

35. N. Pringsheim: Ueber Inanition der grünen Zelle und den Ort ihrer Sauerstoffabgabe.

Eingegangen am 4. August 1887.

Ausgehend von meinen früheren Arbeiten über die Function des Chlorophylls und von den Anschauungen, die ich über den Sitz der Kohlensäure-Zerlegung in der grünen Pflanzenzelle gewonnen hatte, war ich in letzter Zeit bemüht, die bisher noch ganz unbeachtet gebliebenen und verkannten Beziehungen ins Licht zu stellen, welche zwischen dem Assimilationsact des Kohlenstoffs, dem Protoplasma der grünen Zelle und der Sauerstoff-Athmung derselben bestehen.

Aus der Reihe meiner diesbezüglichen Untersuchungen beabsichtige ich in dieser vorläufigen Mittheilung nur über diejenigen zu berichten, deren Resultate zunächst die angedeuteten Beziehungen klar zu stellen geeignet sind. Ich behalte mir vor, in einer ausführlichen Darstellung, die in meinen Jahrbüchern für wissenschaftliche Botanik erscheinen wird, auf den Gegenstand und die Untersuchungsmethode eingehender zurückzukommen. Hier begnüge ich mich mit der Angabe einiger Versuche, die, wie ich meine, über das Thatsächliche jener Beziehungen keinen Zweifel lassen und will nur kurz auf die Folgerungen hinweisen, die sich aus den beobachteten Erscheinungen ergeben.

Da ich der Ansicht bin, wie ich dies bereits mehrfach dargelegt habe, dass die gasanalytische Methode, welche bisher fast ausschliesslich zur Ermittlung der Assimilations- und Athmungs-Vorgänge der Pflanzen benutzt worden ist, sich in ihren Zielen, soweit diese die inneren biologischen Vorgänge der Zelle betreffen, im Wesentlichen erschöpft hat, so habe ich auch bei den vorliegenden Untersuchungen von dieser Methode von vornherein ganz abgesehen. Es ist ja an sich klar, dass die mühsamen Versuche, die immer wieder von Neuem und in derselben Weise unternommen werden, um das numerische Verhältniss zwischen der Grösse der Gasaufnahme und Gasabgabe der Gewächse genau festzustellen, einen tieferen Einblick in die mannigfaltig ineinandergreifenden Vorgänge im Inneren der Zelle, aus deren complicirtem Zusammenwirken das äusserlich erkennbare Endergebniss des Gaswechsels resultirt, gar nicht gestatten können. Im besten Falle, selbst wenn auf diesem Wege wirklich constante Zahlen gefunden würden, könnten sie doch höchstens, wie bisher, nur zu mehr oder weniger vagen Ver-

muthungen über jene Vorgänge führen, die endgültig erst durch Methoden und Untersuchungsreihen, die die eigentliche Aufgabe näher berühren, zu prüfen und zu entscheiden wären.

Mir aber kam es darauf an zu untersuchen, welchen Antheil das Protoplasma der Zelle an der Assimilation nimmt, und ob überhaupt eine Abhängigkeit des Assimilationsactes von dem Protoplasma und dessen Functionen vorhanden und nachweisbar ist.

Diese Fragen liegen nicht mehr in dem Bereich der gasanalytischen Methode. Wie bei meinen Untersuchungen über die primären Wirkungen des Lichtes auf die Vegetation musste ich daher auch hier zu der Methode der directen mikroskopischen Beobachtung greifen und versuchen, ob es möglicher Weise gelingt an den Erscheinungen, welche sich bei veränderten Athmungs- und Assimilationsbedingungen unmittelbar mikroskopisch im Protoplasma beobachten lassen, Aufschluss über den Assimilationsact und den Zusammenhang zwischen Assimilation und Protoplasma zu gewinnen.

Betrachtungen, die ich hier näher entwickeln will, machten es mir wahrscheinlich, dass die Beobachtung der Protoplasmaabewegungen bei abwechselnder Verdunkelung und Belichtung der Zellen, und bei theilweiser oder gänzlicher Entziehung des Sauerstoffes einen passenden Ausgangspunkt für meine Untersuchung abgeben würden.

Eine Reihe von Erfahrungen über die sehr verschiedene Grösse der Assimilationsenergie benachbarter, in jeder Beziehung, namentlich auch bezüglich ihres Chlorophylls scheinbar durchaus gleichwerthiger Zellen desselben grünen Gewebes — Erfahrungen, die ich an anderer Stelle specieller besprechen werde — und ebenso Erfahrungen über die wechselnde Assimilationsgrösse derselben Zelle bei ganz unverändertem Chlorophyllgehalt, hatten es mir nahe gelegt, dass die beobachteten Differenzen der Assimilationsenergie sich keineswegs, und am allerwenigsten allein, auf Unterschiede in der Zahl der Chlorophyllkörper und auf ihren etwaigen Gehalt an Chlorophyllfarbstoff zurückführen lassen. Vielmehr drängten mir diese Beobachtungen die Ueberzeugung auf, dass die Ursache dieser Verschiedenheiten in der Assimilationsenergie ausserhalb des Chlorophylls der Zelle ihren Sitz haben, und mit der Sauerstoff-Athmung des Protoplasmas zusammenhängen müsse. So schien mir die Vermuthung nahe zu liegen, dass es vom Chlorophyllapparaturunabhängige Zustände der Zelle sind, von welchen die Grösse ihrer Assimilationsenergie abhängt. Diese Vermuthung suchte ich durch besondere darauf gerichtete Versuche zu prüfen und ging dabei von folgender Betrachtung aus:

Es ist längst bekannt, dass die grünen Pflanzengewebe im Stande sind, die Kohlensäure auch in einem Sauerstoff-freien Gemenge von Kohlensäure und Wasserstoff, oder Kohlensäure und Stickstoff zu zerlegen. Ebenso weiss man, dass die Kohlensäure bis zu einem Procentsatz von etwa 8 bis 10 pCt in der die Pflanze umgebenden Atmosphäre

der Pflanze nicht schädlich, sondern eher nützlich ist, sofern nur Sauerstoff zugegen ist, oder sofern die Pflanze sich denselben nur selbst zu bereiten vermag. Auch hat BOUSSINGAULT gezeigt, dass die Energie der Assimilation selbst bei grossem Gehalt an Kohlensäure in der die Pflanze umgebenden Atmosphäre nicht abnimmt. Die Pflanze zerlegt die Kohlensäure in Gemengen von 40 pCt. Kohlensäure und 60 pCt. Wasserstoff oder Stickstoff noch mit derselben Energie wie in atmosphärischer Luft¹⁾.

Ueberblickt man ferner die vorhandenen Untersuchungen über die Abhängigkeit der Protoplasmabewegungen der Zellen von ihrer Sauerstoff-Aufnahme, so musste man es auffallend finden, dass, abgesehen von ganz vereinzelt Angaben, die noch einer kritischen Beleuchtung bedürfen, die exacteren Untersuchungen hierüber stets an nicht grünen Zellen angestellt waren, an den Haaren von *Tradescantia*, an den Plasmodien der Myxomyceten u. s. w.; und dass bei diesen Untersuchungen zum Ausschluss des Sauerstoffes nur entweder Wasserstoff allein, oder Kohlensäure allein angewandt worden war. Ein etwaiger Einfluss des Lichtes auf die Bewegungen des Protoplasmas oder die Sistierung derselben war ausserdem gar nicht in Betracht gezogen worden.

Aus den Thatsachen, die ich hier angeführt habe, über die Abhängigkeit der Protoplasmabewegung vom Sauerstoff und über die Assimilation grüner Zellen in Sauerstoff-freien Gemischen von Kohlensäure und einem unschädlichen, irrespirablen Gase schien die Folgerung nothwendig, dass die Protoplasmabewegung in einer grünen, assimilationsfähigen Zelle im Sauerstoff-freien Raume gar nicht zur Ruhe gelangen könne, solange sie nur belichtet wird und die Bedingungen für ihre Kohlensäure-Zersetzung gegeben sind; es müsste denn die Zelle gar nicht assimilationsfähig sein, oder ihre Assimilationsfähigkeit im Sauerstoff-freien Raume verlieren.

Es lag somit die Möglichkeit vor, auf diesem Wege die Frage, die ich im Auge hatte, zur Entscheidung zu bringen, ob eine normale assimilirende Pflanze ohne irgend welche Beeinträchtigung ihres Chlorophyllapparates aufhört zu assimiliren, wenn ihr auch nur eine kürzere Zeit der Sauerstoff entzogen wird, den sie für ihre Athmung und Plasmabewegung bedarf, und ob sie wieder zu assimiliren anfängt, sobald ihr von Neuem Sauerstoff aus dem umgebenden Raume zugeführt wird.

Die Versuche, die ich hierüber angestellt habe, haben diese Frage bejaht und darüber hinaus zu weiteren Schlüssen über die Assimilation und die Sauerstoffabgabe geführt, die ein allgemeineres Interesse in

1) Etudes sur les fonctions des feuilles. Comptes rendus d. s. d. l'Academ. d. sc. Vol. 60, pag. 862, 1885.

Anspruch nehmen dürfen. Ich habe diese Versuche in verschiedener Weise angestellt, doch will ich hier nur diejenige Form derselben zur Sprache bringen, welche die exacteste Ausführung erlaubt und die ich hier bei der Beurtheilung der Resultate zu Grunde lege.

Grüne, gut assimilirende Zellen mit lebhafter Protoplasmabewegung wurden im hängenden Tropfen in einer microscopischen Gaskammer beobachtet, durch welche mit möglichstem Ausschluss von Sauerstoff ein continuirlicher Strom von Kohlensäure und Wasserstoff geleitet wurde in einem nahezu constanten für die Pflanze unschädlichen Verhältniss beider Gase. In den meisten Fällen betrug der Gehalt der Kohlensäure kaum 1 pCt. des Gemenges, in manchen Fällen stieg er wohl bis auf 3 oder 5 pCt. Als Versuchsobject habe ich vorzugsweise die nackten Endzellen der Blätter von *Chara fragilis* und einiger anderer *Chara*-Species benutzt, weil diese mit ihrer mächtigen und leicht zu beobachtenden Strömung durch die eintretende Schwächung oder Störung der Rotation ein vorzügliches und untrügliches Kennzeichen für den Eintritt der Sauerstoff-Noth und des Sauerstoff-Mangels in der Zelle abgeben.

Dass auch die nackten Endzellen der Charenblätter wenigstens in der Regel eine lebhaft Assimilation besitzen und namentlich viel Sauerstoff entwickeln, davon kann man sich leicht überzeugen. Einmal auf dem Wege, den ich früher angab¹⁾, dadurch, dass man die Blätter einige Zeit in einer mit Kohlensäure gesättigten Lösung von kohlensaurem Kalk liegen lässt und sie belichtet. Nach kürzerer oder längerer Zeit zeigt der niedergeschlagene kohlensaure Kalk an, dass eine Aufnahme von Kohlensäure durch die Zellen erfolgt ist. In anderer Weise wieder kann man sich mit Hülfe der Bacterien auch davon überzeugen, dass die Zellen im Lichte Sauerstoff abgeben. Diese beiden Methoden ergänzen sich insofern, als die erstere die Aufnahme der Kohlensäure durch die Zelle direct zur Anschauung bringt, während die zweite die Sauerstoffabgabe derselben nachweist und wenigstens indirect auf Assimilation schliessen lässt, obgleich, wie ich im Folgenden zeigen werde, dieser Schluss nicht in jedem Falle richtig ist.

Die Erscheinungen, welche sich nun beobachten lassen, wenn eine normal grüne, lebhaft assimilirende *Chara*-Zelle in der angegebenen Weise in die Gaskammer gebracht und bei unveränderter Erhaltung ihrer Lage unter dem Mikroskope verfinstert, oder abwechselnd verfinstert und belichtet wird, während das Gemenge von Kohlensäure und Wasserstoff ununterbrochen durch die Kammer strömt, sind je nach der Dauer der Verfinsternung verschieden. Lässt man die Zelle

1) Ueber die primären Wirkungen des Lichtes auf die Vegetation in: Monatsberichte der Berliner Acad. d. Wiss. vom 16. Juni 1881. pag. 524 u. f. (S. 23, 24 des Separatabdruckes).

ununterbrochen im Finstern, so nimmt die Rotation, die eine Zeit lang noch mit unveränderter Energie fortfährt, nach und nach ab, wird schwächer und das Plasma zeigt endlich nur noch äusserst geringe, meist nicht mehr ganz regelmässige Bewegungserscheinungen, bis auch diese aufhören, und das Plasma endlich absolut still steht. Die Zeit, bis dieser Ruhezustand des Protoplasmas eintritt, hängt einerseits selbstverständlich von der grösseren oder geringeren Reinheit des durchgeleiteten Gasgemenges ab, da erheblichere Spuren von Sauerstoff im Gemenge den Eintritt des Ruhezustandes schon bedeutend zu verzögern im Stande sind. Sie hängt aber auch von der spezifischen Natur der Zelle und, wie mir scheinen wollte, von der Masse des in der Zelle vorhandenen Plasmas ab. Einzelne Zellen ertragen die Entziehung des Sauerstoffs eine längere, andere wieder nur eine kürzere Zeit. Immer handelt es sich jedoch bei diesen nackten Endzellen der *Charablätter* höchstens um Stunden. Man darf durchschnittlich annehmen, die Rotation in denselben, je nach dem vollständigerem oder unvollständigerem Ausschlusse von Sauerstoff, in 2 bis 10 Stunden zum Stillstand gebracht zu finden. In diesem bewegungslosen Zustande des Protoplasmas erscheint die Zelle übrigens, sofern sie nur nicht zu lange in diesem Zustande erhalten wird, in ihrem sonstigen anatomischen Bau, namentlich in der Beschaffenheit ihres Chlorophyllapparates völlig normal und unverändert, und es gelingt deshalb auch leicht, durch Sauerstoffzufuhr in die Kammer die Rotation des Plasmas in ihr wieder hervorzurufen. Verharrt aber die Zelle eine längere Zeit in diesem Zustande, lässt man sie z. B., nachdem das Protoplasma unbeweglich geworden noch längere Zeit — eine oder mehrere Stunden — im Finstern, ohne Zufuhr von Sauerstoff dem Strome von Kohlensäure und Wasserstoff ausgesetzt, so findet man die Zelle endlich durch Sauerstoff-Noth oder Sauerstoff-Mangel zu Grunde gegangen. Die Zelle ist jetzt erstickt und sie kann durch Zufuhr von Sauerstoff nicht mehr zur Rotation und zum Leben zurückgebracht werden. Solche Zellen sind daher in den Zustand gerathen, den BOUSSINGAULT schon bei seinen Untersuchungen an Blättern in irrespirablen Gasen als „Asphyxie“ bezeichnet hat.¹⁾ Es ist nun wohl zu beachten, dass die toden, durch Sauerstoff-Mangel erstickten „asphyxirten“ Zellen zunächst wenigstens — so lange nicht die weiteren Stoffumbildungsvorgänge in der Zelle eingetreten sind, die eine Folge des eingetretenen Todes sind — noch, wie dies schon BOUSSINGAULT auffiel, völlig normal aussehen können, sowohl in ihrer anatomischen Struktur, als auch in ihrer Farbe. Allerhöchstens nimmt man in dem ersten Stadium nach eingetretener Asphyxie in der Zelle geringe, hier nicht näher zu erörternde Veränderungen in dem zur Ruhe gelangten, vorher beweglichem, jetzt starrem Protoplasma wahr.

1) De l'Asphyxie des feuilles. Comptes rendus de l'Acad. d. sc. Vol. 61 (1885) pag. 608.

Wartet man aber den Eintritt der Asphyxie im Finstern nicht ab, sondern hebt man die Verfinsterung des Objektes auf, bevor die Asphyxie noch eingetreten ist, etwa um die Zeit, wo die Rotation in der Zelle eben erst zur Ruhe gelangt ist, oder das Plasma nur noch sehr schwache Spuren von Bewegung zeigt und unterwirft man die Zelle in diesem Zustande einer genaueren Untersuchung auf ihre anatomische Beschaffenheit und ihre Funktionen, so überzeugt man sich leicht, dass die Zelle, wenn sie vorher nur nicht gar zu kurze Zeit verfinstert blieb, in diesem Zustande bei völlig normaler Erhaltung ihrer anatomischen Beschaffenheit und ihres Chlorophyllapparates nicht mehr zu assimiliren vermag. Anatomisch bemerkt man an der Zelle gegenüber ihrem Verhalten vor dem Versuche keinen anderen Unterschied als den, dass das Protoplasma jetzt ruht, während es früher beweglich war. Dass trotzdem der Chlorophyllapparat intakt ist, habe ich bereits oben von den asphyxirten Zellen angegeben, die ja ein noch viel vorgeschritteneres Stadium desjenigen Zustandes repräsentiren, welcher durch Sauerstoff-Noth oder gänzliche Sauerstoff-Entziehung in der Zelle erzeugt wird. Werden diese Zellen nun, nachdem der Zustand der Plasmaruhe bei ihnen im Finstern eingetreten ist, jetzt noch in der Gaskammer und im Strome von Wasserstoff und Kohlensäure beliebig lange — eine Stunde und länger — belichtet, so ändert sich in ihrem Verhalten nichts, die Rotation in ihnen kommt trotz der Belichtung nicht wieder zurück, obgleich die Zellen neben den intakten Chlorophyllkörpern alle äusseren Bedingungen der Kohlensäure-Zerlegung — Licht und Kohlensäure — besitzen. Diese Zellen, deren Plasma seine Beweglichkeit verloren hat, entwickeln demnach trotz Vorhandensein von Licht, Kohlensäure und Chlorophyll unter sonst normalen und für die Kohlensäure-Zerlegung günstigsten Bedingungen keinen Sauerstoff in ihrer Umgebung. Dies zeigt schon das Ausbleiben der Rotation trotz fortgesetzter Belichtung an, während doch dieselben Zellen sofort wieder mit ihrer Plasmabewegung beginnen, wenn auch nur minimale Mengen freien Sauerstoffes in die Kammer eingeführt werden. Die Sistirung der Bewegung ist daher, wie man sich jeden Augenblick mit Evidenz überzeugen kann, eine einfache Wirkung des Sauerstoffs-Mangels, da sie durch Sauerstoffentziehung hervorgerufen, in der leichtesten Weise durch Sauerstoff-Zufuhr immer wieder gehoben werden kann. Die Sauerstoff-Zufuhr kann aber hier — und dies ist der Sinn der Versuche — durch die Belichtung der Zelle in Kohlensäure und Wasserstoff nicht ersetzt werden, weil die Zelle in diesem Zustande nicht assimilirt. Augenscheinlich kann man sich ferner noch davon überzeugen, dass diese Zellen keinen Sauerstoff mehr entwickeln, wenn in dem hängenden Tropfen in der Gaskammer, in welchem das Objekt liegt, zugleich Sauerstoff bedürftige Bakterien vorhanden sind, wenn man z. B. den Versuch anstatt im hängenden Wassertropfen, im hängen-

den Bakterientropfen in der Gaskammer angestellt hat. Auch anderweitig, z. B. durch Uebertragung der Zellen in diesem Zustande in einen frischen Bakterientropfen gelingt es, den Assimilationsverlust derselben und die Thatsache, dass sie nicht mehr Sauerstoff entwickeln, nachzuweisen, sofern nur der Bakterientropfen, in den sie übertragen werden, nicht etwa Sauerstoff enthält. Es erscheint hiernach erwiesen, dass es einen Zustand der Zelle giebt, der durch Sauerstoffentziehung hervorgerufen werden kann, in welchem die Zelle bei sonst völliger Integrität, namentlich bei normaler Erhaltung ihres Chlorophyllapparates mit der Bewegungsfähigkeit ihres Protoplasmas zugleich ihre Assimilationsfähigkeit verloren hat.

Diesen Zustand der grünen Zelle will ich als „Inanition“ oder „Ernährungsohnmacht“ bezeichnen.

Zur richtigen Beurtheilung der Inanition und zur Verwerthung der Thatsache für das Verständniss des normalen Assimilationsvorganges muss man sich vergegenwärtigen, dass die Inanition der Zelle gerade wie die Sistirung der Protoplasmaabewegung, so wie sie durch Sauerstoffentziehung hervorgerufen, so auch durch Sauerstoffzufuhr wieder gehoben und in den normalen assimilationsfähigen Zustand zurückgeführt werden kann.

Bei dem bisher beobachteten Verfahren wurden die Zellen im Strom von Kohlensäure und Wasserstoff so lange verfinstert, bis durch die Wirkung des Sauerstoffmangels die Sistirung der Protoplasmaabewegung und die Inanition erzeugt waren. Es wurde dann versucht, durch Belichtung der Zelle noch im Kohlensäure- und Wasserstoffstrom die Protoplasmaabewegung wieder hervorzurufen. Dies gelang, wie wir sahen, nicht, wenn inzwischen die Inanition eingetreten war. Da die Zelle alsdann nicht mehr assimilirte, so konnte sie auch keinen Sauerstoff bilden und denselben in ihrer Umgebung in der Gaskammer verbreiten, und es war klar, warum die Belichtung die Protoplasmaabewegung nicht wieder in Gang zu setzen vermochte. Diese Erscheinung widerspricht daher nicht den gegenwärtigen Vorstellungen über Assimilation, sie lehrt nur eine Abhängigkeit des Assimilationsaktes von der Sauerstoffathmung kennen.

Es war aber nach dem Inhalt der bisherigen Assimilationslehre nicht vorauszusehen, dass die gleichen Erscheinungen, Sistirung der Protoplasmaabewegung und Inanition der Zelle, auch bei ununterbrochener Belichtung der Zelle unter Umständen, unter denen die Assimilation möglich ist, und die Zelle von Anfang an sichtlich Sauerstoff entwickelt, würden eintreten können. Und doch ist dies der Fall.

Wird die *Chara*-Zelle bei gleicher Anordnung des Versuches im hängenden Wasser- oder Bakterientropfen in der mikroskopischen Gaskammer von Beginn des Versuches an und während seiner ganzen Dauer ununterbrochen beleuchtet, während der Strom von Kohlensäure

und Wasserstoff gleichfalls ununterbrochen durch die Gaskammer strömt, so befindet sich zwar auch jetzt die Zelle sehr bald in einem sauerstofffreien oder richtiger in einem nahezu sauerstofffreien Gemenge von Kohlensäure und Wasserstoff (denn Spuren von Sauerstoff, sei es, dass diese durch Diffusion hinzutreten, sei es, dass sie noch aus den Entwicklungsapparaten stammen, oder von benachbarten assimilirenden Zellen herrühren, sind bei diesen Versuchen auch bei der sorgsamsten Ausführung nicht absolut auszuschliessen) allein die Zelle entwickelt ja unter diesen Umständen von Anfang an noch selbst eine längere Zeit hindurch erhebliche Mengen von Sauerstoff. Dennoch aber sehen wir auch hier, genau so wie bei den Versuchen im Finstern nach kürzerer oder längerer Zeit Rotation und Sauerstoffabgabe aufhören. Beide Vorgänge werden nach und nach schwächer und hören schliesslich ganz auf. Welche von beiden Erscheinungen früher aufhört, scheint von individuellen Eigenschaften der Versuchsobjekte abzuhängen, die noch näher zu untersuchen sind. In den meisten Fällen hört die Sauerstoffabgabe der Zelle viel früher auf, als die Rotation, in vielen Fällen sah ich aber auch die Sauerstoffabgabe die Rotation überdauern. Wir sehen demnach auch bei ununterbrochener Belichtung der Objecte in Kohlensäure und Wasserstoff den Ruhezustand des Plasmas und die Inanition der Zelle eintreten, und zwar aus keinem anderen Grunde, als weil es der Zelle an freiem Sauerstoff für ihre Athmung und die von dieser abhängenden mechanischen Arbeiten und chemischen Functionen des Plasmas fehlt. Dass dies die wirkliche Ursache ist, ist wieder leicht nachweisbar, denn die geringste Zufuhr von Luft oder Sauerstoff genügt schon — selbst wenn Plasmaruhe und Inanition schon eine längere Zeit bestanden haben — um Bewegung und Assimilation in normaler Weise wieder in Gang zu bringen. Lässt man freilich die Zelle im Zustande der Inanition zu lange — z. B. mehrere Stunden — verharren, dann geht die Inanition in Asphyxie über; die Zelle geht zu Grunde und sie kann jetzt auch durch Sauerstoffzufuhr nicht wieder zum Leben zurückgebracht werden.

Wie ist diese auffallende Thatsache, dass Sistirung der Protoplasma-bewegung, Inanition und endlich Asphyxie in einer grünen, assimilirenden Zelle auch bei ununterbrochener Belichtung derselben eintreten, zu erklären und zu begreifen? Wie ist es denkbar, dass eine Zelle, die ununterbrochen und sichtlich relativ grosse Mengen von Sauerstoff erzeugt, aus Sauerstoff-Noth ihre von der Athmung abhängigen Functionen einstellt und schliesslich aus Sauerstoff-Mangel zu Grunde geht? Nach der herrschenden Assimilationslehre sicher nicht. Denn, wenn bei der Kohlensäure-Zersetzung im Inneren der Zelle Sauerstoff entsteht, wie es die gegenwärtigen Vorstellungen der Pflanzenphysiologen behaupten, so könnte es der Zelle doch keinesfalls, so lange sie assimilirt, an Sauerstoff für ihre physiologischen Functionen fehlen, und sie könnte doch unmöglich,

während sie fortwährend Sauerstoff nach Aussen abgiebt, im Innern Sauerstoff-Noth erleiden. Dass die Zelle aber unter den Umständen, wie sie in meinem Versuche bestehen, bei der lebhaften Assimilation, die sie ursprünglich besass, viel mehr Sauerstoff erzeugt, als sie für ihre eigenen Zwecke ihrer Sauerstoff-Athmung bedarf, ist ganz unzweifelhaft. Dies gilt ja ganz allgemein für grüne Gewebe bei genügender Belichtung und genügender Zufuhr von Kohlensäure, speciell aber in meinen Versuchen sieht man die Zelle geradezu direkt und augenscheinlich eine Zeit lang erhebliche Mengen von Sauerstoff an ihrer äusseren Fläche entwickeln. Käme dieser Sauerstoff aus dem Inneren der Zelle, so könnte es der Zelle doch unmöglich an Sauerstoff fehlen.

Dies führt meiner Ansicht nach zu dem nothwendigen Schluss, dass bei der Kohlensäure-Zersetzung in der Pflanze gar kein Sauerstoff gebildet wird, d. h. kein Körper mit den bekannten Eigenschaften des gewöhnlichen inaktiven, oder activen Sauerstoffs, der im Stande wäre im Innern der Zelle den freien Sauerstoff zu ersetzen, den die Zelle von der umgebenden Atmosphäre bezieht und für ihre Athmung verwendet. Sondern man muss nothwendig annehmen, dass bei der Zerlegung der Kohlensäure in der Zelle ein Körper entsteht, welcher diosmotisch aus ihr austritt, und der erst an ihrer äusseren Oberfläche zerfällt und dabei Sauerstoff entwickelt.

In der That liegt auch in den bisherigen Erfahrungen, wenn man dieselben einigermassen kritisch betrachtet, gar kein Grund zu der Annahme vor, dass im Innern der Zelle Sauerstoff abgeschieden wird. Diese Annahme ist nur eine jener willkürlichen Folgerungen aus den Resultaten der gasanalytischen Methode, die weit über die Schlüsse hinausgehen, zu welchen ihre experimentellen Befunde berechtigen, die aber dennoch, grade wie in der Lehre von der Chlorophyllfunction und wie es in der Pflanzenphysiologie Sitte zu werden scheint, ohne Prüfung ihrer Grundlagen und ohne Berücksichtigung entgegenstehender That-sachen und Meinungen von Mund zu Mund und von Lehrbuch zu Lehrbuch wandern.

Was findet denn die gasanalytische Methode? Doch nur, dass Kohlensäure in der Umgebung der Pflanze verschwindet und Sauerstoff auftritt. Wo dieser gebildet wird, darüber kann die Methode so wenig Auskunft geben, als darüber, was mit der Kohlensäure geschieht. Weder die Constanz, noch die Inconstanz des Gasvolumens, in dem die Pflanze lebt, kann in dieser Richtung unsere Erkenntniss viel weiter führen. Für die Existenz von freiem Sauerstoff in gelöster Form in der Zelle fehlt, soweit ich es übersehe, jeder empirische Anhalt. Es scheint vielmehr, dass er überall, wo er in die Zelle eintritt, sofort wieder verbraucht wird. Schon der Umstand, dass unter keinen Umständen je freie Gasblasen in der lebenden functionirenden Zelle gefunden werden, hätte gegen die Annahme der Sauerstoffbildung bei der Kohlensäurezerersetzung Verdacht erregen müssen; wenn freilich dieser Umstand für sich allein

allerdings auch nicht genügt, um die Annahme zu widerlegen, da er auch andere Erklärungen zulässt. Wie dem auch sei, aus meinen Versuchen geht mit Evidenz hervor, dass während der Assimilation kein Sauerstoff im Inneren der Zelle gebildet wird und sich überhaupt kein freier gelöster Sauerstoff mit den Eigenschaften des atmosphärischen Sauerstoffes in ihr befindet.

Ueber die chemische Natur des Körpers, der bei seinem Austritt aus der Zelle zerfällt und Sauerstoff entwickelt, habe ich bis jetzt nur Vermuthungen, die einer genaueren experimentellen Prüfung bedürfen und muss mir deshalb weitere Angaben hierüber noch vorbehalten. Immerhin lassen sich schon jetzt aus der gewonnenen Thatsache einige werthvolle Schlüsse für den Assimilationsact ziehen.

Es folgt aus derselben, dass der Act der Kohlensäure-Zersetzung in der Pflanze und der Act der Sauerstoffabgabe keineswegs, wie man dies bisher stets dargestellt hat, zusammenfallen, ja dass sie nicht einmal unmittelbar zusammengehören, vielmehr zwei zeitlich und räumlich von einander gesonderte Prozesse darstellen, die durch andere Vorgänge, die ihre Zwischenglieder bilden, getrennt sind. Während der eine im Inneren der Zelle stattfindet, erzeugt sich der andere an ihrer Aussenfläche.

Für diese Trennung der Sauerstoffabgabe von der Kohlensäure-zersetzung kann ich ferner noch eine überraschende und auffallende Thatsache mittheilen, von der es leicht ist, sich zu überzeugen, wenn man auch gerade nicht im Stande ist, sie jeden Augenblick zu demonstrieren. Es giebt Zustände der Pflanzenzelle, in welchen dieselbe im Finstern Sauerstoff abgiebt. Hierüber hat allerdings die gasanalytische Methode bisher auch keine Auskunft gegeben, dennoch ist die Thatsache mit aller Evidenz mit Hülfe von Bacterien festzustellen.

Grüne sowohl als auch nicht grüne und ganz chlorophyllfreie Gewebe und Pflanzen geben beim Uebergang vom Leben zum Tode Sauerstoff auch im Finstern ab und können mit dieser Sauerstoffabgabe oft noch Stunden lang, nachdem sie bereits abgestorben sind, fortfahren. Die Thatsache ist dadurch zu constatiren, dass die für den Nachweis von Sauerstoff so charakteristische Bacterienbewegung an diesen Geweben nicht nur im Finstern eintritt, sondern auch stundenlang im Finstern beharrt, wovon man sich überzeugen kann, wenn man die Zelle oder das Gewebe, an welchem diese Sauerstoffabgabe zur Beobachtung gelangt, längere Zeit verfinstert und dann plötzlich auf einen Moment wieder beleuchtet. Man findet dann, so oft man auch mit der Verfinsterung und Belichtung in längeren Zwischenpausen abwechselt, die lebhaftes Ansammlung der beweglichen Bacterien an der Sauerstoff entwickelnden Zelle stets an derselben Stelle und in derselben Mächtigkeit wieder, und es ist sehr bezeichnend, dass oft von zwei benachbarten Zellen die eine noch diese Sauerstoffabgabe zeigt, die andere nicht. Es ist dies ein einfaches Mittel, um diese Sauerstoffabgabe von der normalen lebenden Zelle, welche noch unter dem unmittelbaren Einflusse

der Kohlensäure-Zerlegung steht, zu unterscheiden. Bei dieser zerstreuen sich die Bacterien-Ansammlungen mit der Verfinsterung sogleich und treten bei Belichtung erst nachdem diese einige Zeit gewirkt hat, in voller Mächtigkeit an der belichteten Stelle auf. Da diese Sauerstoffabgabe im Finstern ganz unabhängig von gleichzeitiger Assimilation erfolgt, so mag dieselbe als „intramoleculare Sauerstoffabgabe“ bezeichnet werden, weil sie ähnlich wie die intramoleculare Athmung auf den von äusseren Bedingungen unabhängigen inneren Stoffwechselfvorgängen des Protoplasmas beruht.

Meiner Ansicht nach sind aber beide Vorgänge, die Sauerstoffabgabe der lebenden Zelle und die intramoleculare Sauerstoffabgabe, im Wesentlichen der gleiche Process. Die Sauerstoffabgabe erfolgt, wie ich oben nachgewiesen zu haben glaube, durch den Zerfall eines aus der Zelle diosmirenden Körpers. Die Ansammlung desselben in der lebenden Zelle wird nothwendig durch die osmotischen Druckkräfte der lebenden Zelle und die diosmotischen Eigenschaften der Hautschicht bestimmt, welche letztere dem Austritt desselben bis zu einer gewissen Höhe seiner Ansammlung in der Zelle entgegenwirkt. Beim Absterben der Zelle fällt dies Hinderniss weg und die Zelle entwickelt Sauerstoff, so lange der von jenem Körper angesammelte Vorrath und die Vorgänge im Plasma der absterbenden Zelle es gestatten.

Ich habe, wie ich noch bemerken will, auf diesen Vorgang der Sauerstoffabgabe todter, grüner und nicht grüner Zellen schon früher¹⁾ aufmerksam gemacht. Ich glaubte damals noch die Erscheinung nicht auf Sauerstoffabgabe beziehen zu dürfen, sondern auf besondere unbekannte Reize zurückführen zu sollen, die von der Zelle ausgehen. Inzwischen habe ich aber so oft Gelegenheit gehabt, mich immer wieder und unter den wechselndsten Verhältnissen von der Thatsache zu überzeugen, und zu sehen, dass dieselben Bacterien, die ich an der lebenden Zelle als Sauerstoff bedürftige erkannt hatte, das gleiche Phaenomen auch an den todten, und auch an chlorophyllfreien Zellen zur Erscheinung bringen, mögen diese beleuchtet sein oder nicht, dass ich an der Allgemeinheit, oder mindestens weiten Verbreitung der Erscheinung keinen Zweifel mehr haben kann; und auch die oben gegebene Deutung derselben scheint mir jetzt sowohl unbedenklich als zwingend, nachdem ich durch meine Versuche in den Gemengen von Kohlensäure und Wasserstoff die Gewissheit erlangt habe, dass die Sauerstoffabgabe einen für sich bestehenden, von der Kohlensäure-Zerlegung nur indirect abhängigen und von ihr getrennten Vorgang bildet, dessen Eintreten und dessen Grösse eigenen Bedingungen unterliegt und nicht ganz allein und ausschliesslich durch die Assimilation und die Assimilationsgrösse bestimmt wird.

1) Ueber die Sauerstoffabgabe der Pflanzen im Mikrospectrum. Jahrbücher für wissenschaft. Botanik, Bd. XVII, pag. 178 u. 179 in der Anmerkung unter dem Text.

Stehen aber die hier mitgetheilten Thatsachen über die Sauerstoffabgabe fest — und wer sie nur controliren will, wird sie bestätigt finden — dann wird jeder Einsichtige leicht begreifen, wie einseitig es ist, die wissenschaftlichen Vorstellungen über Assimilation und die Wirkung äusserer Agentien und Bedingungen auf dieselbe — wie dies bisher fast ausschliesslich geschah — auf die Untersuchungen und Befunde über Sauerstoffabgabe zu gründen. Zu keinem beliebigen Zeitmomente kann die Sauerstoffabgabe den exacten oder auch nur annähernd genauen Massstab für die Assimilation abgeben, ganz abgesehen selbst von den früher schon von mir hervorgehobenen Bedenken wegen der gleichzeitigen Sauerstoffathmung der Gewebe im Licht. Wenn man die Grösse der Sauerstoffabgabe unter verschiedenen Bedingungen, z. B. bei verschiedener Lichtintensität oder Lichtfarbe misst, so geben die gefundenen Zahlen — mag man nun den Sauerstoff durch directe Messung bestimmen, oder durch Blasen zählen schätzen, oder endlich durch die lebhafte Bewegung und Ansammlung der Bacterien errathen wollen, direct weiter nichts, als den Einfluss der geprüften Bedingungen auf die Diomose des den Sauerstoff entwickelnden Körpers und auf seine Zerlegung ausserhalb der Zelle an. Sie lassen nur ganz indirecte und höchst unsichere Schlüsse über den Einfluss derselben Bedingungen auf die Assimilation, d. h. auf die Aneignung und Vermehrung des Kohlenstoffs durch die Kohlensäure-Zersetzung in den plasmatischen Bestandtheilen der Zelle unter den geprüften Bedingungen zu. Ganz unstatthaft ist es aber, die Grösse der Sauerstoffabgabe für die Berechnung der Absorptionswirkungen im Chlorophyll zu Grunde zu legen. Ich will auf diesen Punkt, den ich bereits in früheren Abhandlungen für jeden, der physikalischen Vorstellungen zugänglich ist, genügend klar gelegt zu haben glaube, hier nicht weiter eingehen, nur wieder daran erinnern, dass alle zuverlässigen und von vorgefassten Meinungen freien Beobachtungen und Messungen nirgends eine constante und unbedingte Proportionalität zwischen Sauerstoffabgabe und Absorption im Chlorophyll erkennen lassen.

Gar keine Beachtung verdienen aber jene methodisch und theoretisch gleich verfehlten Bemühungen, die die Grösse der Sauerstoffabgabe geradezu dem Product aus der Gesamtaborption im Chlorophyll und der Wärmeenergie der wirkenden Farbe gleich setzen wollen. Sie sind nicht nur an sich falsch gedacht, sondern tragen auch den physiologischen Bedingungen der Erscheinung keine Rechnung.¹⁾ Hierauf

1) Man vergleiche hierüber meinen ersten oben citirten Aufsatz in den Jahrbüchern für wissensch. Botanik, Bd. XVII, pag. 163. Ferner zur Beurtheilung der ENGELMANN'schen Bacterienmethode, Berichte der Deutsch. Botan. Gesellschaft., Bd. IV (188), pag. XC, und endlich meinen Aufsatz „Abwehr gegen Abwehr“ in der Botan. Zeit. 1887, Nr. 13.

werfen auch die hier dargelegten Thatsachen der Inanition ein neues Licht. Wenn es nachgewiesen ist, dass der Assimilationsact in einer gesetzmässigen Abhängigkeit vom Protoplasma und dessen Sauerstoffaufnahme steht, wenn es richtig ist, dass es einen Zustand der Zelle giebt, in welchem die normale, grüne, in ihrem Chlorophyll augenscheinlich unveränderte Zelle, trotz Chlorophyll, Licht und Kohlensäure nicht assimilirt, weil es dem Protoplasma an Sauerstoff fehlt, und dass sie die Assimilationsfähigkeit mit der Zufuhr von Sauerstoff wieder erhält, so weisen diese Thatsachen doch zur Genüge darauf hin, dass mit dem Vorhandensein von Chlorophyll, Licht und Kohlensäure die Bedingungen der Assimilation nicht erschöpft sind, und dass in die Berechnung ihrer Grösse noch andere Faktoren als die Lichtenergie und die Lichtabsorption im Chlorophyll aufgenommen werden müssen. Meiner Ansicht nach, die ich in meiner späteren Abhandlung noch weiter entwickeln werde, führen diese Thatsachen zu dem Schlusse, dass die Assimilation eine physiologische Function des Protoplasmas ist, die in gleicher Weise, wie seine Beweglichkeit sich nach dem Zutritt von freiem Sauerstoff regelt.

Auch die verschiedene Grösse der Assimilationsenergie benachbarter Zellen desselben Gewebes, die Erfahrungen über die Verringerung der Assimilationsgrösse mit dem Alter der Zellen bei gleichbleibendem oder selbst vermehrtem Chlorophyllgehalt, die auffallende Erscheinung, dass häufig grüne, ganz normale Gewebe bei der Untersuchung kaum Spuren von Sauerstoffabgabe zeigen, Erscheinungen, die ich schon in der Einleitung dieses Aufsatzes erwähnt, und von denen ich bei meinen Versuchen ausgegangen war, sie erklären sich leicht und ungezwungen, wenn man die Athmungsprozesse der Zellen in ihren aufeinander folgenden Entwicklungsstadien in Rechnung zieht, deren verschiedene Energie wesentlich wieder von dem Stoffwechsel im Protoplasma bedingt wird. Es zeigt sich, wie unberechtigt und einseitig die erfolglosen Bemühungen sind für die Erklärung dieser auffallenden Unterschiede der Assimilationsgrösse ausschliesslich den Gehalt der Organe an Chlorophyll zu Grunde zu legen.

Am Schlusse dieser Betrachtungen, die ich an anderer Stelle noch weiter auszuführen beabsichtige, möchte ich noch kurz darauf hinweisen, dass schon hier und da nicht näher specialisirte Angaben vorliegen, dass die Assimilation der grünen Zellen, sei es durch Chloroform oder Aether aufgehoben werden könne. Bei meinen diesbezüglichen Versuchen waren die so behandelten Zellen später nicht mehr zum Leben zurückführbar, und es zeigte sich, dass bei dieser Behandlung auch der Chlorophyllapparat, wie zu erwarten war, nicht unbeschädigt und intact bleibt. Ich habe deshalb in dieser Richtung meine Bemühungen nicht weiter fortgesetzt, weil der Zweck, den ich verfolgte, der war, zu untersuchen, ob die grüne Zelle ohne Beein-

trächtigung ihres Lebens und ohne Beschädigung des Chlorophyllapparates ihre Assimilationsfähigkeit verlieren könne, und ob hierbei die Sauerstoff-Athmung von Einfluss ist. Der Assimilationsverlust durch Sauerstoff-Entziehung erfolgt aber, wie gleichfalls schon hier kurz erwähnt werden mag, nicht nur in einem Gemenge von Kohlensäure und Wasserstoff, sondern auch in reinem Wasserstoff oder in reiner Kohlensäure allein. In letzterem Falle treten aber zu den Erscheinungen der Sauerstoff-Entziehung auch die deleteren Wirkungen der Kohlensäure hinzu, die bei Beurtheilung der Erscheinung in Rechnung zu ziehen sind. Endlich sei noch erwähnt, dass diese Beobachtungen über Plasmabewegung in irrespirablen Gasen auch eine Reihe von Thatsachen über den Vorgang der intramolecularen Athmung zu Tage bringen. Soviel ist gewiss, dass die intramoleculare Athmung in vielen Fällen, trotzdem sie besteht und trotzdem Kohlensäure entwickelt wird, doch nicht im Stande ist, die Kräfte zu liefern, welche für die mechanische Arbeit der Protoplasmabewegung nöthig sind. In einzelnen Fällen allerdings erhält man den Eindruck, als ob die Protoplasmabewegung noch eine Zeit lang ohne freien Sauerstoff bestehen könne, und nur von den Stoffwechselforgängen der intramolecularen Athmung in Gang erhalten werde. Hierin läge ein sicherer Beweis, dass diese Vorgänge Wärme entwickeln und Kräfte für mechanische Arbeit frei machen. Allein in diesen Fällen liegt doch immer noch der Verdacht des Vorhandenseins minimaler Spuren von Sauerstoff vor, die sich nicht mit absoluter Sicherheit ausschliessen lassen. Auch über diesen hier nur beiläufig erwähnten Punkt behalte ich weitere Angaben der ausführlicheren Behandlung des Gegenstandes vor.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1887

Band/Volume: [5](#)

Autor(en)/Author(s): Pringsheim Nathanael [Nathan]

Artikel/Article: [Ueber Inanition der grünen Zelle und den Ort ihrer Sauerstoffabgabe. 294-307](#)