LIBRARY
NEW YORK

Wasserstoffionenkonzentration und Permeabilität bei »kalkfeindlichen« Gewächsen.

Von

Walter Mevius.

Mit 1 Abbildung im Text.

Die folgenden Untersuchungen stellen die Fortsetzung meiner Arbeit »Beiträge zur Physiologie ‚kalkfeindlicher' Gewächse« dar. Damals war ich zu dem Resultat gekommen, daß die Schädigung von Sphagnen, Pinus Pinaster und Sarothamnus scoparius durch Kalziumkarbonat auf eine spezifische Wirkung der OH-Ionen zurückzuführen ist, die durch hydrolytische Spaltung dieser Salze frei werden, und daß nicht, wie Paul für Sphagnen annimmt, einfache Neutralisationseffekte, die außerhalb der lebenden Zelle erfolgen, die Kalkfeindlichkeit bedingen. Zur leichteren Verständlichkeit sei die Ansicht Pauls hier noch einmal wiedergegeben. Er schreibt am Ende seiner Untersuchungen: »Aber aus diesen Versuchen geht hervor, daß es keine Kalkfeindlichkeit der Sphagnen im eigentlichen Sinne gibt, sondern eine Empfindlichkeit gegen alkalische Substanzen, durch welche die den Torfmoosen eigene Säure gebunden wird, die im Lebensprozeß einiger Formen eine wichtige Rolle spielt.« An einer anderen Stelle heißt es dann weiter: »Ich glaube nun nicht, daß den gegen die Neutralisation der Säure empfindlichen Arten damit ihre Ernährungsmöglichkeit genommen wird, sondern eher, daß sie an dem starken Stoffverbrauch zugrunde gehen. Da sie viel Säure besitzen, empfinden sie deren Bindung als einen großen Stoffentzug, den sie gleich wieder zu decken suchen, und gehen an der Unmöglichkeit, das völlig zu können, weil sie infolge der geringen Nährstoffzufuhr nur über geringe Reserven verfügen, zugrunde. Eine jede, auch die empfindlichste Art produziert noch ein gewisses

Quantum Säure und verwendet dies zur Bindung neuer Mengen alkalischer Substanzen, bis alle zur Bildung der Säure heranziehbaren Stoffe aufgebraucht sind, wodurch dann der Tod herbeigeführt wird.«

Montfort hat 1922 in einem Referat in der Zeitschrift für Botanik die Ansicht vertreten, daß diese Folgerungen Pauls noch zu Recht bestehen und vielleicht auch für Pinus Pinaster und Sarothamnus scoparius gelten. Weiterhin hält er es kaum für möglich, daß die Schädigung der Torfmoose durch alkalisch reagierende Substanzen auf einer spezifischen Wirkung der OH-Ionen auf das Protoplasma beruhe.

Baumann und Gully hatten in ihrer Arbeit »Untersuchungen über die Humussäuren« die Ansicht ausgesprochen, daß es im Moostorf keine freien Humussäuren gebe. Alle Erscheinungen, die man den freien Humussäuren beigelegt habe, seien einem Stoff zuzuschreiben, der bereits in den lebenden Sphagnen enthalten sei. »Nicht ein bestimmter Prozentsatz an Säure, sondern die gesamte quellbare Oberfläche der Zellhäute in Sphagnen und Moostorf rufen die angebliche Säurewirkung hervor und zwar einfach dadurch, daß die Zellhäute aus Salzlösungen mehr Basis als Säure absorbieren.« An einer anderen Stelle schreiben dieselben Forscher: »Früher nahmen wir an, daß die Sphagnen die Säure nötig hätten, um die unlöslichen Nährstoffe aufzuschließen, die im Staub und Regenwasser in die Umgebung der Sphagnen gelangen. Heute wissen wir, daß keine irgend erheblichen Mengen freier organischer Säuren in den Sphagnen enthalten sind, und daß die kolloidale Zellhaut, die höchstwahrscheinlich die vermeintliche Säurewirkung hervorbringt, nicht imstande ist, ungelöste Stoffe zu verarbeiten. Außerdem dürfen wir aus unseren Untersuchungen schließen, daß die Abscheidung einer freien Säure eher schädlich als nützlich wirken müßte, weil freie Säuren die Basenabsorption beeinträchtigen und zwar um so mehr, je stärker sie sind.«

Die Ansicht von Baumann und Gully, daß in dem Sphagnentorf keine echten Humussäuren vorkommen, ist von Tacke, Süchting, Rindell, Densch, Arnd, Fischer, Ehrenberg, Bahr und besonders Odén bekämpft worden. Odén charakterisiert die Humussäure als eine mittelstarke vier-

basische Säure, die in Wasser sehr schwer löslich ist, aber leicht kolloidale Lösungen bildet. Für die Ansicht von Baumann und Gully sprach sich Aarnio aus. Auch sei hier erwähnt, daß Freundlich in der neuesten Auflage seiner Kapillarchemie (1922) noch an der Baumann-Gullyschen Ansicht festhält. Arrhenius weist an Hand der Odénschen Untersuchungen darauf hin, daß die Humussubstanzen höchstwahrscheinlich amphoterer Natur sind. Alle Gegner von Baumann und Gully sind aber der Meinung, daß in lebenden Sphagnen keine Humussäuren vorkommen, sondern daß diese erst bei der Humifizierung der Pflanzenteile auftreten.

Hat man nun andererseits freie Säuren in den Sphagnen außerhalb der Protoplasten nachgewiesen? Tacke, Süchting, Densch und Arnd wollen durch Inversion von Rohrzucker oder durch Freimachung von Wasserstoff in Gegenwart von blankem Eisen Säuren bei Sphagnen nachgewiesen haben. Aber wie Kappen und Odén zeigten, können diese Methoden nicht zur Säurebestimmung bei Sphagnen benutzt werden. Von den ersteren Forschern wurden aber ferner durch Einwirkung von freigemachtem Jod auf Stärkekleister nachgewiesen, daß sich in den Sphagnenwänden leichtlösliche Säuren befinden, die bei Überführung in frisches Wasser in dasselbe hineindiffundieren. Sven Odén hat über die Neutralsalzzersetzung durch lebende Sphagnen zahlreiche Versuche angestellt. Er ist der Ansicht, daß diese Erscheinung bei den lebenden Sphagnen und beim Moostorf durch adsorbierte organische Säuren wie Ameisen-, Propion-, Zitronen-, Oxal-, Apfel-, Milch- und andere Säuren bewirkt wird, die aus dem Außenmedium stammen. Er schreibt: »Es ist klar, daß sich diese Stoffe besonders stark an die kolloidalen Stoffe in Sphagnen und Moostorf adsorbieren müssen, und es dürfte außerordentlich schwer sein, sie durch einfaches Auswaschen zu entfernen.« »Ob die an Sphagnen und Moostorf adsorbierten Säuren identisch sind, läßt sich von vornherein nicht sagen, aber daß die nach Zusatz von neutralen Salzlösungen entstehende Azidität von gleicher Größenordnung ist, dürfte wohl nichts anderes bedeuten, als daß der Charakter der Säuren und die Größe der adsorbierenden Oberflächen einigermaßen gleich sind.«

»Neuerdings ist diese Abgabe von adsorbierten H-Ionen durch Salzzusatz von den amerikanischen Forschern Gillespie und Wise vermittels der Platin-Wasserstoffelektrode studiert und zum Gegenstand einer ausführlichen Untersuchung gemacht worden.«

Kappen (1917) nimmt auch Adsorption von Säuren an. Aus den hohen Wasserstoffzahlen, die er aber beim Auswaschen von Sphagnen und Torf im Waschwasser fand, glaubte er den Schluß ziehen zu müssen, daß hierfür in erster Linie starke anorganische Säuren verantwortlich zu machen sind. Hauptsächlich dürfte wohl nach seiner Ansicht H_2SO_4 in Frage kommen. 1920 ist es Kappen sogar gelungen, Schwefelsäure und durch hydrolytische Spaltung sauer reagierendes Eisensulfat in Moorböden nachzuweisen. Fällt also die Jodprobe auch positiv aus, so gibt sie keineswegs die Gewißheit, ob die nachweisbaren Säuren von der Pflanze selbst gebildet und nach außen abgegeben sind oder ob sie aus dem Außenmedium stammen und adsorptiv von den Zellwandteilchen festgehalten worden waren.

Auf eine andere Weise suchten Paul und Gully den Säuregehalt in den Zellwänden lebender Sphagnen festzustellen. Diese Forscher hatten die Pflanzen mit $^1/_4$n NaOH überschüttet und die nicht verbrauchte Lauge mit H_2SO_4 zurücktitriert. Zunächst müssen beim Hinzufügen einer derart starken Lauge die Zellen getötet werden, und ein Teil des NaOH durch im Zellsaft befindliche Säuren und saure Salze neutralisiert werden. Ein anderer Teil wird mit den amphoteren Eiweißstoffen in Reaktion treten. Ein dritter Teil wird von den kolloidalen Teilen der Zellwände und der Protoplasten adsorptiv gebunden werden unter teilweiser Verdrängung von schon vorher adsorbierten Salzen. Ob Paul und Gully die Rücktitrierung sodann in Gegenwart der Pflanzen oder mit einer bestimmten abfiltrierten Menge der Lösung vorgenommen haben, läßt sich aus der Arbeit nicht ersehen. Auf jeden Fall dürften sich hier aber neue Fehlerquellen einstellen. Gully selbst hat in seiner späteren Arbeit 1910 gezeigt, »daß man die freien Säuren in Sphagnen nicht mit titrierten Laugen bestimmen kann; denn mit verdünnten Laugen erhält man niedrigere Ergebnisse als mit konzentrierteren, und mit Kalk- und Barytwasser findet

man ganz andere Säuremengen als mit Kali- oder Natronlauge. Die Differenzen belaufen sich bis auf 300% und darüber.« Paul und Gully konnten also mit dieser Methode nicht den wahren Säuregehalt der verschiedenen Sphagnen bestimmen, und es kann daher den Paulschen Versuchen, die »unter Berücksichtigung des Säuregehaltes« ausgeführt wurden, nicht der Wert zukommen, wie ihn Montfort angenommen wissen will.

Nur eine Methode, die uns den wirklichen Säuregrad angibt, hätte hier zum Ziele führen können, und da mir eine solche nicht bekannt war, habe ich auch ähnliche Versuche bei meinen ersten Untersuchungen nicht angestellt.

Skene hat die Paulschen Versuche im Jahre 1915 noch erweitert. Da nach seiner Angabe klare Resultate mit NaOH nicht zu erzielen waren — eine Angabe, die auch von Rindell bestätigt worden ist — hat er mit Kalziumazetat gearbeitet. Er machte nun die höchst merkwürdige Beobachtung, daß dieselbe Moosart, wenn sie von verschiedenen Plätzen stammte, einen ganz verschiedenen Säuregrad aufwies. So schwanken die Werte von Sphagnum rubellum bei gewaschenem Material zwischen 0,0793 und 0,0977 g Wasserstoff auf 100 g Sphagnummaterial, bei Sphagnum acutifolium zwischen 0,0653 und 0,1104. Er bekam also für das weniger kalkfeindliche einen größeren Wert als für die kalkfeindlichste Art, die bekannt ist. Auch bei kräftigstem Auswaschen blieben diese Unterschiede bestehen. Merkwürdigerweise nahm aber der »Säuregehalt« des Mooses — nicht Waschflüssigkeit — dabei zu. Dieses deutet doch auf Adsorptionserscheinungen hin, und es spricht direkt dagegen, daß diese Säureerscheinungen auf von den Sphagnen in erheblichem Maße gebildete lösliche Säuren zurückzuführen sind, denn dann dürfte doch nicht Auswaschung eine Erhöhung der Azidität bewirken.

Auch die Kappenschen Untersuchungen von 1917 liefern nicht den Beweis, daß von lebenden Sphagnen nach außen Säuren abgegeben werden. Er stellte vergleichende Untersuchungen mit Calluna vulgaris, Vaccinium myrtillus, Fichten- und Kiefernnadeln, Polytrichum, Sphagnenmoos und anderen Objekten an. Er benutzte getrocknetes und dann grob gemahlenes Material. Gleiche Mengen wurden mit H_2O oder nKCl-

Lösung oder 10% Ca-Azetatlösung eine Stunde lang extrahiert. Für die KCl-Auszüge war in einigen Fällen Erhöhung der Titrationsazidität und in allen Steigerung der Wasserstoffzahl festzustellen. Diese letztere soll nach Kappen auf echte Neutralsalzzersetzung zurückzuführen sein. Es sollen hier die gleichen Verhältnisse vorliegen wie bei den von ihm untersuchten Neutralzersetzungen durch Humusstoffe. Es war schon von vornherein zu erwarten, daß die wässerigen Auszüge sauer reagieren würden; denn beim Zermahlen mußte ein Teil der Zellen zerrissen werden, und im Zellsaft gelöste Säuren und saure Salze mußten sich daher in das Extraktionswasser ergießen, falls sie nicht durch die kolloidalen Wand- und Plasmateilchen absorbiert wurden. Die normale KCl-Lösung dürfte sodann diese adsorbierten Stoffe teilweise verdrängt haben und damit eine Erhöhung der Wasserstoffzahl bewirken. Sehr wahrscheinlich liegen hier aber ganz andere Verhältnisse vor; denn Chloride bewirken in stärkeren Konzentrationen eine Erhöhung der H-Ionenaktivität, wie das sehr schön aus den 1922 veröffentlichten Untersuchungen Åkerlöfs hervorgeht. (Dort auch die ältere Literatur.)

In den Ca-Azetat-Auszügen beobachtete Kappen neben einer starken Erhöhung der Titrationsazidität ein Fallen der Wasserstoffzahl. Die Ergebnisse dürften wohl so zu deuten sein, daß das Salz hydrolytisch gespalten worden ist und das gebildete $Ca(OH)_2$ zum Teil von den kolloidalen Substanzen adsorbiert wurde und somit Essigsäure in der Lösung blieb. Kappen hält dies auch für wahrscheinlich. Die niedrige H-Zahl wäre durch die Gegenwart eines Alkalisalzes der Säure zu erklären.

Es läßt sich also aus den Kappenschen Versuchen kein Maß für die außerhalb der Protoplasten in den Zellwänden vorhandenen löslichen Säuren gewinnen. Ebensowenig sichere Resultate lassen sich aus den Kappenschen Sickerversuchen in dieser Hinsicht ziehen; denn außer der »Neutralsalzwirkung« ist wegen der langen Dauer der Versuche eine Mitwirkung von Mikroorganismen nicht ausgeschlossen.

Es ist also bis heute noch nicht nachgewiesen, daß von den Sphagnen leicht lösliche Säuren abgeschieden werden. Die Versuche von Skene sprechen direkt dagegen.

Wie steht es nun mit dem Vorkommen von schwer löslichen Säuren in den Wänden der Torfmoose?

Es liegen in dieser Hinsicht Versuche von Odén vor. Dieser Forscher trocknete Sphagnen und schwemmte sie so lange mit Leitfähigkeitswasser auf, bis das Waschwasser eine konstante Leitfähigkeit zeigte. Eine bestimmte Menge dieser Aufschwemmung wurde dann mit einer wachsenden Menge von Ammoniak versetzt und jedesmal die Leitfähigkeit bestimmt. Es sind dann 3 Fälle denkbar:

1. Die Leitfähigkeit bleibt einer gleichen Ammoniaklösung ohne suspendierte Teilchen gegenüber gleich. Es hat dann also zwischen NH_4OH und den Teilchen keine Reaktion stattgefunden.
2. Die Leitfähigkeit nimmt gegenüber der Kontrollösung ab. Die suspendierten Teilchen müssen also das NH_4OH adsorbiert haben.
3. Die Leitfähigkeit nimmt gegenüber der Kontrollösung zu. Es müssen also Säuren in den suspendierten Teilchen enthalten sein, die mit dem Ammoniak stärker dissoziierte Salze bilden.

Odén fand nun, daß bei Sphagnum Girgensohnii und acutifolium zunächst eine starke Adsorption stattfand und erst bei Zusatz der 12 bzw. 25 fachen Einheitsmenge Ammoniak die Leitfähigkeit anstieg. Bei Sphagnumhumus und besonders Laubhumus wurden sehr viel höhere Säurezahlen erhalten als bei den Sphagnen. Dasselbe war der Fall bei Buchenlaub, Tannennadeln, Luzernen- und Haferstrohmehl. Aus den Angaben Montforts muß man entnehmen, Odén habe bei lebenden Sphagnen die Wasserstoffzahl mittels Konzentrationsketten festgestellt, dieses entspricht aber nicht den Tatsachen. Nur auf Grund seiner Leitfähigkeitsmessungen schließt er auf das Vorhandensein von Säuren in den Sphagnenwänden.

Es geht also aus den Versuchen hervor, daß in allen von ihm untersuchten Pflanzenteilen schwer lösliche Säuren in den Wänden vorhanden sind, die höchstwahrscheinlich zur Gruppe der Pektinsäuren gehören. Nun führen aber gerade die lebenden Sphagnen davon die geringsten Mengen, und nur in Gegenwart größerer NH_4OH-Mengen kommt die Säurenatur zum Ausdruck.

In niedrigen Ammoniakkonzentrationen überwiegen die adsorptiven Eigenschaften der Wandkolloide.

Einen Einwand gegen die Odénschen Versuche und Deutung möchte ich hier noch erheben. Die suspendierten Teilchen können nicht allein aus Wandpartikelchen bestehen, sondern es müssen auch noch Plasmareste darunter sein, die zum größten Teil aus amphoteren Eiweißverbindungen bestehen, deren Löslichkeit und Ionisation sich nach der Wasserstoffzahl der Lösung richtet. Am isoelektrischen Punkt ist die Ionisation und damit auch die Leitfähigkeit am geringsten. Nach der sauren und alkalischen Seite nimmt sie dann zu. Solange also nicht die Plasmateilchen restlos aus den Aufschwemmungen entfernt sind, muß eine Erniedrigung der Wasserstoffzahl, die ja durch die immer stärkere Zugabe von Ammoniak erreicht wird, eine immer größer werdende Ionisation der Eiweißkörper bewirken. Ein Ansteigen der Leitfähigkeit wird die Folge sein. Es muß daher bei den Odénschen Versuchen ein Teil der Erhöhung der Leitfähigkeit auf die steigende Ionisation der Eiweißkörper zurückgeführt werden.

Es dürfte aus meinen Ausführungen hervorgehen, daß es bisher noch nicht gelungen ist, nachzuweisen, daß von den Sphagnen leicht lösliche Säuren abgeschieden werden, noch daß in den Wänden der Torfmoose besonders große Mengen von schwer löslichen Säuren vorhanden sind; denn nur wenn dieses der Fall ist, dürfen wir mit Paul annehmen, daß ihnen eine besondere Aufgabe im Haushalt der Ernährung zukommt und daß ihre Neutralisation Schädigung der Pflanzen — besonders bei Hochmoorarten — nach sich zieht. Aus den Untersuchungen von Odén läßt sich aber ersehen, daß die Sphagnen von allen untersuchten Pflanzen in ihren Zellwänden die geringsten Mengen von schwer löslichen Säuren führen. Es geht also die Paul-Montfortsche Neutralisationshypothese von unbewiesenen Voraussetzungen aus und daher hat meine Annahme, daß die Empfindlichkeit der Sphagnen gegen alkalisch reagierende Substanzen einer spezifischen Wirkung der OH-Ionen zuzuschreiben ist, mindestens die gleiche Berechtigung wie die Ansicht von Paul und Montfort. Die folgenden Untersuchungen sollen weiteres Material für die Richtigkeit meiner Annahmen liefern.

Sphagnen.

In den letzten Jahren sind eine Menge von Arbeiten erschienen, die sich mit der Frage »Bodenreaktion und Pflanzenleben« befaßt haben.

Standortsuntersuchungen liegen vor von Wherry, Atkins, Arrhenius, Olsen und Kurz, ernährungsphysiologische Versuche, besonders mit Kulturpflanzen, von Arrhenius, Gile-Carrero, Hoagland, Joffe, Lipman, Miyake, Olsen, Truog, Haas, Salter-McIlvaine, Clevenger, McCall-Haag, Hixon, Kappen, König-Hasenbäumer-Kröger und anderen Forschern (siehe sehr gute Zusammenstellung bei Arrhenius (4) und Olsen). Soweit ich die Literatur mir habe beschaffen können, habe ich keinen Forscher gefunden, der die Ansicht von Paul und Montfort teilt. Fast immer wird neben indirekten Wirkungen der Wasserstoffzahl — Löslichkeit der Bodensalze, Veränderung der physikalischen Bodeneigenschaften, Stickstoffumsatz, Pflanzenkrankheiten — doch auch eine direkte Beeinflussung der Protoplasten durch die H- resp. OH-Ionenkonzentration angenommen.

Zunächst wurde von mir die Giftwirkung von $KHCO_3$ und K_2CO_3 auf Sphagnum rubellum[1] untersucht. $KHCO_3$ kam in Konzentrationen von 65—240 mg im 1 H_2O zur Einwirkung, K_2CO_3 in den Konzentrationen 25—150 mg im 1 H_2O.

Es wurden folgende Resultate nach 5 Wochen erhalten:

Reihe I.

1. 65 mg. Membran-Farbstoffe nach einigen Tagen noch rot, langsam trat dann violette Färbung ein. Die Chromatophoren waren gelbgrün. Köpfchen aufgerichtet. Längenwachstum 0,7 cm. pH am Ende des Versuches 7,2.

2. 100 mg. Farbstoff schlägt von rot nach violett um. Außer den Köpfchenästen alles abgestorben. Chromatophoren noch bleicher. Längenwachstum 0,5 cm. pH am Ende des Versuches 7,4.

3. 135 mg. Farbstoffe sehr schnell dunkelrot, dann langsamer violett, nur noch vereinzelt im Köpfchen lebende Zellen. Köpfchen ganz leicht aufgerichtet. Längenwachstum sehr gering. pH am Ende des Versuches 7,6.

[1]) Dieses Moos wurde mir freundlichst von Herrn Regierungsrat Dr. Paul zur Verfügung gestellt, dem ich auch an dieser Stelle meinen Dank sage.

4. 178 mg. Farbstoffe sehr schnell violett und dann langsamer schwarzblau. Alle Zellen tot, Köpfchen aber noch ganz leicht aufgerichtet. pH am Ende des Versuches 7,75.

5.—6. 205 und 240 mg. Dieselben Farbänderungen wie 4, aber schneller. Alle Zellen tot. pH am Ende des Versuches 7,85 und 8,0.

Reihe II.

1. 25 mg. Farbstoffänderung von hellrot nach dunkelrot. Alle Zellen noch am Leben, Chloroplasten normal. Längenwachstum 0,75 cm. pH am Ende des Versuches 6,6.

2. 50 mg. Farbstoffänderung von rot nach violett. Chromatophoren gelbgrün. Längenwachstum 0,6 cm. Zellen noch lebend. pH am Ende des Versuches 7,25.

3. 75 mg. Das Bild dasselbe wie Reihe I, Versuch 2. pH am Ende des Versuches 7,5.

4. 100 mg. Das Bild dasselbe wie Reihe I, Versuch 3. pH am Ende des Versuches 7,6.

5.—6. 125 mg und 150 mg. Das Bild dasselbe wie Reihe I, Versuch 5—6. pH am Ende des Versuches 7,85 und 8,0.

Die Karbonatlösungen zeigten, bevor die Pflanzen hineingetan wurden, alle einen pH, der über 8 lag. Am Ende des Versuchs zeigten die Karbonatlösungen ungefähr dieselben pH-Werte wie die entsprechenden Bikarbonatlösungen. Von besonderem Interesse ist die Lösung 25 mg K_2CO_3. Hier ist der pH sogar unter den Neutralpunkt gefallen. Wahrscheinlich ist hier das Karbonat von an den Zellwandkolloiden adsorbierten Säuren neutralisiert worden. Es läßt sich dies auch aus den Farbtönen des Membranfarbstoffes schließen.

Es geht also aus diesen Versuchen hervor, daß man mit ungepufferten Lösungen keine einwandfreien Resultate erhält, da der pH zu starken Schwankungen unterworfen ist. Höchstwahrscheinlich wird man mit kräftig ausgewaschenem Pflanzenmaterial andere Ergebnisse erzielen. Auch dürften sich andere pH-Endwerte ergeben, falls die Versuche an sehr hellen Tagen angestellt werden; denn meine Untersuchungen fanden an sehr dunklen Märztagen statt, an denen die Assimilation nur sehr gering sein konnte. Es sei aber doch besonders darauf aufmerksam gemacht, daß die Karbonat- und Bikarbonatlösungen, die etwa gleiche Mengen Kalium enthielten, den gleichen pH-Endwert zeigten und den gleichen Einfluß auf Sphagnum rubellum ausübten. Auch sprechen die relativ hohen pH-Endwerte der

Lösungen beider Salze dafür, daß außer Kohlensäure von den Pflanzen keine anderen Säuren abgegeben worden sind.

Folgender einfacher Versuch wurde angestellt, der deutlich zeigt, daß ein ständiges Entfernen etwa gebildeter leicht löslicher Säuren, wie sie von Tacke und Süchting angenommen werden, bei dem kalkfeindlichsten Sphagnum nicht zu einer Schädigung oder sogar zum Tode desselben führt.

Es wurden je 30 Sphagnum rubellum Pflänzchen in 2 Kulturgefäße gebracht, die 750 ccm H_2O enthielten. Das Wasser in dem einen Gefäß wurde täglich 3mal gewechselt, das in dem andern nicht. Da nun, wie Tacke und Süchting durch die Jodreaktion gezeigt haben, die in den Zellwänden befindlichen leicht löslichen Säuren in das Waschwasser hineindiffundieren, so müssen durch den ständigen Wasserwechsel der einen Kultur den Pflanzen dauernd Säuren entzogen werden. Nach einigen Wochen zeigte sich aber, daß die Pflanzen in den beiden Kulturen gleichmäßig gut gewachsen waren und die Farbe der Chloroplasten dieselbe war.

Sodann wurde das weniger kalkfeindliche Sphagnum rufescens in $NaHCO_3$-Lösungen von verschiedener Konzentration untersucht. 12 Pflanzen befanden sich in jedem Kulturgefäß. Die Versuche dauerten 5 Wochen. Die verschiedenen Lösungen enthielten 200 (1), 400 (2), 600 (3), 800 (4) mg des Salzes im Liter H_2O. Im Laufe von 5 zu 5 Tagen wurde der Wasserstoffexponent mit den Sörensenschen Indikatoren bestimmt. Die erforderlichen Vergleichslösungen wurden nach der von Michaelis angegebenen Methode hergestellt.

Die erste Versuchsreihe wurde ständig im Dunkeln gehalten:

Lösung 1: pH 7—7,7. Köpfchen aufgerichtet. Längenwachstum 0,5 cm. Farbe blaßgrün.

Lösung 2: pH 7,8—8. Köpfchen aufgerichtet. Längenwachstum 0,5 cm. Farbe blaßgrün.

Lösung 3: pH 7,9—8,3. Köpfchen nur leicht aufgerichtet. Längenwachstum sehr gering. Viele tote Zellen. Farbe noch blasser.

Lösung 4: pH 8,2—8,4. Pflänzchen tot. Kein Längenwachstum.

In der zweiten Versuchsreihe wurden die Kulturen dem Tageslicht ausgesetzt.

Lösung 1: pH 7,5—7,9. Farbe fast normal grün. Köpfchen aufgerichtet. Längenwachstum 1,25 cm.

Lösung 2: pH 8—8,3. Farbe blasser. Viele tote Zellen in den unteren Teilen. Köpfchen leicht aufgerichtet. Längenwachstum 1 cm.

Lösung 3: pH 8—8,4. Farbe sehr blaß. Köpfchen kaum aufgerichtet. Zahl der toten Zellen noch größer. Längenwachstum 0,5 cm.

Lösung 4: pH 8,2—8,6. Farbe sehr blaß. Fast alle Zellen abgestorben. Köpfchen ganz leicht aufgerichtet. Längenwachstum kaum nachzuweisen.

Die größeren pH-Werte in den dem Tageslicht ausgesetzten Kulturen sind auf die bei der Assimilation verbrauchte Kohlensäure zurückzuführen. Die Schwankungen des pH in den nicht belichteten Kulturen werden sehr wahrscheinlich eine Folge der Temperaturdifferenzen gewesen sein.

Aus den Versuchen geht also hervor, daß in alkalischen Lösungen die Schädigung mit steigendem pH und mit steigender Konzentration des $NaHCO_3$ zunimmt. Nicht gepufferte Lösungen können wegen der starken Schwankungen des Wasserstoffexponenten keine einwandfreien Resultate geben. Aber ein kleiner Aufschluß über die Bildung von löslichen Säuren läßt sich doch schon aus diesen Versuchen erhalten; denn die pH-Werte in den verdunkelten Kulturen müßten ein viel stärkeres Fallen zeigen, als dies hier der Fall ist, wenn Säuren aufträten. Die belichteten Kulturen können nicht so deutliche Resultate zeigen, da durch die Assimilation der pH zu starken Schwankungen ausgesetzt ist.

Noch eine andere Beobachtung spricht gegen die Paul-Montfortsche Hypothese. Bei meinen früheren Versuchen schädigten 106 mg Na_2CO_3 im 1 H_2O Sphagnum rufescens stark; enthielt die Lösung 212 mg, so war alles abgestorben. In den $NaHCO_3$-Lösungen dagegen lassen sich ähnliche Schädigungen erst in den Konzentrationen 600—800 mg pro Liter feststellen. Da nun aber 168 mg $NaHCO_3$ ebensoviel Säure zu binden vermögen wie 106 mg Na_2CO_3 und 336 mg $NaHCO_3$ wie 212 mg Na_2CO_3, so müßten doch auch schon 400 mg $NaHCO_3$ den Tod von Sphagnum rufescens herbeiführen.

Durch ähnliche Untersuchungen kam schon Skene vor einigen Jahren zur Ablehnung der Paulschen Hypothese.

Letzterer setzte bei seinen »Versuchen mit Rücksicht auf den Säuregehalt der Sphagnen« einer dem Trockengewicht nach bestimmten Torfmoosmenge eine ganz bestimmte Menge $CaCO_3$ zu und berechnete dann die $CaCO_3$-Menge, bei der 1 g wasserfreies Sphagnum abstirbt.

Es waren z. B. 62,55 mg $CaCO_3$ nötig für Sphagnum rubellum und 78 mg für Sphagnum acutifolium.

Skene sagte sich nun: da eine bestimmte gelöste $CaCO_3$-Menge immer eine bestimmte Säuremenge neutralisieren muß, so werden 2 Lösungen, die sich wohl durch die Konzentration unterscheiden, aber für welche die gesamte in der Lösung befindliche $CaCO_3$-Menge gleich ist, in ihrer Wirkung nicht voneinander unterscheiden; denn 100 ccm $^1/_{10}$ n-Lauge müssen dieselbe Säuremenge neutralisieren wie 10 ccm n-Lauge.

Die eine von ihm verwandte Lösung enthielt 200 mg in 200 ccm H_2O, die andere 200 mg in 2000 ccm. Das verwandte Moos war Sphagnum recurvum. Am Ende des Versuchs waren die Pflänzchen in Lösung 1 abgestorben, in Lösung 2 waren sie noch am Leben und ihre Länge hatte um 37% zugenommen.

Aus diesem Versuch geht auch hervor, daß eine Neutralisierung der von Odén in den Zellwänden angenommenen Pektinsäuren nicht der Grund für eine Schädigung der Sphagnen sein kann. Die Kalziumpektinate sollen unlöslich sein. Es müßte nun eine gleiche $CaCO_3$-Menge unabhängig von der Konzentration der Lösung eine gleiche Menge Pektinsäure fällen. Nehmen wir dies nun für Sphagnum recurvum an, so müßte in beiden Lösungen die Schädigung dieselbe sein.

Um zu untersuchen, ob $NaHCO_3$ auch in schwach saurer Lösung für Sphagnum rufescens schädlich ist, da es doch nicht ausgeschlossen ist, daß das Na-Ion in den verwandten Konzentrationen eine Giftwirkung hervorbringt, wurden gleiche Kulturen, wie sie bei meinem soeben beschriebenen Versuche verwandt worden sind, unter große Glasglocken gesetzt, die fest auf Glasplatten aufgekittet waren. Durch Hineinlassen von Luft + CO_2 wurde dafür gesorgt, daß der pH der Lösungen 6—6,8 betrug. Nach 5 Wochen ergaben sich für die Konzentrationen 200—600 mg $NaHCO_3$ die gleichen Resultate. Köpfchen gut aufgerichtet, Farbe kräftig grün, Längenwachstum 3 cm.

In der Konzentration 800 mg dagegen war die Farbe weniger kräftig grün, und das Längenwachstum betrug nur

1,5 cm. Hier dürfte wohl eine nachteilige Wirkung des Na-Ions vorliegen. Es soll später auf diesen Befund noch einmal eingegangen werden.

Bei den folgenden Untersuchungen wurde, um eine größere Konstanz der pH-Weite zu erhalten, mit schwach gepufferten Lösungen gearbeitet.

Sphagnum rufescens wurde in Öhlmannscher Nährlösung von verschiedener H-Ionenkonzentration gezogen. Um letztere zu erhalten, wurde nicht allein Na_2HPO_4 verwandt, sondern ein Gemisch des ein- und zweibasischen Phosphates. Die PO_4-Menge war in allen Lösungen dieselbe. 12 Pflanzen befanden sich in jedem Kulturgefäß.

Lösung 1: pH 6,3. Pflanzen kräftig grün. Längenzuwachs 2 cm.

Lösung 2: pH 7,0. Farbe wie 1. Längenzuwachs 1 cm.

Lösung 3: pH 7,7. Farbe blaßgrün, Längenzuwachs 0,4 cm.

Das Wachstum war also in der schwach sauren Lösung am besten und fiel mit steigendem pH. Da in der schwach sauren Lösung das Wachstum stärker war als in der neutralen und man eine Neutralisation etwaiger Säuren in einer neutralen Lösung nicht annehmen kann, muß eine direkte Beziehung zwischen H-Zahl und Wachstum bestehen. Nähme man dann für die schwach alkalische Lösung die Paulsche Erklärung an, so dürfte sich hier eine sehr starke Inkonsequenz ergeben.

Das Wachstum der Sphagnen hängt also von der Wasserstoffzahl der Nährlösung ab. Es fällt mit steigendem pH. Wird nun die Schädigung hervorgerufen durch die Verminderung der H-Ionen oder durch die Vermehrung der OH-Ionen? Darüber läßt sich zur Zeit noch nichts aussagen.

Sodann wurden ähnliche Versuche mit Sphagnum acutifolium (1), cuspidatum (2), und recurvum (3) in größerem Maßstabe in Öhlmannscher Nährlösung angestellt. Die verschiedenen Lösungen umfaßten den Bereich pH 3,3—8,0. Die stärker sauren Lösungen wurden durch Zusatz von entsprechenden H_3PO_4-Mengen zu dem einbasischen Phosphat hergestellt. Es wurden je 12 Pflanzen in den einzelnen Lösungen untersucht. Die Pflänzchen waren zu Beginn des Versuches 2 cm lang.

pH	Durchschnittliches Längenwachstum in cm		
	1	2	3
3,3	1	1	2,5
5,0	1,5	1,25	4,0
6,0	1,5	1,0	2,5
7,0	1	1	2,0
7,5	0,5	0,25	1,75
7,7	0,25	tot	1
7,9	—	tot	0,75
	Aber noch leb. Zellen im Köpfchen	Alle Pflanzen zerfallen	

Diese Versuche dürften eine sichere Stütze für die Wichtigkeit der Wasserstoffzahl der Nährlösung für das Wachstum der Sphagnen sein.

In jüngster Zeit hat Olsen den Einfluß der H-Ionenkonzentration des Nährsubstrates auf das Wachstum von einigen Sphagnen untersucht. Er benutzte folgende Nährlösung: 75 mg KNO_3, 35 mg $MgSO_4$, 50 mg $CaCl_2$, 25 mg KH_2PO_4, im Liter Leitungswasser. Welche Salze sich schon vorher darin befunden hatten, gibt Olsen leider nicht an. Er erwähnt nur, daß darin vorkommt 0,18 g Ca und »soviel« Eisen, daß sich Hinzufügen von einem Ferrosalz erübrigte. Die Konzentration der Lösung muß mindestens 0,036 % betragen haben. Sie dürfte aber noch erheblich größer sein, da nichts angegeben ist über die Anionen, an die Ca und Fe gebunden sind. Außerdem werden auch noch andere Salze im Leitungswasser gewesen sein. Die bestimmten pH-Werte wurden durch Hinzufügen von HCl resp. NaOH erhalten. Die gesamte Nährlösung, in der sich die Pflanzen befanden, wurde dreimal innerhalb 24 Stunden erneuert. Nach 2 Monaten wurden folgende Resultate erhalten:

pH	3,5	4,5	5,5	6,5	7,0
	Wachstum				
Sphagnum rubellum	22	14	tot	tot	tot
„ magellanicum	18	12	tot	tot	tot
„ apiculatum	31	35	20	tot	tot
„ subsecundum	4,3	5,2	6,0	4,3	tot

Es geht hieraus sehr schön die Abhängigkeit des Wachstums von der Wasserstoffzahl der Nährlösung hervor. Sphagnum ru-

bellum wird schon bei einem pH von 5,5 abgetötet. Bei einem pH von 3,5 findet kräftiges Wachstum statt. Durch diese Versuche dürfte die Gültigkeit der Paulschen Hypothese ihr Ende gefunden haben.

Einige meiner Beobachtungen an Sphagnum rubellum stimmen nun keineswegs mit den Olsenschen überein. Ich ziehe schon seit 8 Monaten dieses Moos in Aqua dest., dessen pH zwischen 6,6 und 5,5 schwankt. Die Pflanzen zeigen sehr starkes Wachstum. Ihre Länge hat sich schon verzehnfacht.

Auch die Paulschen Versuche zeigen, daß Sphagnum rubellum sehr wohl in weniger sauren Lösungen wachsen kann. In Aqua dest. erhielt er immer normal gewachsene Pflanzen. Ebenfalls war dies in $CaSO_4$-Lösungen der Fall. Durch die Kohlensäure der Atmung kann der pH nicht unter 5,5 gedrückt worden sein, denn eine gesättigte CO_2-Lösung gibt bei 25 Grad nur pH 4,8. Sodann muß durch die Assimilation wegen des Verbrauchs der Kohlensäure während des Tages sich die Wasserstoffzahl der Lösung immer wieder dem Neutralpunkt nähern.

Auch Skene hat mit Sphagnum rubellum gearbeitet, und es gelang ihm, dies Moos in einer schwach alkalischen Nährlösung zu ziehen. Auf seine Versuche soll noch besonders eingegangen werden.

Wie haben wir uns denn nun eigentlich diese verschiedenen Ergebnisse zu erklären? Arrhenius hat uns einen Einblick verschafft, wie der Einfluß der Wasserstoffzahl des Nährsubstrates höchstwahrscheinlich ist. Die Aufnahme der Salze hängt im weitesten Maße von der Reaktion der Nährlösung ab. Beim Wachstumsoptimum ist die Menge des eingedrungenen Salzes ein Minimum. Die Schädigung der Pflanzen in Lösungen von ungünstiger H-Konzentration ist nicht eine direkte Wirkung der H- oder OH-Ionen, sondern wird durch eine Überschwemmung der Protoplasten von den anderen in der Lösung befindlichen Ionen herbeigeführt.

Es sind andererseits Untersuchungen angestellt worden, um festzustellen, ob durch die H-Ionenkonzentration des Nährsubstrates eine Veränderung der pH des Zellsaftes bewirkt wird; denn es wäre denkbar, daß dieses der Grund für eine etwa eintretende Schädigung der Pflanzen ist. Solche Untersuchungen liegen vor von Hoagland, Haas, Clevenger, Kappen, Truog, Meacham und anderen. Es haben sich aber bisher

einwandfreie Resultate nicht ergeben. Arrhenius, der diese Frage auch geprüft hatte, machte darauf aufmerksam, daß nur solche Versuche, bei denen der pH einzelner Zellen und nicht der pH des Preßsaftes ganzer Pflanzen oder Pflanzenteile bestimmt wird, wie das von den anderen Forschern getan wurde, einwandfreie Resultate liefern können. Er hat selbst derartige Messungen ausgeführt, und es ließ sich feststellen, daß der pH des Zellsaftes in weitestem Maße von der Reaktion des Nährsubstrates unabhängig ist. Eine weitere Fehlerquelle beim Arbeiten mit Preßsäften ergibt sich nach meiner Ansicht auch dadurch, daß der Zellsaft mit seinen in ihm gelösten Stoffen mit den Plasma- und Zellwandteilchen in Reaktion treten muß. Es werden hier Adsorptionen unter teilweiser Verdrängung von anderen an den kolloidalen Teilchen gebundenen Stoffen stattfinden. Weiterhin werden auch Reaktionen zwischen den Ampholyten des Protoplasten und den im Zellsaftraum befindlich gewesenen Säuren resp. sauren Salzen eintreten müssen. Es ist aus diesem Grunde denkbar, daß Pflanzen mit ganz verschiedener Zellsaftreaktion in ihren Preßsäften dieselben pH zeigen. Wir dürfen daher wohl mit Recht annehmen, daß uns die Arrheniussche Hypothese die Beziehungen zwischen H-Ionenkonzentration und Pflanzenwachstum wiedergibt. Da nun in gewöhnlichem Aq. dest. außer den H-, OH- und HCO_3-Ionen andere Ionen kaum vorhanden sind, kann Sphagnum rubellum auch bei höherem pH als 4,5 noch darin fortkommen. Dieses Moos wurde von mir in Öhlmannscher Nährlösung von verschiedenem pH untersucht. Die Reaktion der verschiedenen Lösungen erstreckte sich über ein Intervall von pH 3—8,2. Die Versuche wurden 6 Wochen beobachtet. Zunächst fiel mir auf, daß auch die Pflanzen der besten Kulturen im Wachstum erheblich hinter denen in Aq. dest. zurückblieben. In den Kulturen pH 3—4 war die Schädigung erheblich. Die Kulturen 4,5—5,5 zeigten das stärkste Wachstum, und die Farbe der Chlorophylkörner war ein kräftiges Grün. Es trat dann mit steigendem pH steigende Schädigung und fallendes Wachstum ein. Erst in der Lösung pH 7,5 waren alle Zellen abgestorben. Wurde eine Nährlösung genommen, deren Konzentration nur $^1/_5$ der normalen Öhlmannschen betrug, so erstreckte sich

das Optimum bis 6,5. Die Resultate auch dieser Versuche stimmen also nicht ganz mit denen von Olsen überein. Lösungen mit dem pH 3,5 bewirkten bei ihm das größte Wachstum, bei mir Schädigung. Meine Pflanzen waren noch bei einem pH am Leben, bei dem in den Versuchen von Olsen schon der Tod eingetreten war.

Ich möchte nun alle Resultate so deuten: Die Giftwirkung wird hervorgerufen durch die Ionen der Nährlösung. Ob dieselben aber in genügend großer Menge in die Zellen eindringen, das hängt nach Arrhenius von dem pH der Lösung ab. Dieser allein kann aber nicht für das Eindringen der Ionen maßgebend sein. Es muß von Einfluß sein: erstens die Konzentration der einzelnen in der Lösung vorhandenen Ionen, zweitens die Art der verschiedenen in der Lösung vorhandenen Ionen. Denn es wird die Wirkung auf den Protoplasten nicht bei allen Ionen dieselbe sein, und ferner beeinflussen sich auch, wie bekannt, die verschiedenen Ionen beim Eindringen in die Zelle. Hierauf beruht ja gerade die günstige Wirkung der physiologisch ausgeglichenen Lösungen.

Kann man nun die verschiedenen Ergebnisse bei den Olsenschen und meinen Versuchen auf eine Verschiedenartigkeit der Nährlösungen oder auf einen Unterschied in der Konzentration zurückführen? Über die genaue Zusammensetzung der Olsenschen Nährlösung wissen wir leider nichts, da er Leitungswasser zu seinen Versuchen benutzte, und er uns nur dessen Ca-Gehalt, der recht erheblich ist, angibt. Es lassen sich daher in dieser Hinsicht keine Vergleiche zwischen seiner Nährlösung, meiner und der von Skene benutzten, auf die noch im folgenden eingegangen werden soll, anstellen. Hinsichtlich der Bedeutung der Konzentration der Nährlösung für das Wachstum der Sphagnen ist ja der Versuch in der auf $^1/_5$ verdünnten Öhlmannschen Nährlösung sehr instruktiv. Hier verschob sich die Schädlichkeitsgrenze mit fallender Konzentration nach der alkalischen Seite zu. Die Bedeutung der Konzentration für das Wachstum der Sphagnen geht auch sehr schön aus einigen älteren Versuchen von Skene hervor. Ein Gemisch folgender Nährsalze wurde angewandt: $Ca(NO_3)_2$ 750 mg, KNO_3 500 mg, KH_2PO_4 150 mg, $MgSO_4$ 400 mg, KCl 200 mg, $FeSO_4$ Spur.

Er ließ nun diese Nährsalze in verschiedener Konzentration auf Sphagnum rubellum einwirken. In einem Parallelversuch wurden dieselben Lösungen durch zugesetztes NaOH soeben neutralisiert.

Konz. in %	Wachstum in %	
	sauer	alkalisch
0,01	66	63
0,05	76	43
0,1	73	20
0,25	51	33
0,5	35	27

Die pH sind leider in den verschiedenen Lösungen nicht bestimmt worden. Aber es geht aus diesen Versuchen hervor, daß Sphagnum rubellum sehr wohl in Lösungen wachsen kann, die einen höheren pH-Wert haben als 4,5, vorausgesetzt, daß die Konzentration derselben genügend klein ist.

Wie steht es nun aber hinsichtlich der Konzentration der Olsenschen Nährlösung? Dieselbe muß mindestens 0,036 % betragen haben. Die Konzentration der Öhlmannschen Nährlösung beträgt 0,18 %. Die letztere ist also sehr viel stärker. Sie müßte daher, falls meine Annahme von der Bedeutung der Konzentration für die Giftwirkung richtig ist, bei pH 5,5 das Sphagnum rubellum abtöten. Wie die Versuche zeigten, ist dies aber nicht der Fall. Es tritt allerdings gegenüber den Pflanzen in Aq. dest. eine starke Wachstumsdepression ein. Wir dürfen aber bei den Olsenschen Versuchen nicht außer acht lassen, daß die Nährlösung dreimal täglich erneuert wurde und daß, wie Odén festgestellt hat, die Zellwandkolloide eine sehr große adsorbierende Kraft haben. Es muß sich daher unmittelbar an den Protoplasten immer eine viel größere Zahl von Molekülen usw. befinden als in der eigentlichen Nährlösung.

Die nächsten Versuche werden nun einwandfrei beweisen, daß Konzentration und pH der Nährlösung die Schädlichkeitsgrenze bedingen. Es wurden Öhlmannsche Nährlösungen von verschiedener Konzentration und verschiedenem pH hergestellt. Sodann wurden in jede Lösung 6 Pflänzchen Sphagnum rubellum und 6 Pflänzchen Sphagnum rufescens getan. Nach 4 Wochen ergab sich dann folgendes Bild (L bedeutet durchschnittliches Längenwachstum in Zentimeter):

1. Sphagnum rufescens.

pH	Konzentration der Lösung 0,18%	0,09%	0,045%	0,023%
	Längenwachstum und Grad der Schädigung			
8,2	L = 0 Köpfchen Spur aufgerichtet, nur noch die Köpfchen lebend	L = 0,5 Köpfchen aufgerichtet, die untere Hälfte abgestorben	L = 0,75 Köpfchen aufgerichtet, das untere Drittel abgestorben	L = 1,0 vereinzelt nur abgestorbene Zellen
8,0	L = 0 Köpfchen Spur aufgerichtet, nur noch die Köpfchen lebend	L = 0,75 Köpfchen aufgerichtet, das untere Drittel abgestorben	L = 1,0 vereinzelt nur abgestorbene Zellen	L = 1,25 vereinzelt in den untersten Ästchen tote Zellen
7,8	L = 0,3 das untere Drittel abgestorben	L = 0,75 vereinzelt abgestorbene Zellen	L = 1,25 alle Zellen lebend	L = 1,25 alle Zellen lebend
6,5	L = 0,5 die unteren Teile abgestorben	L = 0,75 vereinzelt abgestorbene Zellen	L = 1,25 alle Zellen lebend	L = 1,5 alle Zellen lebend
5,7	L = 1,25 alle Zellen lebend	L = 1,25 alle Zellen lebend	L = 1,5 alle Zellen lebend	L = 2,5 alle Zellen lebend

2. Sphagnum rubellum.

pH	Konzentration der Lösung 0,18%	0,09%	0,045%	0,023%
	Grad der Schädigung			
8,2	tot, Köpfchen nicht aufgerichtet	tot, Köpfchen nicht aufgerichtet	tot, Spur aufgerichtet	Köpfchen lebend und aufgerichtet
8,0	tot, Köpfchen nicht aufgerichtet	tot, Köpfchen nicht aufgerichtet	tot, Spur aufgerichtet	Köpfchen lebend und leicht aufgerichtet
7,8	tot	tot	Köpfchen noch am Leben und leicht aufgerichtet	Köpfchen noch am Leben und leicht aufgerichtet
6,5	Köpfchen kaum aufgerichtet, aber noch lebende Zellen in denselben vorhanden	Köpfchen am Leben und aufgerichtet	Köpfchen am Leben und aufgerichtet	nur in den untersten Ästen vereinzelt tote Zellen. Köpfchen gut aufgerichtet
5,7	alle Äste mit lebenden Zellen. Chromatophoren normal grün	alle Äste mit lebenden Zellen. Chromatophoren normal grün	alle Äste mit lebenden Zellen. Chromatophoren normal grün	Pflanzen zeigen sehr gesundes Aussehen

Beide Versuche zeigen deutlich, daß erstens steigende Konzentration der Nährlösungen und zweitens Fallen der Wasserstoffzahl Schädigung der Sphagnen hervorrufen.

Am einfachsten dürften diese Ergebnisse zu erklären sein, wenn wir mit Arrhenius annehmen, daß die Schädigung bewirkt wird durch eine Überschwemmung der Zellen mit den in der Lösung befindlichen Ionen. Diese kann durch zwei Ursachen bewirkt werden. 1. Erhöhung der Permeabilität durch die hohen pH-Werte der Lösung. 2. Vermehrung der in der Lösung befindlichen Ionen. Wird die Menge der Ionen herabgesetzt, so kann Wachstum in Lösungen mit größerem pH erfolgen. Wird hingegen die Wasserstoffzahl erhöht, resp. der pH herabgesetzt, so erfolgt Wachstum in einer Lösung von stärkerer Konzentration. Hierdurch dürfte sich auch die Schädigung von Sphagnum rufescens in einer Lösung von 800 mg $NaHCO_3$ und einen pH 6—6,8 erklären; denn geringere Bikarbonatkonzentrationen riefen ja bei gleichem pH keine Wachstumsdepression hervor.

Entgegen meiner früheren Annahme muß ich eingestehen, daß an der alten Ansicht von der Mineralstoffempfindlichkeit der Sphagnen, die von Gräbner und Düggeli zur Erklärung der Kalkfeindlichkeit angenommen wurde, ein Teil Wahrheit ist. Die Sphagnen, besonders die Hochmoorarten, besitzen eine große Nährsalzempfindlichkeit, vorausgesetzt, daß diese Salze in alkalischen Lösungen auf sie zur Einwirkung gebracht werden. Ihre Empfindlichkeit fällt mit steigender H-Ionenkonzentration der Lösung.

Pinus Pinaster.

Auch für Pinus Pinaster hält Montfort eine ausschließlich spezifische Wirkung der OH-Ionen auf den Protoplasten nicht für bewiesen. Und weiterhin hält er es nicht für unmöglich, daß auch hier einfache Neutralisationseffekte vorliegen und daß dadurch die Kalkfeindlichkeit dieser Pflanze bedingt ist. Durch einen kleinen Versuch läßt sich aber schon zeigen, daß Pinus Pinaster keine freien Säuren durch seine Wurzeln abscheidet. Pflanzen mit sauren Exkreten müssen in ganz besonderem Maße befähigt sein, Eisensalze aufzuschließen, und es

dürfte bei ihnen Chlorose eine seltene Erscheinung sein. Bei meinen Kulturversuchen mit Pinus Pinaster ließ sich nun beobachten, daß in neutraler von der Cronescher Nährlösung sehr leicht und oft Chlorose auftritt. Nur immer wieder kräftiges Umschütteln der Lösung und ein ständiges Bedecktsein der Wurzeln mit dem Eisenphosphat können diesem Übel abhelfen. Es muß also bei Pinus Pinaster ein sehr geringes Eisenaufschließungs- oder Einleitungsvermögen vorliegen, und die Kalkchlorose dürfte einzig und allein auf Eisenmangel beruhen. Dies ist ja auch schon von Gile und Carrero für einige andere Pflanzen gut aufgeklärt worden. Es sei an dieser Stelle auch auf Atkins, Salisbury und McCall und Haag hingewiesen.

Bei Sarothamus scoparius und Pinus Pinaster scheinen nun Pflanzen vorzuliegen, die schon an und für sich ein geringes Eisenaufschließungsvermögen haben. Dieser Mangel muß sich besonders ungünstig bemerkbar machen, wenn sie auf Böden stehen, deren pH größer als 7 ist; denn die Eisenlöslichkeit nimmt mit steigendem pH immer weiter ab. Ich hatte Pinus Pinaster auf schwach sauer reagierendem Sandboden gezogen, die Pflanzen waren kräftig grün. Als nun dieselben einige Tage mit dem Münsterschen Leitungswasser begossen wurden, das $Ca(HCO_3)_2$ enthält, trat Chlorose ein. Das Wasser reagiert beim Austritt aus der Leitung allerdings neutral. Nach kurzer Zeit stellt sich aber durch das Entweichen von CO_2 alkalische Reaktion ein. Wurde dann später nur Regenwasser benutzt, so ging die Chlorose langsam zurück. Ist nun aber der Eisenmangel die einzige Ursache für die Kalkfeindlichkeit von Pinus Pinaster? Es sprechen doch meine alten Versuche in den alkalischen Lösungen, in denen starke Wurzelschädigung eintrat, dagegen. Ähnlich lauten auch die Beobachtungen des Grafen Tristan. Er sah, daß Pinus Pinaster auf gemergeltem Boden einging. Nur vereinzelte Exemplare, denen es gelang, mit ihren Wurzeln tiefere, kalkfreie Stellen zu erreichen, blieben am Leben.

Zu den folgenden Versuchen wurden Pflanzen benutzt, die in Sägemehl gezogen waren. Zunächst ließ sich beobachten, daß dauerndes Begießen der Sägemehlkulturen mit Leitungswasser

Bräunung und dann Absterben der Wurzeln bewirkte. Bei Regenwasser trat diese Erscheinung nicht ein. —

Es wurden sodann die Pinus-Pflänzchen in Lösungen von bestimmtem pH weitergezogen. Die Wasserstoffzahl wurde mit Clarkschen Indikatoren, die ich der Freundlichkeit von Herrn Dr. Gerretsen zu Groningen verdanke, bestimmt. Es kam die Methode von Gillespie zur Anwendung. Um die Farbtöne leichter vergleichen zu können, wurde vor dem Comparator das Prismenstück eines Colorimeters von Krüß eingebaut. Auf diese Weise ließen sich sehr exakte Vergleiche anstellen.

Zur Orientierung wurde zunächst das Wachstum von Pinus Pinaster in reiner Phosphatlösung untersucht. Es wurde ein Gemisch von Na_2HPO_4 und KH_2PO_4 benutzt.

Die Lösungen waren so zusammengestellt, daß die PO_4-Mengen überall gleich waren, sie betrugen 0,5 g im Liter H_2O. Nach 14 Tagen ergaben sich folgende Resultate:

Lösung	1.	pH = 8.	Kein Wurzelwachstum, alle Wurzeln gebräunt.
„	2.	„ = 7,7.	Kein Wurzelwachstum, alle Wurzeln gebräunt.
„	3.	„ = 7,5.	Ganz geringes Wachstum, Bräunung leichter.
„	4.	„ = 7,0.	Wurzelwachstum 0,5 cm. Außer den Wurzelspitzen alles gebräunt.
„	5.	„ = 6,0.	Wurzelwachstum 0,5 cm. Die älteren Teile zeigten leichte Bräunung, viele junge weiße Seitenwurzeln.

Wurden Phosphatgemische benutzt, bei denen die PO_4-Menge nur 350 mg im Liter H_2O betrug, so verschob sich die Schädlichkeitsgrenze nach der alkalischen Seite zu, d. h. es wurde in Lösungen mit einer größeren pH als 7,5 Wachstum erzielt.

Um die Giftigkeit anderer Natrium- und Kaliumsalze zu prüfen, wurden 4 Pflänzchen in einer KNO_3-Lösung von der Konzentration 1 g im Liter H_2O untersucht. Nach 14 Tagen waren die Wurzeln stark geschädigt und gebräunt. Ebenso verhielten sie sich in einer NaCl-Lösung von derselben Konzentration. In der Lösung von 1 g KCl blieben sie hingegen weiß und zeigten Längenwachstum. Die pH-Werte wurden nicht bestimmt.

Es wäre möglich gewesen, daß bei den ersten Versuchen die Schädigung in den stärker alkalischen Lösungen einfach dadurch zustande kam, daß die Alkaliphosphate durch die größere

Menge ihrer K- und Na-Ionen giftig wirken; denn die alkalischen Lösungen enthalten etwas mehr davon als die sauren.

Um die hier vorliegenden Verhältnisse aufzuklären, wurden folgende Versuche angestellt. Zu den verschiedenen Kalium-Phosphat-Gemischen — PO_4-Menge 0,5 mg im Liter — wurde $NaNO_3$ in der Konzentration 1 : 1000 hinzugefügt. Die pH-Werte wurden ständig geprüft und dafür gesorgt, daß die Schwankungen höchstens 0,2 betrugen. Die Temperatur im Gewächshaus betrug etwa 17—19° C während dieser Versuche.

Es ergaben sich dann nach 3 Wochen folgende Resultate:

A.

1. pH = 8,45. Wurzellänge:
   a) zu Beginn: 13,25 10,5 10,25 11,5
   b) am Ende: 13,25 10,5 10,25 11,5
   Wachstum sistiert. Alle Wurzeln abgestorben und schwarzbraun.

2. pH = 8,0. Wurzellänge:
   a) zu Beginn: 11 10,25 11 11,5
   b) am Ende: 11 10,25 11 11,5
   Alle Wurzeln abgestorben und tiefbraun.

3. pH = 7,6. Wurzellänge:
   a) zu Beginn: 10,5 11,5 14,25 12,75
   b) am Ende: 10,5 11,5 14,25 13,25
   Wurzeln braun und Wurzelspitzen zerstört.

4. pH = 7,0. Wurzellänge:
   a) zu Beginn: 10,0 9,5 14,25 9,5
   b) am Ende: 10,25 9,75 14,5 10,0
   Wurzeln braun, Spitzen braunfleckig. Es beginnen neue Seitenwurzeln durchzubrechen, die aber auch schon anfangen sich zu bräunen.

5. pH = 5. Wurzellänge:
   a) zu Beginn: 12,5 10,25 10,5 10,75
   b) am Ende: 15,25 12,0 13,0 12,25
   Alle Wurzeln weiß und kräftig, überall beginnen Seitenwurzeln hervorzubrechen.

6. pH = 4. Wurzellänge:
   a) zu Beginn: 9,5 10,0 10,0 9,0
   b) am Ende: 11,0 11,25 11,25 11,0
   Bild dasselbe wie 5.

7. pH = 3. Wurzellänge:
   a) zu Beginn: 9,5 11,0 11,0 11,0
   b) am Ende: 12,0 13,5 13,0 13,25
   Bild dasselbe wie 5.

Durch einen neuen Versuch ließ sich sodann feststellen, daß in Lösung 6 (pH-4) noch größere Mengen $NaNO_3$ vertragen wurden. Es wurden 2 resp. 2,5 g dieses Salzes einem Liter der Phosphatlösung hinzugefügt und dann 6 Wochen lang je vier Pflänzchen darin gezogen. Am Ende des Versuches ließ sich eine Wurzelschädigung nicht feststellen. Das Wachstum der Hauptwurzel war allerdings sehr gering gewesen, dafür begann aber eine große Menge von Seitenwurzeln durchzubrechen.

Ein gleicher Versuch wurde mit Na_2SO_4 angesetzt. Die Lösung enthielt 1 g von dem Salz im Liter H_2O. Der Versuch dauerte 4 Wochen. Es ergaben sich folgende Resultate:

B.

1. pH = 8,45. Wurzellänge:
   a) zu Beginn: 13 10,5 10 10,5
   b) am Ende: 13 10,5 10 10,5
   Alle Wurzeln abgestorben und braun.

2. pH = 8,0. Wurzellänge:
   a) zu Beginn: 11,5 10,0 9,5 12,5
   b) am Ende: 11,5 10,0 9,5 12,5
   Alle Wurzeln abgestorben und braun.

3. pH = 7,6. Wurzellänge:
   a) zu Beginn: 11 11,5 10,5 11,5
   b) am Ende: 11 11,5 10,5 11,5
   Alle Wurzeln abgestorben und braun.

4. pH = 7,0. Wurzellänge:
   a) zu Beginn: 9 9 10 10
   b) am Ende: 9,25 9.25 10.25 10,25
   Die Wurzeln stark geschädigt und braun. Wurzelspitzen abgestorben.

5. pH = 5. Wurzellänge:
   a) zu Beginn: 8 8,5 13,75 11
   b) am Ende: 10,75 10,0 14,5 12
   Alle Wurzeln normal.

6. pH = 4. Wurzellänge:
   a) zu Beginn: 10 8,5 16 16,25
   b) am Ende: 11,25 10,0 17,25 18,0
   Alle Wurzeln normal und kräftig. Es beginnen viele Nebenwurzeln durchzubrechen.

7. pH = 3,1. Wurzellänge:
   a) zu Beginn: 12 14 14 10
   b) am Ende: 13,25 15,25 16 11
   Das Bild dasselbe wie 6.

Wir erhalten auch hier dieselben Resultate wie in dem ersten Versuch. Es ließ sich nur bei diesen Kulturen beobachten, daß zur Schädigung der Wurzeln eine längere Zeit erforderlich war.

Ein gleicher Versuch wurde angesetzt mit NaCl. Die verschiedenen Lösungen enthielten davon 0,5 g im Liter H_2O. Die Versuche wurden 4 Wochen beobachtet.

C.

1. pH = 8,4. Wurzellänge:

a) zu Beginn:	9	12,5	11,5	12,0
b) am Ende:	9	12,5	11,5	12,0

Alle Wurzeln abgestorben und braun.

2. pH = 8,0. Wurzellänge:

a) zu Beginn:	9,0	12,0	10,25	8,5
b) am Ende:	9,0	12,0	10,5	8,5

Alle Wurzeln abgestorben und braun.

3. pH = 7,6. Wurzellänge:

a) zu Beginn:	9	10,25	10,5	11,0
b) am Ende:	9	10,25	10,5	11,0

Alle Wurzeln abgestorben und braun.

4. pH = 7,2. Wurzellänge:

a) zu Beginn:	8,5	12,0	11,0	10,5
b) am Ende:	9,0	12,5	11,5	11,0

Wurzeln braun, die Spitzen abgestorben.

5. pH = 5. Wurzellänge:

a) zu Beginn:	11	10,5	9,25	9
b) am Ende:	11,5	11,0	10,0	9,5

Die Wurzeln braungrau. Wurzelspitzen weiß.

6. pH = 4. Wurzellänge:

a) zu Beginn:	9,25	10,25	9,5	8,5
b) am Ende:	10,0	11,0	10,0	9,25

Wurzeln weiß und kräftig.

7. pH = 3,2. Wurzellänge:

a) zu Beginn:	11,5	8,0	8,5	8,25
b) am Ende:	13,0	9,0	9,5	9,0

Wurzeln weiß und kräftig.

Die Schädigung trat auch hier etwas langsamer ein als in den $NaNO_3$-Lösungen.

In den nächsten Versuchen wurde $MgSO_4 \cdot 7\ H_2O$ geprüft. Die Konzentration betrug 1 : 1000. In den alkalischen Lösungen trat ein Niederschlag auf. Es handelte sich hier wohl um ein Mg-Phosphat. Die Versuche wurden 6 Wochen beobachtet.

D.

1. pH = 8,3.

	Wurzellänge:			
a) zu Beginn:	9	9,5	11	10,75
b) am Ende:	13,0	14,0	13	16,25

Wurzeln gebräunt. Ein Exemplar tot. Die Wurzelspitzen sonst noch weiß. Die kleinen Nebenwurzelspitzen alle braun.

2. pH = 8,0.

	Wurzellänge:			
a) zu Beginn:	12,5	10,25	10,0	10,25
b) am Ende:	17,0	16,5	15,0	13,75

Dasselbe Bild wie 1.

3. pH = 7,6.

	Wurzellänge:			
a) zu Beginn:	12,0	10,5	10,75	11,5
b) am Ende:	18,0	15,0	15,0	16,0

Dasselbe Bild wie 1.

4. pH = 7,1.

	Wurzellänge:			
a) zu Beginn:	9,25	10,0	13,0	14,0
b) am Ende:	13,5	13,5	16,0	18,0

Zahl der Nebenwurzeln größer und die Spitzen derselben weiß, sonst dasselbe Bild wie 1.

5. pH = 5.

	Wurzellänge:			
a) zu Beginn:	11,0	9,5	11,25	9,0
b) am Ende:	14,5	13,5	16,0	12,25

Sehr lange weiße und dünne Wurzeln und wenige Nebenwurzeln.

6. pH = 4.

	Wurzellänge:			
a) zu Beginn:	11,0	9,5	11,25	9,0
b) am Ende:	14,5	13,5	16,00	12,25

Viele kräftige Nebenwurzeln.

7. pH = 3,2.

	Wurzellänge:			
a) zu Beginn:	9,0	9,0	9,75	9,0
b) am Ende:	13,0	13,0	13,0	12,5

Nebenwurzeln zahlreich, aber kleiner als 6.

Das Mg-Salz zeigte also merkwürdigerweise eine sehr viel geringere Schädlichkeit als die untersuchten Alkalisalze. Überraschend war vor allem die Förderung des Wurzelwachstums. Auch ließ sich eine Herabsetzung der Phosphatschädigung beobachten. Dieses dürfte aber darauf beruhen, daß ein Teil des Phosphates gefällt und damit die gelöste Menge herabgesetzt worden war.

Als letzte Reihe wurde dann ein Gemisch von $MgSO_4 + NaNO_3$ untersucht. Die Konzentrationen betrugen 1 : 2000 und 1 : 1000.

E.

1. pH = 8,2. Wurzellänge:

a) zu Beginn:	10,5	8,0	10,5	9,5
b) am Ende:	11,0	9,0	10,75	10,0

Alle Wurzeln abgestorben und braun.

2. pH = 8,0. Wurzellänge:

a) zu Beginn:	12,0	8,25	10,0	10,5
b) am Ende:	13,0	10,25	10,5	11,25

Alle Wurzeln braun, die Wurzelspitzen abgestorben.

3. pH = 7,6. Wurzellänge:

a) zu Beginn:	0,75	8,0	10,0	8,0
b) am Ende:	13,0	12,0	13,5	12,5

Die Wurzelspitzen noch weiß, sonst alles stark gebräunt.

4. pH = 7,1. Wurzellänge:

a) zu Beginn:	9,0	8,5	11,5	11,0
b) am Ende:	13,0	12,0	17,0	13,75

(tot) Wurzelspitzen außer einer noch weiß, die übrigen Teile gebräunt.

5. pH = 5. Wurzellänge:

a) zu Beginn:	10,0	8,0	8,5	9,75
b) am Ende:	16,0	12,0	13,5	15,5

Stärkstes Wachstum, alles noch weiß, viele Nebenwurzeln.

6. pH = 4,2. Wurzellänge:

a) zu Beginn:	9,0	8,5	9,0	9,0
b) am Ende:	13,0	12,5	12,0	13,0

Zahlreiche kräftige und weiße Nebenwurzeln.

7. pH = 3,2. Wurzellänge:

a) zu Beginn:	9,75	7,25	8,5	10,0
b) am Ende:	12,0	11,5	12,0	13,0

Nebenwurzeln beginnen auszutreten.

Durch die Gegenwart von $NaNO_3$ wird die Schädigung wieder größer, sie bleibt aber immer noch hinter der der Mg-freien Nitratlösung zurück. Auch hier tritt wieder die wachstumsfördernde Kraft des $MgSO_4$ zutage. Bei einem pH von 5 ist auch hier das Wachstum am stärksten.

An dieser Stelle sei auch noch kurz ein Versuch mit einer vollständigen Nährlösung mitgeteilt. Dazu wurde folgende Lösung benutzt: 1 g KNO_3, 0,5 g $MgSO_4$, 0,3 g $Ca_3(PO_4)_2$ und 0,3 g $Fe_3(PO_4)_2$ im Liter H_2O. Es wurde außerdem noch 100 mg Na_2CO_3 zugesetzt. Der pH-Wert fiel sehr schnell auf 7,5. Sodann wurde mit einem Durchlüftungsapparat ständig CO_2-freie

Luft hindurchgeblasen, um den CO_2-Gehalt der Lösung zu verringern und den pH-Wert zu erhöhen. Stieg dieser auf 7,8 bis 7,9, so stellten die Pflanzen ihr Wurzelwachstum ein und die Wurzeln wurden braun. Hörte man mit dem Durchlüften auf, so fiel der pH auf 7,5, und die Pflanze begann nun, weiße Wurzeln zu bilden. Diese Versuche konnten leider wegen Versagens des Apparates bisher noch nicht weiter fortgesetzt werden.

Es ergibt sich aus meinen Untersuchungen also folgendes:

Die Kalkfeindlichkeit des Pinus Pinaster hat 2 Ursachen. Die Kalkchlorose wird hervorgerufen durch Eisenmangel, und dieser dürfte sicher bei manchen Pflanzen, die auf Kalkboden nur spärlich fortkommen, die einzige Ursache der Kalkfeindlichkeit sein. Sie besitzen schon an und für sich ein geringes Eisenaufnahmevermögen, das ihnen auf Böden, die durch ihre alkalische Reaktion die Eisensalze besonders schwer löslich machen, zum Verhängnis werden muß. Vielleicht ist aber dies auch gerade ihr Vorteil auf stark sauren Böden; denn hier dürften sie sich sehr gut vor einer Eisenüberschwemmung schützen können. Eine interessante Aufgabe wäre es auch, die ausgesprochenen Kieselpflanzen in ihrem Verhalten zum Aluminium zu prüfen. Es wäre sehr gut denkbar, daß hier ganz ähnliche Verhältnisse vorliegen. Weiterhin gälte es auch zu prüfen, ob kalkholde Pflanzen die Kalkböden nicht allein wegen der physikalischen Eigenschaften derselben vorziehen, sondern auch durch ein großes Eisen- oder Aluminium-Aufnahmevermögen dazu gezwungen werden, Kieselböden zu meiden.

Die Kalkfeindlichkeit von Pinus Pinaster hat aber auch noch einen zweiten Grund. Die Wurzeln werden in alkalisch reagierenden Böden sehr stark geschädigt, wenn nicht sogar abgetötet. Ein einfacher Neutralisationseffekt, wie ihn Montfort nicht für ausgeschlossen hält, kann hier, wie aus meinen Versuchen hervorgegangen ist, nicht vorliegen.

Durch einen einfachen Versuch ließ sich sodann aber auch zeigen, daß die Wurzelschädigung nicht einfach auf ein Eindringen der OH-Ionen in das Zellinnere und dadurch bewirkte Neutralisationseffekte zurückzuführen ist. Zu diesen Versuchen wurden Wurzeln benutzt, die bei einer Temperatur von 4—8°

in ihrer Spitze rotes Anthozyan gespeichert hatten. Wurden nun solche Wurzeln in Lösungen von verschiedenem pH gebracht, so ließ sich kein Farbunterschied in dem Intervall pH 3,2—8,45 feststellen. In den alkalischen Lösungen wurde nach einiger Zeit allerdings die Farbe durch die beginnende Bräune verdeckt. Ein Umschlag nach Blau wurde nie beobachtet. Wir müssen uns daher nach meinen Versuchen unter Annahme der Hypothese von Arrhenius die Ursachen der Schädigung folgendermaßen vorstellen. Die Alkalisalze wirken, in genügend großer Menge von den Protoplasten der Wurzelzellen aufgenommen, vergiftend auf dieselben. Die Menge des aufgenommenen Salzes hängt zunächst von der Konzentration ab, in der es in der Lösung vorkommt, sodann aber auch vom Permeabilitätsgrad des Protoplasten. Dieser wird wiederum reguliert durch ein Zusammenwirken all der verschiedenen in der Lösung befindlichen Ionen und zwar in ganz besonderem Maße durch die H- und OH-Ionen.

Um diese Annahme noch weiter zu stützen, wurden folgende Versuche angestellt. Es wurden K-Phosphatlösungen mit verschiedenem pH, aber gleicher PO_4-Menge (0,5 im Liter H_2O) verwandt. Die pH-Werte betrugen 8,3, 7,85, 7,3 und 4,75. Je 5 Kulturen wurde durch Zusatz von gleichen K-Phosphatmengen dieselbe H-Ionenkonzentration gegeben. Diesen Lösungen wurden aber steigende NaCl-Mengen zugesetzt. In jedem Kulturgefäß befanden sich 8 Pflänzchen. Es wurden also $8 \times 5 \times 4 = 160$ Pflanzen benutzt. Nach 6 Wochen wurden die Versuche abgebrochen. (D. W. = durchschnittliches Hauptwurzelwachstum.)

F. pH = 8,3.

NaCl.		
1. 0,0 g.	Wurzeln alle abgestorben und tiefbraun.	D. W. 0,5 cm.
2. 0,125 g.	Wurzeln alle abgestorben und tiefbraun.	D. W. 0,35 cm.
3. 0,25 g.	Dasselbe Bild.	D. W. 0,35 cm.
4. 0,5 g.	Die Pflänzchen zum größten Teil vertrocknet und alle Wurzeln abgestorben.	D. W. 0 cm.
5. 0,75 g.	Dasselbe Bild wie 4.	

Während dieses Versuches zeigte sich, daß Schädigung und Bräunung der Wurzeln um so schneller eintrat, je größer die zugesetzte NaCl-Menge war.

G. pH = 7,8.

NaCl.

1. 0 g. Alle Wurzeln braun und abgestorben. D. W. 0,75 cm.
2. 0,125 g. Dasselbe Bild wie 1. D. W. 0,66 cm.
3. 0,25 g. Dasselbe Bild wie 2. D. W. 0,4 cm.
4. 0,5 g. Pflanzen meistens vertrocknet, alle Wurzeln abgestorben. D. W. 0 cm.
5. 0,75 g. Dasselbe Bild wie 4.

Auch hier gingen NaCl-Konzentration und Geschwindigkeit der Bräunung einander parallel.

H. pH = 7,3.

NaCl.

1. 0,125 g. Wurzelspitzen weiß, die übrigen Wurzelteile braun. Nebenwurzeln treten aus. D. W. 2,25 cm.
2. 0,25 g. Dasselbe Bild wie 1. Bräunung aber etwas stärker. Nebenwurzeln treten aus. D. W. 1,4 cm.
3. 0,5 g. Alle Wurzeln braun und abgestorben. D. W. 0,9 cm.
4. 0,75 g. Dasselbe Bild wie 3. D. W. 0,5 cm.
5. 1,0 g. Dasselbe Bild wie 3. D. W. 0,2 cm.

Je größer also die NaCl-Konzentration war, um so größer die Schädigung und um so geringer das D. W.

J. pH = 4,7.

NaCl.

1. 0,125 g. Alle Wurzeln lebend. D. W. beträgt nur 0,25—0,5 cm. Es brechen dafür aber an allen Stellen Nebenwurzeln hervor, die allerdings auch immer nach kurzer Zeit ihr Wachstum einstellen. Sehr häufig nehmen die Nebenwurzeln die Form von Knöllchen an oder zeigen Gabelung. An der Hauptwurzelspitze ist die Menge der Nebenwurzeln besonders groß.
2. 0,25 g. D. W. 0,5—1 cm. Sonst wie 1.
3. 0,5 g. D. W. 3 cm. Nebenwurzeln sehr zahlreich. Knöllchenbildung und Gabelung sehr viel geringer.
4. 0,75 g. D. W. 6 cm. Sehr schöne weiße Haupt- und Nebenwurzeln.
5. 1,0 g. D. W. 10 cm. Sonst wie 4.

Bei einem pH 4,75 der Nährlösung erfolgte also kein Absterben der Wurzeln. Sonderbarerweise aber bewirkte hier Erhöhung der NaCl-Gaben eine Wachstumsförderung der Haupt- und Nebenwurzeln. Nach 14 Wochen hatten sich die Verhältnisse auch noch nicht erheblich verschoben. Die Aufnahme zeigt die Pflänzchen nach dieser Zeit.

Wie haben wir uns nun diesen Befund zu erklären? Da ja bekanntlich Na und K Antagonisten sein können, wäre anzunehmen, daß das K-Ion eine Depression des Wurzelwachstums bewirkt und diese Wirkung durch das Na-Ion

aufgehoben wird. Gegen diese Annahme spricht aber folgender Versuch.

K. Es wurden den K-Phosphatlösungen mit dem pH 4,75 pro Liter 0,25—2 g KNO_3 hinzugesetzt. 4 × 5 Pflanzen wurden zu diesen Versuchen benutzt. Die Versuche dauerten 8 Wochen. In Lösung 1, der 250 mg des Salzes zugesetzt war, erfolgte schlechtestes Wachstum. Nebenwurzelbildung wie im Versuch J,

Zu Versuch J.

0,125 g 0,25 g 0,75 g 1,0 g NaCl

Abb. 1.

Nr. 1. Das beste Wachstum wurde in der Lösung 4 mit 1,5 g KNO_3 beobachtet. In Lösung 5 mit 2 g KNO_3 zeigten die Wurzeln wieder ein etwas geringeres Wachstum. Es kann also nicht im Versuch J eine Giftwirkung der K-Ionen vorliegen, die durch eine bestimmte Menge Na-Ionen aufgehoben werden kann.

L. Für einen Parallelversuch wurde eine Phosphatlösung mit pH 6,7 benutzt. Die zugesetzte KNO_3-Menge betrug 125—1500 mg. 4 × 5 Pflänzchen wurden auch hier benutzt.

125 mg KNO_3.	D. W. 4,25 cm.	Zahlreiche Nebenwurzeln.
250 „ „	D. W. 3,9 cm.	Zahlreiche Nebenwurzeln.
500 „ „	D. W. 2,8 cm.	Nur wenige Nebenwurzeln.
1000 „ „	D. W. 2,5 cm.	Kaum Seitenwurzeln.
1500 „ „	D. W. 1 cm.	Kaum Seitenwurzeln.

Bei diesem pH nimmt also das Wurzelwachstum mit zunehmender KNO_3-Menge ab. Hier muß man also im Gegensatz zu dem vorigen Versuch eine wachstumshemmende Wirkung des K-Ions annehmen.

Die Depression in den Lösungen J 1 und 2 und K 1 und 2 erinnert anderseits an die Hemmungen, die das Wurzelwachstum häufig in Aq. dest. zeigt. Auch kommen dort gelegentlich Knöllchen- und Gabelbildungen der Seitenwurzeln vor. Ich möchte daher annehmen, daß eine bestimmte Menge von Ionen in die Protoplasten der Wurzelspitzen gelangen muß, damit überhaupt ein normales Wachstum ausgelöst wird. Da nun die Permeabilität in den Lösungen mit dem pH 4,75 sehr gering ist, gelangen in den Lösungen mit den kleinsten NaCl- resp. KNO_3-Mengen nicht die erforderlichen Mengen von Ionen in die Zellen, um normales Wachstum zu bewirken.

Für die Richtigkeit meiner Annahme spricht auch noch folgende Beobachtung. Es wurden zwei K-Phosphatlösungen hergestellt, die beide den pH 4,75 hatten. Bei der ersten betrug die PO_4-Menge 0,5 g im Liter H_2O, bei der letzten 0,25 g im Liter H_2O. Die Depression des Wurzelwachstums war in der letzten Lösung erheblich stärker als in der ersten. In einer Kontrollösung mit pH 3,2 und dem gleichen PO_4-Gehalt (0,25 g im Liter H_2O) trat keine Wachstumshemmung ein. Durch diesen letzten Versuch dürfte auch der Einwand, es hätten sich in dem Aq. dest. giftige Stoffe befunden, die durch die zugesetzten Salze unlöslich gemacht wurden, beseitigt sein; denn die Menge der Kationen ist in der Lösung mit dem pH 3,2 noch etwas geringer als in der mit dem pH 4,75, und die PO_4-Menge ist in beiden Lösungen gleich.

Es besteht aber noch die Möglichkeit, daß bei dem pH 4,75 ein Wachstumsminimum liegt, wie es von Hixon und Arrhenius bei einer Anzahl von Pflanzen festgestellt wurde. Dies soll nach Ansicht des letzteren dadurch bedingt sein, daß bei dieser H-Ionen-Konzentration die Salzaufnahme wieder ein Maximum

darstellt. Es kann dies aber bei meinen Versuchen doch nicht zutreffen, da mit steigendem Salzgehalt der Nährlösung die Wachstumsdepression abnimmt.

An dieser Stelle sei auch noch auf folgende Beobachtung kurz hingewiesen. Es zeigte sich, daß die Schädlichkeit einer Lösung für die Wurzeln von Pinus Pinaster außer von der H-Zahl, der Konzentration und der Zusammensetzung auch noch von der Temperatur abhängig ist. Bei pH-Werten von 7,5 bis 8,3 und einer Temperatur von 4—8° C trat Bräunung und Absterben der Wurzeln erst nach Wochen ein. Bei einer Temperatur von 18—20° hingegen genügten schon wenige Tage, um bei einem pH von 7,5—8,3 die Wurzeln vollständig zu zerstören. Eine K-Phosphatlösung von einem pH = 7,0, der 1 g $NaNO_3$ zugesetzt war, rief bei 18—20° C dieselbe Schädigung hervor, wie eine gleiche Phosphatlösung + 2 g $NaNO_3$ bei 4 bis 8° C. Bei dieser Temperatur blieben in einer Lösung, die 1 g $NaNO_3$ im Liter H_2O enthielt, die Hauptwurzelspitzen weiß.

Allerdings ist nun die Wasserstoffzahl eine Funktion der Temperatur. Es beträgt die H-Konzentration reinsten Wassers nach Michaelis bei 16° $0{,}79 \cdot 10^{-7}$, bei 26° $1{,}17 \cdot 10^{-7}$, bei 36° $1{,}71 \cdot 10^{-7}$. Aber diese Unterschiede reichen doch bei weitem nicht aus, um die verschieden starke Schädigung in Lösungen von gleichem pH, aber von verschiedener Temperatur zu erklären.

Die gemachten Beobachtungen lassen sich am leichtesten erklären, wenn wir auch hier annehmen, daß die Permeabilität durch die niedrige Temperatur so stark herabgesetzt wird, daß jetzt nur ein geringer Teil der Salze in die Protoplasten eindringen kann und damit die Schädigung herabgesetzt wird. Hierfür spricht auch folgende Beobachtung.

Bei einem pH von 4,75 und einer Temperatur von 4—8° tritt in den Lösungen J 4 und 5 eine ähnliche Wachstumsdepression auf wie in J 1 und 2 bei 18—20°.

Ähnliche Versuche bei konstanter Temperatur ausgeführt, dürften uns sehr wahrscheinlich einen weiteren Einblick darin verschaffen, wie die H-Konzentration des Nährsubstrates auf die Zelle einwirkt.

Es geht somit aus all meinen Versuchen hervor, daß Nährlösungen mit einem pH 7 deshalb eine Schädigung der Wurzeln

von Pinus Pinaster bewirken, weil die niedrigen H-Ionenkonzentrationen die Permeabilität für eindringende Salze so stark erhöhen, daß eine Überschwemmung der Protoplasten mit denselben erfolgt. Ich bin der Ansicht, daß die meisten kalkfeindlichen Moorpflanzen sich ebenso wie Pinus Pinaster verhalten werden. Hierfür sprechen besonders die Beobachtungen Wherrys an amerikanischen Ericaceen. Er stellte fest, daß dieselben beim Übergang von sauren auf neutrale resp. alkalische Böden an einer Stelle von ganz bestimmtem pH haltmachten. Dieser Grenzort war für die verschiedenen Arten ganz verschieden. Es müssen auch an benachbarte Stellen von größerem pH Samen gelangt sein, aber sie sind wegen der geringen H-Ionenkonzentration entweder nicht zur Keimung gelangt, oder ihre jungen Würzelchen sind in kurzer Zeit abgestorben. Da Arrhenius zeigen konnte, daß die Keimungszahl fast unabhängig von dem pH des Nährsubstrates ist, hat die letzte Annahme die größte Wahrscheinlichkeit für sich.

Auf eine Beobachtung von Kurz sei hier noch hingewiesen. Dieser Forscher traf gelegentlich säureliebende Arten (Pinus Banksiana und Arctostaphylos uva ursi) auf Sanddünen von neutraler bis schwach alkalischer Reaktion. Gerade diese Beobachtung scheint mir für die Richtigkeit meiner Annahmen zu sprechen; denn da es sich um einen sehr mineralstoffarmen Sandboden handelt, so kann hier die zur Schädigung erforderliche Salzmenge nicht in den Protoplasten gelangen.

Als wichtigstes Resultat ergibt sich aus all meinen Ausführungen, daß sowohl bei den Sphagnen als auch bei Pinus Pinaster einfache Neutralisationseffekte nicht die Ursache der Kalkfeindlichkeit sein können. Der hohe pH-Wert der Kalkböden verhindert, daß sie auf ihnen normal fortkommen können. Es besteht eine direkte Beziehung zwischen der H-Zahl und dem Zustand des Protoplasten. Die Annahme von Arrhenius, daß die H-Konzentration der Nährlösungen die Permeabilität für die einzelnen Ionen mitbestimmt, und daß bei ungünstigerem pH die Zellen durch Überschwemmung mit anderen in der Lösung befindlichen Ionen geschädigt werden, erfährt durch meine Untersuchungen eine starke Stütze. Es muß aber weiter beachtet werden, daß dieses starke Eindringen

der Ionen in die Zellen nicht allein von der H-Konzentration resp. OH-Konzentration abhängig ist, sondern daß auch Art, Zahl und gegenseitiges Mengenverhältnis der anderen in der Lösung befindlichen Ionen entscheiden. Außerdem kommt noch die Temperatur der Nährmedien als ein die Permeabilität bestimmender Faktor hinzu.

Botanisches Institut Münster (Westfalen), Mai 1924.

Benutzte Literatur.

Aarnio, B., Über die Ausfällung des Eisenoxyds und der Tonerde in finnländischen Sand- und Grusböden. Geol. Kom. in Finland. Geotekniske Meddelanden. 1915. **16** (nach Freundlich).

Åkerlöf, G. Medd. fr. K. Vet. Akad. Nobelinst. 1922. **4**, 2. Hälfte. Nr. 13.

Alstine, E. van. Soil Sci. 1920. **10**, 467.

Arrhenius, O. 1. Ökologische Studien in den Stockholmer Schären. Stockholm. 1920.

—, 2. Journ. of general physiol. 1922. **5**, 81.

—, 3. Bodenreaktion und Pflanzenleben. Leipzig. 1922.

—, 4. Arkiv f. Bot. 1922. **18**, Nr. 1.

Atkins, W. R. G. 1. Not. fr. the Bot. School Dublin. 1922/23. **3**, 133.

—, 2. Ebenda. 178.

—, 3. Ebenda. 224.

Baumann, A. Mitt. der bay. Moorkulturanstalt. 1909. **3**, 52.

—, und Gully, E. Ebenda. 1910. **4**, 31.

Clevenger, C. B. Soil Sci. 1919. **8**, 227.

Düggeli, M., Pflanzengeographie und wirtschaftliche Monographie des Sihltales bei Einsiedeln. Diss. Zürich. 1903.

Ehrenberg, P., und Bahr, F. Journ. f. Landw. 1913. **61**, 427.

Felton, L. D. Journ. of Biol. Chem. 1921. **46**, 299.

Fischer, G. Kühn-Archiv. 1914. **4**, 1.

Fisher, E. A. Nature. 1921. **108**, 306.

Freundlich, H. Kapillarchemie. 2. Aufl. 1923.

Gile, P. L., and Carrero, I. O. Journ. of Agric. Res. 1920. **20**, 33.

Gillespie, L. J. Soil Sci. 1920. **9**, 115.

—, and Wise, L. E. Journ. of the Am. Chem. Soc. 1918. **40**, 796.

Graebner, P., Die Heide Norddeutschlands. Leipzig. 1901.

Gully, E. 1. Mitt. der bay. Moorkulturanstalt. 1913. **5**, 1 u. 85.

—, 2. Int. Mitt. für Bodenkunde. 1915. **5**, 133, 232, 347.

Haas, A. R. C. 1. Bot. Gazette. 1917. **63**, 232.

—, 2. Journ. of Biol. Chem. 1919. **38**, 49.

—, 3. Soil Sci. 1919. **7**, 481.

—, 4. Ebenda. 1920. **9**, 341.

Hartwell, B. L., and Pember, F. R. Ebenda. 1918. **6**, 259.

Hempel, J. Compt. Rend. des travaux d. laboratorie de Carlsberg. 1916/17. **13**, 1.

Hixon, R. M. Medd. f. K. Vet. Akad. Nobelinst. 1922. **4**, II. Hälfte. Nr. 9.

Hoagland, D. R. 1. Soil Sci. 1917. **3**, 547.
—, 2. Journ. Agric. Res. 1919. **18**, 73.
—, 3. Bot. Gazette. 1919. **68**, 297.
Joffe, J. S. 1. Soil Sci. 1920. **9**, 261.
—, 2. Ebenda. 1920. **10**, 301.
Kappen, H. 1. Landw. Vers. Stat. 1916. **88**, 13.
—, 2. Ebenda. 1917. **89**, 39.
—, 3. Ebenda. 1918. **91**, 1.
—, 4. Ebenda. 1920. **96**, 277.
—, und Heimann, H. Zeitschr. f. Pflanzenernährung u. Düngung. 1922. **1**, 345.
—, und Liesegang, H. Landw. Vers. Stat. 1922. **99**, 191.
—, und Zapfe, M. 1. Ebenda. 1917. **90**, 321.
—, —, 2. Ebenda. 1919. **93**, 135.
König, J., und Hasenbäumer, J. Landw. Jahrb. 1919. **55**, 185.
—, —, und Kröger, E. Zeitschr. f. Pflanzenernährung u. Düngung. 1922. **1**, 3.
Kurz, H Bot. Gazette. 1923. **76**, 1.
Lipman, J. G. Soil Sci. 1919. **7**, 181.
McCall, A. G., und Haag, J. R. Ebenda. 1921. **12**, 69.
Mevius, W. Jahrb. f. wiss. Bot. 1921. **60**, 147.
Michaelis, L. Die Wasserstoffionenkonzentration. 2. Aufl. 1922.
—, Praktikum der physikalischen Chemie. 2. Aufl. 1823.
Mirasol, J. J. Soil Sci. 1920. **10**, 153.
Miyake, K. Journ. of Biol. Chem. 1916. **25**, 23.
Montfort, C. Zeitschr. f. Bot. 1922. **14**, 253.
Odén, S. 1. Ber. d. d. chem. Ges. 1912. **35**, 651.
—, 2. Int. Mitt. f. Bodenk. 1916. **6**, 81.
—, 3. Ber. d. d. bot. Ges. 1916. **34**, 648.
—, 4. Kolloidchem. Beihefte. 1919. **11**, 75.
Öhlmann, V., Vegetative Fortpflanzung der Sphagnen. Diss. Freiburg (Schweiz). 1898.
Olsen, C. Compt. Rend. des travaux du laboratoire de Carlsberg. 1923. **15**, 1.
Onodera, J. Ber. des Ohara Instituts. 1916. **1**, 53.
Osugi, S., und Uetsuki, T. Ebenda. 27.
Paul, A. Mitt. der bay. Moorkulturanstalt. 1908. **2**, 63.
Rindell, A. 1. Int. Mitt. f. Bodenk. 1911. **1**, 67.
—, 2. Ebenda. 1913. **3**, 456.
Salisbury, E. J. Journ. of Ecology. 1920. **8**, 202.
Salter, R. M., and McIlvaine. Journ. of Agr. Res. 1920. **19**, 73.
Skene, M. Ann. of Bot. 1915. **29**, 65.
Tacke, B., und Süchting, H. Landw. Jahrb. 1911. **41**, 717.
—, Densch, A., und Arnd, Th. Ebenda. 1913. **43**, 195.
Truog, E. Soil Sci. 1918. **5**, 169.
—, and Meacham, M. R. Ebenda. 1919. **7**, 469.
Wherry, F. T. 1. Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 1920. **72**, 84.
—, 2. Ebenda. 113.

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): Mevius Walter

Artikel/Article: Wasserstoffionenkonzentration und Permeabilität bei »kalkfeindlichen« Gewächsen. 641-677