Permeabilität und Phototropismus.

Von

Leo Brauner.

Mit 6 Abbildungen im Text.

I. Einleitung.

Schon Tröndle und Paál haben vermutet, daß die Permeabilität der Plasmahaut bei tropistischen Reaktionen eine Rolle spielen könnte. Tröndle (14, S. 227) dachte dabei an eine Beeinflussung des Turgors durch Permeabilitätsänderungen. Paál (9, S. 448), von den Tröndleschen Untersuchungen ausgehend, hielt es dagegen für möglich, daß hypothetische Reizstoffe durch die Permeabilitätsänderungen in ihrer Wanderungsgeschwindigkeit beeinflußt würden, wodurch es zu Wachstumsänderungen käme. — J. Small (10) untersuchte nun schon experimentell die Permeabilitätsänderungen, welche nach seinen Befunden geotropische Reizung an den Wurzeln von Vicia faba verursacht. Er meinte — wie Tröndle —, daß als unmittelbare Folge dieser Änderung Turgorverschiebungen aufträten, welche dann die Krümmung verursachten. In einer anderen Arbeit (11) bringt derselbe Autor eine Theorie dieser Reaktion auf kolloidchemischer Basis.

Im Verlauf meiner Untersuchungen über den Phototropismus wurde es auch mir immer wahrscheinlicher, daß das erste Glied der »Reizkette« bei der Induktion tropistischer Krümmungen eine Permeabilitätsänderung der Plasmahaut sein müßte. Zur Prüfung dieser Annahme erschien es notwendig, diese Änderung der Permeabilität, zunächst auf Lichtreiz hin, messend zu verfolgen und zwar möglichst in ihrem zeitlichen Verlauf. Denn dann bestünde die Möglichkeit, durch Vergleich der erhaltenen Kurve mit Parallelmessungen der phototropischen Krümmung Aufschlüsse über den Zusammenhang beider Vorgänge zu erhalten.

II. Die Methoden (6).

Die Permeabilität eines Gewebes läßt sich nach folgenden Methoden messen: Zunächst direkt durch Bestimmung der in der Zeiteinheit aufgenommenen Kristalloidmenge. Praktisch verfährt man nach Fitting (4) und Tröndle (15) dabei so, daß man Schnitte des zu untersuchenden Gewebes in verschieden konzentrierte Lösungen eines Plasmolytikums verteilt und dann an zwei bestimmten Zeitpunkten beobachtet, bei welcher Konzentration Grenzplasmolyse eintritt. Findet man bei der zweiten Ablesung diese bei einer höheren Konzentration als bei der ersten, dann konnte während der Zeit Plasmolytikum durch die Plasmahaut diffundieren und dadurch einen Teil des Außendruckes aufheben. Wieviel hineindiffundiert ist, und damit auch das Maß der Permeabilität ergibt sich aus der Konzentrationsdifferenz der beiden Bestimmungen.

Dann gibt es noch eine zweite Möglichkeit der Permeabilitätsmessung: jedes lebende Gewebe leitet den elektrischen Strom, und zwar erfolgt in ihm — wie in allen elektrolytischen Leitern — das Strömen der Elektrizität nur durch Konvektion mittels Ionen. Daher hängt die Leitfähigkeit erstens von der Zahl der vorhandenen Ionen ab, d. h. von der Menge und Beschaffenheit der im Zellsaft gelösten Elektrolyte, zweitens aber von der Durchlässigkeit der Plasmahaut für diese Ionen. Und eben darauf beruht die Methode der Permeabilitätsbestimmung durch elektrische Widerstandsmessung. Hat man nämlich Grund zur Annahme, daß die Ionenanzahl ± konstant bleibt, so kann man aus einer Änderung der Leitfähigkeit auf einen veränderten Permeabilitätszustand der Plasmahaut schließen und hat also im Ohmschen Widerstand ein relatives Maß der Permeabilität, allerdings nur für Elektrolyte.

Diese Leitfähigkeitsmethode wurde zuerst von Osterhout (8) bei Meeresalgen angewendet. Dann maß Small (10) auf diesem Wege in der schon erwähnten Untersuchung Permeabilitätsänderungen an geotropisch gereizten Wurzeln.

Bei der Wahl einer Methode für meine Untersuchung war folgendes zu bedenken: um irgendwie verwertbare Ergebnisse zu erhalten, mußte ich die Permeabilität eines phototropisch reagierenden Organs unter denselben Bedingungen und ebenso-

lange Zeit verfolgen, wie dies für das Zustandekommen einer phototropischen Krümmung notwendig ist, und zwar mußten diese Messungen an ein und demselben Objekt angestellt werden können.

Dann war es unvermeidlich, die Ablesungen vor (und bei kurzer Reizdauer auch nach) der Belichtung bei rotem Licht vorzunehmen. Und schließlich war es erwünscht, in kurzen Intervallen zu messen, um den Reaktionsverlauf möglichst lückenlos verfolgen zu können.

Alle diese Bedingungen lassen sich bei der Anwendung der plasmolytischen Methode nur sehr mangelhaft erfüllen. Mikroskopische Beobachtung der Grenzplasmolyse ist bei rotem Licht so gut wie unmöglich, die einzelnen Messungen müssen an verschiedenen Objekten gemacht werden und schließlich ist es wahrscheinlich, daß längerer Aufenthalt in den Lösungen ebenso wie der unvermeidliche Wundschock beim Anfertigen der Schnitte weitgehende Störungen in den Zellen hervorruft, wodurch ein Rückschluß auf die Verhältnisse im intakten Gewebe zu falschen Ergebnissen führen muß.

Ich hatte in meiner früheren Arbeit (3, S. 538) diese Methode verwandt, um zunächst ganz allgemein festzustellen, ob das Licht die Permeabilität meiner Versuchspflanze — der Koleoptile von Avena sativa — überhaupt verändert. — Die seither gesammelten Erfahrungen lehrten mich aber, wie irreführend die so erhaltenen Ergebnisse sein können.

So kam nur der zweite Weg zur Permeabilitätsbestimmung in Betracht, die elektrische Leitfähigkeitsmessung. Diese Methode erlaubt Arbeit im Dunkeln und fortlaufende Ablesung am selben Objekt.

Doch auch sie ist nicht völlig einwandfrei. Zunächst läßt sich eine Verwundung des Gewebes auch hier nicht vermeiden, da unbedingt Elektrodennadeln eingestochen werden müssen, dann wird die Pflanze bei jeder Ablesung durch den Meßstrom elektrisiert, und schließlich erhält man so, wie schon erwähnt, nur die Permeabilitätsgröße für Elektrolyte, und auch nur dann, wenn deren Ionisierungszustand sich nicht ändert.

Ferner liegt in dieser Methode noch eine technische Schwierigkeit: die Messung der Leitfähigkeit muß mit Wechsel-

strom vorgenommen werden, um Polarisation zu vermeiden. Als Nullinstrument dient dabei ein Telephon. Nun haben wir es in unserem Fall mit recht beträchtlichen Widerständen zu tun, die den Meßstrom sehr abschwächen. Deshalb ertönt das Telephon nur leise und dies macht das Erkennen des Minimums nicht ganz leicht. — Dem steht allerdings der große Vorteil gegenüber, daß auch durch die Pflanze nur ganz geringe Strommengen fließen. — Außerdem wird aber auch das Minimum selbst nicht ganz scharf, da es bei der Kleinheit der verwendeten Elektroden nicht möglich ist, die Polarisation ganz auszuschalten [1]. Diese ruft nach Gildemeister (5) im Objekt eine Phasenvoreilung des Wechselstroms gegenüber der Stromquelle hervor und daher kommt es, daß auch die Einstellung auf die Potentialdifferenz »Null« das Telephon nicht ganz zum Schweigen bringt. Dieser Fehler läßt sich allerdings abschwächen: erstens durch Erhöhung der Frequenz des Meßstroms, wodurch die Polarisation an sich verringert wird, und zweitens durch Vorschaltung einer Selbstinduktionsspule vor das Objekt, die bei geeigneter Wahl eine gleichgroße Phasenverschiebung im entgegengesetzten Sinn bewirkt und damit den Strom an den Polen des Telephons wieder synchron macht.

Trotz dieser Bedenken entschloß ich mich doch zur Leitfähigkeitsmethode, und es zeigte sich, daß auf diesem Wege immerhin brauchbare Ergebnisse zu erhalten sind. Jetzt bin ich davon überzeugt, daß die Methode verbesserungsfähig ist, vor allem, wenn es die Umstände erlauben werden, mit etwas weniger primitiver Apparatur zu arbeiten.

III. Die Versuchsanordnung.

1. Versuchspflanze und Aufzucht.

Als Versuchsobjekt diente wieder die Koleoptile von Avena sativa und zwar wurde zu den Vorversuchen in Jena dieselbe reine Linie verwendet, die ich schon bei meiner früheren Untersuchung benutzt hatte: G. H. 31, Ernte 1919 aus Weihenstephan. — Leider ließ sich nach Verbrauch des Vorrates die gleiche Sorte

[1]) Platinieren der Elektroden führt nicht zum Ziel, da die vom Platinmoor adsorbierten Reste der Platinierungsflüssigkeit ($PtCl_4$) selbst in Spuren auf die Pflanze hochgradig giftig wirken.

nicht wieder beschaffen, so daß ich gezwungen war, bei den Hauptversuchen in Berlin mit einer anderen Linie: G. H. 5 (Sekunda), Ernte 1921, ebenfalls aus Weihenstephan, weiterzuarbeiten. Für die freundliche Zusendung des Samenmaterials danke ich Herrn Prof. Boas bestens.

Die Aufzucht erfolgte in gleicher Weise, wie ich es schon früher (3, S. 499) beschrieben habe. Zur Erzielung geraden Wachstums und zur Vermeidung des »Auswachsens« der Keimlinge empfiehlt es sich, im Dunkelschrank eine Schale mit Kalziumoxyd aufzustellen. Dadurch verhindert man eine Anreicherung von freier Kohlensäure, die, wie schon M. de Vries fand (17), wohl den Hauptgrund aller Wachstumsstörungen der Keimlinge ausmacht.

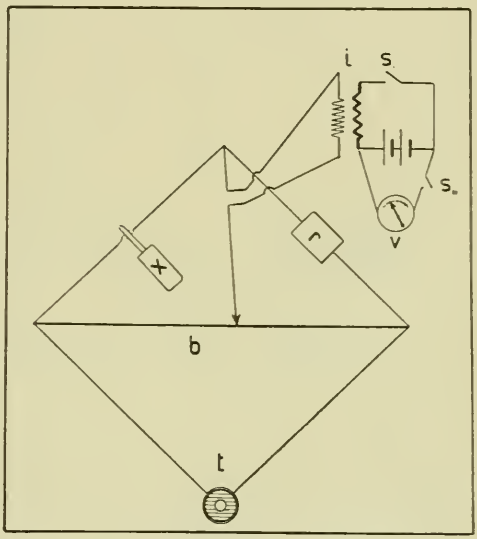

Abb. 1. b = Brücke, i = Induktorium, r = Vergleichswiderstand, $s_{,}$ und $s_{,,}$ = Stromschlüssel, t = Telephon, v = Voltmeter, x = Versuchspflanze.

2. Die Meßapparate.

Die Widerstandsmessung wurde mit einer 1000teiligen Brücke nach der Kohlrauschschen Wechselstromanordnung vorgenommen. Ein kleines Induktorium lieferte Wechselstrom von 102 Perioden/sek. bei einer primären Betriebsspannung von 2,5 Volt. Dabei zeigte ein Hitzdrahtamperemeter von 12 Ω Widerstand im Sekundärkreis eine Kurzschlußstromstärke von 37,0 Milliamp. an.

Als Vergleichswiderstand wurde ein kapazitäts- und selbstinduktionsfreier Kurbelrheostat verwendet, der Einschaltung von maximal 8000 Ω erlaubte. — Zur Ablesung diente ein älteres Siemenstelephon mit regulierbarem Membranabstand.

Die Widerstände der einzelnen Apparate betrugen[1]:
Brücke: . . . . . 10,0 Ω.
Induktorium: primär 1,8 Ω, sekundär 44,0 Ω.
Telephon: . . . . . 200,0 Ω.

Zwei Beutelelemente lieferten den Betriebsstrom, dessen Spannung vor jedem Versuch kontrolliert wurde. Abb. 1 veranschaulicht die ganze Anordnung.

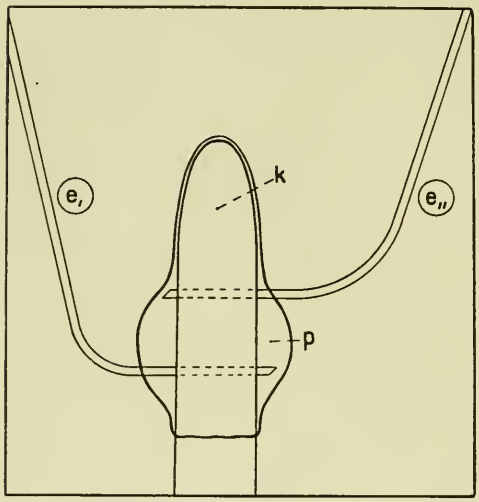

Abb. 2. k = Koleoptile, $e_{,}$ und $e_{,,}$ = Elektroden, p = Paraffinhülle.

3. Die Elektroden.

Um einwandfreien Anschluß der Versuchspflanze an den Stromkreis zu erreichen, war an einige Umstände zu denken: vor allem mußte für eine sichere Verbindung der Elektroden mit dem leitenden Gewebe gesorgt werden, die weder durch das Wachstum des Keimlings, noch durch seine etwaigen Nutationen verändert werden konnte. Ferner durfte das Guttationswasser nicht in den Bereich der blanken Zuleitungsdrähte gelangen.

Nach einigen Vorversuchen erwies sich folgende, in ähnlicher Weise schon von Small (10) verwendete Methode als die brauchbarste:

Paraffin vom Schmelzpunkt 38° C wurde in einem Glasröhrchen eben verflüssigt und dieses dann einen Augenblick lang etwa 5 mm weit über die Keimlingsspitze gestülpt. — So wird ein dünner, überaus gleichmäßiger Paraffinüberzug erzielt.

Als Elektroden dienten zwei blanke, 6 cm lange und 0,1 mm dicke Platindrähtchen, deren Enden mit der Schere spitz zugeschnitten waren. Diese beiden Drähtchen wurden mit einer Pinzette durch den Keimling quer hindurch gestochen, und

[1]) Sämtliche Angaben gelten für die im Berliner Institut verwendeten Apparate.

zwar etwa parallel zur längeren Ellipsenachse seines Querschnittes. Dabei lag die eine Elektrode ~ 2 mm, die andere ~ 3 mm unter der Koleoptilspitze, so daß sich ein Vertikalabstand von ~ 1 mm zwischen den beiden Drähten ergab.

Dann wurden auch die hervorragenden Elektrodenspitzen mit Paraffin überzogen, so daß an beiden Flanken des Keimlings ein kleiner Wulst entstand.

Diese ganze Operation fand bei rotem Licht statt und dauerte höchstens eine Minute.

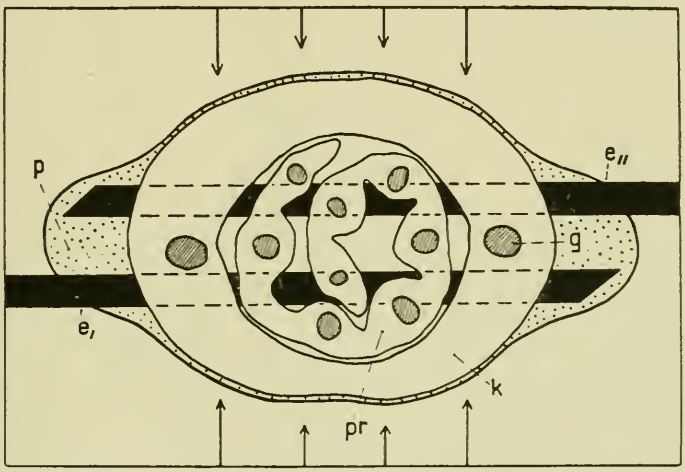

Abb. 3. e, und e,, = Elektroden, k = Koleoptile, g = Gefäßbündel, pr = Primärblatt, p = Paraffin.

Durch diese Methode erzielt man ein vollkommen sicheres Sitzen der Drähte, da sie vom Paraffin ausreichend festgehalten werden und bei ihrer großen Länge und Biegsamkeit der Wachstumsbewegung des Keimlings, etwa 3 mm während der dreistündigen Versuchsdauer, ohne weiteres folgen.

Außerdem wird durch den Paraffinüberzug etwaiger Kurzschluß durch herabtropfendes Guttationswasser vermieden. Und ferner schützt diese künstliche Kutikula die Wunden vor dem Austrocknen und der Berührung mit der Luft.

Es sei noch bemerkt, daß Versuchspflanze und Elektroden unverrückbar in ein Stativ eingespannt waren.

Abb. 2 stellt eine derart vorbereitete Keimlingsspitze bei etwa 10facher Vergrößerung in der Seitenansicht dar und

Abb. 3 zeigt auf einem 3 mm unter der Spitze geführten Querschnitt bei 40facher Vergrößerung, welche Gewebepartien von den Elektroden durchquert werden. Man kann aus dieser Zeichnung auch ersehen, daß beim Einstich eine Verletzung der Koleoptil-Gefäßbündel vermieden worden war. Dieser Umstand ist nicht ganz unwichtig, weil man nur so Störungen durch Guttationswasser sicher vermeidet. Es bricht bei richtiger Anordnung an der äußersten Spitze durch den Paraffinüberzug durch, der hier am dünnsten ist, und läuft, ohne zu schaden, am Keimling ab. — Beide Abbildungen lassen auch die Form der Paraffinhülle erkennen.

4. Die Messung.

Nachdem der so vorbereitete Keimling an die Brücke angeschlossen worden war, konnte die Messung beginnen. — Da der Elektrodenabstand nach einiger Übung sehr gleichmäßig eingehalten werden konnte, war der Anfangswiderstand bei den einzelnen Versuchen halbwegs konstant und ließ sich in höchstens 5 Sekunden einstellen. Und nun wurde in Intervallen von 15 Minuten weiter gemessen; häufigere Ablesungen waren nicht ratsam, wenn man Schädigung durch den Strom sicher vermeiden wollte, trotzdem, wie berechnet werden konnte, bei jeder der 5 Sekunden lang dauernden Messungen höchstens 2 Milliampere durch die Pflanze flossen.

Die Messungen waren etwa auf 1 % genau, wenn, wie fast immer, in der Mitte der Brücke gearbeitet wurde. Wichtig war dabei die genaue Einhaltung des gleichen Summertons und damit der Frequenz, da davon die Größe der unvermeidlichen Polarisation abhängt; und letztere mißt man ja im Gesamtwiderstand mit.

Solange im Dunkeln gearbeitet wurde, erfolgte die Ablesung an der Brückenskala bei schwachem roten Licht. Da der Keimling in beträchtlicher Entfernung von der Brücke aufgestellt war, kam irgendeine Beeinflussung durch die Ableselampe nicht in Betracht. Deshalb konnte auch von der ursprünglich geplanten räumlichen Trennung der Versuchspflanze und Brücke abgesehen werden, die mit großen technischen Schwierigkeiten verbunden gewesen wäre.

In einer ganzen Reihe von Versuchen wurde nach dreistündiger Messung der Keimling — nach Entfernung der Elektroden — einseitig belichtet, und es konnte stets festgestellt werden, daß er seine normale Reaktionsfähigkeit beibehalten hatte. Ferner überzeugte ich mich an Mikrotomschnitten davon, daß das stromdurchflossene Koleoptilgewebe völlig intakt geblieben war. Nur das Primärblatt zeigte zuweilen eine Schädigung: infolge der mechanischen Fixierung seiner Spitze in der Koleoptile durch die Elektroden konnte sich eine etwaige Wachstumsdifferenz der beiden Organe nicht mehr ausgleichen und dies gab dann zu Faltungen des Primärblattes unterhalb der Drähte Anlaß. Zu einer Störung des Versuches kam es dadurch aber niemals.

5. Die Belichtung.

Die Belichtung des Keimlings erfolgte in derselben Weise, wie bei Messungen von Lichtwachstumsreaktionen. Als Lichtquelle diente eine 100kerzige Metallfadenlampe mit zickzackförmigem Leuchtkörper. Sie hing 35 cm über dem Keimling und war gegen diesen völlig abgeblendet. Ihr Licht wurde durch zwei symmetrisch aufgestellte Spiegel seitlich auf die Versuchspflanze geworfen, und zwar war der Lichtweg dabei so bemessen, daß beim Keimling eine Helligkeit von genau 100 MK herrschte. Dabei war die Koleoptile stets so orientiert, daß das Licht parallel zur kurzen Ellipsenachse ihres Querschnittes einfiel, d. h. senkrecht auf die Elektroden. (Vgl. dazu Abb. 3, Lichtrichtung durch die Pfeile angedeutet.)

Durch diese Anordnung sollte Lichtabsorption und Beschattung durch die seitlichen Paraffinwülste und die Elektroden vermieden werden.

6. Der Versuchsraum.

Die Untersuchungen wurden (mit Ausnahme der Jenaer Vorversuche) in einer Dunkelkammer des Berliner Pflanzenphysiologischen Instituts ausgeführt. Sie war mit Zentralheizung versehen und durch ihre Lage im Keller leicht auf konstanter Temperatur zu halten. Hier befand sich auch der Dunkelschrank mit den Kulturen, die also schon unter den Versuchsbedingungen heranwuchsen.

IV. Die Versuche.

1. Vorbemerkungen.

Die Fragen, die ich zu beantworten suchte, waren folgende:

1. Beeinflußt Belichtung die Permeabilität der Koleoptile von Avena sativa?

2. Besteht ein Zusammenhang zwischen Permeabilitätsänderung und phototropischer Krümmung?

Dazu war es nötig, zuerst festzustellen, ob sich die Permeabilität unter den gegebenen Versuchsbedingungen nicht auch schon im Dunkeln verändert. Denn sowohl die Vorbereitung zum Versuch, als auch die Elektrisierung während der einzelnen Messungen ließen eine Beeinflussung dieses so labilen Zustandes vermuten. — Und dann mußte untersucht werden, ob die so erhaltene Zustandskurve eine Änderung erfährt, wenn die Pflanze von einem bestimmten Zeitpunkt ab belichtet wird. — Es zeigte sich bald, daß die Variabilität der einzelnen Versuche ziemlich beträchtlich war; daher konnte nur eine größere Statistik zum Ziele führen. Es wurden also zur Aufstellung jeder Durchschnittskurve die Mittelwerte aus 20 Einzelversuchen genommen.

Alle diese Permeabilitätsbestimmungen gelten für die Verhältnisse in der Spitze. Die Untersuchung dieses Bezirkes versprach den meisten Erfolg, da er ja den empfindlichsten Teil der Koleoptile bildet. (Vgl. dazu auch 3a, S. 211.)

Zur Beantwortung der zweiten Frage schloß ich an die Permeabilitätsbestimmungen die Messung an, wie Wachstum und Krümmung unter den gleichen Bedingungen verläuft.

2. Die Vorversuche.

Die ersten Versuche sollten darüber Aufschluß geben, in welcher Weise sich die Leitfähigkeit unter verschiedenen Meßbedingungen im Dunkeln ändern kann. Dabei zeigte sich nun folgendes:

Elektrodenabstand über 1,5 mm gestattet infolge übermäßiger Schwächung des Meßstromes keine genaue Ablesung mehr.

Nimmt man dagegen die Entfernung der Drähte sehr klein, etwa 0,5 mm, so erhält man einen Reaktionstyp, den folgende Einzelversuche veranschaulichen[1]:

100 136 178 65 53 51.

Zuerst steigt der Widerstand enorm an, nach 45 Minuten jedoch sinkt er plötzlich tief unter den Anfangswert und bleibt dann dauernd unter ihm.

Der Anfangswiderstand betrug hier 3000 Ω, dies entspricht einem Elektrodenabstand von 0,5 mm.

Ein zweiter Versuch unter ähnlichen Bedingungen (Anfangswiderstand 3065 Ω) zeigte folgenden Verlauf:

100 96 91 91 91 58 43 37 32.

Hier sinkt der Widerstand sofort, wenn auch nur langsam ab, der weitere Verlauf der Reaktion aber ist der gleiche wie im ersten Versuch.

Nachdem sich solche Resultate oft wiederholt hatten, gewann ich die Überzeugung, daß eine so enorme Zunahme der Leitfähigkeit auf eine Schädigung der Plasmahaut durch den zu starken Meßstrom zurückzuführen sei, wodurch sie vermutlich völlig permeabel wird.

Ich arbeitete nun mit einem Elektrodenabstand von $\pm$ 1 mm weiter und kam so zu folgenden Ergebnissen:

Der Widerstand beträgt hierbei anfangs $\sim$ 6000 Ω — 10000 Ω und steigt im Laufe des 3stündigen Versuchs ganz gleichmäßig um etwa 80 % an. (Der Kurvenverlauf war bei den einzelnen Versuchen qualitativ stets derselbe, z. B.: 100, 109, 113, 122, 130, 138, 142, 151, 159, 167, 175, 179, 183.)

Dieses zweite Ergebnis lehrt uns also, daß ein schwacher Meßstrom dauernde Steigerung des Widerstandes zur Folge hat.

Ich machte bald die Erfahrung, daß jede Schädigung des Keimlings den zuerst geschilderten Reaktionstyp hervorruft, vor allem das Auftragen von zu heißem Paraffin und zu langer Stromdurchfluß beim Ablesen. Auch hierbei findet man das charakteristische plötzliche Absinken des Widerstandes, wohl infolge enormer Permeabilitätszunahme. Günstigerweise verläuft

[1]) Der Anfangswiderstand ist hier, wie auch bei allen übrigen Versuchen, gleich 100 gesetzt, so daß die Zahlen die prozentuale Widerstandsänderung angeben. Meßintervall = 15 Minuten.

aber diese »geschädigte« Reaktion genau entgegengesetzt wie die »normale«, so daß solche Versuche bald erkannt und verworfen werden können.

Vor allem aber war es bald möglich, diese Störungen dadurch zu vermeiden, daß Paraffin von genau 38° C zur Verwendung kam, was am Vorhandensein noch ungeschmolzener Teile zu erkennen war; anderseits wurde die Ablesedauer auf genau 5 Sekunden beschränkt.

Nun konnte an die eigentlichen Versuche gegangen werden.

3. Die Belichtung mit 50000 MKS.

Die erste Versuchsserie sollte darüber Aufschluß geben, ob der Gang der Permeabilitätsänderung durch die in ihren phototropischen Wirkungen gut bekannte Lichtmenge von 50000 MKS beeinflußt wird. Dazu wurde zunächst in einer Serie von 20 Einzelversuchen der Verlauf der Dunkelreaktion drei Stunden lang verfolgt.

Hierauf verfuhr ich in der entsprechenden Vergleichsserie folgendermaßen: zuerst wurde unter den gleichen äußeren Bedingungen wie früher eine Stunde lang im Dunkeln gemessen; dann aber erfolgte die Belichtung (Zeitfaktor 8′ 20″), und nun beobachtete ich den Reaktionsverlauf zwei weitere Stunden lang, so daß auch hier die Gesamtversuchsdauer drei Stunden betrug.

Da der einzige Unterschied zwischen den beiden Serien in der Belichtung der einen bestand, war eine etwaige Verschiedenheit ihres Kurvenverlaufs nur dem Lichtreiz zuzuschreiben. Die erste Versuchsstunde, während der ja in beiden Fällen völlig gleiche Bedingungen herrschten, diente zur Kontrolle: Solange mußten die Reaktionen gleich verlaufen.

Das Durchschnittsergebnis dieser Versuche gibt Abb. 4 in graphischer Darstellung wieder, wobei die Abszisse die Zeit und die Ordinate die prozentuale Widerstandszunahme bedeutet[1]. Die Versuchszeit im Dunkeln ist für die Lichtserie durch Schraffierung kenntlich gemacht. Kurve »a« zeigt die Widerstandsänderung im Dunkelversuch, Kurve »b« im Lichtversuch und Kurve »c« gibt die Differenz zwischen beiden an.

[1]) Auf die zahlenmäßige Wiedergabe der Einzelversuche mußte leider verzichtet werden, doch stelle ich die Tabellen im Manuskript auf Wunsch gerne zur Verfügung.

Man ersieht aus dieser Darstellung, daß die Dunkelkurve a etwa parabelartig ansteigt und einen Maximalwert von 161 % des Anfangswiderstandes erreicht; — die Lichtkurve b verläuft tatsächlich die erste Stunde lang fast parallel mit Kurve a. Nach der dann erfolgten Belichtung aber ändert sie ihren Gang und bleibt beträchtlich unter dem entsprechenden Dunkelwert zurück. Diese Differenz erreicht nach 90 Minuten ein Maximum von 21 % und verringert sich dann wieder etwas.

Unter c ist der Gangunterschied der beiden Kurven positiv (als Leitfähigkeitszunahme im Lichtversuch) eingetragen.

Das Ergebnis dieser Untersuchung ist also folgendes:

Die elektrische Leitfähigkeit der Avena-Koleoptile wird durch Belichtung mit 50000 MKS beträchtlich erhöht.

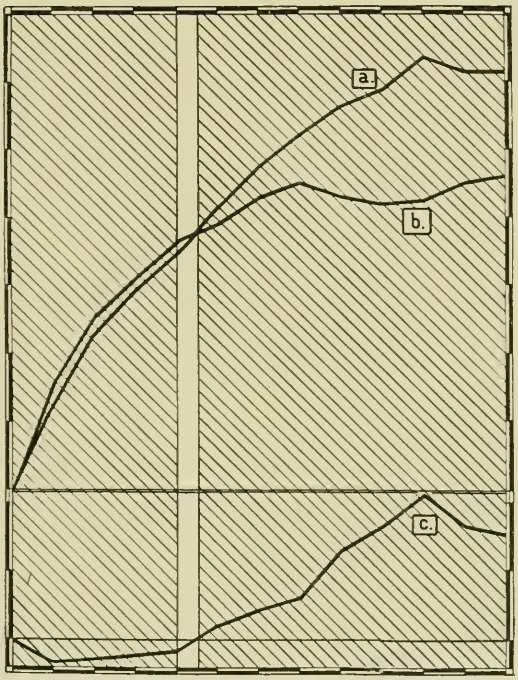

Abb. 4. 50000 MKS. Vergleichswiderstand R = 6000 Ω, Durchschnittsanfangswiderstand = 10800 Ω, Durchschnittstemperatur = 20° C, Durchschnittskeimlingslänge = 25,1 mm.

Die bisher geschilderten Messungen waren in Jena unter Arbeitsbedingungen vorgenommen worden, die ich bei meinen weiteren Untersuchungen im Berliner Institut mit der neuen Apparatur nicht völlig rekonstruieren konnte. Vor allem lieferte das nunmehr benutzte Induktorium Wechselstrom von etwas höherer Frequenz (an sich ja ein Vorteil!), und dann war ich, wie schon erwähnt, gezwungen, mit einer neuen Hafersorte weiterzuarbeiten.

All dem mag es zuzuschreiben sein, daß die weiteren Versuche quantitativ etwas anders verliefen. Deshalb muß ich von einem Vergleich der eben besprochenen Reaktionen mit den nun zu schildernden bei anderen Lichtmengen absehen.

4. Versuche im Dauerlicht von 100 MK.

Die Erfahrungen der bisherigen Versuche veranlaßten mich zu einer anderen und, wie ich glaube, exakteren Methode der Statistik. Bisher hatte ich alle vorhandenen »gelungenen« Versuche in die Statistik aufgenommen und erreichte es durch ihre verhältnismäßig große Anzahl, daß der Reaktionsverlauf der Durchschnittskurven während der ersten Stunde (d. h. vor der Belichtung im Lichtversuch) in der Dunkel- und Lichtserie annähernd derselbe war. Es wurde dann angenommen, daß die Lichtserie ohne die jetzt erfolgte Belichtung auch weiterhin ebenso verlaufen wäre wie die Dunkelserie; unter dieser Voraussetzung war die tatsächlich beobachtete Veränderung im Lichtkurvenverlauf von diesem Zeitpunkt an allein der Lichtwirkung zuzuschreiben.

Die Wahrscheinlichkeit dieser Voraussetzung suchte ich bei den neuen Versuchen noch weiterhin zu erhöhen und zwar durch folgende Methode: zuerst wurde eine größere Anzahl von dreistündigen Dunkelversuchen angestellt. Und dann mußte zu jedem einzelnen dieser Versuche ein zweiter mit gleichem, relativem Widerstandswert nach einer Versuchsstunde gefunden werden. Wenn so ein Versuch auftrat, wurde nunmehr belichtet. — So erhielt ich endlich zwanzig Versuchspaare von je einem Licht- und einem Dunkelversuch mit fast gleichem Anfangsreaktionsverlauf, und aus diesen setzte sich dann die Statistik zusammen.

Auch so war noch keine vollständige Übereinstimmung zu erreichen und das liegt wohl daran, daß die Variabilität der Versuche infolge des noch nachklingenden Operationswundschocks gerade während der ersten Stunde am größten ist. Aber immerhin ermöglichte es diese Arbeitsweise, die Durchschnittsdifferenz der Kurvenpaare während der ersten Stunde um die Hälfte zu verringern, so daß sie nur mehr 1 % betrug.

Mit dieser verbesserten Methode wurde nun die Wirkung von 100 MK starkem Dauerlicht untersucht. Abb. 5 zeigt das Ergebnis, wieder in graphischer Darstellung; die erste Stunde lang verlaufen die Kurven »a« und »b« fast identisch. Und dann bleibt auch hier nach einsetzender Belichtung die Widerstandszunahme der Kurve b hinter der der Dunkelkurve a zurück und diese Differenz (Kurve c) wächst gleichmäßig bis auf 11% am Ende des Versuches an, ohne, wie in erster Serie, ein vorheriges Maximum aufzuweisen.

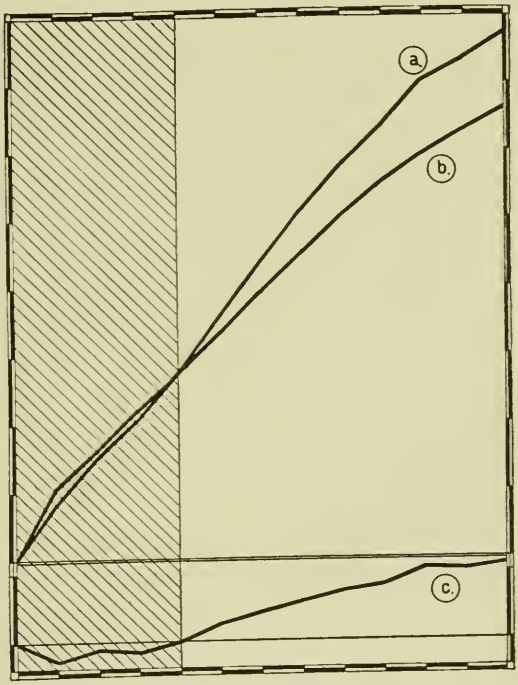

Abb. 5. 100 MK Dauerlicht. Vergleichswiderstand R = 8000 Ω. Durchschnittsanfangswiderstand = 6460 Ω, Durchschnittstemperatur = 20,5° C, Durchschnittskeimlingslänge = 26,5 mm.

Auch das Ergebnis dieser Versuche ist eine Erhöhung der Leitfähigkeit durch das Licht. Doch ist diese Zunahme hier im Dauerlicht nur halb so groß wie bei der so viel geringeren Lichtmenge der vorigen Serie. Indessen muß man wohl aus den früher vorgebrachten Gründen von einem unmittelbaren Vergleich der beiden Resultate absehen, zumal ja auch die Dunkelkurven der beiden Versuchsreihen quantitativ verschieden verlaufen und dadurch eine Verschiedenheit der äußeren Bedingungen erkennen lassen.

Das Grundphänomen dagegen ist in beiden Fällen dasselbe: die Erhöhung der elektrischen Leitfähigkeit durch das Licht.

5. Vergleichsmessungen des Krümmungsverlaufs und der Lichtwachstumsreaktion im 100 MK D. L.

Nachdem ich eine Erhöhung der Permeabilität durch das Licht sicher nachgewiesen zu haben glaubte, mußte untersucht werden, wie die phototropischen Reaktionen unter den gleichen Bedingungen verliefen. Wenn nämlich eine Beziehung zwischen diesen beiden Erscheinungen bestand, war es möglich, daß sie in ihrem Reaktionsverlauf zum Ausdruck kam.

Dieser Vergleich wurde für die exaktere zweite Leitfähigkeitsserie bei 100 MK Dauerlicht ausgeführt.

Um ganz gleiche Verhältnisse zu schaffen, paraffinierte ich die Spitzen der Versuchskeimlinge ebenso wie zur Leitfähigkeitsmessung und belichtete nun eine Stunde nachher einseitig mit 100 MK, wobei auch die Orientierung des Koleoptilquerschnitts zur Lichtquelle die früher beschriebene war. — Der Reaktionsverlauf wurde mit dem Horizontalmikroskop in derselben Weise gemessen, wie ich es in meiner früheren Arbeit eingehend auseinandergesetzt habe (3, S. 503). Der größeren Genauigkeit halber las ich alle 5 Minuten ab und bildete dann aus je drei Messungen die Mittelwerte, nach denen dann die Reaktionskurve gezeichnet wurde.

In gleicher Weise bestimmte ich auch die Lichtwachstumsreaktion bei zweiseitiger Dauerbelichtung mit 100 MK. — In beiden Fällen wurde der ± objektive Reaktionsverlauf aus einer Statistik von je 10 Einzelversuchen gewonnen.

Abb. 6 stellt das Ergebnis graphisch dar und zwar sind hier folgende drei Kurven mit gleicher Zeitabszisse übereinander gezeichnet worden:

Kurve 1 zeigt bei etwas vergrößertem Ordinatenmaßstab den uns schon bekannten Verlauf der Leitfähigkeitszunahme nach Belichtung mit 100 MK, Kurve 2 den Verlauf der Krümmungsgeschwindigkeit unter denselben Umständen, und Kurve 3 die entsprechende Lichtwachstumsreaktion.

Es fällt nun sofort auf, daß die Kurven 1 und 2 einigermaßen ähnlich verlaufen, wenigstens, was die Richtung ihrer Bewegung anlangt. Dagegen läßt die Lichtwachstumsreaktion (Kurve 3) nicht den geringsten Zusammenhang mit ihnen erkennen. Sie besteht zwar in einer beträchtlichen Verringerung

der durchschnittlichen Wachstumsgeschwindigkeit, wie das ja der Blaauwschen Theorie entspräche, ihr sinusförmiger Charakter aber findet sich weder im Permeabilitätsverlauf, noch im Gang der Krümmung auch nur leise angedeutet.

Obwohl ich schon früher mangelhafte Übereinstimmung von Wachstums- und Krümmungsreaktion im Dauerlicht beobachten

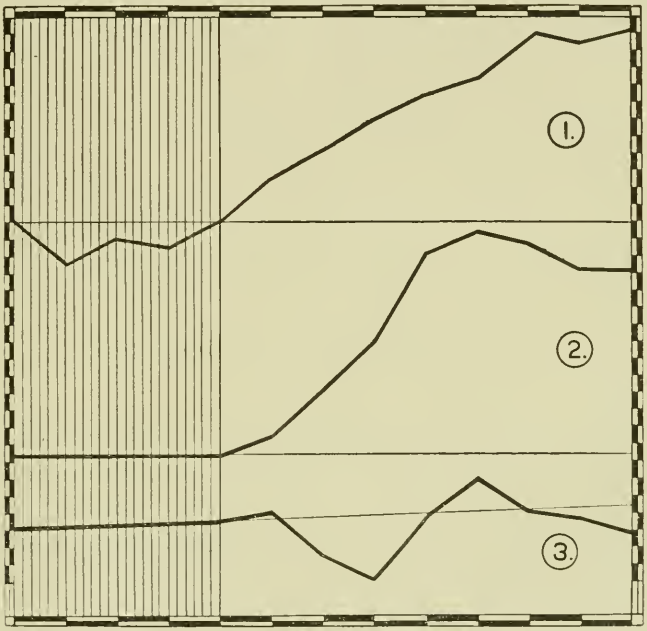

Abb. 6. 1 = Abb. 5, c. 2 = Krümmungsverlauf bei 100 MK DL. 3 = Lichtswachstumsreaktion bei 100 MK DL. Für 2 und 3: Durchschnittskeimlingslänge = 26,5 mm, Durchschnittstemperatur = 21 ⁰ C.

konnte, und damals auch einige Erklärungsversuche dafür vorbrachte, bleibt mir dieses Verhalten noch völlig rätselhaft. Und gerade von seiner Aufklärung scheint es mir jetzt abzuhängen, ob man eine allgemeine Gültigkeit der Blaauwschen Theorie annehmen darf.

Doch mir kam es hier vor allem darauf an, zu untersuchen, ob Permeabilitätszunahme und Krümmung parallel verlaufen. Und dabei hat sich nun ergeben, daß die Krümmungsgeschwindigkeit etwa in demselben Maß zunimmt, in dem auch der Wert der Permeabilität ansteigt.

V. Schlußfolgerungen.

Durch die geschilderten Versuche glaube ich nachgewiesen zu haben, daß das Licht die Permeabilität der Avena-Koleoptile erhöht, und daß ein Zusammenhang zwischen dieser Erhöhung und der phototropischen Krümmung besteht. Darauf scheint der ähnliche Verlauf beider Reaktionen hinzudeuten.

Zum Schluß ist noch kurz auseinanderzusetzen, wie ich mir diesen Zusammenhang denke.

Wenn in einem interzellularenreichen Gewebesystem die Permeabilität der Plasmahaut zunimmt, muß — bei unverändertem osmotischen Wert des Zellsaftes — der Turgordruck sinken. Es wird dann Zellsaft an die Interzellularräume abgegeben. — Dies ist wahrscheinlich der Mechanismus vieler Reizbewegungen, z. B. bei den Centaureenfilamenten und den Gelenken von Mimosa (Haberlandt [7], S. 524). — Steigt die Permeabilität nur in einem Teil des Gewebes, dann erfolgt — durch die lokalisierte Turgorabnahme — eine Deformation, resp. Krümmung.

Nun liegt es nahe anzunehmen, daß ein ähnlicher Vorgang auch die phototropische Krümmung der Avena-Koleoptile einleitet. Einseitige Belichtung wird die Permeabilität der Lichtseite größer werden lassen, als die der Schattenseite; die Folge davon muß Turgorabnahme auf der Lichtseite sein, und so käme die erste Phase der positiven Krümmung zustande.

Für diese Annahme sprechen folgende Gründe: einmal läßt sich die Krümmung in dieser Anfangsphase durch Plasmolyse rückgängig machen (16), woraus hervorgeht, daß eine Turgoränderung die Ursache war. Dies ist ja auch an sich nichts Verwunderliches, denn Wachstum wird primär wohl immer durch Turgorsteigerung eingeleitet.

Und dann legt der überaus schnelle Eintritt der Krümmungsbewegung den Schluß nahe, daß Turgoränderung die treibende Kraft ist[1].

[1]) Pfeffer führt derartige Turgoränderungen auf eine Veränderung der osmotisch wirksamen Substanzen zurück. Doch hält dem Haberlandt die geringe Reaktionszeit solcher Reizbewegungen entgegen; und diese spricht sehr zugunsten einer direkten Mitwirkung des Plasmas durch Änderung seiner Permeabilität.

Nun greifen aber nach den Untersuchungen von Boysen-Jensen (2), Paál (9) und Stark (17) auch gewisse basalwärts diffundierende Reizstoffe in den Krümmungsvorgang ein, und diese sind wohl auch die Träger der Reizleitung. — Schon in einer früheren Arbeit sprach ich die Ansicht aus, daß das Herabströmen dieser Stoffe durch die Permeabilität der Diffusionsbahn gelenkt wird. Jetzt glaube ich, daß die beiden geschilderten Faktoren beim Zustandekommen der phototropischen Krümmung zusammen wirken können, nämlich die Turgorsenkung auf der Lichtseite und die Beeinflussung der Diffusionsgeschwindigkeit gewisser Reizstoffe. Und zwar dürfte die Turgorbewegung die erste Phase der Reaktion sein, da selbst Plasmaströmung die Diffusionsgeschwindigkeit der fraglichen Stoffe nicht so beschleunigen wird, daß schon der Beginn der Krümmung auf ihre Wirkung zurückgeführt werden könnte.

VI. Zusammenfassung.

1. Belichtung mit 50000 MKS und 100 MK Dauerlicht erhöht die Permeabilität der Koleoptile von Avena sativa.

2. Bei gleicher Lichtmenge verläuft die Kurve dieser Permeabilitätszunahme annähernd parallel mit der der phototropischen Krümmungsgeschwindigkeit. Dies legt den Gedanken an einen Zusammenhang dieser beiden Reaktionen nahe.

3. Zur Permeabilitätsbestimmung diente eine Methode, die auf folgendem Prinzip beruht: die Leitfähigkeit eines lebenden Gewebes für den elektrischen Strom hängt hauptsächlich von der Permeabilität der Plasmahaut für die Elektrolyte des Zellsaftes ab. Daher kommt eine Veränderung der Permeabilität auch in einer entsprechenden Veränderung des Ohmschen Widerstandes zum Ausdruck.

Für die vorliegende Untersuchung standen mir alle Hilfsmittel des Jenaer botanischen Institutes und des pflanzenphysiologischen Institutes in Berlin zur Verfügung. Dafür sei auch hier Herrn Geheimrat Prof. Dr. G. Haberlandt und Prof. Dr. O. Renner mein herzlicher Dank ausgesprochen,

ebenso Herrn Prof. Gildemeister für die freundliche Überlassung einiger Apparate.

Pflanzenphys. Institut der Universität Berlin, Ostern 1923.

Literatur.

1. Blaauw, A. H., Licht und Wachstum III. Meded. v. d. Landbouwhoogeschool Wageningen. 1918. **15.**
2. Boysen-Jensen, P., Über die Leitung des phototropischen Reizes in der Avena-Koleoptile. Ber. d. d. bot. Ges. 1913. **31.**
3. Brauner, L., Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion. Zeitschr. f. Bot. 1922. **14.**
3a. —, Über den Einfluß der Koleoptilspitze auf die geotropische Reaktion der Avenakeimlinge. Ber. d. d. bot. Ges. 1923. **41.**
4. Fitting, H., Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot. 1915. **56.**
5. Gildemeister, M., Über elektrischen Widerstand, Kapazität und Polarisation der Haut. Pflügers Archiv. 1919. **176.**
6. Grafe, V., Methodik der Permeabilitätsbestimmung bei Pflanzenzellen. Handb. d. biol. Arbeitsmeth. Abt. XI. **2.** Heft 1.
7. Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. V. Aufl. 1918. S. 524.
8. Osterhout, W. J. V., The permeability of protoplasm to ions and the theory of antagonism. Science. N. S. **35,** 112.
9. Paál, A., Über phototropische Reizleitung. Jahrb. f. wiss. Bot. 1919. **58.**
10. Small, J., Changes of electrical conductivity under geotropic stimulation. Proc. R. soc. London. 1919. **90,** 349.
11. —, A theory of geotropism etc. New Phytologist. 1920. **19,** 49.
12. Stark, P., Studien über traumatotrope und haptotrope Reizleitungsvorgänge. Jahrb. f. wiss. Bot. 1921. **60.**
13. Stiles, W., and Jorgensen, J., The measurement of electrical conductivity as a method of investigation in plant physiology. New Phytologist. 1914. **13,** 226.
14. Tröndle, A., Einfluß des Lichts auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot. 1910. **48.**
15. —, Über den Einfluß von Verwundungen auf die Permeabilität. Beih. bot. Centralbl. Abt. II. 1921. **38.**
16. de Vries, H., Über die inneren Vorgänge bei den Wachstumskrümmungen mehrzelliger Organe. Botanische Zeitung. 1879. **37,** 830.
17. —, M. S., Über die Ursachen des Auswachsens des Hypokotyls bei Keimlingen von Avena sativa. Rec. trav. bot. Néerlandais. 1917. **14,** livr. 2.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Zeitschrift für Botanik

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: 16

Autor(en)/Author(s): Brauner Leo

Artikel/Article: Permeabilität und Phototropismus. 113-132