Ueber die Ursachen electrischer Ströme in Pflanzen.

Von
Otto Haake.

I. Theil.

Historisches.

Wenn in der folgenden Abhandlung von Pflanzen-Electricität die Rede ist, so sind darunter nur solche electrische Erscheinungen verstanden, welche sich im ableitenden Bogen durch den Ausschlag eines Galvanometers zu erkennen geben; niemals also statische Electricität, wie sie der älteste Forscher auf diesem Gebiete, Pouillet, nachgewiesen zu haben glaubte. Gehört schon dessen Untersuchung, nach der er den Act des Keimens in ursächlichen Zusammenhang mit der electrischen Ladung brachte, nicht hierher, so sind erst recht ausgeschlossen die der neuesten Zeit, welche constatirten, dass man aus eingewurzelten Pflanzen Funken ziehen konnte. Mit ziemlicher Sicherheit darf man annehmen, dass hierbei bestimmte äusserliche Umstände von Einfluss waren. Uns interessiren nur solche electrische Erscheinungen, die in der Pflanze selbst, sei es im Bau, sei es in den Lebensfunctionen, ihren schliesslichen Grund finden.

Das Vorhandensein solcher Ströme ist schon längst festgestellt.[1]) Aber man hat mit den Thatsachen, die nahezu regellos, ja oft einander widersprechend, sich nicht von einem Gesichtspunkt aus betrachten liessen, nichts anzufangen gewusst. Wohl tauchten hier und da Vermuthungen über die etwaigen Ursachen auf, die der Wahrheit nicht selten nahe kamen; aber es blieben eben Vermuthungen, die keinerlei experimentelle Begründung erfuhren. Bedenkt man noch die Mangelhaftigkeit der älteren Methoden, ferner eine gewisse Voreingenommenheit, welche speciell die Thierphysiologen veranlasste, im Gebiete der

[1]) Seit den fünfziger Jahren, wo Becquerel, Wartmann, später Buff und Andere Untersuchungen in dieser Richtung anstellten.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0459-1

Pflanzenelectricität nur Analogien für die thierische zu suchen — und zu finden, so erhellt, welch unsichere Basis die früheren Untersuchungen für den Versuch einer Erklärung der beobachteten Erscheinungen bieten mussten. Desshalb ist es auch überflüssig, auf die Resultate der einzelnen Forscher einzugehen, zumal die Litteratur an anderem Orte [1]) mit hinreichender Vollständigkeit aufgeführt ist.

Immerhin mag an dieser Stelle nochmals Erwähnung finden die Entdeckung Burdon-Sanderson's, dass zwischen unverletzten Stellen lebender Pflanzentheile regelmässige und dauernde Spannungsdifferenzen vorhanden sind, weil sie gegen früher, als man — oft mittelst polarisirbarer Platinelectroden — fast ausschliesslich von Wundstellen ableitete, einen wesentlichen Fortschritt bedeutet und für die Lösung der Causalfrage den Weg wenigstens öffnete.

Munk [2]) untersuchte nun zwar ebenfalls unverletzte Dionaeablätter und vermochte die Vertheilung der electrischen Spannung auf denselben auf's genaueste festzustellen. Wenn er aber das Schwanken der Galvanometerausschläge bei Reizung der Blattfläche auf eine negative Schwankung des Parenchyms der Oberseite und eine positive Schwankung des Parenchyms der Unterseite [3]) zurückführt, so ist das mit anderen Worten die alte Molecularhypothese der Zoophysiologen, die nicht im Stande ist, einen wirklichen Aufschluss über die Ursachen der Pflanzenelectricität zu geben, eben so wenig wie sie einen Einblick in das wahre Wesen der thierischen Electricität gewinnen liess. Aus dem Verlauf der Stromschwankungen, die stets vor der Reizbewegung der Blattfläche, sehr oft auch ohne dieselbe stattfinden, zieht Munk weiterhin den nicht unwichtigen Schluss, dass nicht Form oder Wassergehalt der Zelle, sondern diejenigen Umstände, welche den Filtrationswiderstand des Hyaloplasma beeinflussen, in ursächlichem Zusammenhange mit den electrischen Erscheinungen stehen. Es würden also dabei in Betracht kommen: Veränderung der Beleuchtung, der Temperatur, des Feuchtigkeitsgehaltes der Umgebung, das Alter des Pflanzentheils und der ganzen Pflanze, alles Verhältnisse, die für die Thätigkeit, darum auch für die Eigenschaften des Plasma von Wichtigkeit sind.

Welcher Art die besonderen Einwirkungen sind, weiss man entweder noch gar nicht, oder doch nicht mit genügender Sicherheit. Folgender Schluss ist aber möglich und bindend: Sind die gemessenen

---

[1]) Pfeffer's Pflanzenphysiologie Bd. 2 S. 426.

[2]) Die electrischen und Bewegungserscheinungen am Blatte der Dionaea muscipula. Leipzig, Veit & Comp. 1876.

[3]) l. c. S. 152.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0460-3

Potentialdifferenzen in der That nur Resultirende der wechselnden Thätigkeit des Plasma, weiterhin des Lebensprocesses der vegetabilischen Organismen, so muss eine Verschiebung irgend welcher Art der Lebensbedingungen eine Aenderung des Ausschlags im stromprüfenden Galvanometer nach sich ziehen.

Diesen Weg betrat Kunkel[1]) nicht, der zuerst und bis jetzt allein eine experimentelle Lösung des Räthsels der Pflanzenelectricität versuchte. Nach ihm findet sie ihre Ursache in dem rein mechanischen Vorgang der Wasserbewegung, die erst im Zellgewebe durch das Aufsetzen der ableitenden feuchten Electroden angeregt wird; also nicht auf eine, dem Pflanzengebilde eigenthümliche Thätigkeit, sondern auf rein accessorische Umstände, die in der Versuchsmethode liegen, seien die beobachteten Ströme zurückzuführen.

Es mögen an dieser Stelle zunächst nur die Kunkel'schen Versuche und deren Resultate in gedrängter Kürze wiedergegeben werden, weil sie sowohl in technischer Hinsicht vorbildlich waren, als auch den bisherigen Stand der ganzen Frage erkennen lassen.

Zur Ableitung des electrischen Stromes bediente sich Kunkel der von den Thierphysiologen allgemein benutzten Dubois-Reymond'schen unpolarisirbaren Thonstiefel-Electroden: Amalgamirter Zinkdraht taucht in concentrirte Zinksulfat-Lösung, die in einem kurzen, am unteren Ende von einem wassergetränkten, plastischen Thonkegel verschlossenen Glasrohr enthalten ist. Setzte er eine dieser Electroden auf einen Nerv, die andere auf irgend eine Stelle der Fläche des Blattes einer dicotylen Pflanze, so ging von jenem der positive Strom durch den ableitenden Bogen nach der Blattfläche. Ebenso verhielt sich die starke Mittelrippe positiv gegen die dünnen Seitennerven. Blätter monocotyler Pflanzen zog er nicht in den Bereich seiner Untersuchungen, „weil bei ihnen die sichtbare Trennung zwischen Nerv und grüner Fläche nicht so entschieden ausgeprägt ist, als dass man von beiden Theilen getrennt ableiten könnte."

Die „normale" Stromrichtung konnte er jederzeit umkehren, wenn er die Blattflächen-Electrode zuerst aufsetzte oder die Applicationsstelle vor dem Aufsetzen geringe Zeit durch einen Tropfen Wasser befeuchtet hatte, d. h.: „die längere Zeit benetzt gewesene Stelle verhält sich anfänglich stets positiv gegen die kürzere Zeit benetzte". Diese anormale electromotorische Wirksamkeit wich nach etwa

[1]) Pflüger's Arch. f. d. ges. Phys. XXV. S. 342 ff. und Arbeiten des bot. Inst. z. Würzburg II. S. 1 ff.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0461-8

1—1½ Minute wieder der ursprünglichen. Chemische Ursachen vermochte er nicht als bei dieser Erscheinung betheiligt zu erkennen.

Eine zweite Versuchsreihe mit Anordnungen wesentlich anderer Art gab folgende Resultate: Hatte er an grünen, jungen Schösslingen von Ampelopsis oder Vitis die Electroden angelegt — eine Spannungsdifferenz in bestimmtem Sinne vermochte er dabei zwischen höher und tiefer gelegenen Punkten nicht zu constatiren —, so zeigte sich die Electrode, in deren Nähe er das Stengelstück schnitt oder quetschte, „stärker negativ." Dieselbe Erscheinung trat beim Abbiegen des Stengels ein, aber nur dann, wenn es mit einem Ruck geschah. Gleichmässig langsames Biegen beeinflusste den Galvanometer-Ausschlag nicht. Es ist kaum nöthig, zu bemerken, dass bei allen diesen Versuchen für unveränderlichen Contact der Electroden gesorgt und eine mechanische Reibung derselben an den Pflanzentheilen vermieden war.

Die Beobachtungen, die er am gereizten Blatte von Mimosa pudica machte, deckten sich mit dem, was Munk bei Reizung des Dionaea-Blattes eintreten sah: Es folgte einem negativen kleinen Vorschlag ein viel bedeutenderer positiver Hauptausschlag, dem sich ein wiederum negativer Rückschlag anschloss.

Die Richtigkeit aller, hier kurz mitgetheilten Thatsachen kann ich, abgesehen von einer, betreffs der ersten Versuchsreihe zu machenden kleinen Einschränkung, die später Erwähnung finden soll — im weitesten Umfang bestätigen. In 133 Fällen von überhaupt 138 angestellten Versuchen zeigten Blätter der verschiedensten Dicotylen genau das oben geschilderte Verhalten. Bei den übrigen fünf Blättern musste ich allerdings Ströme in umgekehrter Richtung — Mittelrippe negativ gegen Mesophyll — feststellen. Es war das ein älteres, natürlich frisches Blatt von Hydrangea Otaksa, während ein anderes von demselben Stock zur selben Zeit geschnittenes, ungefähr gleichaltriges Blatt, das ich unmittelbar danach untersuchte, kein anormales electrisches Verhalten erkennen liess; ferner ein jüngeres Blatt von Camellia florida. Auch hier, wie bei den drei übrigen Blättern von Sterculia inops und Quercus war die gegensätzliche Erscheinung nur auf das Blatt beschränkt, das gerade untersucht wurde; man hatte es also nicht mit einer Eigenthümlichkeit des ganzen Pflanzenindividuums zu thun.

Man kann, wie es Kunkel fesstellte, eine solche dauernde Umkehr des Stromes sehr leicht, wenn auch nicht mit absoluter Sicherheit, künstlich erzeugen, wenn man das Blatt 5—6 Stunden — bei Quercus hatte ich einmal 18 nöthig — unter Wasser getaucht lässt.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0462-4

Zu den Mittheilungen Kunkel's über die thatsächlichen electrischen Erscheinungen an Stengeltheilen beim Biegen, ferner an Mimosa bei Reizung habe ich keinerlei modificirende Bemerkung zu machen.

In wie weit Kunkel aber berechtigt ist, aus den von ihm gefundenen Thatsachen seine oben angedeutete Theorie abzuleiten, soll am Schlusse des ganzen Aufsatzes etwas näher erörtert werden. Es dürfte zweckmässig sein, zuerst im folgenden Abschnitte die Resultate der eigenen Untersuchungen auf dem Gebiete der Pflanzenelectricität und die Betrachtungen, die sich daran anknüpfen lassen, wiederzugeben.

II. Theil.

Eigene Untersuchungen.[1])

Zuvörderst mögen einige Notizen über die verwendeten Apparate gegeben sein. Zur Ableitung des electrischen Stromes dienten mir ebenfalls die Dubois-Reymond'schen Electroden, an denen ich jedoch eine kleine zweckmässige Veränderung angebracht hatte. Aus den Spitzen der „Thonstiefel" ragten $^1/_2$ cm lange Enden dünner, weisser, gut ausgewaschener Baumwollenfäden hervor. Damit erzielte ich erstlich den Vortheil einer möglichst geringen Berührungsfläche, sodann grössere Sauberkeit. Endlich wurde auch die Möglichkeit eines leicht sich einschleichenden Fehlers vermieden. Das Zinksulfat verbreitet sich sehr rasch im Thon, so dass die Electroden, wenn sie in freier Luft standen, oft nach einem halben Tage schon mit den weissen Krystallnadeln überzogen waren. Der mit dem Salz gesättigte Thon konnte aber leicht bei Berührung eines Pflanzentheils die Ursache electrischer Erscheinungen werden, die mit der wahren Pflanzenelectricität nicht das Geringste zu thun haben. Nur öfteres Erneuern der Thonstiefel hätte gegen diesen Uebelstand schützen können. So aber vermied ich diese zeitraubende Manipulation und wusch nur vor den Versuchen die Fäden durch einen dünnen, kräftigen Wasserstrahl aus. Ich hatte dann die Garantie, dass das Pflanzengewebe nicht durch $ZnSO_4$ geschädigt wurde. Bei diesem Verfahren war es gleichgiltig, ob der Thon mit Wasser oder Kochsalzlösung angeknetet wurde. Anfänglich feuchtete ich die Fäden mit $^1/_2$ ‰ Chlornatriumlösung an (eine stärkere dürfte schädlich wirken), ging aber bald, wie Kunkel,

[1]) Dieselben wurden im Frühjahre 1890 in Angriff genommen und zu Anfang des Sommersemesters 1891 beendet.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0463-0

zu einfachem Brunnenwasser über. Ein Unterschied in der Leitfähigkeit machte sich, da der Widerstand des Schliessungskreises an sich sehr gross war, nicht bemerkbar.

Als Stromindicator benutzte ich, wie Kunkel, das Lippmann'sche Capillar-Electrometer, ein durch die grösste Empfindlichkeit — man kann Potentialdifferenzen von $^1/_2$ Tausendstel Volt noch sicher nachweisen — und die ausgezeichnete Dämpfung gleich werthvolles Instrument. Es besteht bekanntermassen aus einem etwa 1 m langen, 3—4 mm weiten, in eine äusserst feine Capillare ausgezogenen Glasrohr, in welchem durch die Capillar-Depression eine höhere Quecksilbersäule getragen wird. An meinem Instrument betrug sie 38,5 cm, was für die Pflanzenströme vollkommen ausreichte. Die Capillare taucht in ein mit verdünnter Schwefelsäure (1 : 10) gefülltes Reagenzgläschen, das am Boden eine Quecksilberschicht enthält. In diese, wie in das Quecksilber der langen Röhre tauchen Platindrähte, welche die Verbindung mit den Electroden herstellen. Schickt man einen Strom in der Richtung vom Glasrohr durch die Capillare zur Schwefelsäure, dann ändert sich die Capillarconstante infolge der Polarisation des Quecksilbermeniscus, so dass dieser von seiner Ruhelage, die er bei stromloser Anordnung einnimmt, nach dem offenen Ende der Capillare sich bewegt und schliesslich bei constantem Strom an einer anderen Stelle eine Gleichgewichtslage einnimmt. Wenn im Folgenden für diese Bewegungsrichtung der Ausdruck „Steigen" gebraucht wird, so geschieht es einmal, weil sie wirklich in dem zur Ablesung dienenden Horizontalmikroskop als ein Steigen erscheint, zweitens, um auch im Sprachlichen einen gewissen Parallelismus zwischen dem Anwachsen des Stromes und der dadurch veranlassten Quecksilberbewegung zu haben. Im Ocular des Mikroskops war ein Mikrometer eingelegt, das die Ausschläge nach Scalentheilen abzulesen gestattete. Die Vergrösserung selbst war 30 linear. Natürlich erhält man mit diesem Electrometer nur relative Angaben über die Stromgrösse. Diese genügen aber für unsere Untersuchungen, die durchaus nur qualitativer Natur sein sollen, vollständig. Für quantitative Messungen muss das Instrument erst geaicht werden. Ich habe selbst einige quantitative Messungen vorgenommen, dabei aber zur Ueberführung der am Galvanometer abgelesenen Grössen in electrisches Maass die von Lippmann angegebene Tabelle benutzt.[1]) Ein Blumenblatt von Paeonia ergab 24 Scalentheile = 0,017 Volt; ein solches von Papaver 44 sc.

[1]) A. ch. ph. (5) 5, S. 494 ff. [1875].

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0464-6

= 0,023 Volt; ein zehn Tage alter Faba-Keimling — Cotyledonen gegen Stengelspitze — 0,034 Volt; Narbe von Nymphaea gegen Stengel 0,044 Volt. Die an gewöhnlichen grünen Blättern gefundenen Grössen bewegen sich ungefähr in den von Kunkel angegebenen Grenzen. Ich will nicht unterlassen, schon hier ausdrücklich darauf aufmerksam zu machen, dass wir bei unseren Versuchen nur Stromdifferenzen messen, dass wir also über die absolute Grösse der an den Berührungsstellen der Electroden herrschende Spannung gar nichts wissen können.

Schliesslich hat noch der in Fig. 1 im Durchschnitt seizzirte Apparat bei allen Untersuchungen ausgezeichnete Dienste geleistet. Er besteht aus einem 20 cm langen, $3^1/_2$ cm im Lichten messenden Glasrohr, dem an einer Seite zwei, je 2 cm weite und 1 cm hohe, $2^1/_2$ cm von einander entfernte Tuben angeschmolzen sind. Ueber diese wurden 5 cm lange, dünnwandige Kautschukschläuche gezogen und, wie aus der Figur ersichtlich, an den hineingeschobenen Electroden luftdicht angeschlossen. Letztere waren mit ihren, aus dem Apparat herausragenden Enden an Kugelgelenkarmen befestigt, die sammt jenem durch Klammern an einem Stativ gehalten wurden. Verschloss ich nun die beiden Ende des Glasrohrs durch Kautschukstopfen, so hatte ich eine vor Luftzug geschützte Kammer, in der die Electroden beständig feucht blieben, an eine Stromverringerung durch geringere Leitfähigkeit also nicht zu denken war. Die Beweglichkeit der Electroden genügte vollständig. Eine zwischen diese und das Galvanometer eingeschaltete Wippe gestattete, den positiven Strom stets so zu leiten, dass das Quecksilber nach dem unteren Ende der Capillare getrieben wurde. Es schien das für die technische Behandlung des Apparates von Vortheil zu sein.

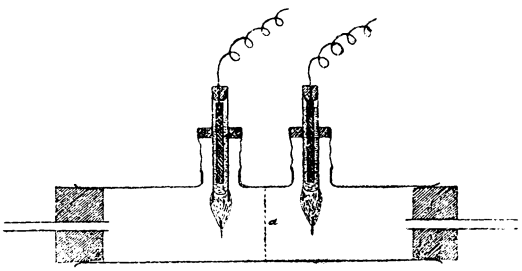


Fig. 1.

a) Untersuchungen über den Einfluss der Transpiration.

Kunkel behauptet, dass die beobachteten electrischen Ströme von der Wasserbewegung herrühren, wie sie durch das Aufsetzen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0465-1

feuchter Electroden erregt wird. Wenn dies der Fall sein sollte, so muss die Wasserbewegung, die innerhalb des Pflanzengewebes infolge der Transpiration stattfindet, mit demselben Recht als Electricität erzeugend angesehen werden. Denn dabei werden nicht geringe Mengen transportiert und sicher öfters mit grösserer Geschwindigkeit, als das Eindringen der Feuchtigkeit der Electroden in die schon mit Wasser imbibierten Gewebe stattfindet. So verloren in concretem Falle Erbsenpflanzen durchschnittlich pro 1 cm^2 Oberfläche in 24 Stunden 2,51 g, Hanf auf gleiche Zeit und gleiche Fläche gar 9,3 g Wasser durch Verdunstung.

Wenn man nun durch eine Steigerung oder Verminderung der Transpiration die Quantität der bewegten Wassermenge ändert, so müsste dadurch eine Verschiebung in der electrischen Spannung, also ein Ausschlag nach irgend einer Seite im Electrometer herbeigeführt werden.

Eine Steigerung der Transpiration wird herbeigeführt durch Verminderung der Dampfspannung der umgebenden Luft, was experimentell dadurch zu erreichen ist, dass man der Luft Feuchtigkeit entzieht oder die Temperatur erhöht.

Die Versuchsanordnung war daher folgende: Ein frisch abgeschnittenes Blatt mit gering entwickelter Cuticula wurde in den Apparat eingeführt, die eine Electrode auf der Mittelrippe dicht bei deren Uebergang in den Stiel, die andere ungefähr in der Mitte des Blattes auf dem Mesophyll aufgesetzt. Diese Application der Electroden an der Oberseite des Blattes ist, wo etwas anderes nicht ausdrücklich erwähnt, in allen noch zu beschreibenden Versuchen angewendet worden. Nach etwa zehn Minuten wurde der Ausschlag notirt. Diese Zeit wurde stets abgewartet, um überall im Stromkreis Gleichgewicht eintreten zu lassen und der dauernden Einstellung des Quecksilbermeniscus versichert zu sein. Denn man muss annehmen, dass die Pflanze eine gewisse Zeit braucht, um sich in Wasserverdampfung etc. an die neue Umgebung anzupassen. Danach wurde mittelst eines Aspirators ein sehr langsamer Strom von Luft, die durch Schwefelsäure und Chlorcalcium getrocknet war, durch den Apparat gesaugt. Das Einführungsrohr reichte dabei bis unter die Unterseite des Blattes, damit die Electroden, bezw. die Berührungsstellen nicht direct von dem Luftstrahl getroffen wurden. Da dem Blatte kein Wasser zur Verfügung stand, musste nicht nur eine absolute Verringerung im Wassergehalt, sondern auch eine Aenderung der ursprünglichen Imbibitionsverhältnisse eintreten. Es zeigte sich auch nach $^1/_2$—1 Minnte

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0466-7

eine Bewegung des Quecksilbers, anfangs gewöhnlich ein lebhaftes Sinken, dem dann in mehr oder minder kurzen Intervallen Oscillationen folgten. Ich habe aber keine Gesetzmässigkeit in diesen finden können. Es ist unstreitig, dass infolge des Abtrocknens an den Berührungspunkten die Ableitung des electrischen Stromes gehindert wird, so dass die wirklich vorhandenen electrischen Vorgänge mehr oder weniger getrübt sich im Electrometer kenntlich machen. Es wurden demzufolge als Mittelglied zwischen Electroden und Blatt Wassertropfen aufgesetzt. Aber ich erhielt, wie kaum anders zu erwarten, kein besseres Resultat.

Es scheint aber doch, als wenn man die erste Bewegung im Galvanometer wirklich auf die Transpirations-Strömung zurückzuführen hat. Für diese Vermuthung kann ich allerdings keine andere Vertheidigung finden als die Thatsache, dass ja die Electroden vor dem directen Luftstrom geschützt sind und so, im Anfang des Versuchs wenigstens, nur Spuren von Feuchtigkeit von ihnen weggeführt werden.

Kein günstigeres Ergebniss hatte eine zweite Versuchsreihe, für welche das Glasrohr vollständig abgeschlossen und die Luft im Innern durch eine Art Heiztisch, ein halbcylindrisch gebogenes, unter dem Apparat befestigtes Stück Blech, möglichst gleichmässig erwärmt wurde. So vermied ich zwar das Austrocknen der Electroden; aber es ist hier zu bedenken, dass durch Temperaturerhöhung gewisse Lebensfunktionen der Pflanze in ausgedehnter Weise beeinflusst werden: die Athmung und Assimilation. Dass hier ausser der Wasserbewegung noch andere Vorgänge zu berücksichtigen seien, zeigte sich schon darin, dass der zuerst erfolgende Ausschlag mit grösster Regelmässigkeit eine Verstärkung des ursprünglichen Stromes bedeutete, während nach der ersten Versuchsreihe eine Verminderung zu erwarten war. Nach weniger zahlreichen Schwankungen blieb der Quecksilberfaden gewöhnlich über dem ursprünglichen Ruhepunkt stehen, ging jedenfalls nie auf den Nullpunkt herunter, wie ich das beim Durchleiten des Trockenstromes öfters hatte feststellen können.

Durch eine dritte Anordnung endlich sollte eruirt werden, welchen Einfluss Turgoränderungen auf die Spannungsdifferenzen haben würde. Verwendet wurden hiezu Sprosse leicht welkender Pflanzen, wie Balsamina, Urtica, Salix u. s. w. Ich befestigte sie mittelst durchbohrter Korkscheiben im vertical gestellten Apparat so, dass ein Blattschopf oben frei herausragte und der von Blättern befreite Stengel sich innerhalb des Raumes befand. Das Ende des Stengels ging in

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0467-3

ein von aussen zugängliches **U**-Rohr (s. Fig. 2). Waren nach etwa ½ Stunde die Blätter welk geworden, so legte ich die Electroden am Stiel an. Durch einen feuchten Wattebausch wurde der Innenraum genügend feucht erhalten. Dann gab ich Wasser in das **U**-Rohr: nach 10 Minuten war wieder der normale Turgor eingetreten, ohne dass ich im Galvanometer mehr als geringe Schwankungen von ½ bis zu 1 Theilstrich hätte bemerken können. [1]) Daraus, dass in sechs Fällen von acht der Ausschlag der am höheren Stengeltheil angesetzten Electrode als positiver Zuwachs zu Gute kam, möchte ich noch keine Uebereinstimmung mit dem Schema III der Kunkel'schen Thonzellenströme folgern (s. III. Theil Seite 484). Rühren diese Ausschläge wirklich von dem Fortschieben des Wassers her, sei es nun von dem intramicellaren in den Zellmembranen, sei es von capillarem in den Gefässlumina, so würde zwar der Beweis für den Einfluss der Transpiration in der Electricitätsfrage erbracht, zugleich aber auch dargethan sein, dass dieser Einfluss ein verschwindender ist.

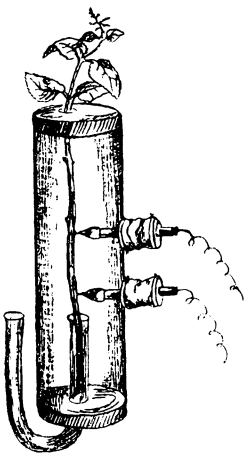


Fig. 2.

Ich halte jedoch das Versuchsmaterial nicht für ausreichend, auch die Methode noch für zu mangelhaft, als dass man jetzt bindende Schlüsse zu ziehen berechtigt wäre darüber, ob überhaupt die Wasserbewegung an den electrischen Vorgängen betheiligt ist. Bei der Ungleichheit der Versuchsergebnisse ist es zwecklos, irgend ein Protokoll derselben mitzutheilen.

So viel ist jedenfalls klar, dass die Wasserbewegung nicht die Hauptursache der gemessenen, beträchtlichen electrischen Ströme sein kann.

b) Beziehungen zwischen Athmung und electrischen Erscheinungen.

Es war schon in der Einleitung darauf hingewiesen worden, dass man die Ursache der electrischen Ströme wahrscheinlich in den Lebensprocessen der Pflanze zu suchen habe. Einer der wichtigsten ist die Athmung.

[1]) 1—2 Theilstriche liegen an meinem Apparat noch innerhalb der Fehlergrenze, wie aus folgenden Beobachtungen hervorgeht: Berührte ich bei nicht geschlossenem

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0468-9

Sind nun in der That die beobachteten electrischen Erscheinungen von den Athmungsvorgängen abhängig, so muss eine Einwirkung auf diese unbedingt eine Aenderung jener nach sich ziehen. Die Athmung besteht in einer Summe von chemischen Umsetzungen innerhalb der Pflanze, die sich äusserlich durch Verbrauch von Sauerstoff und Abscheidung von Kohlensäure kennzeichnen. Chemische Energie geht aber leicht in electrische Energie über, wie uns die physikalische Chemie lehrt. Ja die meisten chemischen Processe haben zweifelsohne electrische Ströme zur Folge.[1]) Darum hatte der Gedanke, die Pflanzenelectricität mit der Athmung in Verbindung zu bringen, von vorn herein viel für sich.

Die einfachste Störung der Athmungsvorgänge besteht in der Verdrängung des Sauerstoffs durch ein indifferentes Gas. Und wirklich trat die erwartete Aenderung im Galvanometer-Ausschlag ein. Die Versuchsanordnung war folgende:

Nachdem der zu untersuchende Pflanzentheil — meist Blätter von Dicotyledonen, sehr oft Leguminosen-Keimlinge, seltener Monocotylen-Blätter, Blütenschäfte, Blumenblätter etc. — in den Apparat (Fig. 1) eingeführt und die Electroden angelegt waren, wurde das Gefäss durch Ueberhängen eines schwarzen Tuches verdunkelt, um Sauerstoffproduction durch CO_2-Assimilation auszuschliessen. Dann leitete ich direct aus einem Wasserstoffapparat einen sehr langsamen Strom des für die Pflanzen unschädlichen Gases über das Untersuchungsobject,

Stromkreis eine Electrode oder auch nur das Glasrohr, so zeigte sich im Galvanometer ein Ausschlag von 1—2 sc., der nach meiner Ansicht nur von der Vertheilung der im System befindlichen statischen Electricität herrühren kann. Eine geriebene Siegellackstange hatte, in weit stärkerem Grade, denselben Erfolg.

[1]) Man kann sich durch ein höchst einfaches Experiment selbst davon überzeugen. Gibt man in je ein Becherglas Ferrocyancalium und Kupfersulfat-Lösung, verbindet beide durch einen, in der Mitte mit einem Tropfen Wasser angefeuchteten Fliesspapierstreifen, ausserdem mit den Electroden (nicht metallisch), so zeigt sich, sobald die gefärbten Flüssigkeiten die Ränder der mittleren, feuchten Partie der Brücke erreicht haben, alsbald ein Ausschlag, den ich auf die verschiedene Wirksamkeit der chemischen Agentien auf die Electroden zurückführe. Nach kurzer Zeit aber zeigt das Galvanometer einen neuen, ausserordentlich bedeutenden Vorgang an. Auf dem Papierstreifen findet man gleichzeitig die ersten Spuren von Ferrocyankupfer als braunen Hauch, der sich bald zu einer scharfmarkirten Linie ausbildet. Weniger gut ist das Nebeneinandergehen von chemischer Reaction und electromotorischer Wirkung zu beobachten, wenn man zwei, einen Niederschlag gebende, gefärbte Lösungen von zwei Seiten in ein mit Gelatine gefülltes **U**-Rohr diffundiren lässt. Die Diffusionsgrenze zeichnete sich in meinen Versuchen wenig scharf aus, darum war das Eintreten der chemischen Reaction schwer zu bestimmen. Das Wandern des Quecksilbers hatte längst begonnen, ehe man einen Niederschlag constatiren konnte.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0469-7

und liess es, damit Diffussion des Sauerstoffs von aussen durch die Kautschukwände möglichst umgangen würde, unter geringem Druck austreten. Die Prüfung auf etwa noch vorhandenen Sauerstoff wurde anfangs mit Phosphor gemacht; da sich aber bald herausstellte, dass nach höchstens 10 Minuten der Apparat genügend von Sauerstoff frei war und es auch nicht auf absolutes Verdrängen desselben ankam, wurde die Prüfung späterhin unterlassen. Dass der Wasserstoff vor dem Eintritt in den Untersuchungsraum ein $KMnO_4$-Rohr passiren musste, ist kaum zu erwähnen; um so wichtiger aber, dass er sich in einer kleinen feuchten Kammer möglichst mit Wasserdampf sättigen konnte; auch das Glasrohr selbst enthielt stets angefeuchtete Fliesspapierstreifen. Diese Vorsichtsmaassregel sollte alle, durch etwaige Transpirationsströme entstehenden Unsicherheiten eliminiren. Es genügte das vollständig, da ein unter denselben Bedingungen durchgesaugter Strom atmosphärischer Luft nicht die geringste Einwirkung hatte. Die folgenden, aus den zahlreichen Versuchsprotokollen herausgegriffenen Beispiele mögen die vom Wasserstoffstrom veranlassten Galvanometer-Reactionen zeigen.

Ein jüngeres Blatt von Hydrangea Otaksa zeigte in gewöhnlicher Luft einen [O-]Ausschlag von 32 Theilstrichen.[1]) Nach Wasserstoff-Zuleitung sank er innerhalb fünf Minuten erst langsam, dann schneller auf sc. 2, wo er sich constant einstellte [H-Ausschlag]. Nach zehn Minuten liess ich wieder Luft zuströmen; in drei Minuten war sc. 26 erreicht, wo das Quecksilber stehen blieb.

Bei einem 13 cm langen Keimpflänzchen von Pisum sativum, an dem die Electroden auf Wurzelhals und Stengel aufgesetzt waren, gestalteten sich die Zahlenverhältnisse folgendermassen:

O-Ausschlag: + 33
H-Ausschlag: + 4 constant.
Luft: + 32 constant.

In der Regel jedoch waren die Aenderungen der electrischen Spannung nicht ganz so einfach. Für den zahlreicher gefundenen Typus mag ein älteres Blatt von Hydrangea als Beispiel dienen. Ruhelage bei aufgesetzten Electroden: sc. 20; Sauerstoff verdrängt: Ausschlag sinkt innerhalb fünf Minuten auf sc. 10, nach weiteren fünf Minuten auf sc. 3. Auch hier bleibt der Ausschlag nicht constant, sondern steigt in zehn Minuten auf sc. 5. Erst hier tritt Ruhe ein. Die Zuführung von Luft lässt den Ausschlag bis sc. 24 wachsen (in 3′),

[1]) Die Ruhelage bei stromloser Anordnung war stets bei Theilstrich 0.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0470-8

von wo er in den nächsten 2′ bis sc. 22 zurückgeht. Andere Blätter zeigen natürlich andere Zahlen, aber doch ähnliche Verhältnisse im Wachsen und Abnehmen des Stromes. So ein junges Blatt von Quercus pedunculata:

O-Ausschlag:	+	42
H-Ausschlag:	+	27
	+	34 constant.
Luft:	+	39
(in 20″)	+	38 constant.

Es ist ermüdend, alles Zahlenmaterial aufzuführen, was im Verlaufe der zahlreichen Versuche gewonnen worden ist.[1]) Aus allen geht aber mit Sicherheit hervor, dass, sobald man dem Pflanzentheil den Sauerstoff entzieht, sich die Spannungsverhältnisse ändern, die dann bei Wiederherstellung der normalen Athmungsbedingungen in den ursprünglichen Zustand — nahezu wenigstens — zurückkehren. Somit ist die Thatsache festgestellt, dass die Pflanzenströme von der Athmung abhängen.

Es dürfte am Platze sein, gleich hier den einzigen Einwand zurückzuweisen, dass nämlich nicht die Aenderungen der chemischen Vorgänge innerhalb der Pflanze, sondern rein äusserliche mechanische Einflüsse, etwa Reibung der Gastheilchen in sich oder bei der Diffusion in die Zellmembranen etc., eventuell das Wachsen und Abnehmen des electrischen Stromes im Gefolge haben könnten. Es gibt ja wohl Gasketten. Aber davon kann hier nicht die Rede sein, wie der folgende sehr einfache Controlversuch hinreichend beweist. Statt des Pflanzenobjects wurde ein, in der Dicke eines Bleistifts fest zusammengewickelter, angefeuchteter und einseitig mit Chlornatriumlösung getränkter Streifen Fliesspapier dem Wechsel von Luft und Wasserstoff ausgesetzt. Ich hatte so ein System gröbster und feinster Capillaren, wie es ähnlich das Pflanzengewebe bietet. Der Galvanometerausschlag, der infolge des abnehmenden Concentrationsunterschiedes an beiden Electroden die Tendenz zu sinken hatte, behielt diese ruhig bei, ohne im geringsten auf den zugeführten Wasserstoff zu reagiren. Der Ausschlag eines eben mit heissem Wasserdampf getödteten Pisum-Stengels blieb ebenfalls bei Sauerstoff-Entziehung ungeändert.[2]) Diese beiden Versuche, die ich übrigens auch mehrere

[1]) Einen Teil der Versuchsprotokolle siehe im Anhang.

[2]) Ich erhielt in der That einen Ausschlag von 40 Theilstrichen, was für den ersten Augenblick merkwürdig und unserer Erklärung von der Entstehung der electrischen Ströme zu widersprechen scheint. Denn nachdem das Plasma abgetödtet

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0471-4

Male wiederholt habe, genügen vollständig, um die angeführten Bedenken hinfällig zu machen.

Hat der Gaswechsel also an todten Objecten keinen Einfluss auf die electrische Spannung, so kann die Ursache für die Aenderung dieser nur in Reactionen zu suchen sein, welche in den Zellen des lebenden Organismus vor sich gehen. Welcher Art die durch Entziehung des Sauerstoffs eintretenden Modificationen der chemischen Umlagerungen im Einzelnen sind, wissen wir nicht. Dazu bedürfte es zuerst wohl einer genaueren Kenntniss der Sauerstoffathmung. Wir kennen zwar deren Produkte und ihre Zusammensetzung aus den Elementen C und O, vermögen aber nicht zu sagen, wie viel Processe nöthig sind, ehe dass dem aufgenommenen Sauerstoff-Molekül entsprechende CO_2-Molekül abgespalten wird. Daher ergibt sich von vornherein die Unmöglichkeit, den wirklichen inneren Zusammenhang zwischen Athmung und electrischem Strom zu erkennen. Wir müssen uns vorläufig begnügen mit der Thatsache, dass ein solcher überhaupt vorhanden ist.

Wie hat man sich nun das Zustandekommen des Galvanometerausschlages zu erklären?

In jeder lebenden Zelle finden chemische Umlagerungen statt, wodurch Electricität frei wird, hier mehr, dort weniger, je nachdem die eine Zelle stärker, die andere schwächer athmet. Die Zellencomplexe stellen also gewissermaassen eine Vereinigung von einer Menge kleiner galvanischer Elemente dar, die ihre Electricität unter sich ausgleichen oder auch als Ladung aufspeichern; vielleicht gibt gar die Electricität wieder Anlass zu neuen, für die Pflanze wichtigen chemischen Processen. — Dabei arbeiten die verschiedenen Zellen und ebenso die verschiedenen Zellcomplexe zwar mit verschiedener Intensität, aber doch in gleichem Sinne. Setze ich nun die Electroden an zwei verschiedenen Punkten auf, so geht von jeder ein Strom gleich-

---

ist, kann ja keine Athmung mehr stattfinden. Aber schon der Umstand, dass der am todten Gewebe gemessene Strom gegenüber dem am lebenden gefundenen meist umgekehrt war, ferner die Beständigkeit desselben bei der Sauerstoffentziehung, sagen deutlich, dass für diesen Strom andere Ursachen zu suchen sind. Sie können nur im Zerfall des Plasma und in den dadurch herbeigeführten „groben" chemischen Umsetzungen liegen. Legt man abgetödtete Pflanzentheile in Wasser, das die Gewebe auslaugt und so immer neue Moleküle mit einander in Berührung bringt, so bleiben diese Ausschläge tagelang erhalten. Aufbewahrung im feuchten Raume, wo nur die Verdunstung gehindert wird und die Mischung sich langsam vollzieht, lässt sie bald verschwinden.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0472-0

namiger Electricität in den Schliessungsbogen; also etwa so: Von der Electrode A geht ein positiver Strom durch das Galvanometer zur Electrode B und durch das Blatt zurück zu A; der in B entstehende positive Strom fliesst umgekehrt durch das Electrometer zu A und durch den Pflanzentheil zum Ausgangspunkt B. Daher kann nur dann das Galvanometer Kunde davon geben, dass sich Elektricität im ganzen System bewegt, wenn der eine Strom den andern überwiegt. Ueber die wahre Grösse desselben erfahren wir also gar nichts, nur die Differenz wird uns angezeigt. Es wäre freilich nicht nur interessant, sondern von sehr grosser Wichtigkeit, die Stärke der Stromcomponenten kennen zu lernen, aber das muss späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben. In Anbetracht der bis jetzt auf chemischem Gebiete gesammelten Erfahrungen liegt allerdings die Vermutung nahe, dass nicht unbedeutende Mengen electrischer Energie bei den Athmungsvorgängen in Frage kommen.

Auch das kann man nicht wissen, wie gross der Umfang des auf die einzelnen Electroden noch wirksamen electrischen Feldes ist. Indirect ist ja wohl das ganze Blatt für die Spannungsverhältnisse jedes einzelnen Punktes verantwortlich zu machen; direct aber mag, bei bei der notorisch geringen Leitfähigkeit des pflanzlichen Zellgewebes, eine im Verhältniss nicht sehr grosse Partie ihre freiwerdende Electricität an die Electroden abgeben. Andernfalls dürfte man ja auch nicht zwischen nahe gelegenen Punkten eine Spannungsdifferenz nachweisen können. Wie das electrische Feld ferner gestaltet sei, wie weit es sich nach der Struktur des Pflanzenorganismus richtet, das sind difficile physiologische Fragen, die vorläufig kein hervorragendes Interesse beanspruchen.

Gehen wir nun etwas näher auf die Einzelheiten der Versuche ein.

Die oben angeführten Versuche zeigen bei Sauerstoffentziehung ein Sinken des ursprünglichen Ausschlages. Der Strom erscheint schwächer, ohne dass wir zu sagen vermöchten, ob Verminderung der electromotorischen Kräfte oder Veränderung der Potentialdifferenzen die Ursache sind. Der eben erwähnte Umstand, dass wir es nur mit Stromdifferenzen zu thun haben, lässt vorläufig keine Lösung der Frage zu. Wir würden also auch dann, wenn das Electrometer keinen Strom mehr anzeigt, nicht behaupten können, dass sich überhaupt keine Electricität im System bewege, denn derselbe Stand des Quecksilberfadens könnte dadurch hervorgerufen werden, dass beide Stromcomponenten gleich sind. Ich musste das erwähnen, weil hin und wieder nach Einführen des Wasserstoffs der Ausschlag auf den Null-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0473-6

punkt sank. Meist aber ging er nicht so weit zurück. Das sagt uns also, dass noch chemische Umlagerungen vor sich gehen und die Ursache der Fortdauer des electrischen Stromes sind. Mit andern Worten, es wird dieser nicht nur von der Sauerstoffathmung, sondern ebenso gut von der intramolecularen Athmung hervorgerufen. Wir wissen aber, dass die intramoleculare Athmung an verschiedenen Pflanzen und verschiedenen Theilen derselben Pflanze different ist. Deshalb ist es auch gar nicht wunderbar, wenn sich auch einmal die ursprüngliche Stromesrichtung umkehrt, sobald der Sauerstoff verdrängt ist, so dass also, wenn erst die Electrode A die stärkere positive war, nun B die Oberhand bekommt.

Die folgenden Protokolle mögen dies veranschaulichen.

Evonymus Japonicus:	O-Ausschlag:	+ 8
	H-Ausschlag:	− 8
		− 4
	Luft:	+ 4
Griselinia litoralis:	O-Ausschlag:	+ 4
	H-Ausschlag:	− 5
	Luft:	− 1

Ebensowenig ist aber auch die Möglichkeit von der Hand zu weisen, dass die anfangs vorhandenen Strom-Differenzen sich vergrössern, dass also der Ausschlag im Electrometer in der einmal eingeschlagenen Richtung wächst. Merkwürdigerweise aber stieg das Quecksilber in allen diesen Fällen nicht sofort, sondern es trat erst ein lebhaftes Sinken ein, wie die folgenden Beispiele zeigen:

Vicia faba: (Die eine Electrode berührte eine der Cotyledonen, die andere 5 cm davon den Stengel.)	O-Ausschlag:		+ 20	
	H	nach $1^1/_2{}'$	+ 12	
		„ 5′	+ 70	constant.
	Luft	„ $^1/_2{}'$	+ 76	
		„ 12′	+ 27	
Pisum sativum: (Dieselbe Application.)	O-Ausschlag:		+ 30	
	H-Ausschlag		+ 19	
			+ 34	
	Luft		+ 38	
			+ 20	
			+ 27	

Diese augenscheinlich viel complicirteren Schwankungen der electrischen Ströme haben ihren Grund wohl darin, dass in diesen Fällen der Uebergang von der Sauerstoffathmung zur intramolecularen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0474-1

Athmung nicht so glatt verläuft. Der Zeitpunkt, resp. der Procentgehalt der Luft an Sauerstoff, bei dem die intramoleculare Athmung angeregt wird, ist bekanntermassen für verschiedene Pflanzen ungleich. Eine Zeit lang gehen auch beide Processe neben einander her, bis schliesslich die intramoleculare Athmung ungetrübt sich einstellt. Und selbst dann, wenn die Sauerstoffathmung schon ganz aufgehört hat, braucht die intramoleculare Athmung noch nicht auf ihrem Höhepunkt angekommen zu sein. Es ist eben hier wie zu jedem Uebergang Zeit nöthig.

Auffällig ist bei Vicia faba, dass die endliche Einstellung des Quecksilbers weit über der anfänglichen Gleichgewichtslage sich befindet. Nun nehmen die Vicia faba-Keimlinge auch in anderer Hinsicht eine Ausnahmestellung ein. Während sonst — wenigstens bei den bis jetzt untersuchten Pflanzen — die durch intramoleculare Athmung abgespaltene Kohlensäuremenge im Allgemeinen erheblich hinter dem Quantum zurückbleibt, was in derselben Zeit unter normalen Verhältnissen producirt wird, sind hier die Mengen gleich.[1]) Vielleicht besteht zwischen diesen beiden bemerkenswerthen Erscheinungen ein gewisser Parallelismus, so zwar, dass einer stärkeren CO_2-Produktion ein grösserer Ausschlag entspricht. Sollte sich diese Vermuthung bestätigen, so wäre damit viel gewonnen; möglicherweise können dann die electrischen Ströme einmal als Maass der localen Athmungsintensität dienen.

Unterstützt wird diese Vermuthung durch die sich aus sämmtlichen Beispielen ergebende Thatsache, dass im Anfang der Sauerstoffentziehung, wo unzweifelhaft die Kohlensäureabspaltung zurückgeht, der Ausschlag stets sinkt.

Bis jetzt sind nur diejenigen Veränderungen der electrischen Erscheinungen betrachtet worden, die eintreten, wenn man die normale Athmung hindert. Was zeigt uns nun das Galvanometer, wenn man diese wieder herstellt? Die Antwort lautet sehr kurz: Die alsdann auftretenden Stromschwankungen verlaufen im Allgemeinen in der umgekehrten Weise, sie bilden gewissermaassen das Spiegelbild zu den früheren. Jedenfalls strebt das Quecksilber wieder dem Punkte zu, den es vor Beginn des Versuches annahm. Die Betrachtung der Beispiele bestätigt dies sofort. Wenn das Verdrängen des Sauerstoffs ein einfaches Sinken des Ausschlags zur Folge hatte, so steigt dieser wieder bei Zuführung atmosphärischer Luft. Stieg im ersten Theile

[1]) Untersuchungen aus d. bot. Inst. zu Tübingen Bd. 1 (1885) S. 645 ff. und Stich, Athmung der Pflanzen bei vermind. Sauerstoffspannung (Dissert. Marburg 1890) S. 32.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0475-7

des Versuchs das Quecksilber, nachdem es seinen tiefsten Stand erreicht hatte, wieder bis zu einer gewissen Höhe, so beginnt der zweite Theil mit einem Sinken auf eben diesen Punkt (ungefähr), um dann nach der anfänglichen Gleichgewichtslage zu wandern. Wir können hier ebenso wenig die einzelnen Phasen der electrischen Erscheinungen erklären, wie beim H-Ausschlag. Wir wissen eben nur, dass bei Sauerstoffzutritt zunächst veränderte Athmungsintensität möglich ist, und dass diese durch eine Verschiebung des Quecksilberfadens angezeigt wird; und wir müssen uns begnügen, auch hier gewisse Regelmässigkeiten in den Stromschwankungen festgestellt zu haben.

Hin und wider freilich — bei Vicia faba fast immer — war vor den regelmässigen Ausschlägen bei Lufzutritt ein kurzer Vorschlag von wenigen Theilstrichen zu bemerken, der oft auch nur durch ein leises Zucken angedeutet war. Die Richtung dieses Vorschlags war mit seltenen Ausnahmen der des folgenden normalen Ausschlags entgegensetzt. Ich denke mir, und es steht dieser Annahme nichts im Wege, dass jeden Augenblick — während der intramolecularen Athmung — eine Anzahl oxydierbarer Moleküle vorrätig ist. Deren freie Valenzen reissen dann in dem Augenblick, wo freier Sauerstoff geboten wird, diesen lebhaft an sich. Durch diesen plötzlich eintretenden und schnell verlaufenden chemischen Process wird eben jener ruckartige Vorschlag veranlasst. In der weiteren Folge verschwindet die Ursache der anormalen Bildung freier Affinitäten, die Athmung geht langsam in das frühere Geleis zurück.

Nicht unerwähnt soll hier bleiben, dass die Galvanometerreaction nach Luftzutritt immer schneller ablief als bei Verdrängung des Sauerstoffs durch den Wasserstoff. Der Grund mag wohl in dem nur allmählichen Vertreiben der Luft durch H zu suchen sein.

Eigentlich hätte das Quecksilber stets seine ursprüngliche Gleichgewichtslage erreichen sollen. Das geschah in Wirklichkeit aber höchst selten, sei es nun, dass es unter dieser zur Ruhe kam, wenn der Ausschlag nach unten gegangen war, sei es, dass es darüber stehen blieb, wenn — wie bei Vicia faba — der Wasserstoff den ursprünglichen Ausschlag noch hatte wachsen lassen. Der Grund liegt jedenfalls in einer pathologischen Nachwirkung des anormalen Zustandes, die sich auch darin kennzeichnet, dass oft nicht die frühere Kohlensäuremenge producirt wird.[1])

Auch in anderer Hinsicht ist ein glattes und präcises Einstellen nicht immer vorhanden, aber auch gar nicht zu erwarten. Variationen

[1]) Stich, l. c. S. 14.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0476-3

uns unbekannter Art veranlassen sicher Oscillationen in der Athmungsthätigkeit, die in längeren Zeiträumen, als die gewöhnliche Versuchsdauer betrug, verlaufen. So nur ist zu erklären, dass selbst bei ungehindertem Sauerstoffzutritt sich das Quecksilber im Capillarelectrometer verschiebt. Schon Kunkel hat diese in langen Intervallen vor sich gehenden Schwankungen beobachtet, die bei Pflanzen mit an sich geringen Ausschlägen und bei Versuchen, die längere Zeit in Anspruch nahmen, recht störend wirken können. Absolut constant sind also die Ausschläge nie gewesen, auch wo ich hinter den betreffenden Scalentheil „constant" geschrieben habe.

Aber all diese Unsicherheiten sind geringfügig und können keinesfalls den Werth der Thatsache, die sich aus den Versuchen ergeben hat, beeinträchtigen, dass eben die electrischen Ströme von der Athmungsthätigkeit abhängen.

Ein weiterer Beweis für die Richtigkeit dieser Theorie wird durch die im Folgenden wiedergegebenen Versuche erbracht.

Das Princip war, nur in der Umgebung der einen Electrode dem athmenden Pflanzentheil den Sauerstoff zu entziehen und so die Differenz der Athmungsthätigkeit entweder zu verringern oder zu vergrössern. Zu dem Ende war der Apparat zwischen den Electroden durchgeschnitten worden (siehe Fig. 1 die Linie d). Die nach der Mitte zu gelegene Oeffnung der einen Hälfte wurde mittelst eines durchbohrten Korkes geschlossen, dessen Oeffnung sich dem hineinzusteckenden Pflanzentheil anpasste. Watte und Cakaobutter, die bei 30° geschmolzen und aufgegossen war, vollendete die Dichtung. In den so präparirten Raum konnte ein feuchter Wasserstoffstrom geleitet werden. Die andere Hälfte des Apparates diente nur dazu, die beiden Pflanzentheile unter dieselbe Temperatur und denselben Dampfdruck zu bringen. Sie wurde über den noch freien Theil der Pflanze hinübergeschoben und, um keinen Sauerstoffmangel eintreten zu lassen, ein äusserst langsamer Luftstrom durch einen Aspirator durchgesaugt. Als Untersuchungsobjecte dienten in der Regel Faba- und Pisum-Keimlinge.

Die untere Partie des Stengels mit der Wurzel von einem 14 Tage alten Pisum-Keimling wurde dem Wasserstoffstrom ausgesetzt, die Electrode in diesem (verdunkelten) Raum dem Wurzelhals, die andere dem Stengel möglichst nahe der Spitze applicirt. Anfangs-Ausschlag: + 5 sc. Nach der Sauerstoffverdrängung war derselbe auf + 57 sc. gestiegen. Erneuter Luftzutritt liess ihn auf + 14 sc. sinken. — Ein Versuch mit einem 15 cm langen Faba-Stengel (ohne Cotyledonen), wobei die Electroden 5 cm von einander entfernt waren, gab folgende Zahlen:

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0477-9

+ 30 sc.; H, wiederum zum unteren Stengeltheil: + 60; H verdrängt: + 15. — Schliesslich sei noch ein Versuch erwähnt, bei welchem der Wasserstoff der der Spitze näher gelegenen Partie eines Blattes zugeführt wurde. Die Applicationsstellen der Electroden an dem 12 cm langen Blatt von Zea Mais waren 4 cm von einander entfernt: Anfangsruhelage: + 10 sc.; Wasserstoff: — 20 sc.; nach Luftzutritt: + 10 sc.

Ich könnte die Zahl der Beispiele um viele vermehren. Sie zeigen aber alle mit überwiegender Regelmässigkeit die gleiche Erscheinung, nämlich: Lasse ich den Wasserstoff im Gebiete der positiven Electrode wirken, so wird der Ausschlag vergrössert. Sauerstoffentziehung an der negativen Electrode veranlasst ein Sinken. Das heisst allgemein: Die Electroden erfahren einzeln im Sinne ihrer ursprünglichen electromotorischen Wirksamkeit einen Stromzuwachs.[1])

Die mit diesen Versuchen gestellte Frage findet in der That eine günstige Antwort und bestätigt unsere Voraussetzung. Denn schliesse ich auf der einen Seite die Sauerstoffathmung aus und bewirke ich damit eine Veränderung der Differenz der Athmungsintensität, so zeigt das Galvanometer sofort eine Verschiebung der electrischen Spannungsverhältnisse an.

Auch Pflanzentheile, die von Natur eine bedeutende Athmungsdifferenz zeigen, geben aussergewöhnlich starke Ströme, also vor allem Blüten und bei diesen wieder die Sexualorgane.

Legte ich die eine Electrode einem Pistill oder einer Anthere (also dem stärker athmenden Theile) an, die andere dem, die Blüte tragenden Stengel, der weniger kräftig athmet, so ergaben im Durchschnitt zehn Versuche an Nymphaea 65 (maximum 72) sc; acht Versuche an Tulipa 69 (max. 73) sc; den spadix von Arum maculatum habe ich nur zweimal untersucht und einmal 78, das andere Mal nur 55 Theilstriche gefunden — während an grünen Blättern der Ausschlag im Grossen und Ganzen sich um 15—20 herum bewegte. So zeigten 6 ältere, ungefähr gleichgrosse Blätter von Sterculia inops durchschnittlich 17,5 sc. während ebensoviel junge 20,5 ergaben. Das ergäbe also eine Durchschnittsdifferenz von 3 Theilstreichen. Immerhin möchte ich diesem letzten Resultat, so sehr es für unsere Behauptung spricht, kein Gewicht beilegen, da es nur einer kleinen Reihe von Beobachtungen entspringt. Nicht angeschlossen ist ja, dass die bessere Leitfähigkeit der Zellmembranen (geringere Dicke der Cuticula) in jüngeren Stadien zum Theil an den grösseren Ausschlägen Schuld hat.

[1]) Positiv und negativ ist, obgleich hier nicht correct, doch der Kürze halber gebraucht, auch sind natürlich die Electroden nicht das eigentlich wirksame.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0478-4

Bei den bisherigen Versuchen war der Pflanze die Möglichkeit entzogen worden, den nöthigen Sauerstoff zu consumiren. Man kann aber auch die Fähigkeit, den reichlich gebotenen Sauerstoff zu verwerthen, beeinflussen. Es fragt sich, ob man auch dadurch Aenderungen in den electrischen Verhältnissen erzielen kann.

Setze ich z. B. die Umgebungstemperatur herab, so vermindere ich dadurch die Athmungsenergie der Pflanze, während durch eine Temperaturerhöhung der Oxydationsprocess bis zu einem gewissen Grade gesteigert wird. Ist die Tödtungstemperatur erreicht, so erlischt natürlich mit dem Leben die Respiration.

Die Untersuchungsobjecte wurden wieder in dem zweitheiligen Apparat mittelst des durchbohrten Korkes befestigt, natürlich die Dichtung mit Cacaobutter weggelassen, dafür aber die Korkscheibe auf jeder Seite, zwecks möglichster Verhinderung des Temperaturausgleiches zwischen beiden Räumen mit einer Schicht Watte bedeckt. Den anderen Verschluss der Röhrenhälften bildeten dreifach durchbohrte Gummistopfen, durch deren mittelste Oeffnung ein Thermometer in den Innenraum ragte, so dass die Kugeln in nächste Nähe der Ansatzstellen für die Electroden kamen. Die beiden anderen Oeffnungen vermittelten durch geeignet eingeschobene Glasröhren den Luftwechsel, den ich theils von einem Aspirator, theils von der Wärme selbst bewirken liess. Welchen Modus ich anwendete, war für die Ergebnisse gleichgiltig. Für die Beobachtungen wurden dann der Anfangsausschlag und die Anfangstemperatur abgelesen, dann die eine Seite des Apparates entweder durch Schnee gekühlt oder durch den schon erwähnten Heiztisch erwärmt. Zunächst aber wurden einige Vorversuche mit nicht electromotorisch wirkenden Objecten angestellt, theils mit fest zusammengewickeltem Fliesspapier, theils mit abgetödteten Pflanzenstengeln. Da zeigte sich, dass in einer sonst stromlosen Anordnung durch einseitiges Erwärmen Ausschläge im Electrometer hervorgerufen werden können. Sie sind nun nicht sehr gross; der grösste, den ich constatirt habe, betrug 9 Theilstriche. Sie sind nicht als Wirkung von Thermoströmen zu betrachten, da ja nirgends von Erwärmung von Metallcontacten die Rede ist. Ich kann mir nur denken, dass sie — möglicherweise — von einem, im Fliesspapier vom kältern zum wärmeren Theil infolge der einseitigen Verdunstung fliessenden Wasserstrom veranlasst sind. Es geht jedenfalls aus den Controlversuchen hervor, dass die noch nicht zur Zufriedenheit gelöste Frage nach dem Einfluss der natürlichen Wasserströmung in der Discussion der folgenden Versuche eine Rolle spielen würde. Ich werde

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0479-3

deshalb auch nicht versuchen, die galvanometrischen Ausschläge zu erläutern, sondern mich nur auf die Wiedergabe einiger Protokolle beschränken.

Blatt von Sterculia: Anfangstemperatur 18° C. Ausschlag + 5 sc. Darauf wurde der obere [1]) Theil abgekühlt, so dass die Temperaturdifferenz beider Theile 14° (15°—1°) betrug; der Ausschlag stieg dabei auf 50 sc. Nach der Entfernung des Schnees und dem Ausgleich des Wärmeunterschiedes: + 12 sc. constant.

Ein anderes Blatt derselben Pflanze: Anfangstemperatur 17,2°; Gleichgewichtslage des Quecksilbers + 17 sc.; diesmal wurde der obere Theil erwärmt: bei 14° Unterschied war der Ausschlag auf 0 sc. gesunken; nach weiterem Erwärmen (35°—19,5°) stellte er sich auf — 25 sc. ein. Nach Entfernung des Heiztisches — Endtemperatur in beiden Teilen des Apparates 17° — stieg der Ausschlag auf + 13 sc.

Auch Versuche mit Pflanzenstengeln zeigten dieselbe Erscheinung (Tulipa, Begonia), dass die wärmere Seite einen Stromzuwachs in positivem Sinne erfuhr.

Steigerte man die Temperatur noch weiter (auf 45° bis 55°), dann sah man in der Regel den Ausschlag nach der andern Seite des Nullpunktes sinken; darauf folgten mehrere, in Grösse und Dauer sehr abwechselnde Oscillationen, bis der Meniscus sich irgendwo einstellte. Diese Einstellung blieb auch dann noch constant, wenn die Wärmezufuhr unterbrochen wurde — die Lebensthätigkeit war erloschen.

Versuche über den Einfluss des absolut gesteigerten Luftdruckes auf das Verhältniss zwischen Respiration und electrischen Erscheinungen sind nicht gemacht worden, wohl aber wurde der Partialdruck des Sauerstoffs vermehrt. Aber selbst in reinem Sauerstoffgas trat keine Spannungsänderung ein. Die Menge der gebildeten Kohlensäure erleidet in der That, wie neuere Untersuchungen an Vicia faba gezeigt haben, keine Aenderung bei wachsender Sauerstoffzufuhr — erst nach längerer Zeit wird das Wachsthum etwas gehemmt.

Eine Vergrösserung der Athmungsintensität wird auch durch Verletzungen hervorgerufen. Eine sehr vermehrte CO_2-Bildung zeigen z. B. Kartoffeln.[2]) Sie wurden desshalb im unverletzten und verletzten Zustande zwischen die Electroden genommen. Aber ich erzielte überhaupt kein Resultat. Der ursprüngliche Ausschlag war geradezu minimal. Eine Regelmässigkeit war bei der Gleichartigkeit des Objectes nach allen Richtungen hin, bei seiner „Kugelähnlichkeit" von

[1]) In axialer Richtung zu verstehen, also die Blattspitze.

[2]) Stich, l. c. S. 15.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0480-4

vorn herein nicht zu erwarten. Auch die Korkschicht, welche die ganze Oberfläche überzieht, mag am Ausbleiben des Stromes mit Schuld sein. Nur wenn ich eben keimende Kartoffeln nahm und die eine Electrode dem Vegetationspunkte anlegte, konnte ich im Stromindicator 4—6 Theilstriche ablesen. Dieser Ausschlag blieb aber so gross, auch wenn ich ein Stück der Knolle abschnitt. Es ist sehr wohl möglich, dass die Respirations-Steigerung sich nur auf die Wundfläche und die zunächst gelegenen Partien erstreckt, in denen allein durch Reiz Wachsthumsvorgänge angeregt werden. Dann ist das indifferente Verhalten der entfernt liegenden Theile erklärt. Wenn ich freilich die eine Electrode der Wunde, die andere dem Vegetationspunkt applicirte, so erhielt ich sehr bedeutende Ströme. Dann ist aber der Fehler, den ältere Forscher nicht vermieden haben, nämlich die Electroden in directen Contact mit dem Zellsaft zu bringen, wieder aufgetaucht; desshalb muss man diese Erfahrungen als werthlos für unsere Frage bezeichnen.

c) Assimilation und electrische Vorgänge.

Ein zweiter wichtiger, mit chemischen Umlagerungen verbundener Lebensprocess in der Pflanze ist die Kohlensäure-Assimilation. Wir wissen allerdings davon nicht viel mehr, als dass CO_2 verbraucht und zu organischen Verbindungen verarbeitet wird, und dass der Chlorophyllapparat unter Zuhilfenahme des Lichtes der Vermittler ist. Immerhin genügt das Bekannte, um die Vermuthung daran zu knüpfen, dass die Beeinflussung des Assimilationsprocesses Modificationen der electrischen Erscheinungen nach sich ziehen wird.

Man kann nun einmal die conditio sine qua non, das Licht ausschliessen, das andere Mal das zu verarbeitende Material, die Kohlensäure entziehen.

In beiden Fällen verwendete ich den ungetheilten Apparat. Das Verdunkeln geschah durch Ueberschieben schwarzer Papiercylinder und Ueberwerfen eines schwarzen Tuches. Es seien zunächt einige Versuche in extenso beschrieben.

Blatt von Quercus pedunc. Ausschlag: + 17. Nach dem Verdunkeln sinkt das Quecksilber erst schneller, dann langsam innerhalb zehn Minuten auf + 10; dann wurde wieder erhellt: Steigen auf + 22 in zwei Minuten und danach langsames Sinken auf + 19 und wiederum Steigen auf + 23, wo constant. — Dann wurde von neuem verdunkelt: der Ausschlag geht zurück auf + 17 in sechs Minuten; abermaliges Belichten liess ihn in ½ Minute bis + 32 wachsen, dann wieder

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0481-0

abnehmen bis auf + 28 und schliesslich bis auf + 33 hinaufgehen. Dann wurde der Versuch abgebrochen.

Junges Blatt von Sambucus nigra: Anfängliche Ruhelage: + 30; verdunkelt: + 7; wieder belichtet: ein langsames, dann schnelles, dann in der Geschwindigkeit wieder abnehmendes Steigen auf + 18. Abermals verdunkelt: + 0,5; erhellt + 16.

Diese beiden und alle übrigen mit Blätter angestellten Versuche zeigen zunächst übereinstimmend bei der Sistirung der Kohlensäurezersetzung eine Abnahme des Ausschlags, d. h. unter Annahme unserer, schon bei anderen Gelegenheiten gemachten Voraussetzung, dass der indicirte Strom nur durch quantitative Differenzen desselben Processes zu Stande kommen kann — eine Verringerung der Assimilationsdifferenz und folglich der electrischen Differenz. Stellt man die normalen Bedingungen wieder her, so tritt, dem Sinne nach, die frühere Spannung wieder ein; aber an Grösse fast niemals, sie bleibt entweder kleiner oder wird grösser. Wiederholt man den Versuch an demselben Objecte mehrere Male hintereinander, so ergibt sich schliesslich als Endresultat eine gegen die ursprüngliche gesteigerte oder verminderte Spannungsdifferenz. Wie diese letzterwähnte Erscheinung zu erklären sei, darüber wage ich keine Vermuthung aufzustellen, zumal sich nicht nur Blätter verschiedener, sondern auch derselben Pflanzengattungen, ja derselben Individuen verschieden verhalten. An Blättern monocotyler Gewächse und an Stengeln habe ich zwar auch stets eine Reaction auf das Verdunkeln hin, aber keine im voraus anzugebende Regelmässigkeit zu constatiren vermocht. Ich erlasse mir daher die Wiedergabe von Protokollen.

Nun habe ich aber noch den Nachweis zu erbringen, dass jene Veränderung in der electrischen Spannung wirklich auf die künstlich herbeigeführte Unthätigkeit des Chlorophyllapparates zurückzuführen ist. Es war das sehr leicht, da ich ja nur chlorophyllfreie Pflanzentheile in derselben Weise zu behandeln brauchte: Blumenblätter von Rosa, Papaver, Paeonia, Nymphaea etc. zeigten bei an sich recht bedeutenden Ausschlägen nach dem Verdunkeln keine Veränderung derselben. Nur ein Blumenblatt einer gefüllten Rose ergab nach dem Verdunkeln einen Ausschlag von 2,5 Theilstrichen, nach dem Erhellen einen solchen von 2 sc. Diese Aenderung liegt zwar innerhalb der Fehlergrenze, ich mag sie aber doch nicht übergehen, weil sie trotz aller Vorsicht, durch die operirende Hand keinen Einfluss im Stromkreis zu üben, eintrat. Die Möglichkeit, dass strahlende Wärme bei den Assimilationsversuchen hätte einen Einfluss üben können, war dadurch ausgeschlossen,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0482-5

dass sämmtliche hierher gehörenden Beobachtungen bei diffusem Licht (meist an trüben Tagen) gemacht wurden. — Solche Blätter, in denen das Chlorophyll nur durch einen andern Farbstoff verdeckt ist, wie die von Fag. sanguinea, Sambucus racemosa, verhalten sich bei Hinderung des Lichtzutrittes wie gewöhnliche grüne Blätter.

Eine andere Möglichkeit, die Thätigkeit des Chlorophylls zu reduciren, liegt in der Kohlensäure-Entziehung. Diese ist aber nicht völlig durchzuführen. Wenn man auch die CO_2 der die Pflanze in dem kleinen Untersuchungsraum umgebenden Luft sehr bald durch KOH aufnehmen kann, so wird doch jeden Augenblick durch den Athemprocess neue gebildet, welche nicht durch Diffusion so schnell zum Absorptionsgefäss wandert, als dass sie nicht vorher wieder in den Assimilationsprocess hineingezogen werden könnte. Ja, es ist anzunehmen, dass ein grosser Theil überhaupt nicht aus der Pflanze hinauskommt, sondern dass die CO_2, sowie sie gebildet ist, auch sofort verarbeitet wird. Ich habe demzufolge bei dieser Versuchsanordnung keine Resultate erzielt.

Eine Steigerung des Kohlensäuregehaltes der umgebenden Luft, bis reine CO_2 allein vorhanden war, rief eine Reihe von unregelmässigen Oscillationen im Electrometer hervor, die sich öfter über eine ganze Anzahl von Theilstrichen erstreckten. Blieb der Pflanzentheil genügend lange in diesem Medium, so endeten schliesslich die Oscillationen mit einer Einstellung, die langsam dem Nullpunkte zustrebte, aber nicht wieder durch Herstellung der normalen Lebensbedingungen zu verändern war — der Tod war eingetreten.

d) Versuche an einzelnen Zellen.

Es wäre nun sehr interessant, das, was man an Zellcomplexen über den Zusammenhang der Pflanzenelectricität mit den Lebensprocessen festgestellt hat, an einer einzelnen Zelle bestätigt zu finden. Als günstigstes, wenn auch sehr zartes Object bot sich hier Nitella, deren lange Internodien bequem das Anlegen der trotz der Fadenspitzen recht plumpen Electroden gestatteten. Die Alge wurde auf einem, mit einer dünnen Wasserschicht bedeckten Objectträger in den vollständig dampfgesättigten Apparat gebracht, und ich konnte, von den jüngeren Zellen wenigstens, regelmässige, wenn auch infolge der Nebenschliessung geringe Ströme ableiten. Aber die Sauerstoffverdrängung hatte nicht den mindesten Erfolg, wenigstens nicht in der Zeit, in der er bei anderen Objecten eintrat. Die Pflanze ging eher zu Grunde, als man hoffen durfte, dass der im Wasser gelöste Sauerstoff verbraucht sei. Nur in einem einzigen Falle ist es mir gelungen,

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0483-1

die Nitella genügend lange am Leben zu erhalten. Der Verlauf des Versuchs war folgender: Nachdem die Electroden aufgesetzt waren, stellte sich, wie in jedem Falle bei Nitella, der Ausschlag nicht sofort fest ein. Die Schwankungen bewegten sich diesmal zwischen folgenden Scalentheilen: + 14, + 5, + 10, + 11, + 7, + 8, — 12, + 9, + 8, + 11, — 10, + 19, + 17. Auf + 18 stand dann das Quecksilber fest. Dann wurde Wasserstoff 45 Minuten lang hindurchgeleitet. Unter ähnlichen Oscillationen, die nur über kleinere Intervalle sich erstreckten, sank der Ausschlag auf 0 sc. Als ich dann Luft durchleitete, zeigte sich noch nach zehn Minuten kein Erfolg. Erst nachdem ich durch einen dünnen Wasserstrahl das die Zelle umgebende Wasser ersetzte, trat wieder ein Steigen des Quecksilbers ein, welches schliesslich bei 9,8 stehen blieb. Die Zelle war noch am Leben, denn die Protoplasma-Bewegung war augenscheinlich noch unverändert.

Dass auch Verdunkeln und Belichten keinen Einfluss hatten, wird seinen Grund wohl in der gleichmässigen Vertheilung des Chlorophyllapparates und der daraus folgenden gleichmässigen Zu- und Abnahme der CO_2-Zersetzung bei Störung des Processes haben.

Dagegen konnte durch eingeführten Chloroformdampf, der vom Wasser schnell absorbirt wird, der Tod der Zelle mit Leichtigkeit herbeigeführt und die demselben vorausgehenden Störungen des electrischen Gleichgewichts festgestellt werden. Eine Gesetzmässigkeit in den Oscillationen des Quecksilberfadens liess sich allerdings nicht finden. Doch war es möglich, den Wahrscheinlichkeitsbeweis dafür zu erbringen, dass nicht die Plasmabewegung als solche, das heisst die Reibung der rotirenden Materie in sich und an den Zellwänden am Entstehen der electrischen Ströme betheiligt sei. Neben den Internodien von Nitella gaben auch Valisneriablätter geeignetes Versuchsmaterial ab. Um die Plasma-Strömung durch die Wandung des Apparates gut beobachten zu können, war in dieselbe eine viereckige Oeffnung geschnitten worden, die durch ein aufgekittetes Deckgläschen wieder geschlossen war. Diesem lagen die Objecte an und wurden durch Streifen gehörig angefeuchteten Fliesspapiers festgehalten. Die Plasmabewegung war somit mikroskopisch leicht zu controliren, ohne dass ein Austrocknen der Pflanze oder der Electroden das Ergebniss hätte trüben können.

Versuchsprotokoll. Nitella: Anfängliche Ruhelage + 15; ein mit Chloroform getränktes Wattebäuschchen eingeführt: Nach 12 Secunden bereits ändert sich der Ausschag: er sinkt rapid auf — 20; eine Aenderung in der Schnelligkeit der Protoplasmabewegung konnte ich

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0484-7

nicht erkennen. Erst nach 85 Sec. kommt diese zur Ruhe; unterdessen hatte das Quecksilber die Scala bis — 2, von da bis — 41 durchlaufen. Jetzt wurde das Chloroform entfernt, die Plasmaströmung kehrte zurück; Ausschlag steht auf + 32. Wiederum Chloroform eingeführt: das Quecksilber wandert: + 4; Aufhören der Plasmabewegung! + 13, + 11, + 14, + 12, + 15, + 17 constant. Weder der Ausschlag änderte sich noch kehrte die Plasmaströmung nach Zuführen frischer Luft wieder — die Zelle war todt. Nach diesen Versuchen steht fest, dass die Spannungsänderungen noch fortdauern, wenn die Bewegung des Protoplasma schon aufgehört hat, diese könnte also nur anfänglich an dem Zustandekommen des electrischen Stromes mitwirken. Da aber in dem Verlauf der Oscillationen keine bemerkbaren Unterschiede zwischen der Zeit vor und nach dem Aufhören jener Rotation auftreten, so ist wohl überhaupt kein Zusammenhang der electrischen Erscheinungen mit der mechanischen Bewegung des Plasma vorhanden.

e) Zusammenfassung.

Alle die Versuche, auf denen sich die vorhergehende Darstellung aufbaut, sind an verhältnissmässig wenigen Pflanzenspecies angestellt worden. Man könnte mir also den Vorwurf machen, dass das Material nicht hinreichend sei. Da ich aber, vor allem betreffs der Abhängigkeit der electrischen Ströme von der Athmung, Vertreter aus dem gesammten Pflanzenreiche, grüne und nicht grüne, Kryptogamen (einige Hutpilze) und Phanerogamen, Monocotyledonen und Dicotyledonen untersucht und überall ähnliche Erscheinungen gefunden habe, so lässt sich das Resultat unserer Beobachtungen ganz allgemein aussprechen und in folgenden zwei Sätzen zusammenfassen.

I. Es steht unzweifelhaft fest, dass Stoffwechsel-Vorgänge verschiedener Art als Ursache der electrischen Ströme in Pflanzen in Betracht kommen. Insbesondere ist nachgewiesen worden, dass in erster Linie Sauerstoffathmung, dann auch die Kohlensäure-Assimilation hervorragend daran betheiligt sind.

II. Die Wasserbewegung hat möglicherweise Antheil an dem Zustandekommen der electrischen Ströme, sicher aber ist ihr Einfluss nur ein geringer.

III. Theil.

Discussion der Kunkel'schen Untersuchungen.

Es dürfte nach den Resultaten, wie sie die eignen Untersuchungen ergeben haben, fast überflüssig erscheinen, noch einmal auf

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0485-3

Kunkel's Theorie zurückzukommen. Wenn ich es dennoch thue, so geschieht es nur, um im einzelnen, wenn auch mit knappen Worten, nachzuweisen, dass sie doch der nöthigen experimentellen Begründung entbehrt.

Dass im Allgemeinen Wasserbewegung in capillaren Räumen mit electromotorischen Kräften verbunden sein kann und ist, ist hinlänglich bekannt.[1]) Noch nicht völlig sicher aber ist, selbst nicht nach den von Kunkel ad hoc an Thonzellen vorgenommenen Untersuchungen, ob mit dem strömenden Wasser positive Electricität in derselben Richtung fortbewegt wird; noch weniger aber ist erwiesen, ob sich die Verhältnisse bei intramicellarer Wasserverschiebung (Quellung), bei denen eine ganz andere Arbeitsleistung in Betracht kommt, jenen anderen gleichstellen lassen.

Nach Kunkel sollen quantitative Unterschiede in der Wasserbewegung, die von dem grösseren oder geringeren Widerstande der Gewebepartien gegenüber dem von den Electroden aus eindringenden Wasser herrühren, Ursache der electrischen Erscheinungen sein.

Sind nun die Bedingungen für solche quantitative Unterschiede erfüllt? Ganz sicher. Denn die verschiedene Benetzbarkeit von Nervatur und Mesophyll am Blatte hat auch verschieden leichtes Eindringen des Wassers zur Folge. Aber man kann leicht die verschiedene Benetzbarkeit aufheben, indem man die Objecte feucht abwischt, ohne dass damit sich die electrischen Verhältnisse ändern. Ja, man kann ruhig eine, das Blatt eben bedeckende Schicht destillirten Wassers auf ihm stehen lassen: dann vermindert sich zwar die Stromstärke, aber die Richtung wird nicht beeinflusst. Und wie kann bei Valisneria oder Nitella von verschiedener Benetzbarkeit die Rede sein, von denen man, selbst wenn sie unter Wasser liegen (die Wasserschicht darf freilich nicht dicker als ½—1 mm sein), regelmässige Ströme ableiten kann. Auch wenn man annimmt, was Kunkel aber gar nicht einmal thut, dass differente Gewebsstruktur sehr wohl Anlass zu quantitativ verschiedener Wasserbewegung geben könne, so lässt sich auch damit kein Beweis für die Kunkel'sche Theorie erbringen. Die Annahme an sich ist ja richtig. Aber wie erklärt man dann die merkwürdige Thatsache, dass man dort, wo sehr deutliche, schon dem blossen Auge wahrnehmbare Strukturunterschiede vorhanden sind, keine bedeutenderen Ströme erhält als an solchen Pflanzentheilen, wo die Differenzen nur noch mit dem Mikroskop zu erkennen sind?

---

[1]) Litteratur bei Kunkel angeführt; l. c. S. 353.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0486-9

Auch die Behauptung Kunkels, dass die Nervatur sich immer positiv verhalte gegen das Mesophyll, bedarf nach meinen Beobachtungen einer Einschränkung. Sie ist nach meinem Dafürhalten nur sicher zutreffend innerhalb der „Isopotentialen", die natürlich bei jedem Blatte einen anderen Verlauf haben (die punctirten Linien in Figur 3 sollen den ungefähren Verlauf derselben an einem Blatte von Sterculia inops wiedergeben).

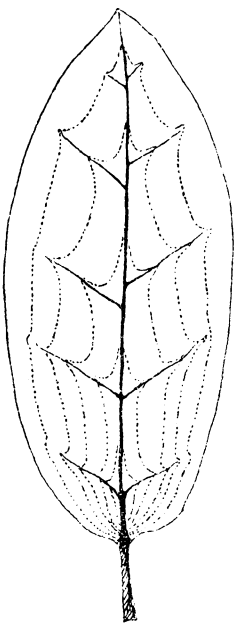


Fig. 3.

Dann ist ferner wohl zu beachten die von Kunkel selbst ausdrücklich hervorgehobene Thatsache, dass das normale electrische Verhalten nur am lebenden Blatte sich zeigt. Ein durch momentanes Eintauchen in siedendes Wasser getödtetes Blatt zeigt — wenn es etwa 1—2 Tage im feuchten Raum aufbewahrt wird — keinen Ausschlag, ebensowenig, wie ein freiwillig abgestorbenes, und doch sind die Bedingungen für quantitativ verschiedene Wasserbewegung immer noch vorhanden.

Auch den Thonzellenströmen muss ich ein paar Worte widmen. Es sei mir gestattet diese Versuche schematisch zu recapituliren.

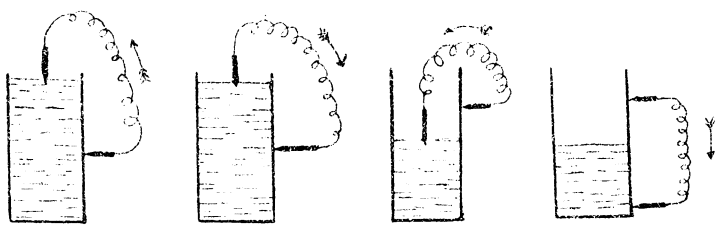


Fig. 4.

I. Füllte Kunkel eine Thonzelle ganz mit Wasser und legte er die eine Electrode der Wasseroberfläche, die andere einer Stelle der Aussenwand an, so erhielt er a) einen „temporären" Strom, bei dem sich die Wand positiv gegen das Wasser verhielt (Fig. 4a); b) nach kurzer Zeit einen „permanenten", der im Galvanometerdraht vom Wasser zur Wand ging (Fig. 4b).

II. Füllte er die Zelle nur halb mit Wasser, und legte er die eine Electrode wieder dem Wassercontinuum, die andere an der Aussen-

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0487-4

wand, aber über dem Wasserspiegel an, so zeigte sich nur der „temporäre" Strom (Fig. 4 c); derselbe blieb aber ziemlich lange constant, weil „der höchste Imbibitionsgrad erst nach und nach erreicht wird."

III. Berührt an der halbgefüllten Thonzelle die eine Electrode die Aussenwand nahe dem Boden, die andere irgend eine Stelle über dem Wasserspiegel, so fliesst im Leitungsdraht ein Strom von der oberen zur unteren Electrode (Fig. 4 d).

Die Verhältnisse, wie sie in Versuch I und II vorliegen, lassen sich mit denen an Blättern gar nicht vergleichen, taucht ja doch in letzterem Falle keine Electrode in ein Wassercontinuum. — Im Versuch III verhält sich die weniger imbibirte Stelle positiv gegen die stärker imbibirte. Betrachtet man nun in Blattversuchen allein den durch die Electroden herbeigegeführten Sättigungs z u s t a n d [1]), so geht der Strom von der stärker imbibirten Rippe zum weniger gesättigten Mesophyll. Nach meiner Ansicht dürfte aber unmöglich der Z u s t a n d, sondern allein der mit verschiedener Energie stattfindende V o r g a n g der Wasserbewegung als Ursache des electrischen Stromes angesehen werden. Geht man hiervon aus, dann lässt sich zwischen Schema III und den Blattströmen eine Analogie finden. In beiden Fällen würde der positive Strom in diejenige Electrode eintreten, welcher vom Versuchsobject am meisten Wasser entzogen wird — nur schade, dass einmal die Electroden die alleinigen Urheber des electrischen Stromes sein sollen, nämlich bei den Blättern, das andere Mal, an den Thonzellen, den Electroden überhaupt keine Electricität erregende Wirksamkeit zuerkannt wird. Da entsteht ein Widerspruch, der die exacte Durchführung der K u n k e l'schen Deductionen in Frage stellt.

Auch gegen die Beweiskraft der „Tropfenversuche" erheben sich Bedenken. Es ist ja im Allgemeinen richtig, dass diejenige Electrode, welche durch einen eingeschalteten Wassertropfen mit dem Pflanzentheil in Verbindung gebracht wird, positiv (anfangs wenigstens) gegen die andere erscheint, nach K u n k e l desshalb, weil an der Stelle eine energische Wasserbewegung stattfindet. Aber diese auffällige Umkehrung findet auch dann statt, wenn man diesen Tropfenversuch an einem Blatte anstellt, das längere Zeit im Wasser gelegen hat, dessen Gewebe also mit Wasser gesättigt sind, so dass gar kein Anlass zur Wasseraufnahme von der Electrode her vorliegt.

Betreffs der durch Biegen und Verwunden erzeugten electrischen Erscheinungen habe ich auch eine nicht unwesentliche Bemerkung zu

[1]) s. K u n k e l's Arbeit S. 348.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0488-0

machen. Zugegeben, dass sie ihren Ursprung den von den Electroden veranlassten, durch turbulente Wasserbewegung aber gestörten Diffusionsvorgängen verdanken — wie erklärt es sich denn, dass Quetschen und glattes Durchschneiden denselben Erfolg haben? Beim Quetschen wird doch Wasser der nächst gelegenen Electrode zugepresst, beim Schneiden aber höchstens, infolge der Verdunstung, weggeführt!

Alles in allem, es finden sich in den Deductionen Kunkel's einige Widersprüche, die aber hinreichen, seine Theorie, dass Wasserbewegung die alleinige Ursache der electrischen Erscheinungen sei, hinfällig zu machen. Sollte die Wasserbewegung in etwas wirksam sein, so kommt nur, wie schon S. 481 ausgesprochen wurde, ein geringer Bruchtheil auf ihre Rechnung.

Anhang: Versuchsprotokolle.

Zu Theil II, a.

1. Versuchsreihe (pag. 462).

Pflanze resp. Pflanzentheil	Art der Applic. d. Electroden	Anfänglicher Ausschlag	Beim Durchleiten trockener Luft	Nach Herstell. der anfängl. Verhältnisse
Blatt vom Quercus ped.	Mittelrippe u. Mesophyll	12	9, 11, 10, 13, 11, 10, 11	11, 12, 11*)
„ Balsamine sult.	do.	8	3, 7, 8, 5, 9, 8	8, 6
„ do.	do.	9	10, 8, 9, 4, 9	9
„ Robinia pseudac.	do. (eines Fiederblättchens)	5	9, 4, 3, 4, 3	4
„ do.	do.	4	4, 5, 4, 1	3

2. Versuchsreihe (pag. 463).

Pflanze resp. Pflanzentheil	Art der Applic. d. Electroden	Anfänglicher Ausschlag	Beim Erwärmen	Nach Herstell. der urspr. Temperatur
Blatt von Quercus ped.	Mittelrippe u. Mesophyll	10	12, 8, 12, 3, 13	13, 11
„ Balsamine sult.	do.	7	10, 8	7, 6, 5
„ Sterculia inops	do.	11	14, 10	10

*) Das Unterstreichen der Zahlen bedeutet, dass der Ausschlag nicht absolut an dieser Stelle verharrte; ich habe aber diese kleinen Oscillationen nicht in das Protokoll aufgenommen, da sie für die Schlussfolgerung offenbar belanglos sind.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0489-8

3. Versuchsreihe (pag. 463).

Pflanze resp. Pflanzentheil	Art der Applic. d. Electroden	Anfänglicher Ausschlag	Nach Eintreten des norm. Turgors
Urtica dioica	Stengel (conf. Fig. 2)	8	$8^1/_2$, 8
Balsamine sult.	do.	4	$4^1/_2$, 3
do.	do.	7	6, 7
Tropaeolum maj.	do.	(17) 9	10
Polyg. fagop.	do.	(12) 5	5

Zu Theil II, b (pag. 466 ff).

Pflanze resp. Pflanzentheil	Ansatzstelle der Electroden	Urspr. Ausschlag	Nach H-Zuleitung	Nach Luft-Zuleitung
Blatt von Castanea americ.	Mittelrippe und Mesophyll	+13	−8	+20
„ Castanea vesca	do.	+14	+4	+17
„ Rhamnus frang.	do.	+12	+10	+12
„ do.	do.	+10	+8; +12	+8
„ Potamog.nat.(jung.Bl.)	do.	+2	0	+1
„ Tilia parviflora	do.	+12	+7	+11
„ Prunus padus	do.	+14	+9	+13
„ do.	do.	+13	+14; +9	+14
„ Sterculia inops.	do.	+9	+7	+5; +10
Blüthe von Nymphaea alba.	Am Pistill dicht unter der Narbe und am Blüthenstengel	+62	−8	+50
Blumenblatt von Nymphaea alba.	In der Nähe der Insertionsstelle u. an der Spitze	+8	+7	+9
Keimlinge v. Pisum sativum	Cotyled. und Stengel	+26	+19; +32	+39; +30
„ Vicia faba	do.	+22	+12; +44	+51; +19
„ Cucurb. melanosp.	do.	+4	−3; +12	+14; +7
Blatt von Salix caprea	(Rückseite) Rippe u. Mesoph.	+9	+7; +13	+14; +8
Boletus edulis	oben und unten am Stiel	+9	+7	+8
do.	do.	+5	+4	+3; +4

Anm. Von Nadeln der Coniferen habe ich keinen messbaren Strom ableiten können.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0490-3

Zu Theil II, b (pag. 26 ff).

Pflanze resp. Pflanzentheil	Anfangs-temperatur (Grade in Cels.	Anfänglicher Ausschlag	Nach dem Abkühlen resp. Erwärmen: Temp. bei Electr. A*)	Temp. bei Electr. B	Temp.-Differenz	Ausschlag	Nach Herstell. d. urspr. Verhältn.: Temperatur	Ausschlag
Blatt v. Quercus ped.	+18,5	+10	+1,5	+16	14,5	+42	+17	+19
„ Hyac. orient.	+17,5	+4	+0,5	+14	13,5	+18	+17	+12
„ Sterculia inops.	+18	+6	+0.5	+14,5	14	+47, +32	+18	+10
Stengel von Tulpe	+17,5	+5	+1	+16	15	+10	+17	+8
„ Begonia	+17	+4	+32	+19	13	−11	+17	+2
Blatt v. Sterc. inops.	+17	+8	+34	+20	14	−14	+17	+5
„ Hyac. orient.	+17,5	+3	+33	+19	14	−7, −4	+17	+11, +1
„ Piper nigr.	+17	+5	+39	+23	16	−12	+17	+1
„ Sterculia inops.	+17	+13	+49	+25	24	−60, +11, −47, −19, −30	+17	−31

*) Electrode A soll die sein, welche nach der Blatt- oder Stengelspitze zu aufgesetzt ist.

Zu Theil II, c (pag. 27 ff).

Pflanze resp. Pflanzentheil	Urspr. Anschlag	Dunkel	Hell	Dunkel	Hell
Blatt von Vitis vinif.	+14	+9	+10	+3	+9
„ Sterculia inops.	+10	+8	+9	+7	+10
„ Quercus pedunc.	+15	+5	+11	+4	+10
Blumenblatt von Nymphaea alba.	+17	+16,5	+16,5	+16	+15,5
„ Rosa canina	+9	+9	+9,5	+9	+8,5
Knolle von Solanum tub.	+3	+3	+2,5	+2	+2
Wurzel v. Daucus carota (cultiv.)	+19	+19	+18	+18	+17
Stiel von Boletus ed.	+9	+8	+8	+8,5	+7,5

Universitätsbibliothek Regensburg urn:nbn:de:bvb:355-ubr05170-0491-9

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1892

Band/Volume: 75

Autor(en)/Author(s): Haake Otto

Artikel/Article: Ueber die Ursachen electrischer Ströme in Pflanzen. 455-487