°
NaOH	30°	45°	41°	40°	40°	27°	5°	0°	0°	0°	0°	0°
KOH	35°	40°	45°	42°	42°	28°	12°	0°	0°	0°	0°	0°

Aus den Darstellungen der Tabelle II und der Kurven Fig. 4 - 9 ergibt sich, dass die verschiedenen Salze die positiven Krümmungen in annähernd gleicher Weise beeinflussen. Der höchste Wert mit einem Winkel von ca. 60 - 70° nach 2-stündiger Versuchsdauer wird bei einer Konzentration von 0,012 Mol erreicht. Stärkere Konzentrationen bedingen bei gleicher Stromdichte geringere Krümmungen; oberhalb 0,05 Mol werden keine Krümmungen mehr erreicht. Etwas abweichend verhalten sich Ca(NO₃)₂ und MgSO₄.

Die Krümmungen bei Verwendung von Laugen erreichen ihren höchsten Wert mit einem Winkel von 45° bei einer Konzentration von 0,002 bzw. 0,004 Mol, um denn plötzlich abzufallen, sodass bei einer Konzentration von 0,02 Mol keine Krümmung mehr bewirkt wird.

In den Säuren können die höchsten Krümmungswinkel von ca. 45° ebenfalls bei einer Konzentration von 0,04 Mol beobachtet werden, doch schon bei einer Konzentration von 0,016 Mol treten keine Krümmungen mehr ein.

Zur Erklärung dieser Beobachtungen muss das in Tabelle I. festgestellte Leitvermögen herangezogen werden. Das verschiedene Verhalten der Wurzeln bei gleicher Stromdichte in den Lösungen von verschiedenem Leitungsvermögen wurde durch GASSNER (14, p. 32) in folgender Weise erklärt: "In Salzlösungen niederer Konzentration ist das Leitungsvermögen ein schlechteres als in denen höherer Konzentration; ist

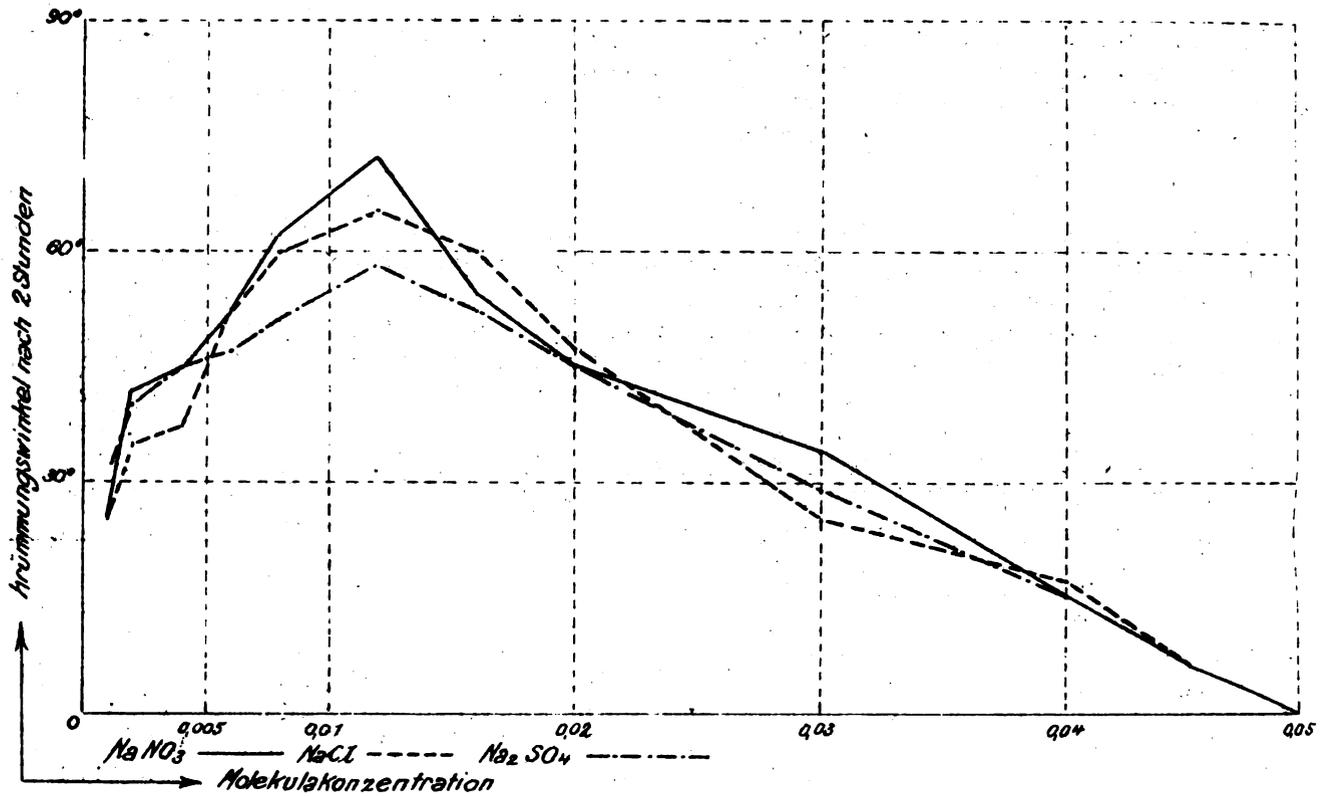


Fig. 4. Graphische Darstellung der durchschnittl. Krümmungswinkel der Wurzeln von *Lupinus luteus* in Natriumnitrat, Natriumchlorid und Natriumsulfatlösung von verschiedener Molekularkonzentration. Stromdichte gleichmässig 1 M.A. pro qcm. Einwirkungsdauer des Stromes 2 Stunden.

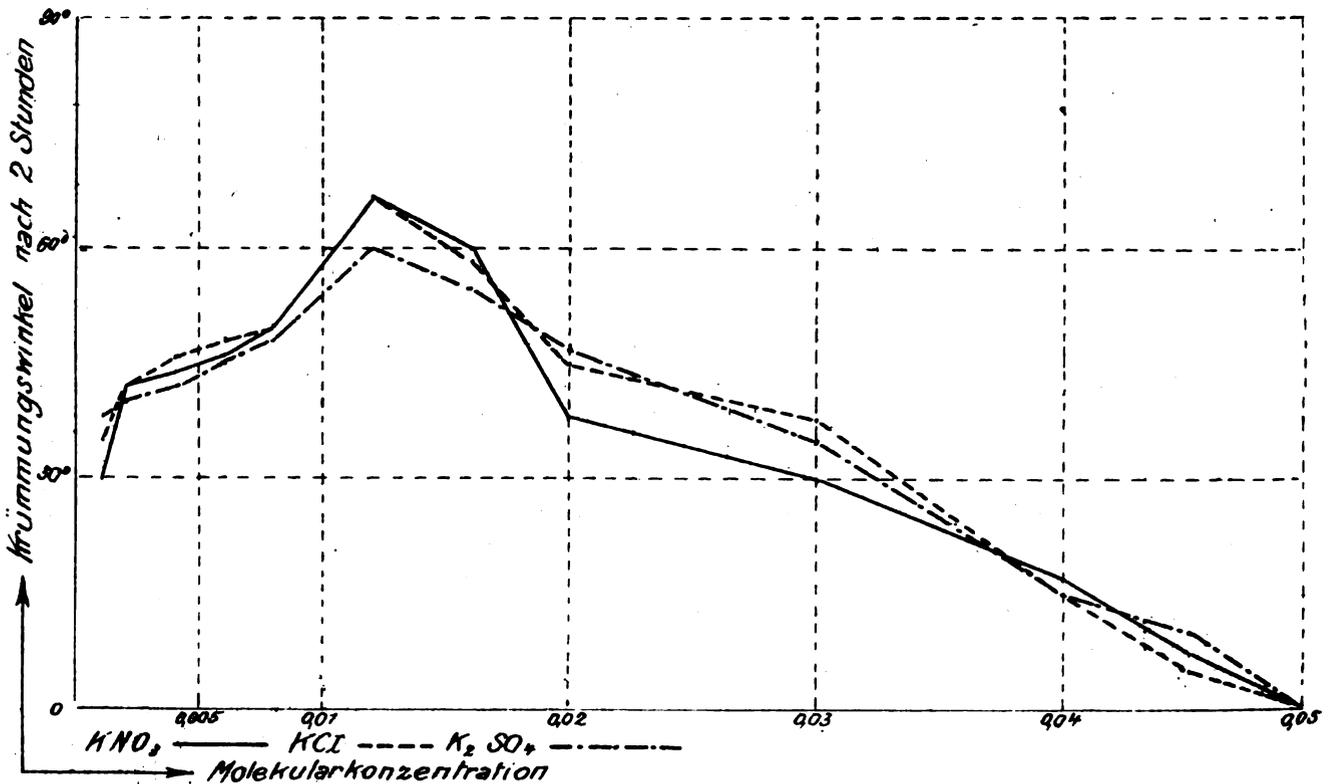


Fig. 5. Graphische Darstellung der Durchschnittlichen Krümmungswinkel der Wurzeln von *Lupinus luteus* in Kaliumnitrat, Kaliumchlorid und Kaliumsulfatlösungen von verschiedener Molekularkonzentration. Stromdichte gleichmässig 1 M.A. pro qcm. Einwirkungsdauer der Stromes 2 Stunden.

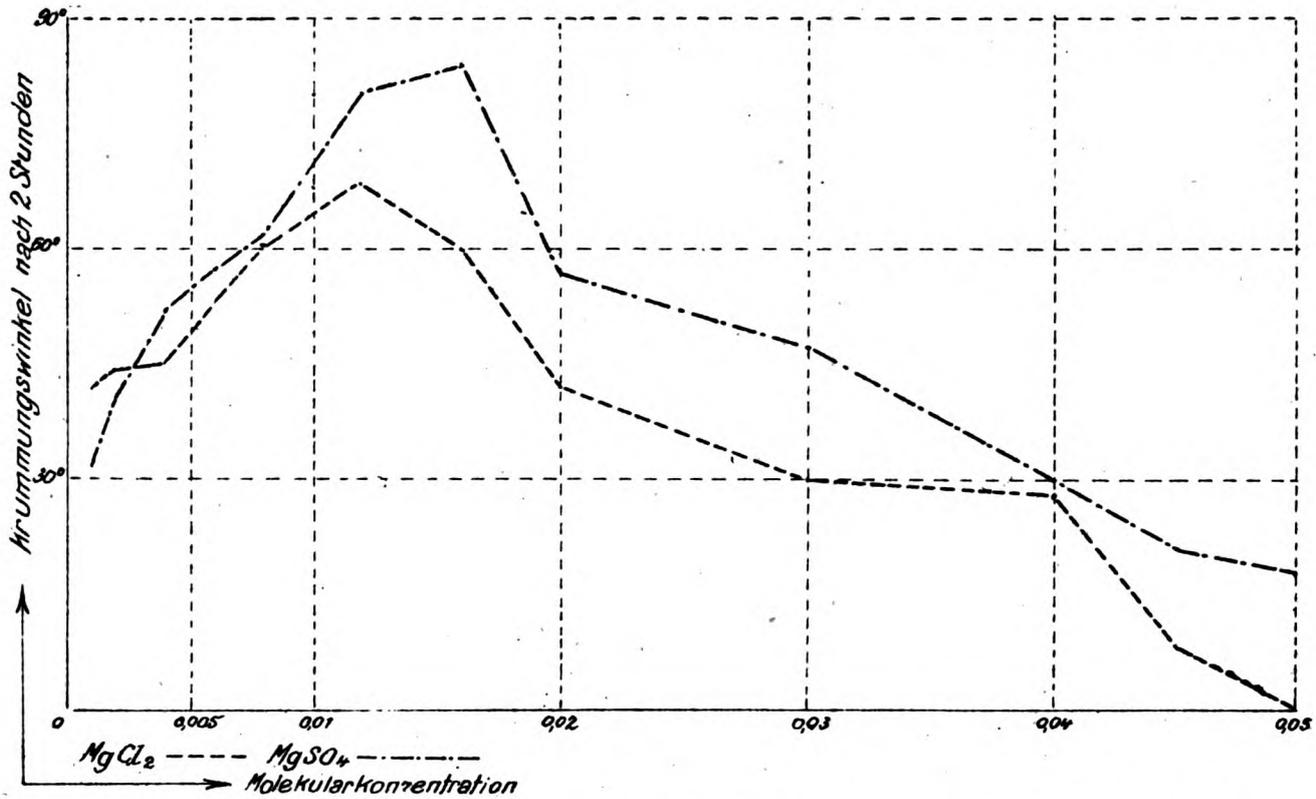


Fig. 6. Graphische Darstellung der durchschnittlichen Krümmungswinkel der Wurzeln von *Lupinus luteus* in Magnesiumchlorid- und Magnesiumsulfatlösungen von verschiedener Molekularkonzentration. Stromdichte gleichmässig 1 M.A. pro qcm. Einwirkungsdauer d. Stromes 2 Stunden.

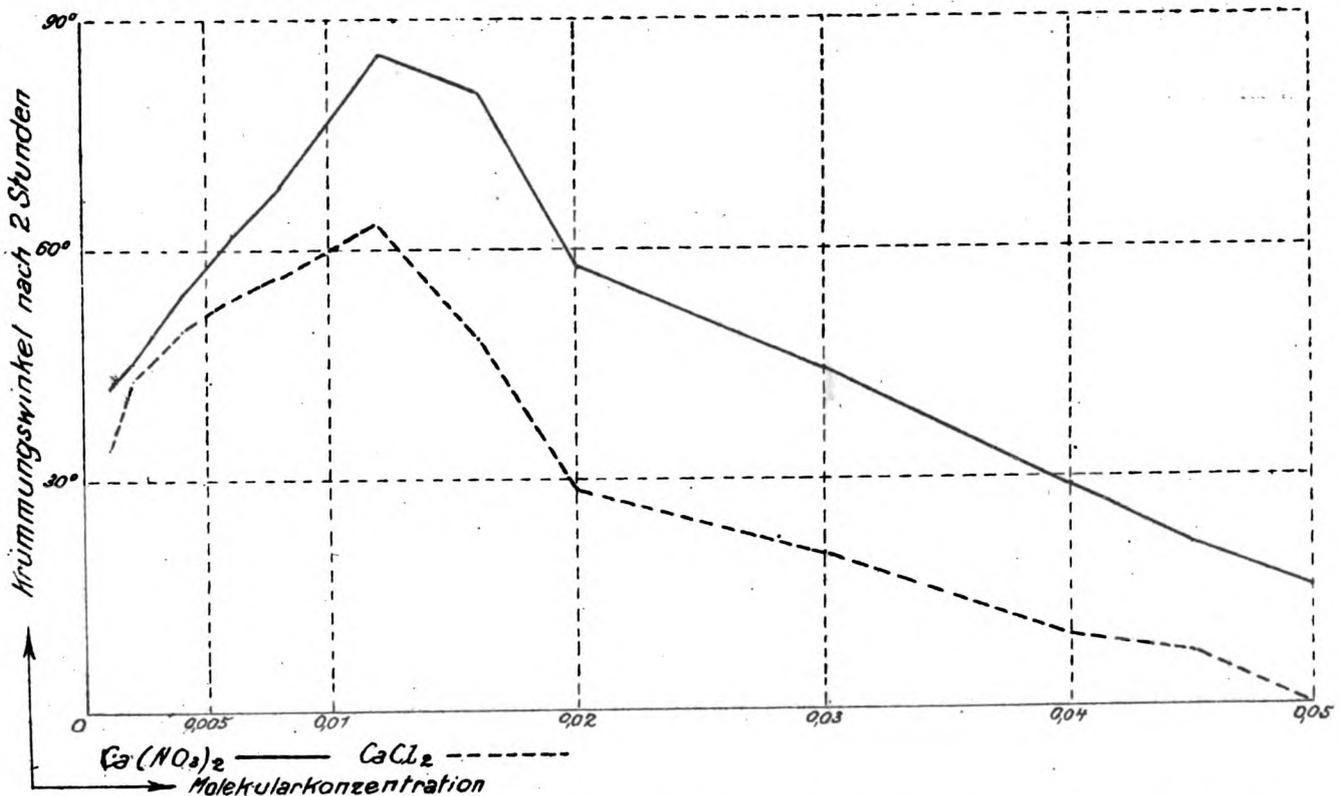


Fig. 7. Graphische Darstellung der durchschnittlichen Krümmungswinkel der Wurzeln von *Lupinus luteus* in Calciumnitrat-, u. Calciumchloridlösungen von verschiedener Molekularkonzentration. Stromdichte gleichmässig 1 M.A. pro qcm. Einwirkungsdauer 2 Stunden.

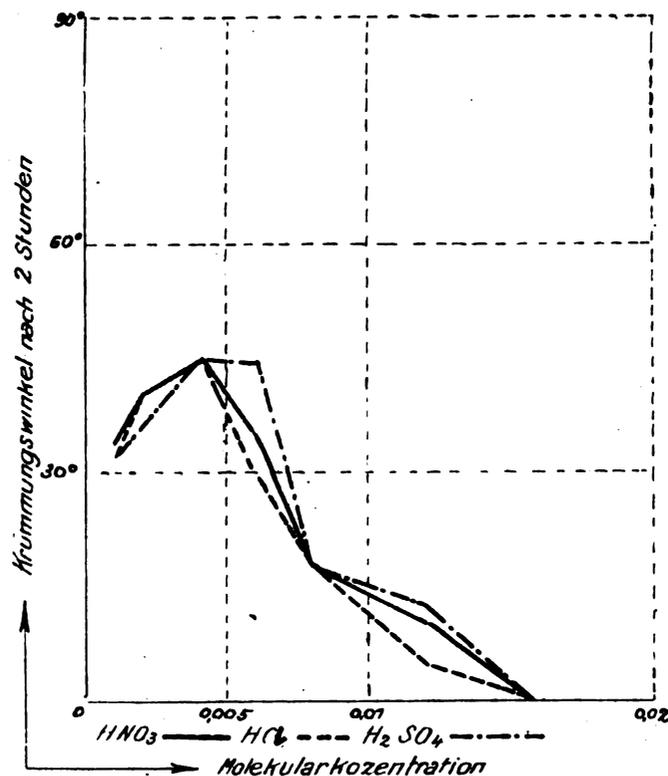


Fig. 8. Graphische Darstellung der durchschnittlichen Krümmungswinkel der Wurzeln von *Lupinus luteus* in Salpetersäure, Salzsäure und Schwefelsäure von verschiedener Molekularkonzentration. Stromdichte gleichmässig 1 M.A. pro qcm. Einwirkungsdauer des Stromes 2 Stunden.

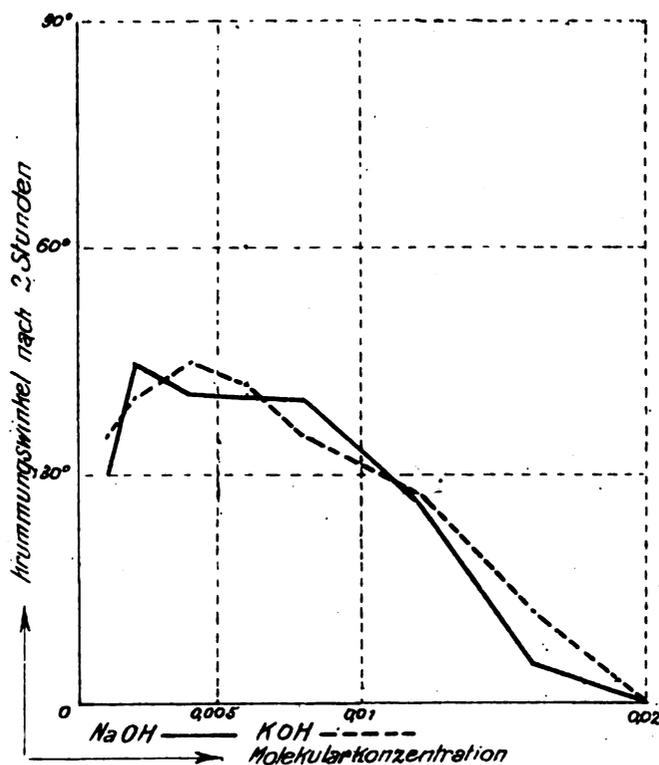


Fig. 9. Graphische Darstellung der durchschnittlichen Krümmungswinkel der Wurzeln von *Lupinus luteus* in Natron- und Kalilauge von verschiedener Molekularkonzentration. Stromdichte gleichmässig 1 M.A. pro qcm. Einwirkungsdauer des Stromes 2 Stunden.

dasselbe z.B. gleich dem der in der Salzlösung befindlichen Wurzeln, so werden beim Durchleiten des Stromes die Kraftlinien alle in gerader Linie von einer Elektrode zur anderen durch die Flüssigkeit und die Wurzeln verlaufen. Ist dagegen das Leitungsvermögen des umgebenden Mediums ein anderes als das der Wurzel, z.B. schlechter, so werden nach den Gesetzen der Stromverzweigung die Kraftlinien nach dem besseren Leiter abgelenkt, d.h. auf die Wurzel konzentriert. ... Die Wirkung des Stromes hängt also von dem spezifischen Leitungsvermögen des umgebenden Mediums ab".

In Übereinstimmung mit dieser Erklärung lassen sich zwischen dem, im obigen (Tabelle I) festgestellten spezifischen Leitungsvermögen und den erzielten Krümmungen, wie sie in Fig. 4 - 9 graphisch dargestellt sind, weitgehende wechselseitige Beziehungen wahrnehmen. Es zeigen z.B. die Wurzeln in Natriumsalz-Lösungen, deren Leitungsvermögen bei schwächeren Konzentrationen annähernd gleich ist, auch ein sehr ähnliches Krümmungsverhalten. Ebenso zeigen sich die Wurzeln in den verhältnismässig schlechter leitenden Ca-Nitrat und Mg-Sulfat-Lösungen durch Krümmungswinkel aus, die in den übrigen Salzlösungen nicht erreicht werden.

Im Hinblick auf die obige Erklärung muss man annehmen, dass eine Steigerung der Konzentration der Lösungen ein Herabdrücken der Krümmungen bewirkt, weil nach den Gesetzen der Stromverzweigung die durch die Wurzel gehende Strom-Menge stetig abnimmt. Diese Vermutung trifft auch zu für Lösungen, deren Konzentration 0,012 Mol übersteigt. Im scheinbaren Widerspruch zu der obigen Erklärung aber steht das anfängliche Ansteigen des Krümmungswinkels trotz Zunahme des Leitungsvermögens der Flüssigkeit, wie es in allen graphischen Darstellungen zu beobachten ist. Und doch lässt sich diese letztere Erscheinung prinzipiell in gleicher Weise durch die Gesetze der Stromverzweigung erklären.

Da, wie oben erwähnt, in Lösungen niederer Konzentration ein sehr hoher Bruchteil der Strom-Menge durch die Wurzel selbst geht, müssten die Krümmungen sehr hohe Winkel erreichen, doch werden, wie schon GASSNER (13) in Versuchen mit Lösungen gleichen Leitvermögens, aber mit schwankender Stromdichte zeigt, in Wirklichkeit die höchsten Stromdichten nicht die stärksten Krümmungen bewirken, und zwar deshalb, weil die Wurzeln durch das Einwirken hoher Stromdichten eine so starke Schädigung erleiden, dass volle Krümmungen nicht mehr erreicht werden. Es lässt sich daher der Verlauf der Kurve, und zwar sowohl das Ansteigen der Krümmungswinkel bis zur Konzentration von 0,012 Mol, als auch das Abfallen bei weiterer Steigerung der Konzentration der in den Salzlösungen erreichten Krümmungen durch die Steigerung des spezifischen Leitvermögens mit zunehmender Konzentration erklären.

5. SCHÄDIGUNG DER WURZELN DURCH DIE LÖSUNGEN DER VERSCHIEDENEN STOFFE.

Aber auch die Art der Lösungen kann von Einfluss auf das Verhalten der Wurzeln sein. Denn es ist ja bekannt, dass viele Substanzen eine Schädigung auf die in ihren Lösungen wachsenden Pflanzen ausüben, die natürlich auch auf etwaige galvanotropische Krümmungen einwirken muss.

Die Feststellung der Schädigung erfolgte durch vergleichende Wachstumsmessungen. Als Versuchsmaterial diente wieder *Lupinus luteus*. Gemessen wurde das Wachstum der letzten 5 mm von der Wurzelspitze; die Markierung erfolgte in bekannter Weise durch Anbringen einer Tuschemarke. Zur Aufnahme der Lösungen dienten 1-Liter-Gefässe, die mit durchbohrten paraffinierten Holztellern bedeckt wurden, durch deren Löcher die 40 - 50 mm langen Keimwurzeln in die Flüssigkeit einragten. Die Versuchsdauer betrug 24 Stunden. Schwankungen der Temperatur wurden in der Weise ausgeglichen, dass zu jedem Versuch gleichzeitig 2 Kontrollen von je 10 Pflanzen angesetzt wurden, auf deren Längenzuwachs die gefundenen Werte berechnet wurden. Als Kulturflüssigkeit der Kontrollen diente 0,002 molare Calciumnitratlösung. Sämtliche Versuche sind in doppelter Ausführung angesetzt. Die Ergebnisse sind in Tabelle III. wiedergegeben.

Die Werte dieser Tabelle (Seite 166) zeigen, dass die Salze in Konzentrationen von 0,001 Mol mit Ausnahme von KCl und $MgSO_4$ keine wesentlichen Hemmungen bedingen, während sie in der höheren Konzentration von 0,016 Mol beträchtliche Schädigungen bewirken und bei 0,03 Mol Wachstumshemmungen von mehr als 50% hervorbringen,

Tabelle III. Relatives Wachstum der Wurzeln von *Lupinus luteus* in Lösungen verschiedener Molekularkonzentration innerhalb 24 Stunden bei ca. 18° C. - Die Zuwachsgrößen der Wurzeln in $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ -Lösung von 0,002 Mol sind gleich 100 gesetzt und d. übrigen Werte darauf berechnet.

Substanz	Relatives Wachstum bei Konzentr.			Kontrolle in $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ 0,002 Mol
	0,001 M	0,016 M	0,03 M	
NaNO_3	133,5	60,6	50,7	100
NaCl	128,9	62,5	20,5	100
Na_2SO_4	129,9	60,7	40,3	100
KNO_3	110,5	56,1	40,9	100
KCl	95,8	42,4	24,7	100
K_2SO_4	107,9	50,9	17,5	100
$\text{Mg}(\text{NO}_3)_2$	vacat	vacat	vacat	vacat
MgCl_2	108,6	63,8	42,7	100
MgSO_4	93,6	41,6	61,1	100
$\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$	105,3	94,3	87,9	100
CaCl_2	138,9	103,4	87,1	100
CaSO_4	vacat	vacat	vacat	vacat
HNO_3	0	0	0	100
HCl	0	0	0	100
H_2SO_4	0	0	0	100
NaOH	43,4	0	0	100
KOH	38,3	0	0	100

ohne jedoch innerhalb der Versuchsdauer abtötend zu wirken. Die Laugen bedingen schon bei 0,001 Mol Hemmungen über 50% und wirken in höheren Konzentrationen völlig abtötend. Die Säuren endlich unterdrücken schon bei der geringsten der verwendeten Konzentrationen von 0,001 Mol jegliches Wachstum.

Bei einem Vergleich der Wachstumshemmungen mit den erzielten Krümmungen ist zu berücksichtigen, dass die ersteren aufgrund 24-stündiger Versuchsdauer, die letzteren aufgrund 2-stündiger Versuchsdauer festgestellt sind. Wir werden daher in den Krümmungen den schädigenden Einfluss nicht in der Stärke hervortreten sehen, wie es den Wachstumshemmungen an sich entsprechen würde. Nur bei den Säuren und Basen zeigt sich die stark schädigende Wirkung der Leitflüssigkeit durch eine verhältnismäßig hohe Abnahme der Krümmungswinkel bei Übersteigen einer bestimmten Konzentration.

Abgesehen von den im vorstehenden erwähnten Störungen durch gleichzeitige Schädigung der Wurzeln durch die Leitflüssigkeit hängt aber, wie oben gesagt, die Stärke des Krümmungswinkels in erster Linie von dem Teilstrom ab, der durch die Wurzel geht, und dessen Größe von dem spezifischen Leitungsvermögen der Lösung mit bestimmt wird. Diese Feststellung ist hauptsächlich dadurch von besonderem Interesse, dass im Hinblick auf die Verschiedenheit der verwendeten Stoffe einerseits, und der gleichmässigen Gesetzmässigkeit der Krümmungen andererseits, der Nachweis erbracht ist, dass die chemische Natur des umgebenden Mediums bedeutungslos ist für die positiven Krümmungen. Mit andern Worten: die Wirkung des Stromes auf die Wurzeln wird nicht durch Zersetzungsprodukte an der äusseren Wurzelmembran hervorgerufen, sondern es muss eine spezifische vom Strom in der Wurzel selbst hervorgerufene Schädigung sein, welche die positiven Krümmungen bewirkt.

6. WEITERES ÜBER DIE POSITIVEN KRÜMMUNGEN.

Im Vorhergehenden ist als Ergebnis der positiven Krümmungen der positive Krümmungswinkel schlechthin mitgeteilt worden. Es muss nachgetragen werden, dass das Zustandekommen des Winkels ein verschiedenes war, je nach der Konzentration der verschiedenen Lösungen. Es zeigte sich nämlich, dass bei der angewandten Stromdichte von 1 M.A. pro qcm bei geringen Konzentrationen (von 0,001 Mol und 0,002 Mol) die Krümmung die letzten drei Millimeter von der Wurzelspitze ab, dagegen bei höheren Konzentrationen (von 0,012, 0,016, 0,02 Mol etc.) die Krümmung die letzten 12

bis 16 mm von der Wurzelspitze ab überfasste (Fig. 10).

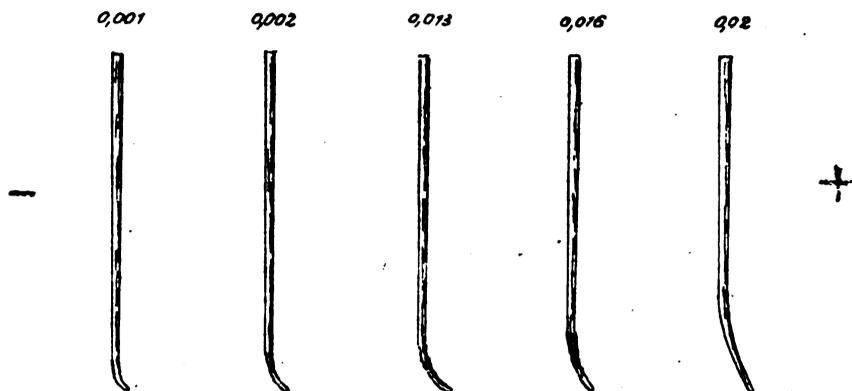


Fig. 10. Darstellung der Krümmungen in NaCl-Lösungen von verschiedener Molekularkonzentration bei einer Stromdichte von 1 M.A. pro qcm u. einer Versuchsdauer von 2 Stunden.

Das Auftreten der Krümmungen in verschiedenen Wurzelregionen bei Lösungen von verschiedener Molekularkonzentration lässt sich durch folgende Überlegungen in ganz natürlicher Weise erklären. Es wird in den obigen Ausführungen (p. 165) schon darauf hingewiesen, dass in Lösungen niederer Konzentration, d.h. von geringem Leitvermögen die Wurzeln durch den relativ grossen Bruch-

teil der Strommenge, der durch die Wurzeln selbst geht, derart geschädigt werden, dass sie volle Krümmungen nicht mehr ausführen können; wenn sich nun, wie auch aus Fig. 10 hervorgeht, zeigt, dass in den Lösungen niederer Konzentration (von 0,001 und 0,002 Mol) die Krümmungen nur von den letzten 3 mm ausgeführt werden, so deutet das darauf hin, dass die in den höher gelegenen Wurzelteilen vorliegende Schädigung so stark ist, dass eine Krümmung nicht mehr stattfinden kann. Erst in Lösungen von höherer Molekularkonzentration, z.B. von 0,012 - 0,02 Mol, bei denen eine verhältnismässig geringere Strommenge durch die Wurzeln geht, sind auch die höher gelegenen Wurzelteile mit an der Krümmung beteiligt.

Das Auftreten der positiven Krümmungen in verschiedenen Wurzelregionen bei Verwendung von Lösungen von verschiedener Molekularkonzentration lässt sich demnach ebenfalls durch die Gesetze der Stromverzweigung und daher durch das spezifische Leitvermögen der die Wurzeln umgebenden Flüssigkeit erklären.

Für die sichtlich stärkere Schädigung der oberen Wurzelteile ist einmal die Tatsache heranzuziehen, dass die Wurzel in dem oberen Teil einen grösseren Durchmesser aufweist, wodurch eine grössere Spannungs-Differenz zwischen Stromeintritts- und Stromaustritts-Stelle vorliegt. Ausserdem aber lassen sich morphologische Verschiedenheiten in den Wurzelzonen zur Erklärung heranziehen.

II. DIE EINWIRKUNG DES ELEKTRISCHEN STROMES BEI UNMITTELBAREM ANLEGEN DER ELEKTRODEN AN DIE WURZELN.

1. METHODIK.

In den älteren Untersuchungen von ELFVING, BRUNCHHORST und GASSNER sowie in den vorstehenden Versuchen waren die Wurzeln dem Strom innerhalb einer leitenden Flüssigkeit ausgesetzt. In Abweichung von dieser üblichen Versuchsanordnung hat bereits H. F. A. MEIER (27) den Strom in der Weise zur Einwirkung gebracht, dass er

innerhalb einer feuchten Kammer unpolarisierbare Elektroden an die Erbsenkeimlinge anlegte in der Art, dass die eine Elektrode die Kotyledonen, die andere die Wurzelspitze berührte. Der Strom war dadurch gezwungen, in der Längsrichtung durch die Wurzel selbst zu gehen. In den folgenden Versuchen wurde ebenfalls die Stromzuführung durch direktes Anlegen unpolarisierbarer Elektroden an die Wurzel bewerkstelligt, die Stromrichtung allerdings ander gewählt. Die Methode der direkten Anlage der Elektroden an die Wurzel hat den Vorteil, dass es auf diese Weise möglich ist, die absolute Stromstärke zu bestimmen, die auf den mm der Wurzellänge einwirkt. Dadurch lassen sich auch die absoluten Strommengen feststellen, die zur Erzielung galvanotropischer Krümmungen erforderlich sind.

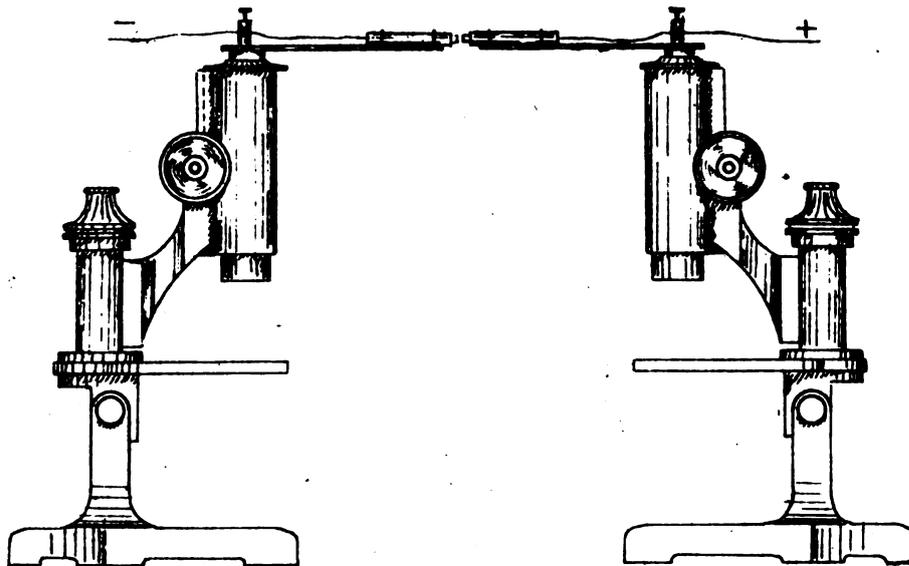


Fig. 11. Darstellung der Versuchsanordnung bei direkter Reizung durch Anlegen der Elektroden an die Wurzeln.

Als geeignete Elektroden erwiesen sich mit Gelatine gefüllte Glasröhrchen, die in folgender Weise hergestellt wurden: Glasröhrchen von 4 mm Durchmesser lichter Weite und 50 mm Länge wurden in einer geeigneten Glascuvette mit einer 25% Gelatinelösung übergossen und dadurch gefüllt. Nach dem Erstarren der Gelatinelösung wurden die Röhrchen aus dem Gelatineblock vorsichtig so herausgeschnitten, dass die Gelatine an einem Ende ca. 5 mm herausragte, das herausragende Stück wurde nach Bedarf auf eine Stirnfläche von 1,3 - 3 mm Höhe zugeschnitten, während das andere Ende des Röhrchens über die Platinspitzen der Stromleitung geschoben wurde. Kontrollen mittels gefärbter Gelatinelösung ergaben, dass eine Zersetzung der Gelatine in dem hervorragenden Stück während der Versuchsdauer nicht eintrat.

Als Versuchsmaterial wurde wieder *Lupinus luteus* verwendet; die Wurzeln wurden in feuchtem Sand bis zu einer Länge von 4,5 - 5,5 mm gezogen, vor dem Versuch aus dem Sand genommen, mit Watte vorsichtig abgewischt, flüchtig getrocknet und an einem isolierten Stativ befestigt, wo sie der Einwirkung des Stromes ausgesetzt wurden. Die oben beschriebenen Elektroden waren beweglich angeordnet und zwar in einfachster Weise, indem sie auf dem Tubus von zwei sich gegenüberstehenden Mikroskopen befestigt wurden (Fig. 11). Grobe und feine Triebeinstellung ermöglichten die Innehaltung jeder beliebigen Höhe. Die Elektroden wurden seitlich genau gegenüber in gleicher Höhe an die Wurzel angelegt, sodass der Strom durch eine bestimmte Wurzelregion quer hindurchgeleitet wurde. Um Ungenauigkeiten bei der Reizung der einzelnen Wurzelzonen von bestimmter Grösse infolge zu langer Reizdauer zu vermeiden, wurde die Reizdauer auf höchstens 15 Minuten beschränkt und die Wurzel nach der Reizung in Wasser bei Lichtabschluss weiter kultiviert und beobachtet. Für eine genaue Luftfeuchtigkeit in der Nähe der Wurzel während der Versuchsdauer wurde Sor-

ge getragen.

Da ohne Klinostat gearbeitet wurde, musste der Einfluss des Geotropismus berücksichtigt werden, doch liessen sich geotropische Krümmungen, sofern sie eintraten, immer als solche identifizieren.

2. REIZUNG DER WURZELN IN VERSCHIEDENEN WURZELZONEN.

In dem ersten Versuch, der zur Orientierung über die Verwendbarkeit der beschriebenen Versuchsanordnung dienen sollte, kam eine beliebig gewählte Stromstärke von 0,2 Milliampère und 5 Minuten Dauer zur Einwirkung. Das aus dem Glasröhrchen herausragende Gelatinestück wurde auf eine Stirnfläche von 2 mm Höhe zugeschnitten; das Anlegen der Elektroden erfolgte in der oben beschriebenen Weise; jede Wurzel wurde ausserdem in einer anderen Zone gereizt, indem durch Verschieben der als Stativ dienenden Mikroskop-Tubi entweder die untersten 2 mm der Wurzel oder die höher gelegenen Teile, von 2 - 4 mm, von 3 - 5 mm, von 4 - 6 mm u. s. w. bis zu 14 - 16 mm zwischen die Elektroden gebracht wurden (vergl. Fig. 12).

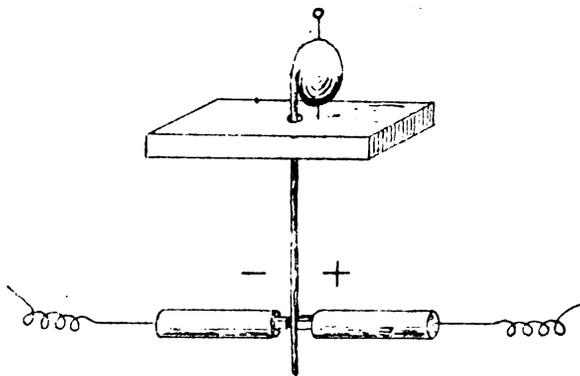


Fig. 12. Darstellung des Anlegens der Elektrode zur Reizung der oberen Wurzelzone.

Wurzelzone - zwischen dem 6 - 16 mm (im Maximum vom 5 - 20 mm) von der Wurzelspitze ab - traten bei der vorstehend erwähnten Reizung von 0,2 Milliampère und 5 Minuten Einwirkungsdauer nach 1/2 - 1 St. Krümmungen nach dem positiven Pol zu ein, die sich aber nach Verlauf von einigen Stunden wieder ausglich, wengleich eine Schädigung der Wurzeln an der Berührungsstelle der Elektroden blieb. Es waren also reine Variationskrümmungen.

Beim Anlegen der Elektroden innerhalb der wachstumsfähigen Zone (vom 2 - 5 mm, im Maximum vom 1. - 5. mm von der Wurzelspitze ab) traten nach 1/2 - 1 Stunden positive Krümmungen ein, die aber nicht wieder zurückgingen sondern im Verlauf von einigen Stunden an Stärke zunahmen. Es fand daher zunächst eine Variationskrümmung statt wie auch in der ausgewachsenen Wurzelzone, die aber später in eine auf Wachstum zurückzuführende Schädigungskrümmung überging.

Diese Untersuchungen brachten also keine prinzipiellen Neuigkeiten, es handelt sich offenbar um gleiche Erscheinungen wie bei den Wurzeln, die im Wasser der Stromwirkung ausgesetzt waren.

b. Reizung der Wurzelspitze.

Der prinzipielle Unterschied der bei der Wurzelspitzen-Reizung beobachteten Krümmungen von den oben beschriebenen Krümmungen liegt zunächst darin, dass diese Krümmungen nicht nach 1/2 - 1 Std. eintreten, sondern frühestens 3 - 4 Std. nach der Reizung erfolgen. Ausserdem ist die Richtung der Krümmungen von der Stromstärke in der durch Tabelle IV. gezeigten Weise abhängig.

Der Versuch zeigt, dass bei der Wurzelspitzen-Reizung geringe Stromstärken negative Krümmungen, höhere Stromstärken positive Krümmungen bewirken.

Nach Stromdurchgang zeigten die Wurzeln an der Ansatzstelle der Elektroden eine ganz schwache glasig erscheinende Zone und vielfach Wasser- austritt. Die Wurzeln wurden in der gleichen Weise, wie oben angegeben, in Wasser weiterkultiviert. Das Bild der an diesen gereizten Wurzeln beobachteten Krümmungen war ein verschiedenes je nach der Zeit der Ablebung und nach der Zone, in der die elektrische Reizung stattgefunden hatte.

a. Reizung der oberen Wurzelzone.

Beim Anlegen der unpolarisierbaren Elektroden in der ausgewachsenen

Tabelle IV.

Stromstärke in Milliamp.	Einwirkungs- dauer	Krümmung n. 12 Std.	Eintritt der Krümmung nach Stunden
0,075	2'	-	4 - 6 Stunden
0,075	5'	-	4 - 6 "
0,2	2'	-	4 - 6 "
0,4	5'	+	3 - 4 "
0,4	10'	+	3 - 4 "
1,0	2'	+	3 "

3. DIE WIRKUNG DER VERSCHIEDENEN STROMSTÄRKEN BEI WURZELSPITZENREIZUNG.

Um ein umfassendes Bild von der Wirkung der verschiedenen Stromstärken zu erhalten, schien es wünschenswert, die Stromstärke so weit als möglich zu variieren. In den durch Tabelle V. wiedergegebenen Versuchen schwankte daher die Stromstärke zwischen 0,03 und 5 Milliampère.

Eine Anwendung geringerer Stromstärken war im Hinblick auf die Apparatur nicht möglich; auch die Wahl der höheren Stromstärken war begrenzt, da schon bei einer Stromstärke von 5 Milliampère bei einer Einwirkungsdauer von mehr als 2 Minuten die Gelatine derart zersetzt wurde, dass eine einwandfreie Versuchsdurchführung nicht möglich war. Die Einwirkungsdauer des Stromes wurde zwischen 2 und 15 Minuten variiert. Die Höhe der Stirnfläche der Elektroden betrug ca. 2,5 mm. Sofort nach Strom-Durchgang zeigten die Wurzeln bei einer Stromstärke von 0,1 Milliampère und 5 Minuten

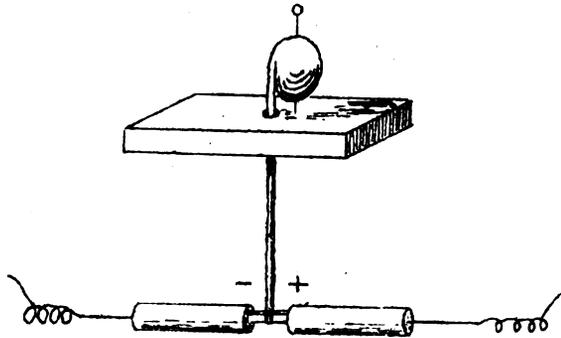


Fig. 13. Darstellung des Anlegens der Gelatine-Elektroden bei Wurzelspitzenreizung.

Einwirkungsdauer ab einen feuchten Fleck an den Berührungsstellen der Elektroden, der an der Anodenseite der Wurzeln etwas stärker schien. Bei noch höheren Stromstärken von 0,2 Milliampère und 5 Minuten Einwirkungsdauer ab, liess sich sofort nach Strom-Durchgang an der Wurzel-Anodenseite eine schwache, bogenförmig verlaufende glasige Zone in der Breite der angelegten Elektroden beobachten. Die Wurzeln wurden, wie oben beschrieben, in Wasser weiter kultiviert und auf Krümmungen beobachtet.

Die Ergebnisse der Tabelle V. und die weitere Beobachtung der eintretenden Krümmungen zeigen, dass sich bei der vorgenommenen Wurzelspitzen-Reizung drei Typen von Krümmungen unterscheiden lassen:

Typus 1. Negative Krümmungen: Sind nach 4 - 6-stündiger Weiterkultur in Wasser nach einer Reizung mit Strommengen von 1:2500 - 1:400 Milliampèrestunden auf den mm der Wurzellänge in der Zone des grössten Wachstumes zu beobachten. Nach 12 - 24 Stunden ist der Ablenkungswinkel von der Vertikalen deutlich zu bestimmen; spätere Beobachtungen zeigen geotropische Ablenkungen. Das Aussehen der gekrümmten Wurzeln ist ein durchaus gesundes (Fig. 14).

Typus 2. Negative Krümmungen in Kombination mit nachfolgenden positiven Krümmungen sind nach der Reizung mit Strommengen 1:375 - 1:100 Milliampèrestunden auf das mm der Wurzellänge wahrzunehmen. Die negativen Krümmungen sind die zeitlich ersten, sie können bei der Weiterkultur der Wurzeln in Wasser schon 5 - 6 Stunden nach erfolgter Reizung beobachtet werden. Die dabei erzielten Krümmungswinkel sind relativ klein und gehen, wie auch aus dem Verlauf der Krümmung (Fig. 15) hervor-

Tabelle V. Galvanotropische Krümmungen von *Lupinus luteus*. - Versuchsanstellung: Die letzten ca. 2,5 mm der Wurzelspitze zwischen Gelatineelektroden. Einwirkungszeit des Stromes schwankend zwischen 2 und 15 Minuten. Stromstärke in Milliampère. Weiterkultur der behandelten Wurzeln in Wasser.

Stromstärke M.A.	Einwirkungszeit Dauer M.A.h.	Reizmenge ge. Strom Zeit M.A.h.	Reizmenge pro mm d.W. Länge	Art der Krümmung nach h		Verlauf der Krümmung bis zu 48 Stunden	Eintritt der Krümmung	Krümmungstypus
				12	24			
0,03	2'	1:1000	1:2500	-	-	- geotrop. Ausgleich	4 - 6 Std.	Typ 1
	5'	1:400	1:1000	-	-	" "	4 - 6 "	"
	10'	1:200	1:500	-	-	" "	4 - 6 "	"
	15'	1:133	1:133	-	-	" "	4 - 6 "	"
0,075	2'	1:400	1:1000	-	-	- geotrop. Ausgleich	5 - 6 Std.	Typ 1
	5'	1:160	1:400	-	-	" "	5 - 6 "	"
	10'	1:80	1:200	-	- +	+ steigt bis 210°	-6-7, +12h	Typ 2
	15'	1:53	1:135	-	- +	+ steigt bis 180°	-6-7, +12h	"
0,1	2'	1:300	1:750	-	-	- schwach geotr. Ausgl.	5 - 6 Std.	Typ 1
	5'	1:120	1:300	- +	- +	+ steigt bis 260°	-5-6, +8 h	Typ 2
	10'	1:60	1:150	- +	- +	+ steigt bis 260°	-5-6, +8 h	"
	15'	1:40	1:100	- +	- +	+ steigt bis 260°	-5-6, +8 h	"
0,2	2'	1:150	1:375	-	- +	+ steigt bis 180°	-5-6, +12h	Typ 2
	5'	1:60	1:150	- +	- +	+ steigt bis 240°	-5-6, +10h	"
	10'	1:30	1:75	± +	± +	+ steigt bis 160§	-5-6, +6 h	Typ 2,3
	15'	1:20	1:50	+	+	+ steigt bis 120°	5 Std.	Typ 3
0,3	2'	1:100	1:250	- +	- +	+ steigt bis 120°	-5-6, +8 h	Typ 2
	5'	1:40	1:100	± +	± +	+ steigt bis 90°§§	-5-6, +8 h	Typ 2,3
	10'	1:20	1:50	+	+	bleibt wie in 24h +60°	4 Std.	Typ 3
	15'	1:13	1:33	+	+	" " " " "	4 Std.	"
0,4	2'	1:75	1:187	+	+	bleibt wie in 24h +50°	3 Std.	Typ 3
	5'	1:30	1:75	+	+	steigt bis ca. + 50°	3 Std.	"
	10'	1:15	1:37	+	+	bleibt wie in 24h +30°	3 Std.	"
	15'	1:10	1:25	+	+	bleibt wie in 24h +45°	3 Std.	"
0,5	2'	1:60	1:150	+	+	bleibt wie in 24h +50°	3 Std.	Typ 3
	5'	1:24	1:60	+	+	steigt bis 50°	3 Std.	"
	10'	1:12	1:30	+	+	bleibt wie in 24h +30°	3 Std.	" §§§
	15'	1:5	1:20	+	+	bleibt wie in 24h +45°	3 Std.	" §§§
1,0	2'	1:30	1:75	+	+	bleibt wie in 24h 50°	3 Std.	Typ 3
	5'	1:12	1:30	+	+	bleibt wie in 24h 30°	2 Std.	" §§§
	10'	1:6	1:15	+	+	bleibt wie in 24h 30°	2 Std.	" §§§
	15'	1:4	1:10	+	+	kaum gekrümmt	2 Std.	" §§§
5,0	2'	1:6	1:15	+	+	bleibt wie in 24h 25°	2 Std.	Typ 3
	5'	5:12	1:6	vac.	vac.	vacat	-	§§§
	10'	5:6	1:3	vac.	vac.	vacat	-	vac.
	15'	5:4	1:2	vac.	vac.	vacat	-	vac.

Ablesungen 12, 24 und 48 Stunden nach der elektrischen Behandlung. - Zu jedem Versuch waren 5 Pflanzen verwendet; die Tabelle enthält Durchschnittswerte. - § rein + steigt bis 140°. - §§ rein + bleibt wie in 24 Stunden. - §§§ Schädigung sehr stark.

geht in 48 Stunden stark zurück. Die positiven Krümmungen der gereizten letzten 2,5 mm beginnen erst 8 - 10 Stunden nach der elektrischen Behandlung. Ähnlich wie beim Vorgang des geotropischen Ausgleichs der negativen Krümmungen ist zunächst ein Abwärtskrümmen der letzten mm der Wurzelspitze zu beobachten, jedoch krümmen sich die

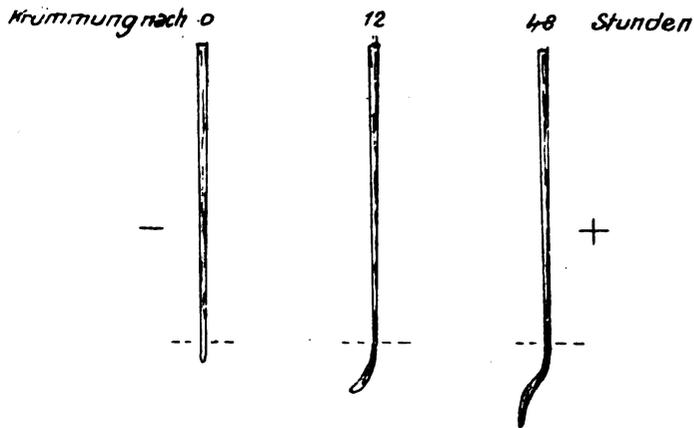


Fig. 14. Darstellung der negativen Krümmungen bei Wurzelspitzen-Reizung mit einer Elektrodenbreite von 2,5 mm.

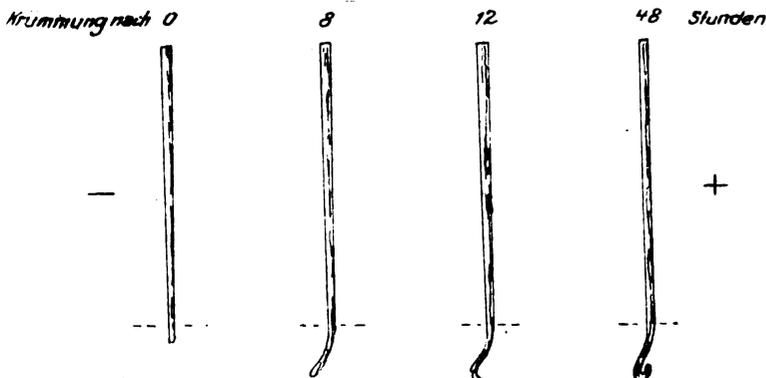


Fig. 15. Darstellung der negativ-positiven der Weise bemerkbar: Krümmungen bei Wurzelspitzen-Reizung, Elektrodenhöhe: ca. 2,5 mm.

Krümmungen.

2. Stromstärken von 0,075 - 0,1 Milliampère ergeben bei kurzer Einwirkungsdauer negative Krümmungen, bei längerer Einwirkungsdauer negative Krümmungen kombiniert mit positiven Krümmungen; ich nenne die Krümmungen "Hakenkrümmungen".

3. Stromstärken von 0,4 - 5,0 Milliampère ergeben bereits bei kurzer Einwirkungsdauer positive Krümmungen, bei längerer Einwirkungsdauer töten sie schliesslich die gereizte Wurzelzone ab, nachdem sich vorher noch Krümmungswinkel feststellen liessen.

Die Ergebnisse stehen im Einklang mit den in Abschnitt I gemachten Erfahrungen, sowie mit den älteren Beobachtungen BRUNCHHORSTs und GASSNERs.

Es muss jedoch darauf hingewiesen werden, dass die in diesem Abschnitt beobachtete negativ-positive "Hakenkrümmung" nicht mit der von BRUNCHHORST und GASSNER beschriebenen S-förmigen Krümmung verwechselt werden darf. Die sogenannte S-förmige Krümmung kommt, wie aus den Ausführungen GASSNERs hervorgeht, dadurch zustande, dass infolge der Einwirkung des elektrischen Stromes in der oberen ausgewachsenen

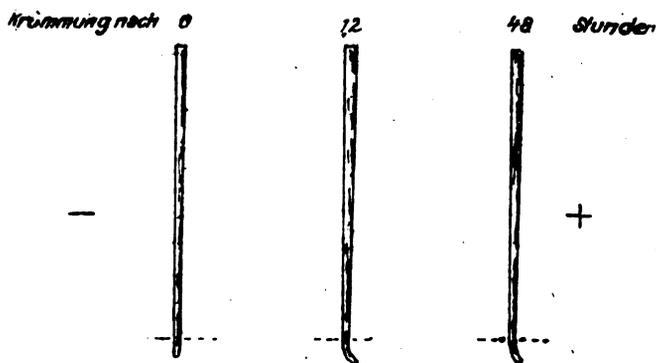
gereizten letzten 2,5 mm der Wurzelspitze in 24 Stunden völlig herum, sodass spitze Winkel von über 100° erreicht werden; in 48 Stunden können diese Winkel sogar bis 240° und 300° anwachsen. Die gereizten letzten 2,5 mm lassen eine deutliche Schädigung der Anodenseite der Wurzel erkennen.

Die Krümmungen des Typus 2 bestehen also aus einer negativen Krümmung, die kombiniert ist mit einer positiven Mutationskrümmung.

Typus 3. Rein positive Krümmungen umfassen nur die gereizten letzten 2,5 mm der Wurzelspitze. Sie sind bei Weiterkultur der Wurzeln in Wasser 2 + 3 Stunden oder 4 - 5 Stunden nach der Reizung sichtbar, je nach Grösse der angewendeten Strom-Menge. Der untere Schwellenwert liegt ungefähr bei 1:100 Milliampèrestunden auf den mm der Wurzellänge, der grösste Krümmungswinkel ist meist schon nach 24 Stunden erreicht. Eine Schädigung der gereizten Wurzelzone ist ausserordentlich deutlich, bei den höchsten der angewandten Strommengen, 1:15 und 1:10 Milliampèrestunden auf das mm der Wurzellänge, ist die gereizte Zone nach 24 Stunden fast von der übrigen Wurzel abgeschnürt und stirbt bei Weiterkultur ab. Die positiven Krümmungen sind Mutationskrümmungen, die Hand in Hand gehen mit Absterbe-Erscheinungen (Vergl. Fig. 16).

Die Einwirkung der verschiedenen Stromstärken macht sich also in folgenden

Wurzelzone eine positive Variationskrümmung eintritt, während später nach ca. 3-4 Stunden eine negative galvanotropische Krümmung in der wachstumsfähigen Zone stattfindet. Daher ist es durchaus einleuchtend, dass bei der hier angewendeten Wurzelspitzen-Reizung eine S-förmige Krümmung gar nicht infrage kommt; um diesen Unterschied zwischen den bei einer elektrischen Reizung der Wurzeln innerhalb einer leitenden Flüssigkeit und den bei direkter Reizung durch Anlegen der Elektroden an die Wurzeln beobachteten Krümmungen deutlich zu veranschaulichen, sei hier ein Überblick über die in beiden Fällen beobachteten Krümmungen noch einmal gegeben.



Ausserdem wird ein Vergleich der im stromdurchflossenen Wasser erzielten Krümmungen (Fig. 1) mit denen der oben erwähnten Typen (Fig. 14 - 16) zeigen, dass eine Verwechslung der sogenannten S-förmigen Krümmungen mit der "Hakenkrümmung" völlig ausgeschlossen

Fig. 16. Darstellung der rein positiven Krümmungen des Typus 3 bei Wurzelspitzen-Reizung, Elektrodenhöhe ca. 2,5 mm.

ist.

Bei elektrischer Reizung der in Wasser wachsenden Wurzeln wurden beobachtet	Bei direkter Reizung durch Anlegen der Elektroden an die Wurzeln selbst wurden beobachtet
Bei <u>geringen</u> Stromdichten: negat. Krümmungen	Bei <u>geringen</u> Strommengen: negative Krümmungen.
Bei <u>mittleren</u> Stromdichten: positive Variationskrümmungen kombiniert mit negativen Krümmungen.	Bei <u>mittleren</u> Strommengen: negative Krümmungen kombiniert mit positiven Nutationskrümmungen.
Bei <u>hohen</u> Stromdichten: positive Variationskr., kombiniert mit positiven Nutationskrümmungen	Bei <u>hohen</u> Strommengen: positive Nutationskrümmungen.

4. WEITERE VERSUCHE MIT WURZELSPITZENREIZUNG.

Die weiteren Untersuchungen unterschieden sich von den vorstehenden dadurch, dass die Grösse der aus den Glasröhrchen herausragenden Gelatinestückchen, zwischen denen die Wurzelspitze beim Stromdurchgang eingeklemmt lag, eine noch geringere war. Diese hatte in den weiteren Versuchen nur eine Höhe von 1,5 mm, sodass nur die letzten 1,5 mm, statt wie bisher die letzten 2,5 mm, der Wurzelspitze dem Strom ausgesetzt waren. Die Versuchs-Durchführung und die Dauer der Strom-Einwirkung waren gleich gewant wie in den vorstehenden Versuchen, die durch Tabelle V wiedergegeben sind; die beobachteten Krümmungen dagegen unterschieden sich, wie die folgende Tabelle VI zeigt, dadurch, dass rein positive Krümmungen, wie sie bei einer Elektrodenhöhe von 2,5 mm bei Strommengen von ca. 1:100 Milliampèrestunden pro mm der Wurzellänge an beobachtet wurden, auch bei den höchsten der angewendeten Strommengen nicht eintraten.

Wie aus Tabelle VI. hervorgeht, kamen nur folgende zwei Arten von Krümmungen in Betracht:

Typus a: Negative Krümmungen treten bei Weiterkultur der Wurzeln in Wasser 4 - 6 Stunden nach der Reizung ein bei Strommengen von 1:1500 bis 1:180 Milliampèrestunden pro mm der Wurzellänge. Nach 12 Stunden sind die Ablenkungswinkel von der Vertikalen sehr deutlich, in 24 - 48 Stunden nehmen sie an Stärke zu, oder gleichen sich durch geotropischen Einfluss mehr oder weniger aus. Die Krümmungen vom

Tabelle VI. Galvanotropische Krümmungen von *Lupinus luteus*. Versuchsanstellung: Die letzten ca. 1.5 mm der Wurzelspitze zwischen Gelatine-Elektroden. Einwirkungsdauer des Stromes schwankend zwischen 2 und 15 Minuten. Stromstärke in Milliampère. Weiterkultur der elektrisch behandelten Wurzeln in Wasser.

Stromstärke M.A.	Einwirkungs- Dauer M.A.h.	Reizmenge Stromge pro M.A.h.	Reizmenge Stromge pro M.A.h.	Art der Krümmung nach h		Verlauf der Krümmung bis zu 48 Stunden	Eintritt der Krüm- mung	Krüm- mungs- typus
				12	24			
0,03	2'	1:1000	1:1500	-	-	- geotrop. Ausgleich	4 - 5 Std.	Typ a
	5'	1:400	1:600	-	-	" "	4 - 5 "	"
	10'	1:200	1:300	-	-	" "	4 - 5 "	"
	15'	1:133	1:199	-	-	" "	4 - 5 "	"
0,075	2'	1:400	1:600	-	-	- geotrop. Ausgleich	4 - 5 Std.	Typ a
	5'	1:160	1:240	-	-	" "	4 - 5 Std.	"
	10'	1:80	1:120	-	- +	+ steigt bis ca. 180°	- 4-5h,+12h	Typ b
	15'	1:53	1:79	-	- +	+ steigt bis ca. 180°	- 4-5h,+12h	"
0,1	2'	1:300	1:450	-	-	- geotrop. Ausgleich	4 - 5 Std.	Typ a
	5'	1:120	1:180	-	-	" "	4 - 5 Std.	"
	10'	1:60	1:90	-	- +	+ steigt bis ca. 210°	- 4-5h,+12h	Typ b
	15'	1:40	1:60	-	- +	+ steigt bis ca. 180°	- 4-5h,+12h	"
0,2	2'	1:150	1:225	-	-	schwach geotrop. Ausgl.	4 - 5 Std.	Typ a
	5'	1:60	1:90	-	- +	+ steigt bis ca. 210°	- 4-5h,+12h	Typ b
	10'	1:30	1:45	-	- +	+ steigt bis ca. 180°	- 4-5h,+12h	"
	15'	1:20	1:30	-	- +	+ steigt bis ca. 160°	- 4-5h,+12h	"
0,3	2'	1:100	1:150	-	- +	+ steigt bis ca. 180°	- 4-5h,+12h	Typ b
	5'	1:40	1:60	-	- +	+ steigt bis ca. 180°	- 4-5,+12h	"
	10'	1:20	1:30	-	- +	+ steigt bis ca. 120°	- 4-5h,+12h	"
	15'	1:13	1:19	-	- +	+ steigt bis ca. 120°	- 4-5,+12h	"
0,4	2'	1:75	1:112	-	- +	+ steigt bis ca. 210°	- 4-5h,+12h	Typ b
	5'	1:30	1:45	-	- +	+ steigt bis ca. 110°	- 4-5h,+12h	"
	10'	1:15	1:22	-	- +	+ steigt bis ca. 90°	- 4-5h,+12h	"
	15'	1:10	1:15	-	- +	+ steigt bis ca. 90°	- 4-5h,+12h	" §
0,5	2'	1:60	1:90	-	- +	+ steigt bis ca. 150°	- 4-5h,+12h	Typ b
	5'	1:24	1:36	-	- +	+ steigt bis ca. 90°	- 4-5h,+12h	"
	10'	1:12	1:18	-	- +	+ steigt bis ca. 110°	- 4-5h,+12h	" §
	15'	1:8	1:12	-	- +	+ steigt bis ca. 90°	- 4-5h,+12h	" §
1,0	2'	1:30	1:45	-	- +	+ steigt bis ca. 160°	- 4-5h,+12h	Typ b
	5'	1:12	1:18	-	- +	+ steigt bis ca. 90°	- 4-5h,+12h	"
	10'	1:6	1:9	-	- +	+ steigt bis ca. 60°	- 4-5h,+12h	"
	15'	1:4	1:6	-	- +	+ steigt bis ca. 30°	- 4-5h,+12h	"
5,0	2'	1:6	1:9	-	- +	+ steigt bis ca. 30°	- 4-5h,+12h	Typ b §
	5'	5:12	5:18	vac.	vac,	vacat	-	vac
	10'	5:6	5:9	"	"	"	-	"
	15'	5:4	5:6	"	"	"	-	"

Ablesungen 12, 24 und 48 Stunden nach der elektrischen Behandlung. Zu jedem Versuch waren 5 Pflanzen verwendet; die obige Tabelle enthält Durchschnittswerte.
§ 1,5 mm stark geschädigt.

Typus a entsprechen den Krümmungen vom Typus 1, nur scheinen die Ablenkungswinkel beim Typus a grösser zu sein (Fig. 17).

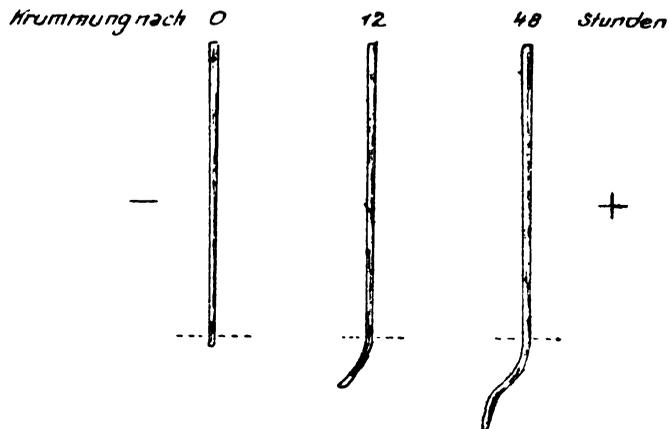


Fig. 17. Darstellung der negativen Krümmungen vom Typus a bei Wurzelspitzenreizung. Elektrodenhöhe ca 1,5 mm.

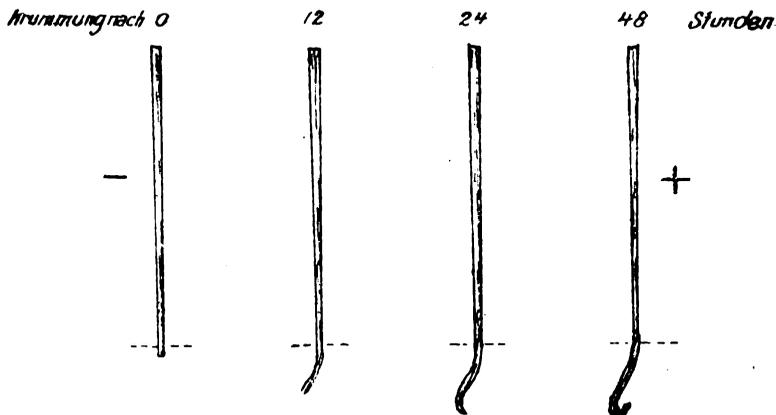


Fig. 18. Darstellung der negativ-positiven Krümmungen vom Typus b bei Wurzelspitzenreizung. Elektrodenhöhe ca, 1,5 mm.

zelt beobachtet.

Aus einem Vergleich der Tabellen V und VI ergibt sich, dass nicht die Stromstärke oder Strommengen schlechthin massgebend sind für das Eintreten der verschiedenen Krümmungen, sondern dass auch die Höhe und das Anlegen der Elektroden das Krümmungsergebnis mit bestimmt. Rein positive Nutationskrümmungen wurden nur beobachtet, wenn die Reizzone 1,5 mm von der Wurzelspitze ab überstieg, für die negativen Krümmungen dagegen sind offensichtlich die letzten 1,5 mm der Wurzelspitze die wichtigsten. Das weist, wie hier schon erwähnt sei, in Übereinstimmung mit GASSNER auf die Perception des negativen Galvanotropismus durch die Wurzelspitze hin.

5. DAS LÄNGENWACHSTUM ELEKTRISCH GEREIZTER WURZELN.

Im Hinblick darauf, dass GASSNER den Galvanotropismus als Spezialfall des Traumatotropismus erklärte, also eine Schädigung der Wurzel als eigentlichen Grund des Galvanotropismus ansah, mussten Wachstumsmessungen, die einen Einblick in ein etwaige Schädigung gestatten, wünschenswert erscheinen. In den folgenden Versuchen

Typus b. Negative Krümmungen kombiniert mit nachfolgenden positiven Krümmungen. - Der untere Schwellenwert dieser Krümmungen liegt bei ca. 1:150 Milliampèrestunden pro mm der Wurzellänge, die obere Grenze konnte nicht festgestellt werden, da die Gelatine der Elektroden bei Strommengen über 1:6 Milliampèrestunden pro mm der Wurzellänge zu stark zersetzt wurde. Die negative Krümmung ist die zeitlich erste, sie beginnt bei Weiterkultur der Wurzeln in Wasser 4 - 6 Stunden nach der elektrischen Reizung. In 12 Stunden sind die erreichten Winkel deutlich abzulesen; nach 12 Stunden und später beginnt die positive Krümmung der gereizten Zone. In 24 Stunden können Winkel bis zu 90° erreicht werden, die in 48 Stunden bis zu 180° und mehr ansteigen (Fig. 18). Die Krümmungen zeigen sehr grosse Ähnlichkeit mit den Krümmungen vom Typus 2, doch scheinen bei Typus b die negativen Winkel grösser zu sein, während die positiven Krümmungswinkel nicht so hohe Werte erreichen wie beim Krümmungstypus 2.

Bei mittleren Strommengen ist eine geringe Schädigung der gereizten Zone wahrzunehmen, bei Strommengen oberhalb von 1:18 Milliampèrestunden pro mm der Wurzellänge ist die Schädigung der letzten 1,5 mm sehr stark und die Winkel nehmen ab. Die Krümmungen des Typus b bestehen aus einer negativen Krümmung die kombiniert ist mit einer positiven Nutationskrümmung. Rein positive Krümmungen wurden nur verein-

sind daher 4,5 - 5,5 cm lange Wurzeln von *Lupinus luteus* durch direktes Anlegen v. Elektroden elektrisch gereizt und darauf in Wasser weiterkultiviert; die Wurzeln selber trugen im Abstand von 30 mm von der Wurzelspitze eine Taschemarke, der Längenzuwachs wurde nach 14-stündiger Weiterkultur festgestellt. Bei gekrümmten Wurzeln wurde die mittlere Axe gemessen. Die Zahl der Versuchspflanzen betrug in jedem Fall 5, jeder Versuch wurde durch 5 Kontrollen gestützt. Die Höhe der Stirnfläche der aus den Glasröhrchen herausragenden Gelatinestückchen betrug ca. 2,5 mm. Die Stromstärke wurde zwischen 0,03 und 1 Milliampère variiert. Die Einwirkungsdauer des Stromes schwankte zwischen 2 und 15 Minuten. In der folgenden Tabelle VII sind die durchschnittlichen relativen Zuwachsgrößen aufgrund der ausgeführten Messungen ermittelt und wiedergegeben.

 Tabelle VII. Relative Zuwachsgrößen der Wurzeln von *Lupinus luteus* nach elektrischer Reizung. Versuchsanordnung: Die letzten ca. 2,5 mm der Wurzelspitze liegen zwischen Gelatine-Elektroden. Stromstärke in Milliampère. Einwirkungsdauer des Stromes in Minuten. Weiterkultur der elektrisch behandelten Wurzeln in Wasser. Ablegung der Zuwachswerte 24 Std. nach der elektr. Reizung. Durchschnittswerte von je 5 Wurzeln.

Stromstärke M.A.	Durchschnittliche relative Zuwachsgröße der Wurzeln nach elektrischer Reizung, Reizdauer			
	2'	5'	10'	15'
0 = Kontrolle	100	100	100	100
0,03	ca. 100%	ca. 100%	ca. 100%	93%
0,075	ca. 100%	83%	65%	73%
0,1	93%	87%	90%	46%
0,2	75%	62%	59%	44%
0,3	75%	52%	49%	27%
0,4	55%	34%	22%	15%
0,5	26%	23%	15%	5%
1,0	27%	10%	4%	4%

Anmerkung: Zuwachsgröße der Kontrolle jeweils gleich 100 gesetzt. Nur jeweils gleichzeitig und bei gleicher Temperatur durchgeführte Versuche in unmittelbarem Vergleich gesetzt und auf die Kontrollen berechnet.

Die Ergebnisse der Tabelle VII zeigen ein gesetzmässiges Abfallen der Zuwachsgrößen mit Zunahme der Stromstärke und Zunahme der Einwirkungsdauer. Bei genügend langer Einwirkungsdauer wirkt auch die schwächste der angewendeten Stromstärken von 0,03 M.A. bereits hemmend, während Stromstärken von 0,1 M.A. an aufwärts bereits bei einer Einwirkungsdauer von 2 Minuten deutlich schädlich wirken. Die Hemmungen sind teilweise ganz ausserordentliche, sie erreichen bei höheren Stromstärken und längerer Einwirkungsdauer Werte bis 96%, also fast völlige Wachstums-Unterdrückung.

Im weiteren Versuchen wurden unter sonst gleichen Bedingungen auch Längenzuwachs-Messungen nach einer Reizung der Wurzeln mit Elektroden von 1,5 mm Höhe angestellt. Diese Versuche ergaben geringere Wachstums-Hemmungen.

Von besonderem Interesse ist ein Vergleich der in Tabelle VII enthaltenen Ergebnisse mit den weiter oben in Tabelle V gefundenen Krümmungen. Dieser Vergleich zeigt ganz unzweifelhaft, dass auch Stromstärken und Einwirkungszeiten, die negative Krümmungen hervorrufen, bereits deutlich hemmend wirken, also schädlich sind, worauf später noch einzugehen sein wird. Die Tatsache, dass Strommengen, die negative Krümmungen bewirken, eine in einer Wachstums-Hemmung sich äussernde Schädigungswirkung bedingen, weist selbstverständlich darauf hin, dass auch bei den negativen Krümmungen die Schädigung der Wurzel mit berücksichtigt werden muss.

Entsprechende Messungen liegen bei den Autoren, die sich mit dem Galvanotro-

pismus beschäftigen, nicht vor. Immerhin deuten gewisse Beobachtungen von GASSNER z.B. darauf hin, dass die obigen ermittelten Werte mit den früheren Versuchsergebnissen dieses Autors in Einklang stehen. Auch von anderen Autoren sind Längenmessungen durchgeführt, die ebenfalls eine Schädigungswirkung des Stromes ergeben. Allerdings war die Stromzuführung hier eine andere. Daher lassen sich die in den Versuchen von H. F. A. MEIER gefundenen Schädigungswerte nicht in unmittelbarem Vergleich mit den obigen Zahlen setzen. Die Versuchsanordnung war insofern eine verschiedene, als der Strom die Wurzel der Länge nach durchfloss. Bei dieser Versuchsanordnung war für *Pisum* bereits bei einer Stromstärke von 0,3 Milliampère und 2 Minuten Dauer = 1:100 Milliampèrestunde auf die ganze Wurzel eine vollständige Sistierung des Wachstums beobachtet. Neben der unzweifelhaft bedeutenderen Empfindlichkeit der Erbsenwurzel gegen den elektrischen Strom muss vor allem die verschiedene Versuchstechnik zur Erklärung der abweichenden Ergebnisse herangezogen werden. Derselbe Strom beeinflusst, beim Durchfliessen der Längsaxe der Wurzel, auf diesem längeren Wege das Wachstum intensiver als auf dem Querwege. Die gleiche Erfahrung wurde, wie oben erwähnt, bei einer Reizung der Wurzeln durch Anlegen von Gelatine-Elektroden von verschieden hoher Stirnfläche gemacht. Es zeigte sich auch hier, dass bei einer Elektrodenhöhe von 2,5 mm die Wachstumshemmungen wesentlich grösser waren, als bei einer Reizung mit einer Elektrodenhöhe von 1,5 mm.

Im Übrigen wurden mit *Lupinus luteus* in ähnlicher Versuchstechnik wie bei H. F. MEIER angegeben, einige Versuche durchgeführt, indem der negative Pol mit den Kotedonen fest verbunden, der positive Pol aber an die Wurzelspitze seitlich angelegt wurde (Fig. 19). Gesetzmässige Ergebnisse einer Beeinflussung des Längenwachstums der Wurzeln standen mit den obigen Feststellungen in Einklang.

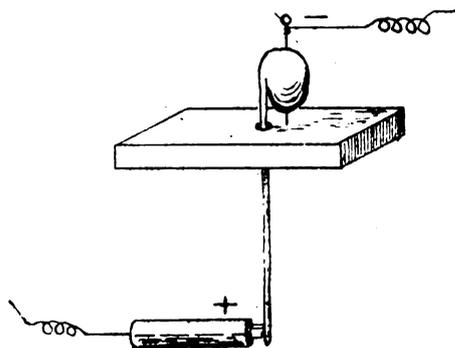


Fig. 19. Darstellung des Anlegens d. Elektroden zur Stromdurchführung in der Längsaxe der Wurzel.

6. DAS REIZMENGENGESETZ.

Es war oben bereits darauf hingewiesen, dass es durch die Methode einer direkten Reizung der Wurzeln durch Anlegen der Elektroden möglich war, den Reiz genau zu lokalisieren und die auf die einzelne Wurzel wirkende absolute Strommenge genau festzustellen. Damit war die

Möglichkeit einer Prüfung auf Giltigkeit des Reizmengengesetzes gegeben.

Schon aus den älteren Untersuchungen GASSNERS ging hervor, dass die beobachteten Krümmungen in bestimmter Weise von der Grösse der Stromdichte und ihrer Einwirkungszeit, also von der Strommenge, abhängig waren, insofern, als bei höheren Stromdichten und bei kürzerer Einwirkungszeit die gleichen Krümmungen hervorgerufen wurden, wie bei niederen Stromdichten und längerer Einwirkungszeit. Sehr geringe Stromdichten bewirken überhaupt keine Krümmungen, in diesem Fall war also d. Intensität des Reizes nicht gross genug, um eine Reaktion hervorzurufen, die Präsentationszeit war nicht erreicht. Diese Beobachtungen GASSNERS sprechen unzweifelhaft in dem Sinne, wie JOST (22, p. 638) es sagt: "es scheint fast, als ob auch hier das Reizmengengesetz Giltigkeit habe".

In dieser Hinsicht gestatteten nun die Versuche mit direktem Anlegen der Elektroden an die Wurzeln, einen klaren Einblick. In den Versuchen, die den obigen Tabellen V und VI zugrunde liegen, sind die zur Auslösung der verschiedenen Krümmungen erforderlichen Einwirkungszeiten bei den verschiedenen Stromstärken angeführt und daraus das Produkt aus Einwirkungszeit und Stromstärke, also die Reizmenge, berechnet. Der Vergleich der erhaltenen Werte zeigt, dass in der Tat das Reizmengengesetz für galvanotropische Krümmungen innerhalb weiter Grenzen Giltigkeit hat. Allerdings konnte für die negativ galvanotropischen Krümmungen die geringste Reizmenge, also die Präsentationsmenge, nicht festgestellt werden, weil d. Apparatur eine Messung von Stromstärken unter 0,03 M.A. nicht gestattete. Wenn wir

aber den Übergang von negativen Krümmungen zu negativ-positiven "Hakenkrümmungen" zugrunde legen, so ergeben sich hier unzweifelhaft Gesetzmässigkeiten in dem Sinne, dass gleiche Strommengen gleiche Krümmungen bewirken. Es mögen folgende Ergebnisse aus den Tabellen V und VI als Beispiele dienen:

Nach Tabelle V liegt der Übergang von - Krümmungen zu + Krümmungen bei Stromstärken von:

0,03 M.A.	bei einer Einwirkungsdauer von über 15'	=	Strommengen über 1:333 M.A.h
0,075 "	" " " " " ca. 10'	=	" unter 1:200 "
0,1 "	" " " " " 5'	=	" ca. 1:300 "
0,12 "	" " " " " 2'	=	" weit über 1:375 "
0,3 "	" " " " " 2'	=	" unter 1:250 "
0,4 "	" " " " " unter 2'	=	" weit unter 1:187 "

und höher.

Nach Tabelle VI liegt der Übergang von - Krümmungen zu + Krümmungen bei Stromstärken von:

0,03 M.A.	bei einer Einwirkungsdauer von über 15'	=	Strommengen über 1:198 M.A.h
0,075 "	" " " " " ca. 10'	=	" unter 1:120 "
0,1 "	" " " " " 10'	=	" weit unter 1:90 "
0,2 "	" " " " " 5'	=	" " 1:90 "
0,3 "	" " " " " 2'	=	" ca. 1:150 "
0,4 "	" " " " " unter 2'	=	" weit unter 1:112 "

und höher.

Das Auftreten der negativ-positiven "Hakenkrümmung" liegt bei einer Reizung der letzten 2,5 mm der Wurzelspitze (Tabelle V) um 1:300 M.A.h, in den Versuchen der Tabelle VI bei Reizung der letzten 1,5 mm der Wurzelspitze etwa um 1:150 M.A.h. Es kann daher im Hinblick auf die angewandten verschiedenen Strommengen und die bei gleichen Strommengen erhaltenen übereinstimmenden Ergebnisse keinem Zweifel unterliegen, dass das Reizmengengesetz auch für die galvanotropischen Krümmungen Giltigkeit besitzt.

III. DIE WIRKUNGSART DES ELEKTRISCHEN STROMES.

1. DAS VERHALTEN DER STATOLITHENSTÄRKE BEIM DURCHGANG DES ELEKTRISCHEN STROMES.

Aufgrund der älteren Untersuchungen von BRUNCHHORST und GASSNER sowie der vorstehenden Versuche kann es keinem Zweifel unterliegen, dass der negative Galvanotropismus eine Reizerscheinung ist, die den übrigen tropistischen Bewegungen der Wurzeln in jeder Weise an die Seite zu stellen ist. Die Perzeption des Reizes erfolgt unzweifelhaft durch die Wurzelspitze. Die Frage jedoch, in welcher Weise der elektrische Strom als Reiz wirkt, ist bisher nicht restlos geklärt. Da die Perzeption in ähnlicher Weise erfolgt, wie die Perzeption des geotropischen Reizes, nämlich durch die Wurzelspitze, musste natürlich auch die Möglichkeit erwogen werden, dass die beiden Erscheinungen, der Geotropismus und der Galvanotropismus, auf die gleichen Ursachen zurückzuführen sind.

Die Perzeption des geotropischen Reizes erfolgt mit einer an Sicherheit grenzenden Wahrscheinlichkeit aufgrund der Untersuchungen von HABERLANDT (16), NEMEC (29) und ihren Schülern in der Weise, dass die in den Zellen der Wurzelspitze befindliche Statolithenstärke verlagert wird und dadurch ein Reiz auf die Wurzelzellen ausgeübt wird. Eine solche Verlagerung findet bei geotropischer Reizung dadurch statt, dass die Wurzeln aus der normalen Gleichgewichtslage gebracht werden. Es besteht nun die Möglichkeit, dass eine ähnliche Verlagerung der Statolithenstärke auch durch den elektrischen Strom bewirkt wird, zumal da wir einerseits durch NEMEC und HABERLANDT wissen, dass die Statolithen leicht beweglich sind und da wir andererseits wissen, dass Stärkekörner durch den elektrischen Strom bewegt werden können. Denn DU BOIS-REYMOND (10) hat die kataphoretische Wanderung von Stärkekörnern in Kartoffelscheiben festgestellt und JÜRGENSEN (20) konnte eine kataphoretische Wanderung von Stärkekörnern in wässrigen Lösungen beobachten. Es musste daher

die Möglichkeit berücksichtigt werden, dass eine ähnliche Verlagerung bei einer elektrischen Reizung in den Statolithenzellen der Wurzelspitze vorkommt, mit andern Worten, dass der Galvanotropismus nichts weiter darstellt, als einen Spezialfall des Geotropismus und auch wie dieser auf Statolithen-Verlagerung zurückzuführen wäre. Der Untersuchung dieser Möglichkeit dienten die folgenden Versuche:

Es wurden zu diesem Zwecke 40 - 60 mm lange Wurzeln von *Vicia Faba*, die sich durch ihre Grösse und den gut ausgebildeten Statolithenapparat für diese Versuche als besonders geeignet erwiesen, dem Einfluss des elektrischen Stromes in der Weise ausgesetzt, dass Gelatine-Elektroden, mit einer Stirnfläche von 3 mm Höhe, wie in allen vorstehenden Versuchen seitlich an die Wurzelspitze angelegt wurden. Die Stromstärke schwankte zwischen 0,03 und 2 Milliampère bei einer Reizdauer von jeweils 5 Minuten. Die mikroskopische Untersuchung der gereizten Wurzeln erfolgte teils sofort nach Strom-Durchgang, teils nach 6-stündiger Weiterkultur der Wurzeln in Wasser; sie fand nach WINKLER (41) in der Weise statt, dass Handschnitte mit Chloralhydrat-Jodlösung (5 Teile Chloralhydrat und 2 Teile Wasser und einige Tropfen alkohol. Jodlösung) aufgehellt und gleichzeitig gefärbt wurden (41, p. 527).

Bei ungereizten Wurzel lagen die Stärkekörner in den Zellen der Wurzelhaube meist in gleicher Höhe dicht zusammengedrängt an der untersten Wand der Zellen, zu mindest aber so, dass sie nur das unterste Drittel der Zellen füllten. Eine Ausnahme bildeten nur die Wandzellen der Wurzelhaube, bei denen die Stärkekörner oft im obersten Drittel der Zelle oder sonst unregelmässig lagen. Auf das Vorkommen unregelmässig gelagerter Stärkekörner in den Zellen der Wurzelhaube hat nach HABERLANDT bereits NEMEC (16) hingewiesen und diese Erscheinung folgendermassen erklärt: "Die in der Haubenspitze positiv geotropischer Haupt- und Nebenwurzeln auftretenden Stärkekörner sind die unbeweglich gewordenen Statolithen der Kolumella, deren oberste resp. älteste Zellen höchst wahrscheinlich ihr Perzeptionsvermögen ganz verloren haben und nurmehr eine mechanische resp. schützende Rolle spielen" (16, p. 459). Daher dürfen für geotropische Beobachtungen nur die inneren Zellen der Kolumella berücksichtigt werden und sind den folgenden Beobachtungen ausschliesslich zugrunde gelegt.

Bei den elektrisch gereizten Wurzeln müsste, nach der obigen Erwägung, zur Erzielung negativ galvanotropischer Krümmungen eine Verlagerung der Stärkekörner in der Strom-Richtung erfolgen, jedoch ergaben alle Beobachtungen übereinstimmend, dass der Statolithenapparat nicht die geringste Beeinflussung im Sinne einer Verschiebung der Stärkekörner nach dem negativen Pol zu erkennen lässt. Die Statolithen lagen vielmehr ganz gleichmässig in dem untern Drittel der Zellen. Bei der Untersuchung derjenigen Wurzeln, welche nach der Reizung 6 Stunden weiter kultiviert wurden, und je nach der angewandten Strommenge negativ galvanotropische oder positive Krümmungen aufwiesen, ergaben sich zwar Verlagerungen der Stärkekörner, jedoch waren diese ausschliesslich geotropischer Natur.

Es lässt sich daher mit Bestimmtheit sagen, dass der negative Galvanotropismus nicht im Sinne einer geotropischen Reizung durch Beeinflussung des Statolithenapparates zustande kommt.

Eine gewöhnliche kataphoretische Verlagerung der Stärkekörner kann im übrigen auch nicht die Ursache der negativ galvanotropischen Krümmung sein, weil nach den Beobachtungen von JÜRGENSEN (20) die Fortbewegung der Stärkekörner durch die Einwirkung des elektrischen Stromes sich in der Richtung nach dem positiven Pol zu vollzieht, eine Bewegung nach dem negativen Pol aber die Grundlage für den negativen Galvanotropismus sein würde. Ausserdem kommt noch ein anderes Moment hinzu, auf das im folgenden Abschnitt näher einzugehen ist.

2. DER VISKOSITÄTSZUSTAND DES CYTOPLASMAS BEI ELEKTRISCHER REIZUNG.

Der Viskositätszustand des Cytoplasmas und seine Bedeutung für den Organismus ist erst in den letzten Jahren Gegenstand eingehender Forschungen geworden. Er müsste bei den vorliegenden Untersuchungen deshalb ebenfalls berücksichtigt werden, weil eine in wässrigen Lösungen, also in Lösungen geringen Viskositätsgrades, zu beobachtende kataphoretische Fortbewegung der Stärkekörner durch den elektrischen Strom, nach den Versuchen des vorigen Abschnittes, nicht festzustellen war,

während andererseits die Viskosität des Cytoplasmas an sich keine derartig hohe sein konnte, dass eine Bewegung der Stärkekörner überhaupt ausgeschlossen war, denn auch die elektrisch gereizten Wurzeln zeigten 6 Stunden nach der Reizung wieder geotropische Verlagerungen der Stärkekörner. Das Unterdrücken der kataphoretischen Stärkebewegung im Gegensatz zum Vorhandensein der geotropischen Statolithenverlagerung liess den Gedanken an eine vorübergehende während des Strom-Durchganges eintretende Viskositäts-Steigerung des Cytoplasmas aufkommen, welche die Bewegungsfähigkeit der Stärkekörner vorübergehend zu beeinträchtigen schien. Es würde sich dann um eine vorübergehende Starre-Erscheinung handeln, wie sie von HEILBRONN (19), WEBER (39) und andern Forschern durch die verschiedensten Momente (Wärme, Narkose etc.) erzielt wurden.

Die Untersuchung der Viskositätsschwankungen erfolgte nach der von WEBER (39) und andern Autoren bereits angewendeten Methode der Stärkekornverlagerung durch Zentrifugieren in der Weise, dass Wurzeln von *Vicia Faba* teils sofort, teils unmittelbar nach einer elektrischen Reizung zentrifugiert und auf Längsschnitten, nach Aufhellen mit Chloralhydrat-Jodlösung, auf die Lage der Statolithen mikroskopisch untersucht wurden. Das Zentrifugieren erfolgte in der Weise, dass die Zentrifugalkraft auf die vorher normal geotropisch gewachsenen Wurzeln in der der Schwerkraft entgegengesetzten Richtung zur Einwirkung gebracht wurde. Die Zentrifugalkraft betrug bei einer Tourenzahl von 420 pro Min. und einem Radius $r = 3,1$ cm ca. 30 gr. Die Einwirkungsdauer des Zentrifugierens betrug 2 Minuten. Als Versuchsmaterial diente wieder *Vic. Faba*. Nach einer Zentrifugierung der angegebenen Stärke erwiesen sich alle Stärkekörner der Wurzelhaube im Sinne der Zentrifugalkraft verlagert.

Ganz anders verhielten sich jedoch die elektrisch gereizten Wurzeln. Die Stromzuführung erfolgte wieder in der Weise, dass Gelatine-Elektroden seitlich an die Wurzelspitze angelegt wurden und der Strom auf die Wurzelspitze 5 Minuten einwirkte. Die Stromstärke schwankte zwischen 0,2 und 2,2 Milliampère. Die Anwendung höherer Strommengen war im Hinblick auf eine Zersetzung der Gelatine und auch im Hinblick auf zu starke Schädigungserscheinungen an der Wurzel nicht möglich. Die Wurzeln wurden sofort nach Strom-Durchgang zentrifugiert und auf Handschnitten mikroskopisch untersucht. Im Gegensatz zu den nicht elektrisch gereizten Wurzeln erwiesen sich hier die Statolithen unverlagert. Die Haupt-Ergebnisse sind in Tabelle VIII wiedergegeben.

Aus den in dieser Tabelle niedergelegten Beobachtungen folgt, dass in der Tat durch Einwirkung des elektrischen Stromes auf die Wurzelspitzen eine Viskositäts-erhöhung des Cytoplasmas bedingt wird, die sich durch die Zentrifugierungsmethode eindeutig nachweisen lässt. Diese Erhöhung des Viskositätszustandes muss andererseits reversibel sein, da elektrisch gereizte Wurzeln nach einer Weiterkultur doch wieder geotropische Krümmungen anzuführen vermögen, vorausgesetzt, dass die Schädigung durch den Strom keine zu starke war und nicht zur Abtötung des Vegetationskegels führte.

Nach Abschluss dieser Untersuchungen erschien eine Arbeit von BERSA und WEBER (3), in der ebenfalls reversible Viskositäts-Erhöhen des Cytoplasmas durch den elektrischen Strom, allerdings an einem andern Objekt, den Epikotylen von *Phaseolus multiflorus* und mit feinerer Methodik nachgewiesen wurde. Die obigen Ergebnisse stehen mit den Resultaten von BERSA und WEBER in bester Übereinstimmung. Nur in einem Punkt scheint mir eine Bemerkung notwendig. BERSA und WEBER werfen im Anschluss an ihre Feststellung die Frage auf, inwie weit der Galvanotropismus auf die verschiedene Viskositätsänderung an den verschiedenen Polseiten der Wurzel zurückzuführen wäre (3, p. 257). Beobachtungen in dieser Richtung konnten von mir nicht gemacht werden, weder wurde beobachtet, dass innerhalb der einzelnen Zellen polare Verschiedenheiten der Stärkeverlagerung vorlagen, noch konnte festgestellt werden, dass die der einen Polseite zu gelagerten Zellen der Wurzelhaube sich anders verhielten als die der entgegengesetzten Seite.

=====

Tabelle VIII. Viskositätserhöhung des Cytoplasmas in der Wurzelspitze von *Vicia Faba* durch Einwirkung des elektrischen Stromes. - Versuchsordnung: Die Wurzelspitze wurde dem Querdurchgang des Stromes zwischen Gelatine-Elektroden von 2 mm Breite ausgesetzt. Unmittelbar nach Strom-Durchgang wurden die Wurzeln zentrifugiert. Die Stromstärke schwankte zwischen 0,2 - 2,2 Milliampère. - Einwirkungs-dauer des Stromes = 5 Minuten, - Einwirkungs-dauer der Zentrifugalkraft = 2 Minuten. Zentrifugalkraft 30 g entspricht einem Radius $r = 3,1$ cm und einer Tourenzahl von 420 pro Minute.

Stromstärke in Milliampère	Einwirkungs-dauer d. Str.	Einwirkungs-d. d. Zentrifug.	Lage der Stärkekörner
Kontr. unbehandelt 0,2	- 5'	2' 2'	üb. d. ganze Zelle verstreut meist an d. untern Zellwand
Kontr. unbehandelt 0,4	- 5'	2' 2'	über d. Zelle zerstreut meist an d. untern Zellwand
Kontr. unbehandelt 0,5	- 5'	2' 2'	über d. Zelle verstreut im untern Drittel d. Zelle
Kontr. Unbehandelt 0,7	- 5'	2' 2'	über d. Zelle zerstreut im untersten Drittel d. Zellen
Kontr. unbehandelt 1,2	- 5'	2' 2'	über d. Zelle zerstreut meist an d. untern Zellwand
Kontr. unbehandelt 1,5	- 5'	2' 2'	über d. Zelle zerstreut, teil- weise im oberen Drittel im untern Drittel d. Zelle
Kontr. unbehandelt 1,8	- 5'	2' 2'	über d. Zelle zerstreut meist im untern Drittel
Kontr. unbehandelt 2,2	- 5'	2' 2'	über d. Zelle zerstreut meist an d. untern Zellwand

=====

3. DIE MIKROSKOPISCH FESTSTELLBARE VERÄNDERUNG DER MIT ELEKTRISCHEM STROM GEREIZTEN WURZELN.

a. Allgemeines und Methodik.

Wir wissen bereits durch die älteren Untersuchungen von JÜRGENSEN (21) und KÜHNE (25) sowie durch die neueren Feststellungen von MEIER (27) und HARDY (18), dass der elektrische Strom beim Durchgang durch pflanzliche Zellen Veränderungen hervorruft, die mikroskopisch feststellbar sind. Es musste nahe liegen, durch eine genauere mikroskopische Untersuchung der elektrisch behandelten Wurzeln einen Einblick in die Wirkungsweise des elektrischen Stromes und damit in das Zustandekommen der galvanotropischen Krümmungen zu gewinnen. Vor allem war aus diesen mikroskopischen eine endgiltige Beantwortung der Frage zu erhoffen, ob die seiner Zeit von GASSNER gegebene Erklärung des Galvanotropismus als Spezialfall des Traumatropismus den tatsächlichen Verhältnissen gerecht wird oder nicht,

Die elektrische Reizung der Wurzeln wurde in der gleichen Weise durchgeführt, wie in den bisher erwähnten Versuchen. Als Versuchsmaterial diente wieder *Vicia Faba*. Würden die Elektroden an die letzten 3 mm der Wurzelspitze angelegt, so wirkte der Strom auf eine Wurzelzone, die in ihrem oberen Teil einen Querschnitt von ca. $(0,6) \mu\text{mm}$, in ihrem untern Teil dagegen einen solchen von etwa $(0,2) \mu\text{mm}$ hatte.

Daraus folgt, dass die Stromdichte in den einzelnen Teilen nicht gleich gehalten werden kann. Aber auch in einer bestimmten Höhe ist die Strombeeinflussung innerhalb der Querschnittsfläche verschieden (Vergl. Fig. 20).

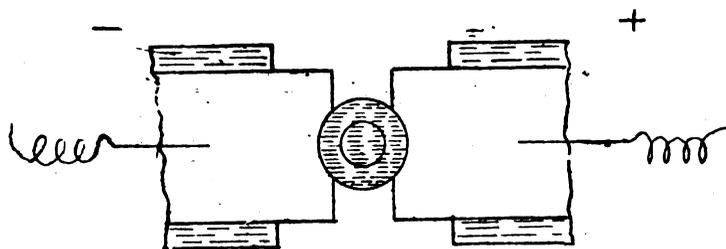


Fig. 20. Schematisierte Darstellung des Stromverlaufs auf dem Wurzelquerschnitt.

in den bisherigen Versuchen, die Stromstärke schwankte von 0,1 bis 1 Milliampère, die Einwirkungsdauer zwischen 1 und 15 Minuten. Nach Strom-Durchgang zeigte sich an der Berührungsstelle der Anode ein glasiger Fleck, bei höheren Stromstärken ein schwacher weisser Fleck an der Zellmembran, der von einer glasigen Zone ungefähr halbkreisförmig umgeben war; ausserdem wurde bei Stromstärken von 0,2 M.A. aufwärts an der Anoden- und Kathodenseite ein Wasseraustritt beobachtet. Die Wurzeln wurden teils sofort, nach Stromdurchgang, teils nach 12-stündiger Weiterkultur in Wasser, in Alkohol-Eisessig fixiert, eingebettet und mit dem Mikrotom geschnitten. Die erhaltenen Schnitte wurden in bekannter Weise mit Safranin-Gentianaviolett-Orange G ausgefärbt und mit Kontrollen verglichen.

b. Beobachtungen an den sofort nach Stromdurchgang fixierten Wurzeln.

Die normale Zelle in den untersten 3 mm der Wurzelspitze von *Vicia Faba* ist gewöhnlich von Protoplasma ganz ausgefüllt. Der Zellkern liegt in der Mitte und zeigt 1 oder 2 Nukleoli meist in gleichmässigem Chromatingehalt. (Vergl. Fig. 21, a). Bei manchen Zellen jedoch wird ein heller Raum um den Nukleolus beobachtet, der, wie TISCHLER (38) erklärt, durch eine Kontraktion des Kernes im gewählten Fixiermittel hervorgerufen wird (38, p. 82).

Bei Beurteilung des mikroskopischen Bildes der elektrisch behandelten Wurzeln ist zu berücksichtigen, dass sich die absolute Grösse der auf die einzelnen Zellen entfallenden Strommengen schon infolge des oben erwähnten ungleichen Querschnitts der gereizten Wurzelzone nicht berechnen lässt. Es muss daher im folgenden von der Mitteilung absoluter Strommengen pro Zelle Abstand genommen werden. Die Stromwirkung lässt sich vielmehr nur in der Weise charakterisieren, dass Zellen, die in bezug auf den Strom gleiche topographische Lage aufweisen, auf ihr Verhalten verschiedenen hohen Strommengen gegenüber untersucht wurden, wie es z.B. durch die späteren Beobachtungen zugrunde liegenden Abbildungen 23a - 25a veranschaulicht wird. Es ergab sich hierbei, dass von der normalen, unbehandelten Zelle ausgehend, bis zur vollständig getöteten Zelle, sich insgesamt 5 Grade von Schädigung unterscheiden lassen:

Grad 1: Cytoplasma unverändert; Kern: Das Chromatin innerhalb der Kernhöhle beginnt sich an der Kern-Anodenseite zusammenzuballen, dadurch entsteht um den Nukleolus eine Vakuole (Fig. 21,1).

Grad 2: Cytoplasma unverändert. Kern: Das Chromatin legt sich in breiten Streifen der der Anode zugekehrten Kernwand an, der nach MEYER (26, p. 193) spezifisch schwerere Nukleolus liegt noch in der Mitte der Zelle (Fig. 21,2).

Grad 3: Cytoplasma unverändert. Kern: Der Nukleolus ist auch in der Anodenrichtung verlagert und liegt dem Chromatin an, das sichelförmig an der Kern-Anodenwand

Da in den folgenden Versuchen nur der untere Teil der Wurzelspitze durch Anlegen von Gelatine-Elektroden elektrisch gereizt wurde, sei die zwischen den Elektroden liegende Wurzelzone von 3 mm Höhe als "Durchstömungsgebiet" bezeichnet. Die der Anode zugewandte Wurzelseite bis zum Zentralzylinder sei als "Wurzelkathodenseite" bezeichnet. Innerhalb jeder einzelnen Zelle wurde von "Zellanodenseite" und "Zellkathodenseite" gesprochen.

Die angewandten Strommengen waren ungefähr die gleichen wie

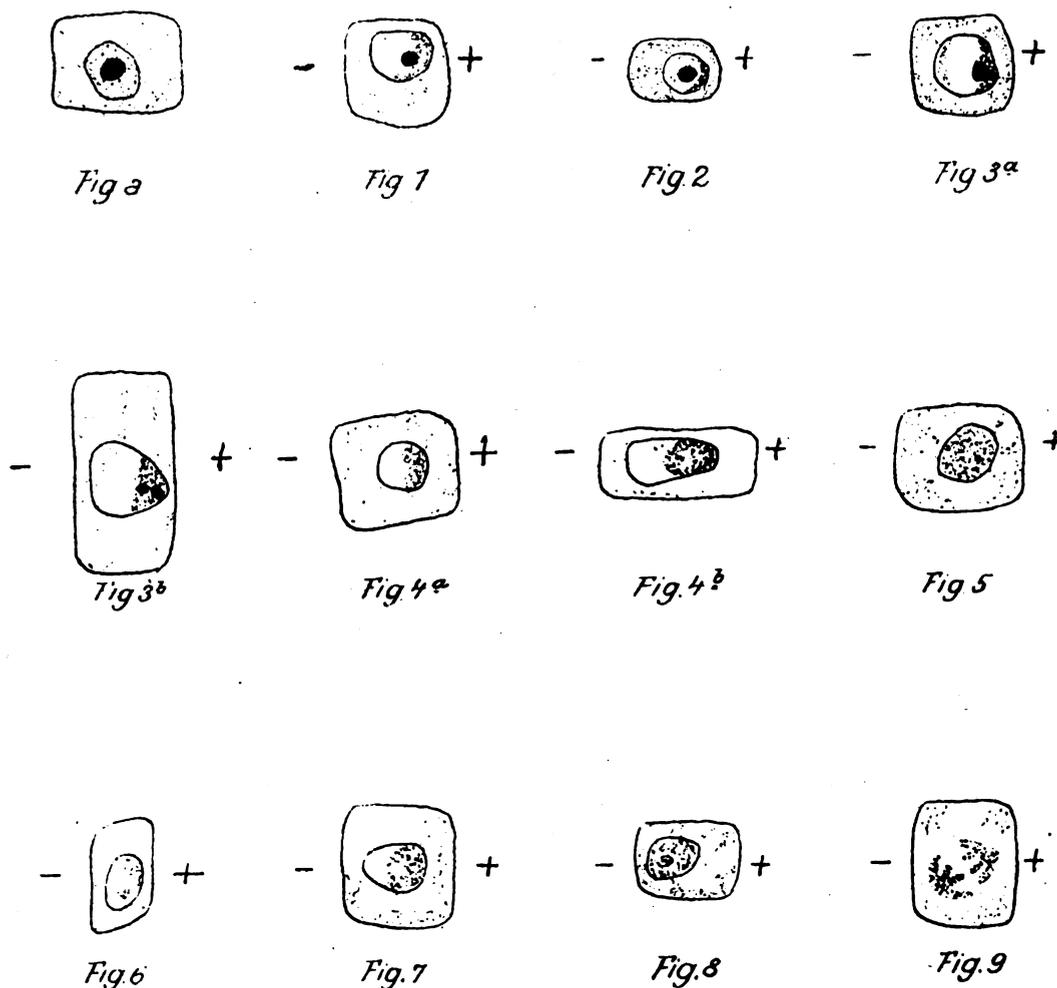


Fig. 21. - Vergr. 1150:1. - Darstellung der durch Einwirkung des elektrischen Stromes hervorgerufenen Schädigungen der einzelnen Zellen. a = normale Zelle. 1 - 3b = Zell-Schädigungsgrade, 1 - 3 in sofort nach Stromdurchgang fixierten Wurzeln. 4a - 5 Zell-Schädigungsgrade, 4 und 5 in sofort nach Stromdurchgang fixierten Wurzeln. 6 - 9 geschädigte Zellen in weiter kultivierten Wurzeln.

verteilt ist. Oft ist auch die Kernwand ausgebuchtet, sodass Chromatin und Nukleolus in dem spitzen Ende der jetzt eiförmigen Kernhöhle liegen. Hinter dem Kern beginnt eine grössere oder kleinere Vakuole (Fig. 21, 3a und 3b).

Grad 4: Cytoplasma unverändert. Kern: Chromatin und Nukleolus nicht mehr, wie bisher durch verschiedene Färbung differenziert; die gleichmässig mit Safranin gefärbte grobkörnig scheinende Kernsubstanz liegt der Kern-Anodenwand an. Diese Kernwand ist meist nach der Anode zu stark ausgebuchtet, an der Kathodenseite der Kernhöhle ist eine grosse Vakuole sichtbar (Fig. 21, 4a und 4b).

Grad 5: Cytoplasma unverändert. Kern: Eine Verlagerung innerhalb der Kernhöhle ist nicht zu beobachten. Der Kern-Inhalt ist mit Safranin gleichförmig stark ausgefärbt. Der Nukleolus ist nicht mehr sichtbar, seine Bestandteile sowie das Chromatin bilden eine nicht näher differenzierte einheitlich grobkörnige Masse (Fig. 21, 5).

Die Beobachtungen zeigen, dass in erster Linie der Kern durch den elektrischen Strom schädlich beeinflusst wird, während das Cytoplasma, abgesehen von den vollständig abgetöteten Zellen, keine Veränderung aufweist. Auch die von H.F.A. MEYER beobachtete Wanderung des Zell-Plasmas nach der Zell-Kathodenseite konnte nur selten und nur in den äussersten Randzellen der Wurzel-Anodenseite beobachtet werden.

Zu berücksichtigen ist bei den Beobachtungen von MEIER noch, dass die Versuchsanstellung etwas verschieden war, indem der Strom nicht quer durch die Wurzel, sondern in der Längsachse der Wurzel hindurch geschickt wurde. Wanderungen des Cytoplasmas sind übrigens auch im Hinblick auf die im obigen nachgewiesene Erhöhung des Viskositäts-Zustandes des Cytoplasmas unwahrscheinlich.

So bleibt also als Wichtigstes die Beobachtung bestehen, dass das Cytoplasma zunächst keine mikroskopisch wahrnehmbare Veränderung durch die Stromwirkung aufweist, während der Kern aber überaus deutlich beeinflusst wird. Es erinnert dies an die Erfahrung von KOERNICKE (24) mit der Radium-Behandlung der Wurzeln von *Vicia Faba*, wonach im Gegensatz zum nicht beeinflussten Cytoplasma, ebenfalls nur die chromatischen Bestandteile des Kerns Veränderungen aufweisen.

Besonders gut zu beobachten sind bei der elektrischen Reizung die Verlagerungen innerhalb des Nukleus vor allem in den Rindenzellen, aber auch in den Zellen des Zentralzylinders. Die Kerne der Wurzelhaube dagegen zeigen nur sehr undeutliche Reaktionen, jedoch kann diese Erscheinung nach ROSEN (32) dadurch erklärt werden, dass in den Kernen der Wurzelhaube von *Vicia Faba* eine beginnende Degeneration zu vermuten ist (32, p. 266).

Vor allem wurde in den in Teilung befindlichen Zellen eine polare Wanderung der Chromosomen nicht beobachtet. Das mikroskopische Bild dieser Zellen unterscheidet sich nur insofern von dem der Kontrollen, als bei Strommengen von über 1:225 Milliampere pro mm der Wurzellänge die Chromosomen eine undeutliche fleckige Ausfärbung mit Safranin zeigen. MEIER erklärt die geringere Einwirkung des elektrischen Stromes auf sich teilende Zellen auf Grund der Beobachtungen von KITE und CHAMBERS durch eine höhere Viskosität in den sich teilenden Zellen. Dass diese Zellen durch eine andere Viskosität des Cytoplasmas ausgezeichnet sind, dafür liegen auch sonst vielfach Literaturangaben vor. Die Feststellung dieser Viskositätschwankungen während der Zellteilung ist von den verschiedenen Forschern, NEMEC (citirt nach TISCHLER, 38 p. 731), SEIFRIZ (35) und vielen andern an verschiedenen Objekten in recht verschiedener Weise durchgeführt worden. Die Beobachtungen stimmen darin überein, dass Schwankungen vorkommen. Von besonderem Interesse ist die Feststellung von NEMEC, der aus der Verlagerung der Spindelfiguren beim Zentrifugieren auf eine besondere Starrheit derselben schloss. Im gleichen Sinne lassen sich auch die Beobachtungen ANDREWS (2) deuten, der ebenfalls ein abnormes Verhalten der Spindelfiguren feststellen konnte (2, p. 243). Im Hinblick darauf, dass während der Mitose der Zellkern als solcher seine Selbständigkeit verloren hat, und seine Bestandteile sich mit der Kernspindel vereinigt finden, kann das abweichende Bild der Stromwirkung auf in Teilung befindliche Zellkerne nicht überraschen. Dass eine Stromwirkung auch hier speziell für die Kernbestandteile vorliegt, geht aus der obigen Beobachtung hervor, wobei die Chromosomen in den Zellen von elektrisch gereizten Wurzeln sich färberisch abweichend verhalten.

Wir können daher die Stromwirkung auf die einzelnen Zellen kurz dahin charakterisieren, dass der ruhende Zellkern polare Veränderungen aufweist, der sich teilende Zellkern dagegen ebenso wenig wie das Cytoplasma. Die Feststellung einer polaren Wirkung des Stromes auf den Kern der einzelnen Zelle ist von den früheren Forschern auf dem Gebiet des Galvanotropismus nicht erkannt. RISCHAVI (33) sowohl wie GASSNER sprechen nur von polaren Wirkungen auf die Wurzel in der Weise, dass die Wurzel als Einheit auf einer Seite andere Schädigungen aufweist, als auf der entgegengesetzten.

Die von den früheren Autoren angenommene polare Schädigung der Wurzeln wurde allerdings im vollen Umfang durch die weiteren mikroskopischen Untersuchungen bestätigt. Eine bestimmte Strom-Menge beeinflusst nicht alle Zellen der betreffenden gereizten Wurzelzone in gleicher Weise, sondern je nach der Lage der Zellen sind die Wirkungen des Stromes ganz verschieden, indem bestimmte Zellen eine stärkere, andere eine schwächere oder gar keine Stromwirkung erkennen lassen. Um einen Überblick über die polaren Einwirkungen auf die Wurzel als Ganzes zu erhalten, wurden elektrisch gereizte Wurzeln in den entsprechenden Längsschnitten systematisch untersucht.

Fig. 22 zeigt einen medianen Längsschnitt einer etwas schematisierten ungereizten Wurzel von *Vicia Faba*. Wie bekannt, weisen bei einigen Leguminosen Rinde und

Zentralstrang eine gemeinsame Meristemzone (vergl. HABERLANDT, 17, p. 81) auf.

Die Figuren 23a - 25a zeigen die Veränderungen der Zellen durch elektrische Behandlung an Wurzeln, die sofort nach der Reizung fixiert wurden, und zwar sind die verschiedenen Grade der Schädigung der Zellen durch verschiedene Schraffierung wiedergegeben. In allen Fällen waren Gelatine-Elektroden von 3 mm Höhe an die un-

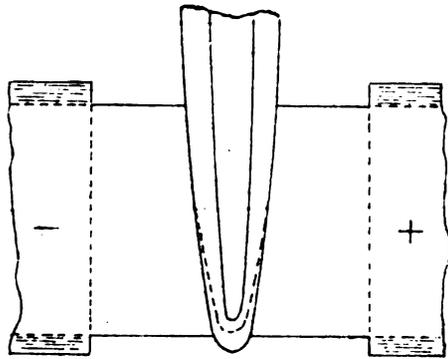


Fig. 22. Darstellung eines schematischen medianen Längsschnittes durch die letzten mm einer gesunden Wurzelspitze von *Vicia faba* bei Wurzelspitzenreizung durch Gelatine-Elektroden.

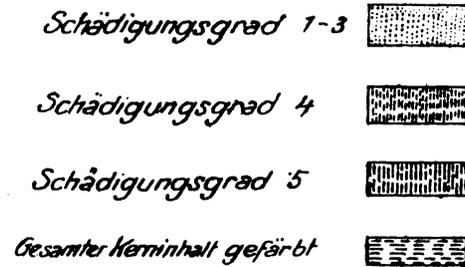


Fig. 22a. Schraffierungen der durch den elektrischen Strom bewirkten Schädigungsgrade der Fig. 23a - 25b.

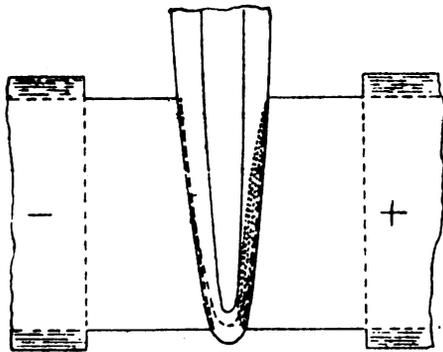


Fig. 23a. Medianer Längsschnitt d. eine mit einer Strommenge v. 1:1800 M. A. pro mm gereizte, sofort nach Stromdurchgang fixierte Wurzelspitze von *V. faba* (etwas schematisiert).

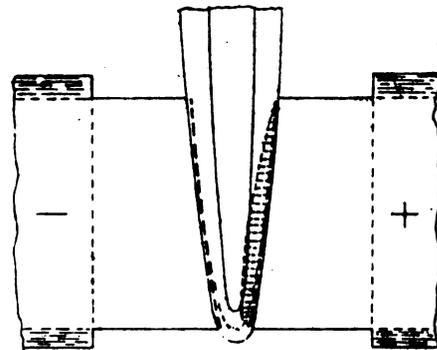


Fig. 23b. Med. Längsschnitt wie 23a, Wurzelspitze nach 12-stündiger Weiterkultur fixiert. D. Zellen d. geschädigten Zone sind durch starke Färbung d. ges. Zellinhalts mit Safranin äusserst deutlich zu verfolgen.

tersten 3 mm der Wurzelspitze angelegt; die erhaltene Schädigung war je nach der Strommenge verschieden.

Fig. 23a zeigt die Wirkung einer verhältnismässig schwachen Strommenge. Die Epidermis ist sowohl an der Anodenseite als auch an der Kathodenseite der Wurzel geschädigt. In dem übrigen Wurzelgewebe macht sich die Wirkung des Stromes darin bemerkbar, dass ein bogenförmiges Segment der Anodenseite die Schädigungsgrade 1 - 3 aufweist. Der Bogen beginnt in der Höhe der oberen Grenze der Anode meist in einer der äussersten Zellreihen der Rinde und erweitert sich etwas nach unten. Die stärkere Wirkung des Stromes im untersten Teil der Wurzel erklärt sich dadurch, dass im Hinblick auf den geringen Querschnitt der Wurzelspitze hier eine etwas höhere Strommenge durchfliesst. Die hinter diesem Schädigungsbogen nach der Kathode zu liegenden Zellen zeigen keine Verlagerung innerhalb der Kerne, also keine Schädigung.

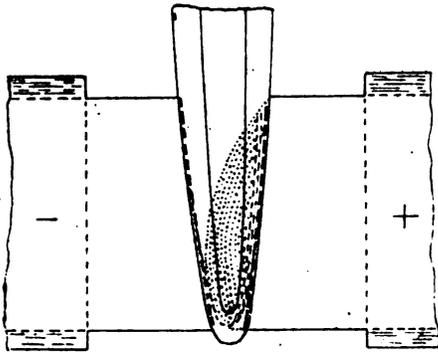


Fig. 24a. Medianer Längsschnitt durch eine mit einer Strommenge von 1:90 M.A.h. pro mm der Wurzellänge gereizte, sofort nach Stromdurchgang fixierte Wurzelspitze von *Vicia Faba* (etwas schematisiert).

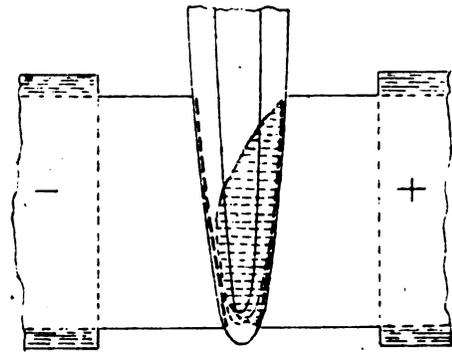


Fig. 24b. Med. Längsschnitt wie 24a, nach 12-stündiger Weiterkultur fixiert. D. Zellen d. geschäd. Zone sind durch starke Färbung d. gesamten Kerninhalts mit Safranin äußerst deutlich zu verfolgen.

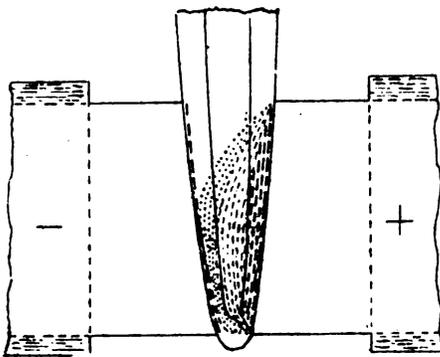


Fig. 25a. Wie 24a, Strommenge 1:36 pro mm d. Wurzell.

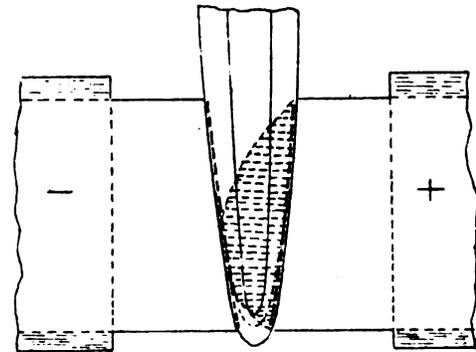


Fig. 25b. Wie 24b, Strommenge 1:36 pro mm d. Wurzellänge.

digung durch den Strom.

Während bei einer Strommenge von 1:1800 M.A. pro mm der Wurzellänge Schädigungen nur in den äusseren der Anode zugewendeten Wurzelschichten zu beobachten sind, und diese Schädigungen gleichzeitig nur geringe Schädigungsgrade erreichen, lassen höhere Strommengen das Übergreifen der Schädigungen auf den Zentralzylinder u. darüber hinaus auf den unteren Teil des Periblems der Wurzel-Kathodenseite erkennen, während gleichzeitig die der Anode zugewendeten Rindenzellen höhere Intensitätsgrade der Schädigungen aufweisen.

Es zeigt sich also übereinstimmend, dass die Wirkung des Stromes auf die Wurzeln an der Anodenseite beginnt und dass die Schädigung mit Steigerung der Strommengen von der Anodenseite her über Zentralzylinder und Plerom hinweg zur Kathodenseite fortschreitet. Wenn wir von den Schädigungen der die Elektroden direkt berührenden Epidermiszellen absehen, treten die höchsten Schädigungsgrade (Grad 5) nur bei höheren Strommengen und nur auf der Anodenseite der Wurzel auf. Die Schädigungswirkung des Stromes auf die Wurzel ist also eine streng polare, sie beginnt stets auf der Anodenseite.

c. Das mikroskopische Bild elektrisch gereizter Wurzeln nach Weiterkultur.

Bei den folgenden Untersuchungen handelt es sich um die Frage, in wieweit die beobachteten, teilweise geringfügigen Veränderungen der Zellen bzw. der Zellkerne eine dauernde Schädigung bedeuten oder nicht.

Zu diesem Zweck wurden die Wurzeln, die genau in der oben angegebenen Weise gereizt worden waren, 12 Stunden in Wasser weiter kultiviert, dann in gleicher Weise fixiert, geschnitten und gefärbt. Während sich bei den nicht gereizten Wurzeln auch bei Weiterkultur in Wasser naturgemäss keine Änderungen ergaben, wiesen die durch den Strom geschädigten Zellen wesentliche Abweichungen gegenüber den gleich nach Strom-Durchgang fixierten Zellen auf. Es stellte sich heraus, dass die im obigen bei sofortiger Fixierung beobachteten Schädigungen unter keinen Umständen reversibel waren. Es zeigte sich ferner, dass die im obigen bei sofortiger Fixierung der Wurzeln beobachtete verschiedene Abstufung der Schädigungen nach 12-stündiger Weiterkultur der Wurzeln nicht mehr feststellbar war. Schliesslich zeigte sich auch, dass das Cytoplasma der geschädigten Zellen zumehr ebenfalls in Mitleidenschaft gezogen war.

Die Färbung war auch hier mit Safranin-Gentianaviolett-Orange G durchgeführt, gewisse feinere Unterschiede der Schädigung liessen sich in folgender Weise erkennen:

Grad I. Cytoplasma: verhält sich färberisch normal. Kern: verhält sich färberisch insofern abweichend, als die normale Färbung des Chromatins unterbleibt, u. Chromatin und Nukleolus gleichmässig durch Safranin gefärbt sind. Die Verlagerung des Chromatins nach der Anodenwand des Kernes ist immerhin noch feststellbar (Fig. 21,6).

Grad II. Cytoplasma: färbt sich mit Safranin stärker als das Cytoplasma gesunder Zellen. Kern: erweist sich gleichmässig mit Safranin gefärbt, abgesehen v. einer zuweilen beobachteten Vakuole an der Kathodenseite (Fig. 21,7), hier und da ist die Kontur des Nukleolus wahrzunehmen (Fig. 21,8).

Eine besondere Besprechung erfordern diejenigen Zellen, die während der Kernteilung von dem elektrischen Reiz betroffen wurden. In Übereinstimmung mit den obigen Beobachtungen zeigte sich auch hier, dass die in Teilung betroffenen Zellen offensichtlich widerstandsfähiger sind als die Zellen mit ruhendem Kern. Das Cytoplasma dieser Zellen färbt sich zwar ebenfalls mit Safranin stärker als das intakter Zellen, zeigt also eine Schädigung, jedoch weisen die Chromosomen eine durchaus normale Lagerung in der Kernteilungsfigur auf (Fig. 21,9).

Störungserscheinungen der Mitose, wie sie von vielen Autoren durch Anwendung von Narkotica erzielt wurden, waren nicht festzustellen. Ebenso wenig liess sich die von KOERNICKE (24) und später von GAGER (12) in Wurzeln von *Vicia Faba* und *Allium Cepa* nach Bestrahlung mit Radiumstrahlen beobachtete "Zwergkernbildung" nachweisen. Die Schädigungen der Zellen bestehen also aufgrund der Beobachtungen an weiterkultivierten, vorher elektrisch gereizten Wurzeln in Veränderungen, die Cytoplasma und Kern betreffen. Die an den sofort nach Strom-Durchgang fixierten Wurzeln beobachteten polaren Schädigungen der Zelle, die sich in polaren Verlagerungen der Kernmasse bemerkbar machten, waren nach der Weiterkultur kaum noch festzustellen. Allerdings blieb die polare Stromwirkung auf die Wurzel, die darin bestand, dass nur die der Anode zugewendeten Zellkomplexe der Wurzel ausschliesslich oder stärker geschädigt wurden als die der Kathode anliegenden Wurzelteile, in vollem Umfange erhalten. Die Schädigungsbilder bei den verschiedenen Stromstärken sind in den Figuren 23b - 25b wiedergegeben. Sie zeigen völlige prinzipielle Übereinstimmung der geschädigten Komplexe mit den Schädigungszonen, die an sofort nach der elektrischen Reizung fixierten Wurzeln beobachtet wurden. Der alleinige Unterschied bestand darin, dass die feineren Unterschiede der Schädigungen, die zuerst zu beobachten waren, nach 12-stündiger Weiterkultur der Wurzel einem annähernd gleichmässigen Schädigungsbilde Platz gemacht hatten. Nur insoweit war eine Differenzierung der Schädigungsbilder zu beobachten, als die Zellen des Zentralzylinders meist verhältnismässig etwas schwächer geschädigt waren als die Rinden-

zellen. Es erklärt sich diese Beobachtung wohl ungezwungen durch das Gesetz der Stromverzweigung; die Zellen des Zentralzylinders, in dem der Transport der Nährsalze erfolgt, dürften durch ein etwas besseres Leitungsvermögen ausgezeichnet sein, sodass der Strom hier weniger schädlich wirkt, in ähnlicher Weise, wie Wurzeln in einem gut leitenden Medium von der gleichen Stromstärke schwächer beeinflusst werden als in einem schlecht leitenden Medium. Bei den sofort fixierten Wurzeln war die verhältnismässig schwächere Schädigung der Pleromzellen nicht so deutlich, bei den weiter kultivierten Wurzeln dagegen trat sie in voller Schärfe hervor.

So zeigt auch die Untersuchung der nach 12-stündiger Weiterkultur fixierten Wurzeln deutlich die polare Schädigung der Anodenseite der Wurzeln. Vergleichen wir die Schädigungsbilder mit den bei den gleichen Stromstärken erhaltenen Krümmungen, so ergibt sich, dass Strommengen, die typisch negativ galvanotropische Krümmungen auslösen, stets bereits solche sind, die mikroskopisch feststellbare Schädigungen der Zellen der Wurzel-Anodenseite hervorrufen. Da diese mikroskopisch feststellbaren Schädigungen mit steigender Strommenge ansteigen, so erklärt sich ungezwungen, dass mit steigender Strommenge bei direkter Elektroden-Reizung die negativ galvanotropischen Krümmungen durch positive Schädigungskrümmungen abgelöst werden.

Besonders hingewiesen sei nochmals aufgrund der erhaltenen Bilder Fig. 23b - 25b darauf, dass der Vegetationskegel als solcher durch die polare Schädigung der Wurzel in Mitleidenschaft gezogen wird. Diese Schädigung ist ja nach der Strommenge eine verschieden tiefgehende.

IV. ÜBER DIE NATUR DES GALVANOTROPISMUS.

Die Entdecker des Galvanotropismus, ELFVING und MÜLLER-HETTLINGEN beschränkten sich in der Hauptsache auf die tatsächliche Feststellung galvanotropischer Krümmungen. Die Erklärung des Galvanotropismus ist dann später in verschiedener Weise durch BRUNCHHORST, RISCHAVI (33) und GASSNER versucht worden.

Als Ursache der durch den elektrischen Strom erzielten Krümmungen sah RISCHAVI kataphoretische Wasserverschiebungen innerhalb der Wurzel an. Bereits GASSNER konnte aber darauf hinweisen, dass insbesondere die positiven Krümmungen unmöglich durch die kataphoretische Stromwirkung, sondern nur dadurch zustande kommen können, dass eine Wurzelseite, nämlich die positive, geschädigt wird, während die andere normale Turgeszenz und normales Wachstum behält.

Die Schädigungswirkung des Stromes war bereits von BRUNCHHORST (17) ebenfalls betont worden. Dieser Forscher erklärte das Zustandekommen der positiven galvanotropischen Krümmungen dadurch, dass die an der positiven Elektrode abgeschiedenen Zersetzungsprodukte, hauptsächlich das Wasserstoffsperoxyd, eine Wachstumshemmung der positiven Wurzelseite hervorrufen, die Erscheinungen der negativen Krümmungen aber in der Weise: "dass dieselben Stoffe, wenn sie nur in geringerer Menge produziert und von der positiven Wurzelseite abschiedert werden, das Wachstum derselben fördern und dadurch die entgegengesetzte Krümmung bewirken".

Obgleich GASSNER an der Schädigungswirkung des elektrischen Stromes ebenfalls festhielt, konnte er durch eine Reihe von Versuchen der verschiedensten Methodik den Nachweis erbringen, dass die an den Elektroden sich bildenden Zersetzungsprodukte unmöglich für das Entstehen der beobachteten Krümmungen verantwortlich gemacht werden können.

Da also an der Schädigungswirkung des Stromes nicht gezweifelt werden kann, mussten die Befunde GASSNERS zu dem Schluss führen, dass polare Zersetzungserscheinungen in oder an der Wurzel für das Auftreten der positiven Krümmungen verantwortlich zu machen seien. Der innere Zusammenhang zwischen positiven Schädigungskrümmungen durch den Einfluss des elektrischen Stromes und den eine eigentliche Reizerscheinung darstellenden negativ galvanotropischen Krümmungen wird von GASSNER in einfachster und natürlichster Weise dadurch hergestellt, dass die gleiche Ursache, die der Erklärung der positiven Krümmungen zugrunde gelegt wird, auch für die negativen galvanotropischen Krümmungen herangezogen wird. Wir wissen durch die Untersuchungen von DARWIN (9), WIESNER (40), SPALDING (36) und anderen, dass

Wurzeln auf eine teilweise Beschädigung der Wurzelspitze mit einer Krümmungsbewegung reagieren, d. der Reizstelle abgewendet ist, und d. wir deshalb als negativ traumatropisch bezeichnen. Wenn die positiven Krümmungen darauf beruhen, dass die Anodenseite der Wurzel geschädigt wird, so können die negativ galvanotropischen Krümmungen darauf zurückgeführt werden, dass eine nur schwache Schädigung der positiven Wurzelseite vor allem des Vegetationskegels als traumatropischer Reiz empfunden wird. In diesem Sinne bezeichnet CASSNER den negativen Galvanotropismus als Spezialfall des Traumatropismus.

Durch die obigen Untersuchungen ist der Beweis erbracht, dass das Krümmungsergebnis ausschliesslich von der Strommenge abhängt, die tatsächlich durch die Wurzel geht; es muss sich daher um die Wirkung des Stromes auf die Wurzeln selbst handeln. Diese Wirkungen sind nun im obigen mikroskopisch einwandfrei als Schädigungswirkungen festgestellt worden, und zwar zeigte sich, dass in der Tat die dem positiven Pol zugewandete Wurzelseite die geschädigte ist, während bei geringen Strommengen die Zellen der Wurzelkathoden-Seite vollständig intakt bleiben. Diese polare Schädigung wird nun, und das ist prinzipiell wichtig, mikroskopisch nicht nur für diejenigen Strommengen festgestellt, welche positive Schädigungskrümmungen auslösen, sondern, wenn naturgemäss auch in schwächerem Umfange, auch für diejenigen Strommengen, die typische negative galvanotropische Krümmungen auslösen. Damit ist der endgiltige Nachweis erbracht, dass die seinerzeit von CASSNER gegebene Erklärung des negativen Galvanotropismus als Spezialfall des Traumatropismus den Tatsachen entspricht.

Auch die weiteren Einzelheiten der obigen Versuche stehen im besten Einklang mit der traumatropen Wirkung des elektrischen Stromes. Die bei geeigneten Strommengen bereits 1/2 Stunde nach Versuchsbeginn zu beobachtenden positiven Krümmungen wurden von CASSNER dahin erklärt, dass die der Anode zugewandten Zellen infolge der Schädigung ihre Turgescenz verlieren und sich daher nach der Anode hin krümmen müssen. Der die Turgorschwankung bedingende Wasseraustritt konnte in den obigen Versuchen mit direkter Elektrodenreizung mikroskopisch nachgewiesen werden. Wenn diese, sehr bald zu beobachtende Krümmung nur in einer Zone in einem gewissen Abstand von der Wurzelspitze erfolgt, so liegt es einfach daran, dass erst in diesen Zellen die Safräume die für das Entstehen der Variationsbewegungen nötige Grösse besitzen; in den darunter liegenden Zellen können positive Schädigungskrümmungen nur durch Wachstum, also unter Nutationsbewegungen zustande kommen indem die ungeschädigten negativen Wurzelseiten normal weiter wachsen, während die positive Wurzelseite ihr Wachstumsvermögen verloren hat. Hierfür brachten die mikroskopischen Befunde den eindeutigen Nachweis.

Die negativen Krümmungen wurden von CASSNER als echte tropistische Bewegungen den positiven Variations- und Nutationskrümmungen gegenüber gestellt, sie sind im obigen mikroskopisch als traumatropische nachgewiesen. Es sei hier nochmals betont, dass die polare Schädigung der positiven Wurzelseite je nach der angewandten Reizmenge verschieden tief in die Wurzel, besonders in den Vegetationskegel, hineindringt und dass, bei geeigneter Reizung, nur die äusseren Teile der Wurzelspitze sich geschädigt erweisen und damit die Bedingungen für eine typische traumatropische Reizung erfüllt sind.

In gleichem Sinne zeigen auch die in Abschnitt II beschriebenen Krümmungen gewisse Ähnlichkeiten mit den von DARWIN und WIESNER beobachteten traumatropischen Krümmungen. Wenn auch der Übergang von negativen über negativ-positive Hakenkrümmungen zu rein positiven Krümmungen auf die spezifische Wirkung des elektrischen Stromes zurückzuführen ist, so deckt sich die Beobachtung, dass die rein negativen Krümmungen durch den Geotropismus ausgeglichen werden können, wieder vollkommen mit den von WIESNER (40) gemachten Erfahrungen an "DARWINschen Hauptkrümmungen".

Daher bleibt uns heute nichts anderes übrig, als in der Tat den Galvanotropismus im Sinne CASSNERS als Spezialfall des Traumatropismus zu erklären. Die Annahme eines besondern Reizvermögens für elektrische Ströme erscheint von vorn herein deshalb unwahrscheinlich, weil derartige Potentialdifferenzen zwischen der positiven und der negativen Seite der Wurzel, wie sie zur Auslösung galvanotropischer Krümmungen nötig sind, in der Natur nicht vorkommen. Wir müssen daher unter allen Umständen versuchen, den Galvanotropismus auf eine im Leben der Pflanzen sonst

vorkommende tropistische Reizbewegung zurückzuführen.

SCHELLENBERG (34) hat ja seiner Zeit versucht, den Galvanotropismus als Spezialfall des Chemotropismus zu erklären. Die Versuche kranken, abgesehen von einer unglückseligen Verwechslung der Pol-Beseichnungen, daran, dass SCHELLENBERG das spezifische Leitvermögen der von ihm benützten Salzlösungen völlig ausser Acht liess. Stellt man aber, wie das im obigen Abschnitt I geschehen ist, das Leitvermögen der verwendeten Lösungen vorher fest, so ergeben sich, abgesehen von gewissen Störungen durch direkte Schädigungswirkung der verwendeten Lösungen, bei den verschiedenen Stoffen durchaus gleichwertige Krümmungsergebnisse. Die obigen Versuche enthalten nun eine weitere Bestätigung des in anderer Weise bereits von CASSNER gefolgerten Schlusses, dass die chemische Natur der Leitflüssigkeit für das Auftreten galvanotropischer Krümmungen an sich bedeutungslos ist. Die Stromwirkung beruht in innern Zersetzungen der Wurzeln, die unabhängig sind von der Natur des umgebenden Mediums. Daraus aber folgt, dass ein äusserer chemischer Reiz nicht die Ursache der galvanotropischen Krümmungen sein kann, dass also der Galvanotropismus kein Spezialfall des Chemotropismus ist.

Von sonstigen Tropismen lag es noch nahe, den Geotropismus zur Erklärung des Galvanotropismus dadurch heranzuziehen, dass eine Verlagerung des Statolithenapparates durch kataphoretische Stromwirkung angenommen würde. Die Beobachtungen des III. Abschnittes beweisen jedoch, dass derartige Verlagerungen der Statolithen infolge Stromwirkung nicht vorliegen, und dass eine Fortbewegung der Stärkekörner dadurch unmöglich ist, dass der Strom infolge einer Viskositätssteigerung des Cytoplasmas einer Stärke-Verlagerung geradezu entgegen wirkt.

So bleibt in der Tat nichts anderes übrig, als den Galvanotropismus als Spezialfall des Traumatropismus zu erklären. Wir dürfen das jetzt mit vollem Rechte im Hinblick auf die obigen Feststellungen, die den Nachweis einer tatsächlichen traumatropen Reizung sich negativ galvanotropisch krümmender Wurzeln erbracht haben.

Kann es nach dem Vorstehenden keinem Zweifel mehr unterliegen, dass eine Schädigung der Aussenseite der Wurzel gleichzeitig die Ursache der positiven wie der negativen galvanotropischen Krümmungen ist, so ergaben sich immerhin gewisse Schwierigkeiten bei einem Erklärungsversuch dieser streng polaren Schädigungswirkung des elektrischen Stromes. Der einzige Autor, der sich bisher mit dieser Frage beschäftigt hat, ist CASSNER, und zwar erklärt er die polare Schädigung der Wurzel dadurch, dass er die Wurzel sozusagen als einheitliches Protoplasmastück auffasst, da ja, soweit wir wissen, alle Zellen durch reichliche feinste Plasmafäden in Zusammenhang stehen. Wenn wir weiter berücksichtigen, dass die aussen befindlichen Zellen durch semipermeable Plasmaschichten nach aussen abgegrenzt sind, so werden sich beim Strom-Durchgang die gleichen Vorgänge an den Berührungsschichten mit dem umgebenden Medium sowie in der Wurzel abspielen, wie sie OSTWALD (31) beim Stromdurchgang durch semipermeable Membranen beobachtet hat: "Schaltet man eine halbdurchlässige Membran in den Weg des elektrischen Stromes, so treten diejenigen Ionen, welche in der Wand kein Hindernis finden, hindurch, die andern nicht. Im Falle eines einheitlichen Salzes, dessen positive und negative Ionen diese Verschiedenheit aufweisen, werden hierdurch alsbald die halbdurchlässigen Wände der Sitz von Potentialdifferenzen ganz ähnlicher Art, wie man solche zwischen Metallen und Elektrolyten annehmen muss (31, p. 73)". Im Hinblick auf diese Ausführungen OSTWALDs bezeichnet CASSNER als "äussere Elektrolyse" die Abscheidung von Ionen an der Aussenseite der Aussenzellen der Wurzel, als "innere Elektrolyse" des Protoplasten die durch Ionenwanderung im Innern der Wurzel auftretende Verschiebung. Eine Berechnung der Menge der Abscheidungsprodukte der "äusseren Elektrolyse", sowie sinngemässe Versuche mit anthocyanhaltigen Wurzeln zeigten dem Forscher aber, dass diese "äussere Elektrolyse" bei der polaren Schädigung der Wurzel keine Rolle spielen kann. Im Zusammenhang sei auch hier auf die obigen Versuche mit verschiedenen Leitungsmedien (Abschnitt I) verwiesen, die ebenfalls dafür sprechen, dass Ionen-Abscheidung an den Aussenseiten der Wurzeln nicht Ursache der Schädigungs-Erscheinungen sein kann. Daher schliesse ich mich der Meinung CASSNERS an, nach der die "innere Elektrolyse" d.h. Ionenwanderungen im Innern des Wurzelkörpers die Ursache der Schädigung ist.

Der Grundgedanke GASSNERS besteht in der Annahme einer verschiedenen Durchlässigkeit der Plasmahäute für die verschiedenen Ionen. Wenn z.B. diese Plasmahäute für Kationen undurchlässig sind, "so wird das Protoplasma der positiven Wurzelseite am an den betreffenden forwandernden Ionen werden, da ein gleichartiger Ersatz von aussenher durch die Plasmahaut verhindert wird (13, p. 201)". Eine Schädigung der positiven Wurzelseite liesse sich also "durch das Fortwandern bestimmter für das Leben der Zelle notwendiger Ionen" erklären.

Bei der mikroskopischen Untersuchung der elektrisch gereizten Wurzeln hat sich nun übereinstimmend gezeigt, dass eine polare Schädigung der Wurzeln auf der Anodenseite tatsächlich vorliegt. Die Zellen der Anodenseite zeigen bereits kurze Zeit nach der Strom-Einwirkung mikroskopisch deutlich feststellbare Veränderungen, die sich zunächst nur auf den Zellkern erstrecken, wenige Stunden nachher aber auch im Protoplasma der geschädigten Zellen feststellbar sind. Diese polare Lage der Schädigungskomplexe lässt sich in der Tat nur dadurch erklären, dass man die Wurzel als eine Einheit betrachtet.

Es ist nun sehr schwer, sich von der Art und Weise der elektrischen Schädigung eindeutige Vorstellungen zu machen. Wir müssen nämlich unter allen Umständen damit rechnen, wie schon KELLER (23) und STOPPEL (37) betonen, dass überhaupt in den lebenden Zellen elektrische Vorgänge für viele physiologische Erscheinungen grundlegend sind; in diese uns jetzt zum grössten Teil noch unverständlichen Vorgänge muss natürlich die Behandlung der Zellen mit elektrischem Strom in mannigfachster Weise störend eingreifen. Besonders hingewiesen sei hier auf die Ausführungen von ABDERHALDEN (1, p. 830) über die Beziehungen der Oberflächenspannung zur elektrischen Ladung der einzelnen Teilchen der verschiedenen Phasen. Die kolloidchemischen Vorgänge der Zellen, insbesondere die Schädigung mancher Elektrolyte und Ionen sind nach MICHAELIS und TAKAHOSKY (nach ABDERHALDEN) darauf zurückzuführen, dass bestimmte Zellkolloide "isoelektrisch" gemacht werden. Wie ABDERHALDEN (1, p. 837) ausführt, ist, nach den Beobachtungen von HARDY und dessen Nachfolgern für die Stabilität kolloider Zustände eine bestimmte elektrische Ladung notwendig; man kann beobachten, dass die einzelnen Teilchen ausfallen und sich zu grösseren Aggregaten zusammenballen. Bei bestimmten Kolloiden, zu denen aber nicht Plasma-Albumin und Haemoglobin gehören, kann eine solche Ausflockung und Sedimentierung eintreten. Der Punkt, an dem diese Ausflockung erfolgt, die Kolloidteilchen ihre elektrische Ladung verlieren, wird als der "isoelektrische Punkt" bezeichnet.

Es sprechen nun in der Tat bestimmte Beobachtungen für die Bedeutung dieser Betrachtungen ABDERHALDENs für die Frage der polaren Wurzelschädigungen. Wenn wir im Sinne GASSNERS annehmen, dass die nach aussen liegenden Plasmaschichten der Zellen das Nachdringen der nach dem negativen Pol zu wandernden Kationen aus dem umgebenden Medium verhindern, so müssten in jeder Zelle polare Erscheinungen in dem Sinne auftreten, dass die dem positiven Pol zugewendete Seite durch Verschiebung der elektrischen Ladung in ihrem kolloiden Zustand verändert wird. Eine solche polare Veränderung innerhalb der einzelnen Zellen können wir aber nicht beobachten, wohl aber sehen wir, dass die ganzen Zellkomplexe der positiven Wurzelseite geschädigt sind. Daraus muss geschlossen werden, dass die Wurzelseite als solche eine Einheit bildet.

Weiter aber konnten wir auf den mikroskopischen Bildern in den einzelnen Zellen selbst noch polare Erscheinungen innerhalb des Zellkernes feststellen, vorausgesetzt, dass es ein ruhender Zellkern war. Bei sich teilenden Zellen ist die Trennung von Kern und Cytoplasma vorübergehend aufgehoben und dem entsprechend machen sich nur diejenigen Erscheinungen bemerkbar, die für das Cytoplasma als solches typisch sind, d.h. also Fehlen polarer Reizungsercheinungen innerhalb der einzelnen Zelle und Vorhandensein einer polaren Schädigung derjenigen protoplasmatischen Gebilde, welche im Wurzelquerschnitt die dem positiven Pol zugewendete Wurzelseite darstellen.

Wie aus den oben wiedergegebenen mikroskopischen Untersuchungen hervorgeht, machen sich nun bei ruhenden Zellkernen die polaren Erscheinungen innerhalb des einzelnen Zellkernes dahin geltend, dass bestimmte Teile nach der Anode zu verlagert sind, die sich ausserdem färberisch anders verhalten als in den normalen Zellkernen. Diese polare Verlagerung dürfte kein einfacher Vorgang sein, grundlegend

dürften auch hier Ausflockungen durch Änderung der elektrischen Ladung der kolloiden Kernbestandteile sein. Die Tatsache, dass wir unmittelbar nach einer kurzen elektrischen Reizung im Zellkern, dagegen nicht im Cytoplasma Veränderungen beobachten können, weist darauf hin, dass der "isoelektrische Punkt" hier anders liegt, bzw. dass die kolloiden Kernsubstanzen eher mit Ausflockung auf den isoelektrischen Punkt reagieren, als das sonstige Protoplasma. Es kann aber auch sein, dass der Kernwand, die zwischen Cytoplasma und Kern eingeschaltet ist, eine besondere Bedeutung zukommt. Denn dieser Kernhaut werden neuerdings ebenfalls semipermeable Eigenschaften zuerkannt (38, p. 99), die natürlich in ähnlicher Weise, wie oben für die Zellwand angenommen, die Wanderung der Ionen, z.B. das Eindringen fortwandernder Kationen beeinflussen können. Auf jeden Fall kommt es zuerst jedesmal im Zellkern zu einer Veränderung der kolloiden Substanzen. Wir müssen annehmen, dass diese in einer Ausflockung besteht, sodass also bald nach Beginn der Reizung ausgeflockte Teilchen in einer wässerigen Grundlösung, dem Kernsaft, vorhanden sind. Nunmehr setzt eine andere Stromwirkung ein, die darin besteht, dass die ausgeflockten Teilchen kataphoretisch nach der Anode zu transportiert werden. Wir müssten dann, innerhalb des durch die Kernwand abgeschlossenen Kernes, unmittelbar nach Stromdurchgang an der Anodenseite eine Anhäufung der ausgeflockten Teilchen und an der Kathodenseite reinen Zellsaft antreffen, wie es in der Tat beobachtet wurde, und wie es in den Abbildungen Fig. 21, 3a - 4b wiedergegeben ist.

Die Tatsache, dass sich in den Zellen innerhalb der Kerne polare Erscheinungen beobachten lassen, dagegen nicht im Cytoplasma, weist der Kernwand unzweifelhaft eine besondere Bedeutung zu; ebenso wird die polare Schädigung der ganzen Zellkomplexe der positiven Wurzelseite nur dadurch verständlich, dass an der Berührungsseite der lebenden Wurzel mit dem Aussenmedium, d.h. an den aussenliegenden Plasmahäuten der Grenzzellen, Unterschiede in bezug auf das Verhalten gegenüber den verschiedenen Ionen vorliegen. Damit wird in der Frage der polaren Schädigung den semipermeablen Membranen eine besondere Rolle zugewiesen. Die älteren Beobachtungen von OSTWALD sind bereits von GASSNER in diesem Sinne verwendet. Von neueren Untersuchungen sei hier auf die Arbeiten von BEUTNER (4) hingewiesen, der in der Tat eine elektrophysiologische Funktion der semipermeablen Membran nachweisen konnte. Ob sich diese Funktion, wie CREMER (8) will, in den Membranen selbst abspielt, oder aber ob wir mit NERNST (30) und HABER (15) die Entstehung elektromotorischer Kräfte nicht in der Membran, sondern in der Grenzschicht Membran und Lösung suchen müssen, lässt sich bisher nicht entscheiden, auf jeden Fall stehen die obigen mikroskopischen Befunde in keinem Widerspruch zu diesen neueren physikalisch-chemischen Arbeiten.

So kann es keinem Zweifel unterliegen, dass erst eine weitere Klärung der physikalisch-chemischen Grundlagen einen Einblick in das Wesen der Schädigung durch den konstanten elektrischen Strom gewähren kann. Dass in dieser Hinsicht des Rätsels Lösung für die elektrische Wurzelschädigung liegt, dafür sprechen auch die weiter oben (Abschnitt III) angeführten Versuche, aus denen eindeutig Viskositätsänderungen des Cytoplasmas elektrisch gereizter Wurzeln hervorgehen. Die Viskositätsänderung des Cytoplasmas ist ja erst in den letzten Jahren Gegenstand zahlreicher Untersuchungen geworden. Eine Änderung der Viskosität durch den elektrischen Strom muss dann ohne weiteres verständlich erscheinen, wenn wir den kolloiden Zustand des Zellinhaltes jeweils an eine bestimmte elektrische Ladung der einzelnen Teilchen gebunden annehmen, wie wir dies vor allem nach den Betrachtungen ABDERHALDENs tun müssen.

So ist anzunehmen, dass die weitere Forschung auf dem Gebiet der Kolloidchemie uns erst die Unterlagen geben kann, deren wir zur Beantwortung der Frage nach der Wirkung des Stromes, insbesondere nach der polaren Schädigung durch den elektrischen Strom bedürfen, was wir heute wissen und was im obigen nochmals eindeutig bewiesen ist, ist die Tatsache einer solchen polaren Schädigung der positiven Wurzelseite. Daraus ergibt sich im Hinblick auf die oben angeführten Momente endgültig die Erklärung des Galvanotropismus als besonderen Fall des Traumatropismus.

Die Arbeit wurde im Botanischen Institut der Technischen Hochschule Braunschweig ausgeführt. Herrn Prof. Dr. GASSNER danke ich herzlich für stete Anregung u. gütige Hilfe. - Über die Ergebnisse der Arbeit hat Herr Prof. GASSNER auf meine Bitte auf der Generalversammlung der Deutschen botan. Gesellschaft zu Dresden kurz berichtet. - Die Aufnahme der umfangreichen Originaltabellen in den Druck der vorstehenden Arbeit war nicht möglich, die experimentellen Grundlagen der Tabellen II, III und VII befinden sich in der Bibliothek der Universität Jena.

LITERATUR.

- (1) **ABDERHALDEN**, Lehrbuch der physiol. Chemie II (1915). - (2) **ANDREWS** in Pringsh. Jahrb. LVI (1915) p. 221. - (3) **BERSA** und **WEBER** in Ber. D. bot. Ges. XI (1922) 254. - (4) **BEUTNER**, die Entstehung elektrischer Ströme in lebenden Geweben etc., Stuttgart, Enke, 1922. - (5) **BRUNCHHORST** in Ber. D. bot. Ges. II (1884) 204. - (6) **BRUNCHHORST** in Bot. Zentralbl. XXXIII (1885) 132. - (7) **BRUNCHHORST** in Bergens Museum Aarsberetning 1888 (1889). - (8) **CREMER** in Zeitschr. f. Biologie XLVII (1906). - (9) **DARWIN**, Bewegungsvermögen d. Pflanzen, Deutsch v. Carus, Stuttgart 1881. - (10) **DU BOIS REYMOND** in Monatsber. Kgl. Preuss. Akad. 1856, p. 450. - (11) **ELFVING** in Botan. Zeitg. 1882, 257. - (12) **GÄGER** in Mem. New York bot. Gard. IV (1908) 1. - (13) **GASSNER**, in Bot. Ztg. LXIV (1906) p. 149. - (14) **GASSNER** in Ber. D. bot. Ges. XXV (1907) p. 26. - (15) **HABER** und **KLEMENSIEWICZ** in Zeitschr. f. phys. Chem. LXVII (1909) p. 385. - (16) **HABERLANDT** in Pringsh. Jahrb. XXXVIII (1903) 447. - (17) **HABERLANDT**, Physiol. Pflanzenanat., Leipzig 1918. - (18) **HARDY** in Journ. of Physiology XLVII, 1913, p. 108. - (19) **HELLBRONN** in Pringsh. Jahrb. LIV (1914) Heft 3. - (20) **JÜRGENSEN** in Anh. f. Anat. u. Physiol. v. Reicher u. Du Bois Reymond 1900, p. 673. - (21) Über die in den Zellen von *Vallisneria spiralis* stattfindenden Bewegungserscheinungen, in Studien aus den Phys. Inst. Breslau, herausgeg. von Heidenhain, Leipzig 1861, p. 87. - (22) **JOST**, Vorlesungen über Pflanzenphys. 3. ed., Jena 1913. - (23) **KELLER**, die Elektrizität in der Zelle, Wien, Braunmüller, 1918. - (24) **KOERNICKE**, in Ber. D. bot. Ges. XXIII (1905) 404. - (25) **KÜHNE**, Untersuchungen über das Protoplasma und die Kontraktibilität, 1864. - (26) **MEYER**, Arth. Analyse der Zelle I (Jena, 1920). - (27) **MEIER**, H.F.A., in Bot. Gaz. LXXII (1921) p. 113. - (28) **MÜLLER-HETTLINGEN** in Pflügers Archiv XXXI (1883) p. 193. - (29) **NEMEC**, in Biol. Zentralbl. XX (1900) p. 369. - (30) **NERNST** in Zeitschr. f. phys. Chemie IX (1892) p. 137. - (31) **OSTWALD** in Zeitschr. f. phys. Chem. VI (1890) p. 70. - (32) **ROSEN** in Cohn's Beitr. VII (1895), Heft 2. - (33) **RISCHAVI** in Bot. Zentralbl. XXII (1885) p. 121. - (34) **SHELLENBERG** in Flora XCVI, p. 474. - (35) **SEIFRIZ** in Bot. Gaz. LXX (1920). - (36) **SPALDING** in Ann. of Bot. VIII (1894) 423. - (37) **STOPPEL**, in Zeitschr. f. Bot. XII (1920) p. 529. - (38) **TISCHLER**, Allgem. Pflanzenkaryologie, in Handb. d. Pflanzenanat. II (1921/22). - (39) **WEBER** in Ber. D. bot. Ges. XI (1922) p. 212. - (40) **WIESNER** in Ber. Akad. Wien LXXXVIII (1884) p. 223. - (41) **WINKLER** in Pringsh. Jahrb. XXXII (1898) p. 525.

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: 1925

Band/Volume: [9](#)

Autor(en)/Author(s): Zeidler Julie

Artikel/Article: [Beiträge zur Frage des Galvanotropismus der Wurzeln 157-193](#)