

Über angebliche Beziehungen zwischen der Salpetersäureassimilation und der Manganabscheidung in der Pflanze

von

Elsa Houtermans.

Aus dem Pflanzenphysiologischen Institute der k. k. Universität in Wien.
Nr. 33 der 2. Folge.

(Mit 2 Tafeln.)

(Vorgelegt in der Sitzung am 20. Juni 1912.)

A. Versuche über Mn-Speicherung.

Acqua¹ machte bei Anlaß von Versuchen über die Einwirkung radioaktiver Körper auf Pflanzen die auffallende Wahrnehmung, daß sich das UrO_2 -Ion des von ihm verwendeten $\text{UO}_2(\text{NO}_3)_2$ stets an bestimmten Stellen niederschlug, die er für die Orte der N-Assimilation hielt.

Um die Richtigkeit dieser Behauptung zu beweisen, führte er eine Reihe ernährungsphysiologischer Versuche aus, in welchen das der Pflanze schädliche UrO_2 durch Mn als Kation des dargebotenen Nitrates ersetzt wurde, welches sich als ein der Pflanze zwar nicht notwendiges, aber in ihr häufig vorkommendes Element, das zudem sehr charakteristische Niederschläge liefert und daher leicht nachweisbar ist, besonders gut zu diesem Zweck eignet.

Auch erhielt er regelmäßige Abscheidungen des Mn in der Wurzel der Pflanzen, denen er Mangannitrat bot, und meinte

¹ C. Acqua, Ricerche sul luogo di utilizzazione dell'azoto dei nitrati nel corpo delle piante. Atti della Reale Accademia dei Lincei, Bd. XIX, Serie V, Seduta del 20 III 1910.

daher, daß der Ort dieser Abscheidung mit dem der Salpetersäureassimilation identisch sei.

Herr Prof. Molisch, dem auf Grund seiner Erfahrungen manche Bedenken gegen die Angabe Acqua's aufgestiegen waren, munterte mich nun auf, Acqua's Angaben zu überprüfen und die Frage der Mn-Speicherung bei höheren Pflanzen zu verfolgen, um auf diese Art vielleicht einen tieferen Einblick in die Art der Aufnahme dieses leicht nachweisbaren Stoffes seitens der Pflanze zu erhalten.

I. Die Speicherung des Mn durch Landpflanzen.

Es wurden die Versuche Acqua's wiederholt, und zwar unter erweiterten und modifizierten Bedingungen, um zu überprüfen, ob die von Acqua gemachten Erfahrungen nicht — mit mehr Recht — auch anders gedeutet werden könnten.

Über den Chemismus der N-Assimilation und Dissimilation im Pflanzenkörper ist zurzeit noch wenig bekannt; man weiß nur, daß er ungleich komplizierter ist als der der CO₂-Assimilation und in Abweichung von dieser kein photo- sondern ein chemosynthetischer Prozeß ist.

Um aber pathologische Wachstumserscheinungen, die von anderen Ursachen, z. B. Hungerzustand herrühren könnten, möglichst auszuschalten, wurde abweichend von Acqua, der destilliertes Wasser verwendete, die in Tabelle I angegebene Dosis der verschiedenen Mn-Salze gewöhnlichem Leitungswasser zugesetzt, welches alle Nährsalze, deren die Pflanze bedarf, gelöst enthält.

Auf diese Weise kann man 2 bis 5 Tage alte Weizen- und Bohnenkeimlinge, die im Dunkeln angekeimt waren, leicht in Konzentrationen ziehen, die von Acqua schon als tödlich angegeben wurden.

Auch vermeidet man dadurch das Umsetzen von Pflanzen aus Knop'scher Nährlösung in destilliertes Wasser, worauf die Pflanze auch ohne Zusatz von Mn-Salzen durch Wachstumsänderungen reagieren würde.

Zu allen Versuchen wurden gleich große, mit ausgekochtem Tüll versehene Gläser verwendet; sie wurden ferner zur Vermeidung der Wirkungen der Laboratoriumsluft unter Glas-

glocken gezogen, die mit Wasser abgesperrt waren, oder im Kalthaus des Institutes ausgeführt, wo der Einfluß der Laboratoriumsluft gleichfalls ausgeschlossen war.

1. Die Mn-Speicherung der Landpflanzen ist unabhängig vom Lichte.

Tabelle I.

a) Im Lichte.

Zusatz an Mn-Salz	Keimlinge	Dauer des Versuches	Resultat
Mn(NO ₃) ₂ 0·30/0 ..	<i>Triticum vulgare</i>	6 Tage	Schwärzung der Wurzel
Mn(NO ₃) ₂ 0·150/0 ..		12 »	» » »
Kontrollversuch		12 »	Keine Schwärzung
Mn(NO ₃) ₂ 0·050/0 ..	<i>Phaseolus multiflorus</i>	8 Tage	Schwärzung der Wurzel
Mn(NO ₃) ₂ 0·0250/0 ..		10 »	Schwächere Schwärzung
Kontrollversuch		10 »	Keine Schwärzung

Tabelle II.

b) In der Dunkelheit.

Zusatz an Mn-Salz	Keimlinge	Dauer des Versuches	Resultat
Mn(NO ₃) ₂ 0·30/0 ..	<i>Triticum vulgare</i>	6 Tage	Schwärzung der Wurzel
Mn(NO ₃) ₂ 0·150/0 ..		12 »	» » »
Kontrollversuch		12 »	Keine Schwärzung
Mn(NO ₃) ₂ 0·050/0 ..	<i>Phaseolus multiflorus</i>	8 Tage	Schwärzung
Mn(NO ₃) ₂ 0·0250/0 ..		10 »	»
Kontrollversuch		10 »	Keine Schwärzung

Hier ist also die Wurzelschwärzung an Pflanzen, die in der Dunkelheit aufwuchsen, gleichfalls aufgetreten.

a) Makroskopisch. Die Schwärzung ist makroskopisch sichtbar und zwar an allen untergetauchten Wurzelpartien; manchesmal, besonders bei tiefer eingetauchten Pflanzen, zeigten auch das Hypokotyl und die basalen Partien der Blätter (bei *Triticum*) Schwärzung.

Die Weizenwurzeln erscheinen nicht gleichmäßig geschwärzt; zuerst wird die Partie ergriffen, an welcher sich sonst die Wurzelhaare befinden. Die Wurzeln zeigen oft zwischen zwei oder mehreren schwarzen Stellen graue oder grauweiße Zonen, die aber bei längerer Versuchsdauer nachdunkeln.

Da aber häufig erkrankte und absterbende Zellen eine derartige Farbe annehmen, mußte zunächst erwiesen werden, ob die Braunfärbung nicht einfach eine pathologische Erscheinung und keine Mn-Speicherung sei.

Da das hier bereits in unlöslicher Form abgeschiedene Mn mit der von Goessl¹ in die Mikrochemie eingeführten Reaktion nicht nachgewiesen werden konnte, mußte dieser Nachweis durch Schmelze des Pflanzenobjektes mit Na_2CO_3 und KNO_3 erbracht werden.

Es wurde zu diesem Zwecke die Epidermis mit den zunächst liegenden Partien durch Abschaben mit dem Messer, so weit dies möglich war, entfernt, um dem Einwande zu begegnen, es handle sich um äußerlich aufsitzende Mn-Teilchen.

Hierauf wurden Längsschnitte durch die bloßgelegten Gewebe gemacht und diese auf Glimmerplättchen mit KNO_3 und Na_2CO_3 (in möglichst konzentrierter wässriger Lösung) wiederholt betupft und eintrocknen gelassen.

Die Schmelze zeigte sich dunkelgrün gefärbt, während die Kontrollversuchen entnommenen Schnitte keine oder eine kaum merkliche Grünfärbung aufwiesen, die von den in Bohnen stets vorkommenden minimalen Mengen Mn herrührte.

β) Mikroskopisch. Auch der mikroskopische Befund stimmt ganz mit dem Acqua's überein.

¹ J. Goessl, Über das Vorkommen des Mn in der Pflanze und über seinen Einfluß auf Schimmelpilze. 1905, Beihefte zum botan. Zentralblatt, Bd. XVIII, p. 119 bis 132.

Die Wurzelquerschnitte von Weizen zeigen eine stark gebräunte Epidermis, auch viele Zellen des Rindenparenchyms erscheinen gebräunt (vgl. Fig. 2).

Die Gefäßbündel, die hier von einer Scheide umgeben sind, sind vollkommen ungeschwärzt. Besonders geschwärzt oder gebräunt erscheinen dagegen die Zellwände des Rindenparenchyms (vergl. Fig. 2).

Die Schnitte durch die Wurzel der Bohnen gaben ein wesentlich anderes Bild. Hier war die Epidermis und die daran grenzende Schichte stark gebräunt, ebenso — außer es wurden ganz schwache Konzentrationen angewendet — auch sämtliche verholzten Elemente der Gefäßbündel, die hier von keiner Scheide umgeben sind, also die Zellwände des Xylems, des Phloems und Cambiums und auch die Sklerenchymzellen erschienen gebräunt.

Das Rindenparenchym zeigte selten schwache oder keine Bräunung. War durch irgend einen Zufall die Wurzel verletzt, so zeigten sich die Bräunungserscheinungen an den Berührungstellen mit der Flüssigkeit.

Selbst in schwachen Konzentrationen, bei welchen eine makroskopische Bräunung der Wurzelpartien nicht mehr auftrat, waren die Wurzelhauben stark gebräunt.

Mit der Tatsache, daß es sich hier um Mn-Speicherung und nicht um pathologische Bräunung aus anderen Gründen handelt, ist aber noch nicht erwiesen, daß die Abscheidung des Mn eine Folge des Nitratverbrauches sei.

2. Die Mn-Speicherung ist unabhängig von dem mit dem Mn verbundenen Säureion.

Wäre sie eine Folgeerscheinung der N-Assimilation, so würde die Bräunung wohl nicht dort auftreten, wo das Mn-Kation an ein für die Pflanze gleichgültiges, beziehungsweise sogar schädliches Säureion gebunden ist, um so mehr, wenn das Nitrat gleichzeitig in anderer Form geboten wird.

Um gleiche Versuchsbedingungen bezüglich des osmotischen Druckes bei Benützung anderer Mn-Salze zu erhalten, wurden von diesen Salzen Lösungen verwendet, die den

verwendeten $Mn(NO_3)_2$ -Salzen isotonisch waren, mit Ausnahme jener Salze, die in Wasser sehr schlecht löslich sind, wie Mn-Phosphat oder Mn-Carbonat und Mn-Oxalat. Diese wurden nur bis zur Sättigung zugesetzt.

Es beziehen sich also die Prozentangaben der folgenden Tabellen auf eine der angegebenen $Mn(NO_3)_2$ -Lösung isosmotische Prozentmenge.

Tabelle III A.

Art des Zusatzes an Mn-Salzen. Isotonisch dem $Mn(NO_3)_2$ -Salz	Art der Keimlinge	Dauer des Versuches	Resultat
I.			
Mn-Oxalat nach Löslichkeit	<i>Phaseolus vulgaris</i>	1./VI. bis 8./VI.	Starke Schwärzung der Wurzel
Mn-Acetat 0·25 0/0		1./VI. bis 8./VI.	Schwärzung
Mn-Salicylat 0·10 0/0		1./VI. bis 8./VI.	Schwärzung
$Mn(NO_3)_2$ 0·25 0/0		1./VI. bis 8./VI.	Schwärzung
Kontrollversuch		1./VI. bis 8./VI.	Keine
II.			
$MnCl_2$ 0·30 0/0	<i>Phaseolus vulgaris</i>	26./V. bis 2./VI.	Starke Schwärzung
$MnSO_4$ 0·30 0/0		26./V. bis 2./VI.	Starke Schwärzung und späteres Zugrundegehen der Pflanze
Kontrollversuch		26./V. bis 2./VI.	Keine

Tabelle III B.

Zusatz an Mn(NO ₃) ₂ isotoni- schen Mn-Salzen	Art der Keimlinge	Dauer des Ver- suches	Resultat
I.			
Mn-Acetat 0·30/0	<i>Triticum vulgare</i>	1./VI. bis 8./VI.	Schwärzung
Mn-Salicylat 0·30/0		1./VI. bis 8./VI.	Eingegangen
Mn-Oxalat nach Löslichkeit		1./VI. bis 8./VI.	Starke Schwärzung
MnCl ₂ 0·30/0		1./VI. bis 8./VI.	Starke Schwärzung
MnSO ₄ 0·50/0		26./V. bis 2./VI.	Starke Schwärzung
Kontrollversuch		26./V. bis 2./VI.	Keine
II.			
Zusatz an nicht isotonischen Salzen	Art der Keimlinge	Dauer des Ver- suches	Resultat
Mn-Tannicum 0·30/0	<i>Triticum vulgare</i>	8 Tage	Keine Schwärzung
Mn-Ferrocitricum 0·30/0		8 Tage	Keine Schwärzung
Mn-Phospholactat 0·30/0		8 Tage	Schwärzung
Kontrollversuch		8 Tage	Keine

Aus diesen Versuchen geht hervor, daß sich die Mn-Ablagerungen in den Wurzeln auch bei Zusatz von anderen, selbst für die Pflanze schädlichen Verbindungen, wie bei Mn-Oxalat, und zwar bei einzelnen Versuchen sogar stärker

bilden wie bei den gleichzeitig und unter gleichen Bedingungen unternommenen Versuchen mit $\text{Mn}(\text{NO}_3)_2$.

Auch wurde abweichend von *Acqua* konstatiert, daß Weizenkeimlinge sich auch bei Zusatz organischer Mn-Salze und anorganischer Salze starker Säuren schwärzen; dabei erwiesen sich die Weizen- viel widerstandsfähiger als die Bohnenkeimlinge, die meist schon am zweiten oder dritten Tage Schwärzungen, am Schlusse des Experimentes Schädigungen aufwiesen.

Der mikroskopische Befund sämtlicher Pflanzen stimmt mit dem oben beschriebenen vollkommen überein; bei Anwendung stärkerer Konzentrationen organischer Salze hatten die Wurzeln meist viel geringere Länge und Durchmesser; viele waren gekrümmt und verkümmert.

3. Die Mn-Speicherung findet auch statt, wenn Mn an ein gleichgültiges oder schädliches Anion gebunden ist, das Nitrat aber an ein für die Pflanze notwendiges Kation.

Es wurden ferner Versuche gemacht, in welchen das Mn zu einer normalen Knop'schen Nährlösung zugesetzt wurde. Hier wurde das Nitrat mit einem für die Pflanze erforderlichen Kation geboten, das Mn hingegen als Chlorid, Sulfat, beziehungsweise Acetat, Oxalat und Salicylat. Es ergab sich dabei, daß die Pflanzen, in Knop'sche Nährlösung gebracht, viel größere Mn-Konzentrationen ertrugen als bei Zusatz des Mn zu bloßem Leitungswasser, was zum Teil auf die bessere Ernährung, zum Teil darauf zurückzuführen sein mag, daß die Mn-Salze starker Säuren von den stärkeren Basen der Nährsalze aus ihren Verbindungen getrieben werden und das Mn sich als schwer lösliches MnHPO_4 oder $\text{Mn}_3(\text{PO}_4)_2$ am Boden der Versuchsgläser niederschlägt.

Vielleicht ist es diesem Umstande zuzuschreiben, daß *Acqua* an Weizenkeimlingen bei Verwendung von MnCl_2 , MnSO_4 etc. keinerlei Schwärzung nachweisen konnte.

Versuch I mit *Phaseolus multiflorus*.

Dauer 8 Tage.

Zusatz an Mn-Salzen zur Knop'schen Lösung	Resultat
0·1% MnCl ₂	Bräunung der Wurzeln, aber schwächer als im entsprechenden Versuch von 0·1% MnCl ₂ + Leitungswasser, Blätter schön grün.
Kontrollversuch	Wurzeln weiß, aber nicht stärker entwickelt als in Versuch I. Laubteile normal.
0·2% MnCl ₂	Bräunung der Wurzeln, besonders an der Grenzzone zwischen Wasser und Luft, grüne Teile nicht geschädigt, weniger Wurzelhaare als an der normalen Pflanze.
Kontrollversuch	Wurzeln weiß, in der Länge nicht größer als bei Versuch III, aber längere und mehr Wurzelhaare.

Bei Zusatz von 0·3% Mn-Oxalat, Acetat oder Salicylat zu einer normalen Knop'schen Nährlösung zeigte sich regelmäßig auftretende Schwärzung.

Versuch II mit *Phaseolus multiflorus* in Knop'scher Nährlösung.

Zusatz an Mn-Salz zur Knop'schen Lösung	Dauer des Versuches	Resultat
0·3% Mn-Acetat	5./IX. bis 12./IX.	Schwärzung der Wurzel
Mn(COO) ₂ nach Löslichkeit	5./IX. bis 12./IX.	Schwärzung
MnCl ₂ 0·3%	5./IX. bis 12./IX.	Starke Schwärzung
Mn-Salicylat 0·3%	5./IX. bis 12./IX.	Starke Schwärzung
Kontrollversuch	5./IX. bis 12./IX.	Keine Schwärzung

Versuch III mit *Triticum vulgare* in Knop'scher Nähr-
lösung.

Zusatz an Mn-Salz zur Knop'schen Lösung	Dauer des Versuches	Resultat
Mn Cl ₂ 0·5 0/0	5./IX. bis 12./IX.	Schwärzung
Mn-Salicylat 0·5 0/0	5./IX. bis 12./IX.	Eingegangen
Mn-Acetat 0·5 0/0	5./IX. bis 12./IX.	Schwärzung
Mn-Oxalat	5./IX. bis 12./IX.	Schwache Bräunung

Dies kann als zwingender Beweis dafür gelten, daß die Niederschläge des Mn in der Wurzel mit der N-Assimilation nichts zu tun haben.

Am Ende seiner Abhandlung bemerkt *Acqua*, daß vielleicht die von Molisch¹ über die lokale Speicherung von Mn in den Epidermiszellen von Wasserpflanzen im Lichte mitgeteilten Versuchsergebnisse in irgendeinem Zusammenhang stehen könnten mit seinen eigenen. Ein solcher Zusammenhang besteht, wie schon aus der Lektüre der beiden Arbeiten hervorgeht, gewiß nicht, um so weniger, da die Versuche von Molisch mit einer großen Reihe von Mn-Salzen völlig übereinstimmend ergaben, daß die Mn-Ablagerung nur im Lichte stattfand; zufällig war Mn(NO₃)₂ nicht unter den verwendeten Salzen. Wäre nun die Vermutung eines Zusammenhanges zwischen den Befunden von Molisch und *Acqua* richtig, so müßte gerade dieses Salz abweichend von den übrigen auch in der Dunkelheit Niederschläge in den Epidermiszellenwänden der Wasserpflanzen geben. Es wäre ja dann die Mn-Ablagerung nach *Acqua* auf die N-Assimilation zurückzuführen, die, wie Zaleski,² Susuki³ und Godlewski⁴ nachweisen

¹ H. Molisch, Über lokale Membranfärbung durch Mn-Verbindungen bei einigen Wasserpflanzen. Diese Sitzungsberichte, Bd. CXVIII, Abt. I, November 1909.

² W. Zaleski, Aufbau der Eiweißstoffe in den Pflanzen. Ber. der Deutschen botan. Gesellsch., Bd. XXV, Heft VII (1907).

³ U. Susuki, Über die Assimilation der Nitrate in der Dunkelheit durch Phanerogamen. Botan. Zentralblatt, Jahrg. XIX, Bd. 75, p. 289, 1898.

⁴ E. Godlewski, Zur Kenntnis der Eiweißbildung in den Pflanzen. Bullet. de l'Acad. des sciences de Cracovie, 1903. Séance du 6 Juin.

konnten, wenn auch langsamer, auch in der Dunkelheit vor sich geht.

II. Versuche mit Wasserpflanzen.

Es wurden nun, um Acqua's Vermutung zu überprüfen, Gläser mit 500 cm^3 Inhalt mit gewöhnlichem Leitungswasser angefüllt, mit von Algen gut gereinigten *Elodea*-Sprossen gleicher Größe besetzt und unter Zusatz der in der nachfolgenden Tabelle angegebenen Menge von Mn-Salzen dem starken diffusen Licht ausgesetzt; gleichzeitig wurden ebenso viele *Elodea*-Sprosse unter ganz gleichen Bedingungen, aber unter Dunkelsturz kultiviert.

Tabelle IV.

Elodea canadensis.

a) Im Lichte.

Zusatz zum Leitungswasser	Beginn	Ende	Manganeinlagerung in der Epidermis
	des Versuches		
MnCl_2 0·050/0	11./III.	28./IV.	Sehr intensiv
Mn-Tartrat 0·0150/0	11./III.	28./IV.	Sehr intensiv
$\text{Mn}_3(\text{PO}_4)_2$ bis zur Sättigung	11./III.	5./V.	Schwach
$\text{Mn}(\text{NO}_3)_2$ 0·0150/0	11./III.	5./V.	Sehr intensiv
$\text{Mn}(\text{NO}_3)_2$ 0·050/0	11./III.	28./IV.	Sehr intensiv bis zur Schwärzung der ganzen Pflanze
Kontrollversuch	11./III.	30./IV.	Keine

Elodea canadensis.

b) Im Dunkeln.

Zusatz zum Leitungswasser	Anfang	Ende	Manganeinlagerung
	des Versuches		
Mn ₃ (PO ₄) ₂ bis zur Sättigung	11./III.	5./V.	Keine
Mn-Tartrat 0·015 0/0	11./III.	28./IV.	»
MnCl ₂ 0·05 0/0	11./III.	28./IV.	»
Mn(NO ₃) ₂ 0·05 0/0	11./III.	28./IV.	»
Mn(NO ₃) ₂ 0·015 0/0	11./III.	5./IV.	»
Kontrollversuch	—	—	»

Es stimmen somit zunächst die Versuche mit Mn(NO₃)₂ völlig überein mit den von Molisch gewonnenen Versuchsergebnissen. Die Einlagerung von Mn fand nur im Lichte statt und auch mit Hilfe von mikrochemischen Reagentien — es wurde das von Goessl angewendete NH₄NaHPO₄+4H₂O verwendet — konnte eine wesentliche Steigerung der Mn-Aufnahme gegenüber anderen Mn-Salzen nicht bemerkt werden.

Da aber das Mn(NO₃)₂ in seiner Wirkung mit den anderen Mn-Salzen ganz übereinstimmt, erscheint die Vermutung von Molisch, der in der eigenartig in der äußeren Wand der Epidermis lokalisierten Absonderung des Mn ein Analogon der Kalkinkrustation erblickt, die vielleicht durch eine Alkaliabsonderung der Pflanze hervorgerufen wird oder vielleicht auch im Zusammenhange mit der CO₂-Assimilation steht, viel besser fundiert als die von Acqua angeführte.

III. Versuche über die Giftwirkung des Mn.

Nachdem die vorhergehenden Versuche die Unabhängigkeit der Mn-Absonderung von der N-Assimilation erwiesen haben, soll nun durch eine weitere Reihe von Versuchen gezeigt werden, daß das Mn zu den Giftstoffen gehört, welche in sehr mäßiger Konzentration als Reiz, in höherer Konzentration aber wachstumshemmend wirken.

Die im Wasser gelösten Mn-Salze werden von den Wurzeln mit dem Wasser aufgenommen; die Pflanze schützt sich gegen den sie schädigenden Stoff dadurch, daß sie das Mn in unlöslicher Form in der Epidermis abscheidet.

Chemisch könnte man sich diesen Prozeß vielleicht so vorstellen, daß die von der Pflanze zugleich mit dem Leitungswasser aus diesem aufgenommenen stärkeren Basen das Mn aus seinen Salzen verdrängen.

Da sich nach den Theorien von Palladin,¹ Chodat und Bach im Pflanzenkörper stets Peroxydasen vorfinden, die aus Enzymen und peroxydartigen O-Überträgern bestehen, könnte man sich vorstellen, daß das Mn dann durch diese möglicherweise weiter zu Mn_3O_4 und MnO_2 oxydiert wird, in welcher Form es sich dann niederschlägt.

Für die Annahme, daß die Gefäßbündelschutzscheide einen Schutzwall gegen giftige Substanzen bilde, spricht auch die Tatsache, daß Bohnen, welche keine Gefäßbündelscheide besitzen, von Mn mehr geschädigt werden als der mit Gefäßbündelschutzscheide versehene Weizen.

1. Die innere Endodermis als chemisches Filter und Schutz gegen die Giftwirkung des Mn.

Die Tatsache, daß das Gefäßbündel stets ungeschwärzt, also ungeschädigt ist, spricht dafür, daß in den Wänden der Endodermis Stoffe vorkommen, welche den Durchtritt schädigender Substanzen hindern, so daß die Scheide nicht nur in mechanischer, sondern auch in chemischer Beziehung einen Schutz des Gefäßbündels bildet.

¹ W. Palladin, Über das Wesen der Pflanzenatmung. Biochem. Zeitschrift, Bd. 18, 1. und 2. Heft (1909). — R. Chodat und A. Bach, Untersuchungen über die Rolle der Peroxyde in der Chemie der lebenden Zelle. Zerlegung der sogenannten Oxydasen in Oxygenasen und Peroxydasen. Ber. der Deutschen botan. Gesellsch., Bd. XXXVI, Heft 3. Untersuchungen über die Rolle der Peroxyde in der Chemie der lebenden Zelle etc. Ebenda, Bd. XXXVII, Heft 10. Recherches sur les ferments oxydants. Extrait des Archives des sciences physiques et naturelles, Mai 1904, IV période, tome XVII, p. 477—510.

In Übereinstimmung hiermit ergab sich folgendes:

Tabelle V.

Keimlinge	Gefäßbündelscheide	Verwendetes Salz	Resultat
<i>Hordeum vulgare</i> ..	Vorhanden	Mn Cl ₂	Nur der Rindenzylinder gebräunt, jedoch das Gefäßbündel Mn-frei.
<i>Bromus</i>			
<i>Lolium</i>			
<i>Zea Mays</i>			
<i>Avena sativa</i>			
<i>Panicum miliaceum</i>			
<i>Vicia sativa</i>	Nicht vorhanden	Mn Cl ₂	Gefäßbündel gebräunt.
<i>Secale cereale</i>	Vorhanden	Mn(NO ₃) ₂	Nur der Rindenzylinder gebräunt, jedoch das Gefäßbündel Mn-frei.
<i>Triticum vulgare</i> ...	Vorhanden	Mn Cl ₂	Nur der Rindenzylinder gebräunt, jedoch das Gefäßbündel Mn-frei.

Andere Pflanzen scheinen im Epiblem oder in der unmittelbar darunter liegenden äußeren Endodermis ein chemisches Filter zu besitzen; so konnte bei *Lilium candidum*, bei verschiedenen Orchideen, wie *Maxillaria mirabilis*, *Cyrtochylum* sp. und *Sarcanthus rostratus*, bei *Piper macrophyllum*, ferner bei jungen Wurzeln von *Iris germanica*, bei welchen noch keine verdickte innere Endodermis vorhanden war, das Eindringen der Mn-Salze über die zweite Zellreihe niemals beobachtet werden.

Die Stärke der Konzentration der verwendeten Mn-Lösung ist von wesentlichem Einfluß auf das Bild der Schwärzung. Mit zunehmender Schwärzung trat auch Schädigung, beziehungsweise Tod der Pflanzen auf.

2. Wirkung verschiedener Konzentrationen des Mn.

Dagegen wirkt Mn in ganz kleinen Quantitäten, wie schon von Loew¹ und dessen Schule für Phanerogamen, von

¹ O. Loew, Die chemische Energie der lebenden Pflanzen. Stuttgart 1906.
— O. Loew und S. Sawa, On the action of Manganese compounds on plants. — O. Loew, K. Aso und S. Sawa, Wirkung der Manganverbindungen auf Pflanzen. Flora, Bd. 91 (1902), p. 264.

Raulin¹ für Pilze festgestellt wurde, als Stimulans. Die Pflanzen sind besser entwickelt als die Kontrollpflanzen, doch zeigen sich an den Blättern der Mn-Bohnen häufig gelbe Flecke.

Tabelle VI A.

Wachstumsförderung durch geringe, Wachstumshemmung durch höhere Mn-Konzentration; Aufhören des Wachstums bei hohen Mn-Konzentrationen.

a) Versuch mit *Phaseolus multiflorus*.

Nummer	Prozent	Salze	Dauer des Versuches	Habitusbild
I	0·01	Mn(NO ₃) ₂	8 Tage	Üppiger wie normale Pflanzen.
II	0·02	Mn(NO ₃) ₂	8 Tage	Die Pflanzen sind höher und auch im Wurzelsystem entwickelter als die Kontrollpflanzen; nur die Wurzelhauben leicht gebräunt.
III	0·04	Mn(NO ₃) ₂	8 Tage	Die Pflanzen sind höher und auch im Wurzelsystem entwickelter als die Kontrollpflanzen, auch die Hauptwurzel leicht gebräunt. Blätter zeigen nach 2 Tagen gelbe Flecken.
IV	0·2	Mn(NO ₃) ₂	6 Tage	Keine Nebenwurzeln, wenig oder keine Wurzelhaare, die Hauptwurzeln gebräunt und brüchig, Hypo- und Epikotyl stellenweise geschwärzt, sehr schlecht entwickeltes Laub.
V	0·4	Mn(NO ₃) ₂	6 Tage	Ganz verkümmert, die Pflanzen gehen nach 3 bis 5 Tagen ganz ein.

Die Pflanzen des Kontrollversuches mit NaNO₃ in derselben Konzentration wie bei den Versuchen I, II und III, waren normal entwickelt; keine Schwärzung. Keimpflanzen weniger lang als in den Mn-Versuchen.

Im Kontrollversuch IV und V waren die Pflanzen zwar bedeutend schwächer entwickelt als in dem Kontrollversuche mit reinem Leitungswasser; sie erreichten aber im allgemeinen die zwei- und dreifache Größe der Manganpflanzen.

¹ J. Raulin, Annales des sciences natur. botanique, 1869, Bd. 11, Serie V.

Tabelle VI B.

b) Versuche mit *Triticum*.

Nummer	Prozent	Salze	Dauer des Versuches	Habitusbild
I	0·04	Mn(NO ₃) ₂	6 Tage	Normal entwickelt, Wurzeln nicht geschwärzt, reichlich Wurzelhaare; gleicht dem Kontrollversuche.
II	0·3	Mn(NO ₃) ₂	6 Tage	Schwärzung der Wurzeln, der grüne Teil der Pflanze scheint nicht geschädigt, aber weniger Wurzelhaare werden gebildet, das Wurzelsystem viel kleiner, weniger verzweigt, die nicht eintauchenden Wurzeln weiß.
III	0·5	Mn(NO ₃) ₂	6 Tage	Wurzelsystem sehr klein, ganz geschwärzt, keine Wurzelhaare, auch grüne Teile geschädigt.
IV	0·1	MnCl ₂ Isonisch mit der in Prozenten angegebenen Menge Mn(NO ₃) ₂	6 Tage	Wurzeln leicht gebräunt, besonders die älteren Wurzelpartien; grüne Pflanzenteile nicht geschädigt.
V	0·3	MnCl ₂ Isonisch mit der in Prozenten angegebenen Menge Mn(NO ₃) ₂	6 Tage	Normal entwickelt, Wurzeln nicht geschwärzt, reichlich Wurzelhaare, gleicht dem Kontrollversuche.
VI	0·5	MnCl ₂ Isonisch mit der in Prozenten angegebenen Menge Mn(NO ₃) ₂	6 Tage	Schwärzung der Wurzeln, der grüne Teil der Pflanze scheint nicht geschädigt, aber weniger Wurzelhaare werden gebildet, das Wurzelsystem viel kleiner, weniger verzweigt, die nicht eintauchenden Wurzeln weiß.

In den Kontrollversuchen mit NaNO₃ in gleicher Konzentration wie die der oben angegebenen Mn-Salze stehen die Keimlinge durchwegs bedeutend höher und sind nicht geschwärzt, das Wurzelsystem ist normal entwickelt.

Tabelle VI C.

Verwendet wurden gleich alte Weizenpflänzchen.

	Knop'sche Nähr-lösung	Knop'sche Nährlösung			
		+0.01% MnCl ₂	+0.02% MnCl ₂	+0.05% MnCl ₂	+0.15% MnCl ₂
Länge der Stengel, Mittelwert	16.6 cm	18.03 cm	20.01 cm	19 cm	14.63 cm

Versuch IV mit *Phaseolus multiflorus*.

In Knop'scher Nährlösung waren die Pflanzen normal entwickelt; bei Zusatz von 0.2% und 0.5% MnCl₂ trat Schwärzung der Wurzel, Zerplatzen der Stengel und Reduktion des Laubes, ähnlich wie bei den in Laboratoriumsluft gezogenen Pflanzen auf.

Zum Kontrollversuch war das Cl als MgCl₂ zugesetzt worden; hier trat keine Schwärzung auf.

Analoge Resultate ergaben Messungen an Keimlingen von *Triticum*, die in Leitungswasser mit isotonischen NaCl-, KCl- und MnCl₂-Lösungen versetzt worden waren.

Versuch V mit *Triticum vulgare*.

Prozent	MnCl ₂	NaCl	KCl	Leitungswasser (rein)
	im Mittel			
0.01	21 cm	19.9 cm	22.3 cm	16.9 cm
0.02	17.2	20.9	21.7	—
0.05	17.52	18.4	20.9	—

Es nimmt das Mn in seiner Wirkung also bei schwacher Konzentration eine Mittelstellung zwischen Kochsalz und KCl

ein, aber schon bei einer Konzentration von 0·02% wirkt es schädigend.

Verglichen mit Kontrollpflanzen in reinem Leitungswasser sind die Pflanzen der Mn-Lösungen aber noch immer bedeutend besser entwickelt.

Es verhielten sich hierbei die mit MnCl_2 behandelten Pflanzen genau so wie die mit $\text{Mn}(\text{NO}_3)_2$ versetzten, sowohl in makro- als in mikroskopischer Beziehung.

3. Verschlechterung der Lebensbedingungen erhöht die Giftwirkung des Mn.

Für die Ansicht, daß es sich hier um Vergiftungserscheinungen handelt, spricht auch die Tatsache, daß die gleichen Schädigungen bei schwächeren Konzentrationen auftreten, wenn man auch die sonstigen Lebensbedingungen der Pflanzen, z. B. durch Kultur in der Dunkelheit etc., verschlechtert.

Hier treten außerdem ganz analoge Vergiftungserscheinungen auf, wie sie die Pflanzen zeigen, die in Laboratoriumsluft kultiviert wurden, nämlich Verdickung und Platzen der Stengel und minimale Ausbildung des Laubes.

Versuch VI.

Phaseolus multiflorus im Lichte.

Dauer des Versuches 6 Tage.

Prozent	Salzzusatz	Resultat
0·01	MnCl_2	Wie normal.
0·04	MnCl_2	Leichte Schädigung.
0·2	MnCl_2	Stark geschädigt, besonders in den unteren eingetauchten Teilen.
0·3	MnCl_2	Starke Schädigung, keine Wurzelhaarbildung, keine Nebenwurzeln.

Kontrollversuch: Normal entwickelte Pflanzen.

Phaseolus multiflorus im Dunkeln.

Dauer des Versuches 6 Tage.

Prozent	Salzzusatz	Resultat
0·01	Mn Cl ₂	Nur die Wurzelhaube gebräunt.
0·04	Mn Cl ₂	Schwärzung der Wurzeln viel stärker als im Lichtversuch.
0·2	Mn Cl ₂	Ganz verkrümmte Wurzeln, keine Nebenwurzeln, keine Wurzelhaare, schwer geschädigt auch in den oberirdischen Teilen.
0·3	Mn Cl ₂	Eingegangen.

Kontrollversuch: Normal etiolierte Pflanzen.

Versuch VII.

Vermindert man die Transpiration von in Wasserkulturen gezogenen Bohnenkeimlingen, so erfolgt die Schwärzung der Wurzeln unter sonst gleichen Bedingungen langsamer und nicht so intensiv.

a) Fünf angekeimte Pflänzchen von *Phaseolus multiflorus* wurden im Lichte in Leitungswasser gezogen, dem 0·3% MnCl₂ zugesetzt worden waren. Die Pflanzen wurden mit einer großen Glasglocke bedeckt und diese mit Wasser abgesperrt. Die Glocken wurden während der Versuchsdauer täglich zweimal abgehoben, um einen Luftwechsel zu ermöglichen.

b) Keimlinge von *Phaseolus multiflorus* wurden unter denselben Bedingungen aufgestellt, jedoch die Glocken nicht mit Wasser abgesperrt, sondern mit Schälchen mit Schwefelsäure versehen, die den durch Transpiration entstandenen Wasserdampf absorbierten.

Die Pflanzen des Versuches *b* zeigten die Schwärzungserscheinungen um 1½ Tage früher wie die Pflanzen vom Versuch *a* und gingen auch früher ein.

IV. Die Mn-Speicherung tritt nur bei lebenden Pflanzen auf.

Trotzdem der Zusatz von Mn-Salzen in höheren Konzentrationen die Pflanzen schwächt und zum Tode der Pflanzen

führt, tritt die Bräunung der untergetauchten Partien — auszunehmen ist das weiter unten erwähnte KMnO_4 — doch nur an lebenden, nie an toten Pflanzen auf.

Versuch VIII.

Mit Manganosalzen.

Es wurden Keimlinge von *Triticum vulgare* verwendet, die in Leitungswasser mit einem 0·3 prozentigen Zusatz von $\text{Mn}(\text{NO}_3)_2$ oder MnCl_2 gezogen wurden. Bei partiell getöteten Wurzeln wurden die getöteten Wurzeln durch Fäden kenntlich gemacht.

Art der Keimlinge	Wurzel lebend	Wurzel getötet mit siedendem Wasser	Einzelne Wurzelfasern getötet mit siedendem Wasser	Wurzel getötet mit 96 prozentigem Alkohol	Kontrollversuch mit reinem Hochquellenwasser
<i>Phaseolus multiflorus</i>	Schwärzung	Keine Schwärzung	Nur die lebenden W. geschwärzt	Keine Schwärzung	Keine Schwärzung
<i>Hordeum vulgare</i>	Schwärzung	Keine Schwärzung	Nur die lebenden W. geschwärzt	Keine Schwärzung	Keine Schwärzung
<i>Zea Mays</i>	Leichte Bräunung	Keine Schwärzung	Leichte Bräunung der lebenden Wurzeln	Keine Schwärzung	Keine Schwärzung
<i>Triticum vulgare</i>	Schwärzung	Keine Schwärzung	Nur die lebenden W. geschwärzt	Keine Schwärzung	Keine Schwärzung

Es waren also stets nur die lebenden Wurzeln gebräunt. Nun könnte das Weißbleiben der Wurzeln entweder dadurch erklärt werden, daß die tote Wurzel nicht mehr die Fähigkeit hat, das Mn aufzunehmen oder daß sie die Fähigkeit verloren hat, dasselbe zu oxydieren.

Zum Zwecke der näheren Untersuchung wurden die toten Wurzeln gut abgespült und mit Kalisalpeter und Soda geschmolzen. Die Schmelze zeigte stark grüne Färbung.

Zum mikroskopischen Nachweise wurden die Wurzeln mit $\text{Na}_2\text{HPO}_4 + 12\text{H}_2\text{O}$ in alkoholischer Lösung auf Mn untersucht. Beide Versuche ergaben positive Resultate.

Es war also Mn aufgenommen, aber nicht oxydiert worden. Diese Tatsache steht wieder in Übereinstimmung mit den Auffassungen von Palladin,¹ Chodat und Bach² und läßt sich einfach dahin deuten, daß die zur Oxydation nötigen Oxydasen und Peroxyde durch Erhitzen oder Behandlung mit Alkohol ausgefällt und zerstört wurden und daher die Reaktion nicht mehr einzuleiten imstande waren.

V. Die Wirkung von KMnO_4 auf die lebende und tote Pflanze.

In den vorhergehenden Fällen könnte man mit einiger Berechtigung annehmen, daß die Mn-Speicherung nur deshalb stattfindet, weil die Pflanze das mit demselben verbundene Anion zu ihrem Aufbau benötige, obgleich diese Annahme bei Mn-Salicylat und -Oxalat gewiß unwahrscheinlich klingt; deshalb wurde der Pflanze das Mn als Anion in Form von KMnO_4 geboten.

Die Wirkung war der der übrigen Salze vollkommen analog, nur mußten, da das KMnO_4 überaus giftig ist, viel niedrigere Konzentrationen angewendet werden.

Versuch IX mit *Phaseolus multiflorus*.

Dauer des Versuches 8 Tage.

Menge des KMnO_4	Resultat
0·00078‰	Schwärzung, starke Schädigung.
0·000012‰	Keine Schwärzung, außer an den Wurzelhauben; die nicht eingetauchten Teile und Blätter wuchsen normal.
Kontrollversuch	Keine Schwärzung.

Versuch X.

I. *Phaseolus multiflorus* wurde in 500 cm^3 Leitungswasser kultiviert, dem 5 cm^3 einer 0·001prozentigen KMnO_4 -Lösung zugesetzt wurden. Die Bohnen zeigten zwar an der Wurzel-

¹ Palladin, l. c.

² Chodat und Bach, l. c.

haube leichte Bräunung, gediehen aber besser wie die gleich alten Kontrollpflanzen.

II. *Phaseolus multiflorus* wurde in 500 cm^3 Leitungswasser kultiviert, dem 50 cm^3 einer 0.1prozentigen KMnO_4 -Lösung zugefügt wurden. Die Bohnen verhielten sich genau so wie die übrigen in Mn-Salzen kultivierten Pflanzen.

III. *Triticum vulgare* wurde mit 600 cm^3 Leitungswasser und 10 cm^3 einer einprozentigen KMnO_4 -Lösung gezogen.

Es trat starke Schwärzung wie bei Verwendung von Mn-Salzen auf. Bei schwachen Konzentrationen zeigten sich äußerlich anhaftende, kleine Klümpchen von MnO_2 , die von der Reduktion des KMnO_4 herrührten.

Die Weizenkeimlinge, die in stärkeren KMnO_4 -Lösungen gezogen wurden, erschienen in den gebräunten Wurzelpartien aufgequollen, und zwar hauptsächlich in der Partie, die sonst die Wurzelhaare trägt. Häufig waren gelappte oder halbgeteilte Kerne zu sehen; ob dieselben auf direkte Kernteilung oder Kernverschmelzung zurückzuführen sind, vermag ich nicht zu entscheiden.

Die nicht eintauchenden Wurzelpartien sahen vertrocknet aus; in Alkohol gebracht, erschienen die braunen Partien geschrumpft, die weißen normal.

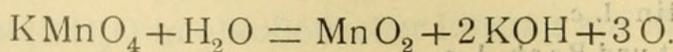
Mikroskopisch fällt vor allem die kolossal verdickte äußere Wand der Epidermiszellen auf (siehe Fig. 5, 6 und 7).

Die Haupteinlagerung des Mn findet in der subepidermalen Rindenparenchymsschicht statt. Hier sind nicht nur Zellwände und Interzellularen, sondern die ganzen Zellen gebräunt (siehe Fig. 5 und 7).

Der Gefäßzylinder ist ungeschwärzt, weil das Mn schon von den äußersten Zellen reduziert wird. Bei verletzten Wurzeln sind auch die Gefäße in der Nähe der Wände gebräunt.

Übereinstimmend wurde dieses Resultat gewonnen bei *Zea Mays*, *Triticum vulgare*, *Secale cereale* und *Hordeum vulgare*.

Es dürfte sich hier um eine Reduktion des KMnO_4 zu MnO_2 handeln, wie sie auch im Reagensglas eintritt, etwa nach dem Schema



Da aber KMnO_4 auch in alkalischer und saurer Lösung reduziert wird, könnte der Prozeß mit Berücksichtigung der noch nicht sicher bekannten sauren Wurzelsekrete auch komplizierter verlaufen.

Abweichend von den übrigen Mn-Salzen tritt die Bräunung durch KMnO_4 auch an getöteten Wurzeln, besonders an denen der Bohnen auf.

Diese Sonderstellung darf nicht verwundern, denn schon Wiesner¹ benützte KMnO_4 als Reagens, um die Infiltration der Membranen mit organischen Stoffen nachzuweisen.

Acqua mußte, um die abweichenden Versuchsergebnisse bei Verwendung von Bohnen- und Weizenmaterial zu motivieren, annehmen, daß die Bohnen, welche sich auch mit MnSO_4 und MnCl_2 bräunen, das Anion SO_4'' und Cl' zu ihrem Aufbau verwenden und assimilieren.

Bei Weizen, wo Aqua bekanntlich mit anderen Mn-Salzen keine positiven Resultate erzielte, nimmt er an, das Plasma desselben besitze Selektionsvermögen und sei für die genannten Anionen nicht durchlässig.

Versuche mit indifferenten oder schädlichen Säuren wurden überhaupt nicht publiziert.

Ferner erklärte er die Tatsache, daß sich der Niederschlag des Mn hauptsächlich in den Wänden und Interzellularräumen und bei Bohnen in den verholzten toten Gefäßwänden befindet, damit, daß die Nachbarzellen HNO_3 assimilieren, während deren Plasmaschichten für Mn impermeabel seien.

Nun steht, wie Jost² angibt, fest, daß die Pflanze nicht die Moleküle als solche, sondern die Salze im dissoziierten Zustand aufnimmt, eine Theorie, auf die sich Aqua selbst mehrmals beruft.

Es ist aber durchaus unverständlich, wieso das $\text{Mn}(\text{NO}_3)_2$ -Molekül bis in die Gefäßwand undissoziiert gelangen kann, hier erst dissoziiert wird und seine Dissoziation an dieser Stelle

¹ J. Wiesner, Einleitung in die technische Mikroskopie. Wien 1867, p. 69.

² L. Jost, Vorlesungen für Pflanzenphysiologie. II. Auflage, Jena 1908, Vorlesung 7, p. 92.

ein Beweis für den Verbrauch des NO_3 -Ions sein soll, zumal da die Nachbarzellen durch die Giftwirkung des Mn zum Teil geschwächt oder getötet sind und das Plasma hier, falls noch überhaupt welches vorhanden ist, leichter permeabel sein muß als in den noch intakten Wurzelspitzen.

Ebensowenig ist es verständlich, wieso der Weizen, der genau so wie die Bohne den Schwefel zum Aufbau seiner Eiweißkörper braucht, das Sulfat nicht aufnehmen sollte, wenn es ihm als einzige Quelle für Schwefel geboten wird.

Nimmt man hingegen die Funktion der inneren oder äußeren Endodermis als chemisches Filter an, wie dies ja von Rufsz de Lavisan¹ und Schwendener² mit Hilfe von gefärbten Lösungen bereits erwiesen wurde, so läßt sich je nach der Wurzelanatomie die Bräunung zwanglos erklären.

Es werden jene Endodermen, welche im geschlossenen Hohlkegel den zentralen Gefäßbündelzylinder umgeben, das Eindringen giftiger oder gefärbter Flüssigkeiten hindern, dagegen jene Gefäßbündel, bei welchen die Endodermis nur partiell vorhanden ist, sei es, daß nur die Phloempartie durch Endodermis geschützt ist, sei es, daß sich die Verdickungen nur als sogenannte Caspary'sche Streifen an den Radialwänden finden oder daß Durchlaßzellen den Durchtritt von Flüssigkeiten in den Zentralzylinder ermöglichen, bei Verwendung von Mn-Salzen gebräunt werden.

Für diese Ansicht spricht auch die Tatsache, daß sich die Gefäßbündel von *Triticum*, *Secale*, *Hordeum* und anderen bei angeschnittenen oder sonst verletzten Wurzeln, etwa solchen, die der Wurzelspitze beraubt sind, lebhaft bräunen.

Hier ist die Schutzwirkung der Endodermis durch einen äußeren mechanischen Eingriff aufgehoben worden.

Den Prozeß der Mn-Oxydation wird man sich am besten als einen enzymatischen vorstellen, denn er erfolgt nur an der lebenden, nicht an der getöteten Wurzel.

¹ J. Rufsz de Lavisson, Essai sur une théorie de la nutrition minérale des plantes vasculaires, basée sur la structure de la racine. Revue gén. Bot. Bd. XXIII, 1911, p. 177—211.

² Schwendener, Die Schutzscheiden und ihre Verstärkungen. Gesammelte bot. Mitteilungen v. Schw. 1898.

B. Eigentümliche anatomische Veränderungen, hervorgerufen durch verschiedene als Reize wirkende Gifte, durch destilliertes Wasser oder durch zu hohe Konzentrationen von Nährstoffen.

a) Verdickung der inneren Endodermis.

Bei den zahlreichen Schnitten, die zum Zwecke des Vergleiches zwischen normalen und durch Mn gebräunten Wurzeln gemacht wurden, ergab sich regelmäßig, daß die innere Endodermis von Mn-Pflanzen, wie *Triticum*, *Avena*, *Zea* etc. eine starke Verdickung aufwies. Die Radial- und Innenwände der Endodermis waren stark U-förmig verdickt und stärker lichtbrechend.

Diese Tatsache ist um so interessanter, als wir, freilich nicht bei höheren Pflanzen, sondern bei Eisenbakterien¹ und bei *Anthophysa vegetans*², entsprechende Analogien anführen können. Es ist beiden Autoren bei Kultur ihrer Versuchsobjekte in Mn-haltigen Lösungen gelungen, die Breite der Bakterienhülle, beziehungsweise des *Anthophysa*-Stieles um das Mehrfache ihres Volumens zu erhöhen. Es wäre daraus, natürlich mit der größten Reserve, der Schluß zu ziehen, daß die Bakterienhülle, der *Anthophysa*-Stiel und die unverholzten Teile, beziehungsweise verholzte Zellulose in den Gefäßbündelscheiden, ferner auch die Wurzelepidermen der mit KMnO_4 behandelten höheren Keimpflanzen sich Mn gegenüber völlig analog verhalten.

Es wurde nun eine Reihe von Pflanzen auf diese Erscheinung untersucht; regelmäßige Verdickung der Endodermis wurde gefunden bei: *Triticum*, *Hordeum*, *Panicum*, *Avena*, *Phalaris*, *Lolium*, *Bromus* und *Dactylis glomerata*.

Bei allen diesen Pflanzen blieb der Wurzelzylinder bei Versuchen mit Mn-Salzen vollkommen ungebräunt.

¹ H. Molisch, Die Pflanze in ihrer Beziehung zum Eisen. Jena, 1892, p. 71.

² O. Adler, Über Eisenbakterien in ihrer Beziehung zu den therapeutisch verwendeten natürlichen Eisenwässern. Zentralbl. für Bakteriol. usw., II. Abt., Bd. XI (1903).

Die Schnitte wurden unmittelbar unter dem Ursprung der Wurzel und in regelmäßigen Zwischenräumen von je $\frac{1}{2}$ cm tiefer unten geführt und mit Wurzeln von gleich alten und unter gleichen Bedingungen gezogenen Kontrollpflanzen (siehe Fig. 1, 2, 3 und 4) verglichen.

Die Verdickung trat nur auf, wenn die Wurzelspitze völlig intakt war. Wurde die Wurzel geköpft oder durch Stiche verletzt, so blieb die Wurzelendodermis unverändert, die Gefäße jedoch bräunten und verdickten sich unter der Einwirkung des Mn.

Es gelang wiederholt, durch Stiche mit ganz feinen, ausgeglühten Nadeln, die im spitzen Winkel, fast parallel zur Längsachse der Wurzeln erfolgten, Verletzungen herzustellen, bei welchen nur minimale Mengen von Mn-Salzen eindringen konnten.

Auf der Seite des Einstiches erfolgte Bräunung der Gefäße und blieb die Endodermis unverdickt; auf der gegenüberliegenden Seite war die Endodermis stark verdickt, die Gefäßbündel unverändert und ungebräunt (siehe Fig. 8).

Es lag nun die Annahme nahe, daß auch andere Stoffe in ähnlicher Weise die Pflanze beeinflussen konnten wie die Mn-Verbindungen. Um diesen Gedanken zu prüfen, wurden verschiedene Salze und Nährstoffe in sehr hoher Konzentration auf ihre Wirkung geprüft.

Zu diesem Zwecke wurden Keimpflänzchen von *Triticum vulgare* mit einer Reihe von verschiedenen Salzen sowie mit hyper- und hypotonischer Knop'scher Lösung behandelt.

Es ergaben sich wieder zwei Reihen von Veränderungen.

Unter Einwirkung von Salzen, wie $MnCl_2$ oder $MgCl_2$, trat die oberwähnte Endodermisverdickung auf.

Trotzdem die Wurzeln gegenüber normalen wesentliche Veränderungen zeigten, z. B. Verminderung oder Mangel von Wurzelhaaren, Verkürzungen, Schwärzungen, wuchsen doch die Wurzeln relativ langsam, die nicht untergetauchten Teile aber gut weiter.

b) Verschleimung der von der Cuticula bedeckten
Epidermiszellwände.

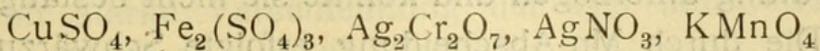
Bei Salzen wie CuSO_4 , $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$, KMnO_4 , $\text{Ag}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ etc. traten selbst bei großer Verdünnung sofort starke pathologische Veränderungen auf, die Wurzeln krümmten sich, sistierten ihr Wachstum und auch die oberirdischen Teile prosperierten trotz der noch vorhandenen Kotyledonen nicht.

Bei diesen Pflanzen trat an der Wurzel starke Verschleimung der von der Cuticula bedeckten Epidermiszellwände auf, die Verdickung der Endodermis unterblieb (siehe Fig. 5 bis 7, 10 und 11).

Während bei Wasserkulturen die verschleimten Epidermispartien, die unmittelbar ober der Wurzelhaube beginnen und gewöhnlich schon 0.75 cm von der Wurzelspitze entfernt nicht mehr nachweisbar sind, gewöhnlich einen Durchmesser von $10\frac{1}{2}$ bis $14\frac{1}{2}\ \mu$ haben, war diese Verdickung bei Verwendung von AgNO_3 auf $18\frac{1}{2}$ bis $37\frac{1}{2}\ \mu$, bei Verwendung von KMnO_4 auf $93\frac{1}{3}$ bis $109\frac{1}{3}\ \mu$ gestiegen und betrug 0.5 cm unterhalb des Wurzelursprunges bei Verwendung von KMnO_4 noch 16 bis $18\frac{2}{3}\ \mu$.

Die Wurzelhaare erscheinen in der bräunlichen aufgequollenen Cuticula als kleine dunkle Ringe (siehe Fig. 7).

Diese Verschleimung wurde an Weizenkeimlingen konstatiert bei Verwendung von



(in Verdünnungen von 0.001 bis 0.3%), dagegen nicht bei den gleichfalls giftigen Salzen: $\text{Ba}(\text{NO}_3)_2$, $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$; die Verdickung der Endodermis zeigte sich bei: MnCl_2 , $\text{Mn}(\text{NO}_3)_2$, Mn -Acetat, MnSO_4 und anderen Mn -Salzen, ferner bei hypertonen Knop-Lösungen (mindestens viermal zu konzentriert), bei Verwendung von destilliertem Wasser und schließlich bei MgCl_2 und MgSO_4 . Auf die Giftigkeit der Mg -Salze für Pflanzen unter gewissen Umständen wurde schon von Osterhout¹ und Loew² aufmerksam gemacht.

¹ W. J. V. Osterhout, Die Schutzwirkung des Na für Pflanzen. Pringsheim's Jahrb., Bd. 46, Heft II, p. 121 u. f.

² O. Loew, l. c.

Dies legt die Vermutung nahe, daß die Verdickung der Endodermis überhaupt unterbleibt, wenn schwere, das Wachstum sistierende Gifte verwendet werden. Epidermisverdickungen lösen nur

1. jene Gifte aus, die in geringen Dosen als Stimulans wirken, ferner

2. hohe Konzentrationen solcher Stoffe, welche der Pflanze, in mäßigen Mengen zugesetzt, zwar unentbehrlich sind, in größeren aber deren Wachstum hemmen, endlich

3. destilliertes Wasser, welches, sei es infolge oligodynamischer Giftwirkungen, verursacht durch Lösung geringer Mengen Cu im Destillationsapparat, infolge der Veränderungen des Turgors, die es hervorbringt und aus anderen Gründen den Pflanzengiften anzuschließen ist. Bei Beginn schwerer pathologischer Schädigungen unterbleibt die Verdickung.

Zusammenfassung.

1. Acqua hat beobachtet, daß sich in der Wurzel verschiedener Pflanzen, denen $Mn(NO_3)_2$ geboten wird, Mn an bestimmten Stellen abscheidet und er meint, daß die Stelle der Mn-Ablagerung auch zugleich der Sitz der Salpetersäure-assimilation sei.

Die Verfasserin hat diese Behauptung einer experimentellen Prüfung unterzogen und konnte sie nicht bestätigen.

2. Die durch Mn-Abscheidung erfolgte Schwärzung der untergetauchten Pflanzenteile erfolgt bei Wasserkulturen von *Triticum vulgare* und *Phaseolus multiflorus* auch, wenn das Mn an ein indifferentes oder schädliches Anion gebunden ist, selbst wenn nebenbei noch Nitrate in anderer, nicht schädlicher Form geboten werden.

Die Schwärzung ist zwar auf Mn-Aufnahme zurückzuführen, aber unabhängig von der N-Assimilation.

3. Die Schwärzung erfolgt unabhängig vom Licht und ist wahrscheinlich durch enzymatische Prozesse zu erklären, da die Oxydation des Mn durch Abtöten der Wurzel, durch Hitze oder Alkohol unterbrochen wird, trotzdem sich das Mn in Form von Mangansalzen auch dann in der Pflanze befindet.

4. Die Einlagerung von MnO_2 in der Epidermis bei Darbietung von $Mn(NO_3)_2$ erfolgt bei *Elodea canadensis* analog den von Molisch mit anderen Mn-Salzen angestellten Versuchen nur im Licht, ist daher von der N-Assimilation unabhängig und von den von Acqua gemachten Versuchen mit Keimpflanzen ganz verschieden.

5. Nur die Pflanzen mit nicht unterbrochener innerer Endodermis oder diejenigen, bei welchen die Epidermis als chemisches Filter wirkt, behalten bei Behandlung mit Manganosalzen einen ungeschwärzten Gefäßbündelzylinder.

6. Die Gefäßbündel der Pflanzen mit ununterbrochener innerer Endodermis bleiben nur dann von Mn frei, wenn die Endodermis unverletzt ist. Bei Stich- und Brandwunden oder entfernter Wurzelspitze bräunen sich die Gefäße unter Verdickung ihrer Wände.

7. Bei Verwendung von Giftstoffen in schwachen Konzentrationen und von viel zu konzentrierten Nährstoffen verdicken sich die Zellwände der Zellen der inneren Endodermis bei allen jenen untersuchten Pflanzen, die eine ununterbrochene innere Endodermis besitzen.

8. Destilliertes Wasser hat (in bezug auf Verdickung der Endodermis) dieselbe Wirkung wie ein schwaches Gift.

9. Viele starke Giftstoffe, die das Pflanzenwachstum sofort verhindern, rufen keine Verdickung der Endodermis hervor, aber oft starke Verschleimung der von der Cuticula überzogenen Epidermiszellwände.

10. $KMnO_4$ wird gewöhnlich schon in der äußersten Zellreihe, immer aber in der dritten bis vierten äußersten Zellreihe reduziert, so daß es nie zum Gefäßbündelzylinder gelangt.

Zum Schlusse erfülle ich eine angenehme Pflicht, indem ich meinem sehr verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. H. Molisch, für das warme Interesse und die Förderung meiner Arbeit meinen aufrichtigen Dank sage.

Auch Herrn Privatdozenten Dr. O. Richter bin ich für zahlreiche Winke und Anregungen zu aufrichtigem Danke verpflichtet.

Erklärung der Abbildungen.

i. E. = innere Endodermis, *v* = verschleimte Epidermiszellwand,
W = Wurzelhaar.

Tafel I.

- Fig. 1. *Triticum vulgare*. Querschnitt durch die Wurzel einer Kontrollpflanze mit normaler innerer Endodermis. Vergrößerung 285.
- Fig. 2. *Triticum vulgare*. Querschnitt durch die Wurzel einer in $Mn(NO_3)_2$ gezogenen unverwundeten Pflanze mit verdickter innerer Endodermis. Vergrößerung 285.
- Fig. 3. *Zea Mays*. Querschnitt durch die Wurzel einer Kontrollpflanze mit normaler innerer Endodermis. Vergrößerung 180.
- Fig. 4. *Zea Mays*. Querschnitt durch die Wurzel einer in $Mn(NO_3)_2$ gezogenen, unverwundeten Pflanze mit verdickter innerer Endodermis. Vergrößerung 285.
- Fig. 5. *Triticum vulgare*. Querschnitt durch die Randpartie der Wurzel einer in $KMnO_4$ gezogenen Pflanze. Die Wände der Epidermiszellen sind verschleimt und geschichtet (*v*), das $KMnO_4$ ist in der äußersten Zellschicht reduziert worden. Vergrößerung 180.

Tafel II.

- Fig. 6. *Hordeum vulgare*. Querschnitt durch die Randpartie der Wurzel einer in $KMnO_4$ gezogenen Keimpflanze. $KMnO_4$ wird in der äußersten Zellreihe abgelagert. Die Epidermiswände sind verschleimt. Vergrößerung 325.
- Fig. 7. *Zea Mays*. Querschnitt durch die Randpartie einer Wurzel, die in $KMnO_4$ gezogen wurde. Vergrößerung 180. Verschleimung der Epidermis (*v*) und Anlage der Wurzelhaare (*W*) in der verschleimten Schicht. Vergrößerung 180.
- Fig. 8. *Triticum vulgare*. Querschnitt durch eine einseitig verwundete Wurzel. An den Stellen, wo Mn eingedrungen ist, tritt Verdickung und Bräunung der Zellwände im Zentralzylinder auf. An den Stellen, wo Mn nicht eingedrungen ist, bleiben diese und die innere Endodermis ungefärbt und unverdickt, aber die innere Endodermis (*i. E.*) verdickt sich. Vergrößerung 285.
- Fig. 9. *Triticum vulgare*. Querschnitt durch ein junges Gefäß einer in $Mn(NO_3)_2$ gezogenen Pflanze mit verletzter Wurzelspitze. Die Gefäßwände haben sich unter dem Einfluß des Mn verdickt. Vergrößerung 285.

- Fig. 10. *Triticum vulgare*. Querschnitt durch die Randpartie einer Wurzel aus der Zone der Wurzelhaare einer in $\text{Fe}_3(\text{SO}_4)_2$ gezogenen Pflanze. Es tritt Verschleimung (*v*) der Epidermiszellwände auf. Vergrößerung 285.
- Fig. 11. *Triticum vulgare*. Querschnitt durch die Wurzelspitze einer in $\text{Fe}_2(\text{SO}_4)_3$ gezogenen Pflanze, wie Fig. 10. Vergrößerung 180.
- Fig. 12. *Triticum vulgare*. Querschnitt durch die Wurzel einer in destilliertem Wasser, aber sonst unter gleichen Bedingungen und in gleichem Alter wie in Fig. 1 gezogenen und geschnittenen Pflanze. Vergrößerung 285.



Houtermans, Elsa. 1912. "Über angebliche Beziehungen zwischen der Salpetersäureassimilation und der Manganabscheidung in der Pflanze." *Sitzungsberichte der Kaiserlichen Akademie der Wissenschaften. Mathematisch-Naturwissenschaftliche Klasse* 121, 801–831.

View This Item Online: <https://www.biodiversitylibrary.org/item/34439>

Permalink: <https://www.biodiversitylibrary.org/partpdf/232815>

Holding Institution

MBLWHOI Library

Sponsored by

MBLWHOI Library

Copyright & Reuse

Copyright Status: NOT_IN_COPYRIGHT

This document was created from content at the **Biodiversity Heritage Library**, the world's largest open access digital library for biodiversity literature and archives. Visit BHL at <https://www.biodiversitylibrary.org>.