

**MONOGRAPHIEN AUS DEM
GESAMTGEBIET DER PHYSIOLOGIE
DER PFLANZEN UND DER TIERE**

HERAUSGEGEBEN VON

**F. CZAPEK-PRAG † · M. GILDEMEISTER-BERLIN · R. GOLDSCHMIDT-
BERLIN · C. NEUBERG-BERLIN · J. PARNAS-LEMBERG
W. RUHLAND-LEIPZIG**

REDIGIERT VON W. RUHLAND

VIERTER BAND

ELEKTROPHYSIOLOGIE DER PFLANZEN

VON

KURT STERN



BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER

1924

ELEKTROPHYSIOLOGIE DER PFLANZEN

VON

DR. KURT STERN
FRANKFURT AM MAIN

MIT 32 ABBILDUNGEN



BERLIN
VERLAG VON JULIUS SPRINGER
1924

ISBN-13: 978-3-642-88802-1 e-ISBN-13: 978-3-642-90657-2
DOI: 10.1007/978-3-642-90657-2

ALLE RECHTE, INSBESONDERE
DAS DER ÜBERSETZUNG IN FREMDE SPRACHEN,
VORBEHALTEN.

COPYRIGHT 1924 BY JULIUS SPRINGER IN BERLIN.

Vorwort.

Dies Buch ist die erste zusammenfassende Darstellung der pflanzlichen Elektrophysiologie; denn die umfangreichen Werke Boses berücksichtigen nur eigene Versuche und Anschauungen, die Darstellung Biedermanns beschränkt sich auf die elektromotorischen Erscheinungen, im Pfefferschen Handbuch sind gemäß seiner Anlage die einzelnen Abschnitte über elektrophysiologische Themen auseinandergerissen, und sie sind verhältnismäßig sehr knapp gehalten. Die letzten zwei Jahrzehnte seit dem Erscheinen der letzten Auflage der Pfefferschen Pflanzenphysiologie haben nicht nur eine Fülle neuer Erfahrungstatsachen auf unserem Gebiete kennengelehrt, sondern vor allem durch die Entwicklung der physikalischen Chemie und physikalisch-chemischen Biologie die Möglichkeit und die Aufgabe geschaffen, die Erfahrungstatsachen nicht nur zu registrieren, sondern unter einheitlichen und kausalen Gesichtspunkten zu beleuchten. Der Versuch hierzu ist im vorliegenden Buche gemacht. Nicht die Mitteilung der Beobachtungstatsachen als solche, sondern gerade ihre Verknüpfung nach physiologischen und physikalisch-chemischen Gesichtspunkten war das Ziel, das mir bei der Abfassung vorschwebte. Als Beispiel sei auf die Verknüpfung der Bethe - Toropoffschen Membranversuche mit denen Schellenbergs über Elektrotropismus verwiesen (S. 103) oder auf das Kapitel über die quantitativen Beziehungen zwischen Reiz und Reaktion. Dabei lag es in der Natur der Sache, daß einzelne Ausführungen, wie die über das Reizmengengesetz (S. 54) oder über Reizleitung (S. 197), obwohl von rein elektrophysiologischen Tatsachen ausgehend, zu Schlußfolgerungen führten, die weit über den Rahmen pflanzlicher Elektrophysiologie hinausgreifen.

Frankfurt a. M., Oktober 1923.

Kurt Stern.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Die physikalischen Grundlagen der pflanzlichen Elektrophysiologie	1
A. Die Erzeugung elektrischer Energie aus anderen Energieformen	2
1. Die Erzeugung elektrischer Energie aus chemischer . . .	2
2. Die Erzeugung elektrischer Energie aus osmotischer . . .	4
3. Die Erzeugung elektrischer Energie aus mechanischer, photischer, thermischer	8
B. Die Umwandlung elektrischer Energie in andere Energieformen	12
1. Die Umwandlung elektrischer Energie in mechanische . .	12
2. Die Umwandlung elektrischer Energie in osmotische . . .	16
3. Die Umwandlung elektrischer Energie in chemische . . .	20
II. Die Wirkung der Elektrizität auf Protoplasma und Zelle	22
A. Die physikalischen Stromwirkungen	25
1. Kataphorese	25
2. Elektrosmose	27
3. Konzentrationsänderungen	28
B. Die vitalen Stromwirkungen	29
III. Die quantitativen Beziehungen zwischen Reiz und Reaktion . .	47
IV. Elektrotaxis	62
A. Definition	62
B. Methodik	62
C. Beobachtungsergebnisse	64
D. Erklärungsversuche	71
1. Elektrotaxis als Kataphorese	71
2. Elektrotaxis als Kombination von Reizbewegung und Kataphorese	73
3. Elektrotaxis als Wirkung elektrolytischer Prozesse . . .	75
4. Elektrotaxis als Wirkung capillarelektischer Prozesse . .	76
V. Elektrotropismus	77
A. Definition	77
B. Versuchsanordnung	78
C. Allgemeine Charakterisierung des Elektrotropismus	79
D. Spezielle Charakterisierung des Elektrotropismus	81
1. Die Eلفvingsche Krümmung	81
2. Die echte elektrotropische Reaktion	86
E. Physiologische und physikalisch-chemische Natur des Elektrotropismus	97

	Seite
VI. Elektronastie	106
A. Begriffsbestimmung	106
B. Beobachtungsmethoden	106
C. Beobachtungsergebnisse	107
1. Elektronastische Erscheinungen an Geweben, die mit einem speziellen Mechanismus zur Ausführung von Turgor- variationsbewegungen ausgerüstet sind	107
a) Versuchsanordnung	121
b) Einfluß der Reizleitung und Reaktionszeit	123
c) Einfluß der Stromverzweigungen	125
d) Ergebnis	129
Schlafbewegungen	139
2. Elektronastische Erscheinungen an Geweben, die mit keinem speziellen Mechanismus zur Ausführung von Turgorvariationsbewegungen ausgerüstet sind	143
D. Versuche zur Erklärung der Elektronastie	144
VII. Die Wirkung der Elektrizität auf Entwicklung und Stoffwechsel der Pflanze	146
VIII. Die Produktion elektrischer Energie durch die Pflanze	161
A. Ruheströme	162
B. Reizströme	169
1. Thermische Reizung	169
2. Lichtreizung	170
3. Traumatische und chemische Reizung	171
4. Mechanische Reizung	173
5. Innere Reizung	176
C. Spezielle Fälle	180
1. Blätter und Blattgelenke	181
2. Haut und Drüsengewebe	190
3. Elektromotorische Reaktion isolierter pflanzlicher Gefäß- bündel	192
4. Elektromotorische Reaktion von Wurzeln	193
D. Die elektromotorischen Reaktionen als Hilfsmittel zur Erforschung von Perzeptions-, Reaktions- und Leitvermögen.	194
E. Erklärungsversuche der elektromotorischen Er- scheinungen an Pflanzen	198
IX. Probleme und Aufgaben der pflanzlichen Elektrophysiologie	207
Literaturverzeichnis	212
Namenverzeichnis	218

Druckfehlerberichtigung.

Seite 27 Z. 7 v. o. Ladung statt Lagerung,	
,, 52 Z. 2 v. o. Wurzeln	,, Muskeln,
,, 65 Z. 3 v. o. Reaktion	,, Organisation,
,, 173 Z. 6 v. u. tetanisch	,, mechanisch.

I. Die physikalischen Grundlagen der pflanzlichen Elektrophysiologie.

Die pflanzliche Elektrophysiologie umfaßt alle diejenigen Prozesse in der Pflanze, in denen elektrische Energie durch Umwandlung aus anderen Energieformen erzeugt oder durch Umwandlungen in andere Energieformen verbraucht wird, und die weiteren Wirkungen dieser Transformationen. Diese weiteren Wirkungen sind als „Reaktionen“ der Pflanze verhältnismäßig leicht zu untersuchen und gut bekannt, während die sie auslösenden Energieumwandlungen schwierig aufzuklären und wenig aufgeklärt sind. Der Darstellung dieses Themas soll eine kurze Erläuterung seiner physikalischen Grundlagen vorausgeschickt werden.

Die typische Pflanzenzelle besteht aus einem Zellsaftraum, der allseits von einer Protoplasmamembran umgeben wird. Diese Protoplasmamembran wird ihrerseits von einer mit wäßriger Salzlösung getränkten Cellulosehaut umschlossen. Der Zellsaft enthält Salze und organische Stoffe, wie Farbstoffe, Zucker, Eiweiß, teils echt, teils kolloid in Wasser gelöst. Das Protoplasma stellt eine teils grob-, teils kolloiddisperse Emulsion von Eiweiß, Fett und anderen organischen Stoffen in wäßriger Lösung dar, erhält aber durch mannigfache suspendierte feste Teilchen zugleich den Charakter einer Suspension. Bald überwiegt in ihm der Sol-, bald der Gelcharakter, wie es überhaupt als Ganzes wie in einzelnen seiner Teile alle möglichen Phasenmischungen, -trennungen und -umwandlungen zeigen kann, deren ein so kompliziert gebautes System fähig ist. Für gelöste Stoffe ist es nur teilweise durchlässig, und speziell seine äußere und innere Grenzschicht besitzen eine besondere selektive Permeabilität. Die Cellulosehaut wird oft durch Einlagerungen, Ausscheidungen oder Umwandlungen in ihrer chemischen und physikalischen Beschaffenheit verändert z. B. verholzt, verkorkt oder mit einer Wachsschicht imprägniert. Da derartig gebaute Zellen die Bausteine der Pflanzen sind, so müssen die an Pflanzen beobachteten

2 Die physikalischen Grundlagen der pflanzlichen Elektrophysiologie.

elektrischen Erscheinungen auf die elektrischen Vorgänge in der einzelnen Zelle bzw. in Zellaggregaten zurückzuführen sein. Die physikalischen Grundlagen der pflanzlichen Elektrophysiologie müssen also der Betrachtung der elektrischen Vorgänge an Systemen entnommen werden, die die in elektrischer Hinsicht charakteristischen Eigenschaften pflanzlicher Zellen und Zellkomplexe zeigen.

A. Die Erzeugung elektrischer Energie aus anderen Energieformen.

Jede Produktion elektrischer Energie setzt den Verbrauch einer äquivalenten Menge anderer Energie voraus. Prinzipiell kann jede beliebige Energieform in elektrische umgewandelt werden. Aus Zweckmäßigkeitsgründen wird jedoch in der Technik und im Laboratorium vor allem chemische, osmotische und mechanische Energie zur Erzeugung elektrischer Energie verwendet. (Akkumulator — Konzentrationskette — Dynamomaschine.) Dieselben Energietransformationen könnten auch in der Pflanze stattfinden; denn sie verfügt über chemisch reaktionsfähige Stoffe, über Konzentrationsdifferenzen und mechanische Bewegung von Flüssigkeit oder festen Teilchen. Damit es jedoch mit diesen Mitteln zur Erzeugung elektrischer Energie kommt, müssen noch spezielle Bedingungen gegeben sein, die wir im folgenden betrachten wollen.

1. Die Erzeugung elektrischer Energie aus chemischer.

Damit chemische Energie in elektrische umgewandelt werden kann, müssen reagierende Stoffe, die bei unmittelbarer Berührung ihre Ladungen aneinander direkt abgeben, räumlich getrennt sein, so daß die Ladungen sich nur durch Vermittlung von Ladungen auf- und abgebenden Stoffen ausgleichen können. Solche Ladungen auf- und abgebende Stoffe nennt man Elektroden. Das bloße Vorhandensein von Elektroden würde jedoch nur das Auftreten von elektrischen Potentialdifferenzen verständlich machen; denn wenn die Elektroden durch Aufnahme oder Abgabe von Ladungen ein bestimmtes Potential erreicht haben, so würde die dadurch entstehende elektromotorische Gegenkraft an ihrer Grenzfläche die Aufnahme weiterer gleichnamiger Ladungen, also den Fortgang dieses Prozesses verhindern. Damit die Auf-

nahme und Abgabe von Ladungen zwischen Elektroden und Elektrolyt dauernd unterhalten werden kann, d. h. die den Strom liefernde chemische Reaktion, muß ein ständiger Ausgleich der auf den Elektroden erzeugten Spannungen möglich sein, und dieser wird erst durch das Hinzutreten einer leitenden Verbindung zwischen den Elektroden ermöglicht.

Die für die Umwandlung von chemischer in elektrische Energie erforderlichen Bedingungen werden offenbar im Organismus vielfach gegeben sein. Die räumliche Trennung reagierender Stoffe kann leicht durch die zahlreich vorhandenen Membranen bewirkt werden. Aber deren Bedeutung beruht nicht nur in dieser Trennungsfunktion, sondern die Membranen sind auch befähigt, aus den umgebenden Lösungen Ladungen aufzunehmen und an sie abzugeben. Die Membranen wirken also, wie zuerst Wilhelm Ostwald hervorgehoben hat, im Organismus als Elektroden. Damit es aber zum Fließen eines elektrischen Stromes und nicht nur zu einer Aufladung der Membranen kommt, müssen diese leitend verbunden werden. Dies kann geschehen dadurch, daß wir von außen zwei solche Membranen leitend verbinden, wie es bei jeder Ableitung einer Potentialdifferenz im Experiment geschieht. Es kommt aber offenbar bereits durch die leitende Substanz des Organismus selbst in seinem Innern zur Strombildung, so daß die von außen angelegte leitende Verbindung nur einen Nebenschluß erzeugt. Über den Verlauf, Stärke usw. der Ströme im Innern der Pflanzen wissen wir freilich nichts. Es soll nur erwähnt werden, daß anscheinend, abgesehen von der Strombildung durch leitende Verbindung zweier Membranen, auch eine Strombildung innerhalb einer Membran zustande kommen kann, wie Freundlich ausgeführt hat. Wenn nämlich deren beide Grenzflächen auf verschiedenes Potential geladen sind, z. B. dadurch, daß die eine an eine oxydierende, die andere an eine reduzierende Substanz angrenzt, so wird ein Strom einerseits durch die capillare Flüssigkeit der feincapillar gedachten Membran fließen, andererseits durch die stets mehr oder weniger leitende Substanz der capillaren Wände kurzgeschlossen sein können. Es würde also zur Bildung von Lokalströmen kommen, die so lange fließen, wie die treibende Potentialdifferenz an den Membranflächen durch Aufnahme bzw. Abgabe von Ladungen aus der Umgebung aufrechterhalten wird.

zurückbleibt, kommt es zu einer Scheidung von positiver und negativer Elektrizität an der Grenzfläche. Diese Scheidung kann aber nicht sehr weit fortschreiten. Sie erzeugt nämlich eine elektromotorische Gegenkraft, da sich ja positive und negative Elektrizität elektrostatisch anziehen, so daß sich bei einer durch das Verhältnis der Wanderungsgeschwindigkeiten von Kat- und Anionen und ihrer Konzentrationen bestimmten Potentialdifferenz an der Grenzfläche, eben dem Diffusionspotential, ein Gleichgewichtszustand einstellt. Dieses Diffusionspotential muß also mit positivem oder negativem Vorzeichen, je nachdem es der elektromotorischen Kraft (EMK) des Elektrodenpotentials gleich oder entgegengesetzt gerichtet ist, dem Elektrodenpotential zugerechnet werden. Cremer hat darauf hingewiesen, daß derartige Diffusionspotentiale vor allem in den verschiedensten nichtwäßrigen Phasen im Organismus von Bedeutung sein könnten. Nimmt man an, daß in dem nichtwäßrigen Lösungsmittel oder in einer Membran die Diffusionsgeschwindigkeit des einen Ions gleich Null sei, so läuft dies darauf hinaus, daß die Membran nur für das andere Ion permeabel ist, sich also wie eine Metallelektrode gegenüber einem zugehörigen Metallsalz verhält. Rohonyi hat ausgeführt, daß man Ketten aus Elektrolyten und dazwischengeschalteten Membranen konstruieren könne (Ferrocyankupfer, Gerbsäuregelatine), in denen die Membran durch eine Schicht reinen Wassers ersetzt werden könne, ohne daß sich die EMK der Kette ändere. Die Membranen haben dabei nach ihm die Bedeutung eines elektrolytfreien wäßrigen Mediums, und die beobachteten EMK der Ketten seien Diffusions-EMK. Auf Grund dieser Versuche kommt er zu der Anschauung, daß die bioelektrischen Potentialdifferenzen auf Diffusions-EMK beruhen, die an der Grenzfläche von salzhaltigen wäßrigen Phasen gegen die wäßrige, salzfreie, saure Plasmamembran entstehen.

Dagegen bezieht Beutner die Entstehung dieser Potentialdifferenzen auf das Auftreten von Phasengrenzkräften (Haber) an der Grenze von wäßrigen und öligen Phasen. Durch thermodynamische Untersuchungen von Nernst und Haber wissen wir, daß ebenso wie an der Grenzfläche Metall/Elektrolytlösung auch an der Grenzfläche beliebiger, unmischbarer elektrolytischer Leiter im allgemeinen Potentialdifferenzen auftreten müssen. Experimentell sind derartige Potentialdifferenzen und mit deren

Hilf aufgebauten Ketten von Haber und Klemensiewicz untersucht worden, z. B. die Ketten: wäßrige Lösung variabler $[H^+]$ /Glas, (Benzol)/wäßrige Lösung variabler $[H^+]$. Die Versuchsanordnung war dabei folgende (Abb. 1). Ein am unteren Ende zu einer dünnwandigen Glaskugel aufgeblasenes, mit KCl oder verschieden saurer Lösung gefülltes Glasröhrchen taucht in ein mit Lösung verschiedener $[H^+]$ gefülltes Becherglas. Von dieser Lösung wird durch eine Kalomelelektrode zur Erde, von der Lösung in der Glaskugel zu einem Elektrometer abgeleitet. Die beobachtete Potentialdifferenz kann, da andere Kräfte nicht in Frage kommen,

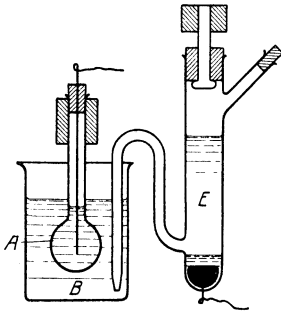


Abb. 1. Nach Freundlich, Capillarchemie.

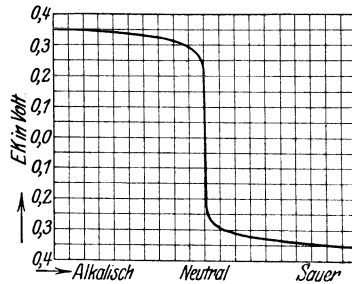


Abb. 2. Nach Höber, Physik, Chemie.

nur die Summe der beiden Phasengrenzkräfte zwischen Außen- und Innengrenzfläche der Glaskugel gegen die angrenzenden Lösungen sein. Es zeigte sich, daß die EMK dieses Systems mit dem Verhältnis der $[H^+]$ im Becherglas und Glaskugel variierte, und zwar entsprechend folgender experimentell und theoretisch gefundenen Kurve (Abb. 2). Man sieht aus ihr, daß besonders in der Nähe des Neutralpunktes bereits geringe Änderungen der $[H^+]$ der einen Lösung Potentialdifferenzen von einigen Zehntel Volt erzeugen. Wie Freundlich und Rona experimentell zeigten und Haber bereits annahm, wird die EMK der Kette eindeutig durch das Verhältnis der $[H^+]$ in den beiden Lösungen bestimmt, während Beimischungen anderer, speziell stark absorbierbarer Ionen auf die Größe der EMK ohne Einfluß sind, soweit sie nicht durch ihre Anwesenheit das Verhältnis der $[H^+]$ verändern. Haber hat die Bedeutung derartiger Phasengrenzkräfte an der Grenze beliebiger, nicht mischbarer elektrolythaltiger

Phasen für die Elektrophysiologie klar erkannt und auch versucht, die Aktionsströme an Muskeln durch infolge von Säureproduktion an der tätigen Stelle entstehende Phasengrenzkräfte zu erklären.

Auf diesen Haberschen Untersuchungen hat später Beutner zum Teil gemeinsam mit I. Loeb weitergebaut. Er untersuchte vor allem die Phasengrenzkräfte an der Grenze wäßriger Lösungen gegen organische, mehr oder weniger wasserunmischbare Substanzen, die er als Öle bezeichnet. Dabei wurden folgende Ketten untersucht:

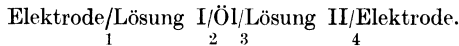
A. Ketten mit einem Öl zwischen zwei verschiedenen wäßrigen Lösungen.

1. Die beiden wäßrigen Lösungen enthalten zwei verschiedene Salze in gleicher Konzentration.

2. Die beiden wäßrigen Lösungen enthalten dasselbe Salz in verschiedenen Konzentrationen.

B. Ketten mit zwei verschiedenen Ölen zwischen zwei identischen wäßrigen Lösungen.

A 1. In ein Becherglas mit variabler wäßriger Lösung taucht ein doppelt u-förmig gebogenes Rohr (Abb. 3), dessen unterer Teil mit dem zu prüfenden Öl gefüllt ist, während der obere mit der anderen Lösung gefüllt ist und in die KCl-Lösung einer ableitenden Kalomelektrode taucht. Durch eine zweite Kalomelektrode wird vom Becherglas abgeleitet. Die EMK dieser Kette ist dann gleich der Summe der elektromotorischen Teilkräfte 1, 2, 3, 4, nämlich:



Da als Elektrodenflüssigkeit $\frac{m}{l}$ KCl-Lösung gewählt ist, so sind, wie sich aus Berechnungen Nernsts ergibt, die Potentialsprünge 1 und 4 als minimal zu vernachlässigen. Die EMK der Kette hängt also lediglich von den EMK an der Grenzfläche des Öls gegen die zwei verschiedenen Lösungen ab. Die Größe und Richtung der EMK dieser Ketten wird nach Beutner bestimmt

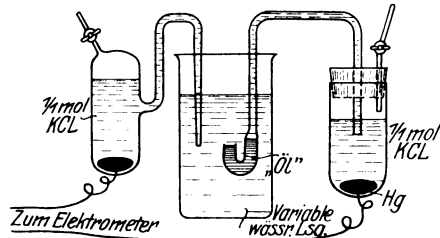
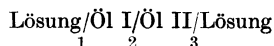


Abb. 3. Nach Beutner, Die Entstehung elektrischer Ströme.

durch die Verteilungskoeffizienten der beiden verschiedenen Salze zwischen Wasser und Öl. Es handelt sich also um Konzentrationsketten, bei denen die Ölschicht der wäßrigen, die Inhomogenität enthaltende Schicht bei den oben erwähnten Silberkonzentrationsketten entspricht, während die Grenzflächen gegen die beiden verschiedenen Lösungen den Silberelektroden entsprechen. Sie sind genau wie diese oder die Glasmembran in den Versuchen von Haber und Klemensiewicz der Sitz von Phasengrenzkräften, wie sich auch thermodynamisch zeigen läßt.

A 2. Dasselbe gilt von den Ketten, in denen das Öl einerseits von einer konzentrierten, andererseits von einer verdünnten Lösung desselben Salzes begrenzt wird, wobei, wie durch Leitfähigkeitsmessungen gezeigt wurde, die Salzverteilung zwischen wäßriger und öliger Phase nicht dem Nernstschen Verteilungssatz, also der Konzentration proportional, erfolgt. Die chemische Natur des Öls, die bei den Ketten vom ersten Typ im allgemeinen von untergeordneter Rolle ist, hat hier eine beträchtliche Bedeutung. Saure oder säurehaltige Öle geben nämlich einen umgekehrt gerichteten Strom wie basische.

B. Auch die Zusammenstellung von zwei aneinandergrenzenden verschiedenen Ölen zwischen zwei identischen Lösungen, also:



ergab Ketten. Die EMK dieser Ketten war im wesentlichen an den beiden Grenzflächen gegen die wäßrigen Lösungen lokalisiert. Dasjenige Öl, das mehr Salz aufnahm, erwies sich als positiv gegen das weniger aufnehmende Öl. Entsprechende elektromotorische Erscheinungen zeigten sich auch an Niederschlagsmembranen.

3. Die Erzeugung elektrischer Energie aus mechanischer, photischer, thermischer.

Nachdem wir die physikalischen Grundlagen für die Elektrizitätsproduktion in der Pflanze aus chemischer und Konzentrationsenergie besprochen haben, bleibt uns noch die Betrachtung der Gewinnung von elektrischer Energie aus mechanischer. Während diese in der Technik im allgemeinen durch Erzeugung von Induktionsströmen stattfindet, kommt für die Pflanze vor allem die Elektrizitätsproduktion durch Flüssigkeitsbewegungen in Frage, ein Fall, der von früheren Autoren, z. B. von K unkel, als

die einzige Quelle pflanzlicher Elektrizitätsproduktion angesehen wurde. Preßt man durch eine Capillare die Lösung eines verdünnten Elektrolyten und leitet durch Kalomelelektroden mittels KCl-Gelatine von den beiden Enden der Capillare zu einem Elektrometer ab, so erhält man einen Ausschlag, der als Strömungspotential bezeichnet wird. Ebenso erhält man eine Potentialdifferenz, wenn man feines Pulver in einer Flüssigkeit herabfallen läßt und seitlich oben und unten von der Flüssigkeit ableitet, ohne daß die fallenden Teilchen mit den Elektroden in Berührung kommen. Derartige Potentiale durchfallende Teilchen sind von Stock für in Äther oder Toluol fallendes Quarzpulver gemessen worden. Das Auftreten der Potentialdifferenzen in diesen Fällen beweist, daß mit der bewegten Flüssigkeit bzw. den fallenden Teilchen freie elektrische Ladungen gewandert sind. Es muß eine elektrische Doppelschicht zwischen bewegter und unbewegter Substanz in diesen Systemen bestehen, deren eine Belegung in die bewegte, deren andere Belegung in die unbewegte Substanz fällt. Die nächstliegende Annahme wäre wohl, diese Doppelschicht für identisch anzusehen mit der durch die bereits besprochenen Phasengrenzkräfte erzeugten Doppelschicht, wie sie ja von Haber und Klemensiewicz und Beutner aufgezeigt worden ist. Dies ist nun aber, wie eine einfache Überlegung zeigt, nicht der Fall. Wenn wir eine wassergefüllte Capillare aus Glas oder sonst einem wasserbenetzbaren Stoffe haben, so haftet bekanntlich die unmittelbar am Glase gelegene Wasserschicht — sie soll als „Wandschicht“ bezeichnet werden — sehr fest am Glase. Da aber die Strömungspotentiale bereits bei durch geringe Überdrucke erzielten Wasserbewegungen auftreten, so treten sie also auf, wenn die leicht bewegliche innere Flüssigkeitsschicht sich gegen die Wandschicht verschieben wird, und die fragliche Potentialdifferenz muß ihren Sitz an der Grenzfläche zwischen beweglicher und unbeweglicher Flüssigkeitsschicht haben. Die elektrische Phasengrenzkraft dagegen muß ihrer ganzen Natur nach eine elektrische Doppelschicht erzeugen, deren eine Belegung in der wäßrigen Phase, deren andere im Glas bzw. Öl sitzt. Also kann die fragliche Potentialdifferenz, die sog. elektrokinetische Potentialdifferenz oder ζ nicht mit der Phasengrenzkraft ε identisch sein. Es ließ sich aber auch experimentell zeigen, daß ζ und ε nicht identisch sind. Freundlich und Rona gingen von der

Annahme aus, daß, wenn Phasengrenzkraft und elektrokinetische Potentialdifferenz identisch seien, Beeinflussungen der einen auch Beeinflussungen der anderen zur Folge haben müßten. Ein Mittel zur Beeinflussung von ζ lag, wie schon lange bekannt, in dem Zusatz stark absorbierbarer Ionen zu einer ursprünglich davon freien, für elektrokinetische Versuche dienenden Flüssigkeit vor. Es wurden also Versuche gemacht, in denen mit derselben Lösung und Glasmembran einmal nach der Methode von Haber und Klemensiewicz ε , zum anderenmal ζ mittels Messung von Strömungspotentialen bestimmt wurde. Es ergab sich, daß

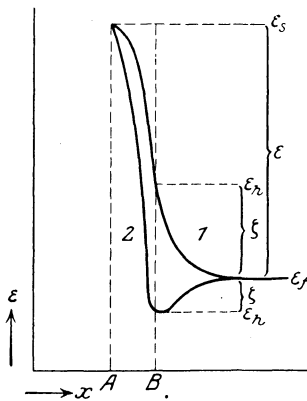


Abb. 4. Nach Freundlich, Capillarchemie.

ζ äußerst empfindlich auf gewisse Zusätze reagierte, z. B. nach Zusatz von 1—2 Mikromolen Aluminiumchlorid oder 50 Mikromolen Krystallviolett seinen Sinn umkehrte, also die vorher positive Elektrode des Strömungspotentials nach Zusatz zur negativen wurde und umgekehrt. Dagegen erwies sich ε , wie bereits bei Besprechung der Phasengrenzkraft erwähnt, nur insoweit durch Zusätze veränderlich, als diese die die Größe von ε eindeutig bestimmende $[H^+]$ veränderten, während bei Konstanthalten der $[H^+]$ durch ein Puffergemisch selbst so aktive Stoffe wie Aluminiumchlorid und Krystallviolett ohne jeden Einfluß auf die Größe von ε blieben.

Sind also ε und ζ sowohl örtlich wie ihrem Verhalten nach verschieden, so fragt es sich, in welchem Verhältnis sie denn zueinander stehen. Eine anschauliche Vorstellung hiervon kann man sich an Hand eines Diagramms von Smoluchowski bilden. Es stellt einen Längsschnitt durch eine Capillare mit angrenzender Lösung dar (Abb. 4). A bedeutet die Grenzfläche der festen Wand gegen die Flüssigkeit, B die der Wandschicht gegen die bewegliche Flüssigkeit rechts von B . Die Ordinaten der eingezeichneten Kurven 1 und 2 stellen die Höhe des elektrischen Potentials an den Punkten des Systems dar, die durch den Schnittpunkt der betreffenden Ordinaten mit der Abszisse dargestellt werden, also z. B. die Ordinate der Kurve 1 in A das Potential an der Grenz-

fläche festflüssig. Der in der Kurve 1 dargestellte Potentialverlauf versinnbildlicht den Fall, in dem das Potential von der Grenzfläche festflüssig ab ständig sinkt. An der Grenzfläche der Wandschicht gegen die bewegliche Flüssigkeit hat es bereits etwa die Hälfte seines Betrages verloren und nimmt nach dem Innern der Flüssigkeit zu weiter ab. ε als Potentialdifferenz zwischen je einer Belegung der Doppelschicht in der festen und flüssigen Phase ist durch $\varepsilon_s - \varepsilon_f$ gegeben, ζ jedoch, das die Potentialdifferenz zwischen Wandschicht und freibeweglicher Flüssigkeit darstellt, ist durch $\varepsilon_h - \varepsilon_f$ gegeben, stellt also nur einen Teilbetrag von ε dar. Da jedoch, wie wir gesehen, auch bei gleichbleibendem Vorzeichen von ε Umkehr des Vorzeichens von ζ stattfinden kann, z. B. in den Freundlich-Ronaschen Versuchen durch Aluminiumchlorid und Krystallviolett, so muß die Potentialkurve in einer flüssigkeitserfüllten Capillare nicht nur den einfachen Verlauf von 1 haben können, sondern es müssen auch Formen der Kurve wie 2 vorkommen können, bei denen ja ζ umgekehrtes Vorzeichen wie ε hat. Anschaulich kann man sich mit Gouy diese diffuse Doppelschicht, wie sie in v. Smoluchowskis Diagramm dargestellt wird, etwa derart vorstellen, daß an der einen Belegung — Grenzfläche von fester Phase gegen Wandschicht — eine Anreicherung von Kationen stattfindet, ihr gegenüber in der Flüssigkeit eine Anreicherung von Anionen bzw. Verarmung an Kationen, die sich über mehrere Molekülschichten erstrecken kann und nach dem Innern der Flüssigkeit zu asymptotisch abnimmt.

Eine direkte Umwandlung von Licht in elektrische Energie, wie sie etwa im Hallwachseffekt, d. i. der positiven Aufladung einer bestrahlten Metallplatte, vorliegt, dürfte, soweit bekannt, für die Elektrizitätsproduktion der Pflanze keine Bedeutung haben. Wo eine Umwandlung von Licht in elektrische Energie in der Pflanze erfolgt, wird dies vielmehr wohl immer auf dem Umwege über photochemische Prozesse erfolgen. Im Prinzip würde eine derartige Umwandlung den Vorgängen im photogalvanischen Element entsprechen. Wenn man zwei mit einer dünnen Schicht eines lichtempfindlichen Silberhalogens beschriebene Platinplatten in eine Salzlösung taucht und nur die eine Platte belichtet, wobei eine Reduktion des Silbersalzes auf der belichteten Elektrode stattfindet, so erhält man einen elektrischen Strom, den Strom einer Reduktionskette.

Die direkte Umwandlung von Wärme in elektrische Energie, wie wir sie z. B. in den Thermoelementen haben, hat, soweit sich bei unserer Unkenntnis der Vorgänge im Protoplasma etwas darüber sagen läßt, nur untergeordnete Bedeutung.

B. Die Umwandlung elektrischer Energie in andere Energieformen.

Bei der Umwandlung elektrischer Energie in andere Energieformen in der Pflanze kann es sich entweder um die Umwandlung selbstproduzierter elektrischer Energie oder von außen zugeführter handeln, ohne daß für die Transformation dadurch ein prinzipieller Unterschied entstände.

1. Die Umwandlung elektrischer in mechanische Energie.

Diese Umwandlung erfolgt vor allem in der Pflanze in den sog. elektroosmotischen und kataphoretischen Erscheinungen. Teilt man eine in einem Gefäß enthaltene Flüssigkeit durch ein poröses Diaphragma, taucht in jeden Teil eine Elektrode und schickt einen elektrischen Strom durch das System, so beobachtet man, daß die Flüssigkeit von der einen Seite des Diaphragmas zur anderen strömt und dort bis zu einer gewissen Höhe steigt, bei der dann der hydrostatische Druck der hinübergewanderten Flüssigkeitsmenge dem Bestreben des elektrischen Stromes, weitere Flüssigkeit zu überführen, das Gleichgewicht hält. Man kann das Diaphragma auch durch ein System von Capillaren oder eine Capillare ersetzen, so daß seine Wirkung also als die eines Systems von Capillaren aufzufassen ist. Die Analogie der geschilderten Erscheinung mit der Osmose, bei der ja auch in einer von zwei durch ein Diaphragma getrennten Flüssigkeiten gleichen Niveaus eine Niveauverschiebung stattfindet, hat ihr den Namen Elektroosmose eingetragen. In den beschriebenen Versuchen ist das Diaphragma unbeweglich, die Flüssigkeit beweglich; den umgekehrten Fall: bewegliches Diaphragma, ruhende Flüssigkeit haben wir vor uns, wenn wir in der Flüssigkeit kolloid- oder grobdisperse feste Teilchen oder Tröpfchen einer nicht mischbaren Flüssigkeit suspendieren. Diese wandern dann im Potentialgefälle, und zwar, sofern sie aus derselben Substanz bestehen wie das ruhende Diaphragma bei der Elektroosmose, zur entgegen-

gesetzten Elektrode wie zu derjenigen, zu der die Flüssigkeit beim festen Diaphragma gewandert wäre. Man nennt diese Erscheinung **Kataphorese** der suspendierten Teilchen. Auf **Elektrosmose** beruhen auch gewisse von **Lemström** beobachtete Erscheinungen, auf die wir in einem späteren Kapitel noch zurückkommen. **Lemström** tauchte eine Capillare in ein Gefäß mit Wasser. Das Wasser stand in leitender Verbindung mit der Erde. Oberhalb der Capillare, durch eine Luftschicht von wechselnder Entfernung vom Wassermeniscus der Capillare getrennt, befand sich eine Metallspitze in leitender Verbindung mit dem negativen Pol einer Influenzmaschine (Abb. 5). Der positive Pol derselben ist geerdet. Wenn die Maschine in Wirksamkeit tritt, so geht also ein elektrischer Strom durch die Spitze, Luft, Capillarenwasser und Wasser im Gefäß zur Erde, und es zeigen sich nach einigen Augenblicken Wassertropfen im oberen Teil der Röhre, wenn deren Innenseite vorher benetzt war. Das Wasser steigt, solange der Strom fließt, dauernd an der Wand hinauf, und nur das durch die Schwerkraft bewirkte Wiederherabsinken verhindert, daß die heraufbeförderte Wassermenge proportional der Zeit zunimmt. Noch bei 75 cm Abstand der Spitze vom Wassermeniscus in der Capillare beobachtete **Lemström** die Tröpfchenbildung, bei noch größerer Entfernung noch ein Heraufkriechen des Wassers an den Glaswänden.

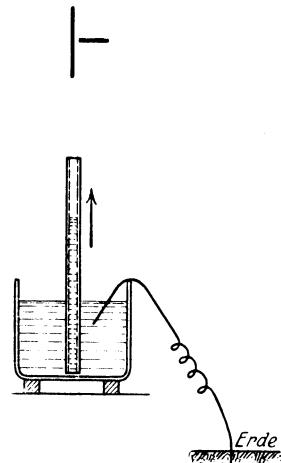


Abb. 5.

Das Auftreten von **Kataphorese** und **Elektrosmose** ist nach dem über die Strömungspotentiale und Potentiale durch fallende Teilchen Gesagten leicht verständlich. Wir haben dort festgestellt, daß zwischen der an einer capillaren Wand bzw. einem festen Teilchen festhaftenden Wandschicht und der an sie grenzenden freibeweglichen Flüssigkeit eine Potentialdifferenz bestehen muß, die sog. elektrokinetische Potentialdifferenz ζ . Es verhalten sich also die freibewegliche Flüssigkeit bzw. die mit der festhaftenden Wasserschicht beladenen **Partikelchen** wie große Ionen, und bei Anlegen einer äußeren EMK müssen sie deshalb wie diese

überführt werden. Die Größenordnung von ζ liegt bei einigen 10^{-2} Volt. Die Richtung von ζ hängt von der Natur des festen Stoffes und der Flüssigkeit ab. Bei schwach sauren festen Stoffen lädt sich die Wandschicht, d. h. die ihnen fest anhaftende Flüssigkeit, meist negativ, die umgebende Flüssigkeit dagegen positiv. Umgekehrt ist die Wandschicht in schwach basischen Stoffen meist positiv. Man kann sich dies durch die Annahme erklären, daß im allgemeinen bei solchen Stoffen das H^+ bzw. OH^- eine größere Lösungstention haben wird als das entsprechende An- bzw. Kation und demgemäß die Wandschicht die Ladung des Ions mit dem geringeren Lösungsdruck annehmen wird. Doch sind die obwaltenden Verhältnisse noch nicht ganz aufgeklärt.

Die Größe und Richtung von ζ wird außer von der Natur der Membran auch von der Natur und Konzentration der Flüssigkeit bestimmt. Ist z. B. die Wandschicht negativ gegen die Flüssigkeit, so läßt sie sich durch positive Ionen mehr oder weniger entladen und umladen, ist sie positiv gegen die Flüssigkeit, so findet die Ent- und Umladung durch negative Ionen statt. Der Punkt, in dem die elektrokinetische Potentialdifferenz den Wert Null erhält, heißt isoelektrischer Punkt. Es handelt sich bei der Ent- und Umladung offenbar um Adsorption der wirksamen Ionen. Besonders einflußreich sind die mehrwertigen Ionen wie Al^{+++} , Ce^{++++} , Th^{++++} , $FeCy^{++++}$ sowie H^+ und OH^- . Die Umladung gelingt vor allem leicht, wenn die Wandsubstanz von einem amphoteren Elektrolyten gebildet wird. So fand I. Loeb, daß Kolloidmembranen von den eben genannten mehrwertigen Kationen nicht umgeladen wurden, daß dagegen diese Umladungen eintraten, nachdem die Membran mit Eiweiß imprägniert war. Die Abhängigkeit von ζ von der Konzentration der in Lösung befindlichen Ionen ist kompliziert, im allgemeinen wächst mit steigender Elektrolytkonzentration ζ bis zu einem Maximum, um bei weiterem Anwachsen der Konzentration wieder zu sinken.

Von der Konzentration der in der Flüssigkeit gelösten Ionen hängen die elektrokinetischen Erscheinungen nicht nur insofern ab, als diese die Größe von ζ beeinflusst, sondern auch insofern, als sie die Dicke der elektrischen Doppelschicht ändert. In hohen Konzentrationen findet man deshalb keine elektrokinetischen Erscheinungen mehr, weil die Dicke der elektrischen Doppelschicht