

## 11. M. Tswett: Über die Verfärbung und die Entleerung des absterbenden Laubes.

(Eingegangen am 26. Januar 1908.)

### Die Verfärbung des absterbenden Laubes.

Diese besonders im Herbst auffallende Verfärbung pflegt normalerweise in zwei Phasen zu verlaufen, welche ich als die nekrobiotische und die postmortale bezeichnen möchte.

Äußerlich, für den Farbensinn, ist die erste Phase durch gelbe, gelbrote oder rote<sup>1)</sup>, selten durch weißliche Farbtöne charakterisiert, während das Auftreten von Graubraun (*Gingko*), Braun und Rotbraun (*Liriodendron*) oder Schwarz (*Pyrus ussuriensis*) die stattgefundene Nekrose kennzeichnet. Während der ersten, nekrobiotischen Periode, welche augenscheinlich mit dem Abbau und der Auswanderung der plastischen Stoffe zusammenfällt, bleiben die Blätter vollständig frisch, turgescent<sup>2)</sup> und ihre Zellen, selbst die epidermalen, trotz der darin stattgefundenen chemischen und morphologischen Veränderungen (SACHS, KIENITZ - GERLOFF, RYWOSCH, SORAUER) bleiben lebend. Zahlreiche an herbstlich vergilbten Blättern (*Acer platanoides*, *Gingko*, *Populus tremula*, *Ptelea trifoliata*, *Pyrus ussuriensis*) angestellte plasmolytische Versuche haben mir gezeigt, daß die Protoplasten, sowohl die epidermalen wie die der Mesophyllzellen das Hauptmerkmal ihrer vitalen Organisation, die semipermeablen Plasmahäute behielten. Zur Ausführung der Plasmolyse erschienen stärkere Lösungen als für gewöhnlich nötig. Starke Kontraktionen erhielt ich in 25 pCt. Rohrzucker, 13 pCt. Harnstoff oder 12 pCt.  $\text{KNO}_3$ .

Auf das Vorhandensein osmotisch gespannter Zellen, wenigstens in einem Teil des Blattgewebes, war übrigens schon

1) Rote und gelbrote Nuancen entstehen immer durch maskierende Wirkung roter in Zellstoff gelöster Farbstoffe der Erythrophyllgruppe (Anthocyan). Die nekrobiotische Verfärbung der Chloroplasten selbst ist immer ein Vergilben, welches zumal in ein vollständiges Ausbleichen übergeht. Weißen nekrobiotischen Blättern begegnete ich im Hochsommer bei unter Wald wachsenden *Campanula*-Arten und *Evonymus europaeus*. Stark ausgebleicht erscheint manchmal der distale Rand der vergilbten *Gingko*-Blätter.

2) Der frische, turgescente Zustand vergilbter, selbst abgefallener Blätter wurde schon mehrmals in der Literatur erwähnt.



aus dem Turgor des Organs zu schließen, welcher durch kurz-dauerndes (10 Sekunden) Eintauchen in kochendes Wasser vernichtet wurde (Versuche mit *Acer platansoides*, *Aralia sp.*, *Dioscorea Batatas*, *Gingko*, *Liriodendron*, *Sparmannia africana*). Wie lange das nekrobiotische Zellenleben selbst in abgefallenen Blättern erhalten bleiben kann, das zeigen folgende, von mir an *Gingko* und *Ptelea trifoliata* im Jahre 1903 angestellte Versuche. Der *Gingko*-Baum des hiesigen botanischen Gartens begann Mitte September zu vergilben und erschien am 10. Oktober infolge eines Nachtfrostes vollständig entlaubt. Es ließen sich nun in der Tiefe der aus abgefallenen Blättern gebildeten Decke noch am 8. XII. Spreiten auffinden, welche noch stellenweise gelb und lebendig (Plasmolyse) waren. Vollständig vergilbte *Ptelea*-Blätter, am 22. XI. eingesammelt und unter Glassturz ausserhalb des Laboratoriumfensters exponiert, erwiesen sich noch nach einem Monat teilweise lebendig. Im Hochsommer dauert das Leben der vergilbten Blätter am Baum oder abgetrennt aufbewahrt nur einige Tage. (Versuche an *Ulmus campestris*, *Acer campestre*, *Salix sp.*, *Chenopodium rubrum* im August.) Alles dies beweist, glaube ich, zur Genüge, daß das Vergilben des Laubes nicht eine postmortale Zersetzung, sondern ein physiologischer Prozeß ist. Derselbe kann übrigens auch an vom Baum in grünem Zustande abgetrennten Spreiten geschehen.

Versuch m. Grüne *Ginkgo*-Blätter wurden am 1. X. dem Baume entnommen und auf feuchter Erde in flachen mit Glas-scheiben bedeckten Kasten außerhalb des Laboratoriumfensters exponiert. — Am 11. X. Spreiten am distalen Ende vergilbt. — 24. X. die Spreiten fast vollständig gelb; nur an der Basis grünlich. — 1. XI. Spreiten gelb mit braunen (nekrotischen) Flecken.

Versuch n. Grüne *Ptelea*-Blätter, am 1. XI. abgepflückt und wie im vorigen Versuch exponiert, wobei aber ein Teil dicht verdunkelt wird. — 19. XI. Die Spreiten beginnen zu vergilben und zwar die verdunkelten etwas mehr als die belichteten. — 1. XII. Auch die belichteten Spreiten fleckenweise vergilbt. — 22. XII. Die Spreiten größtenteils abgestorben; noch einige gelbe, lebendige (plasmolysierbare) Bezirke.

Was nun die postmortale Verfärbung betrifft, so beginnt sie gleich nach der durch Turgorverlust dokumentierten Nekrose der Blätter. Sie ist hauptsächlich durch eine unter Oxydase-Wirkung stattfindende Oxydation von wasserlöslichen Chromogenen bedingt (siehe folg. Aufsatz). Diese Chromogene sind in dem noch lebenden Blatte wohl vorhanden, sind aber infolge der osmotischen Abgrenzungen im Zellinhalt vor der enzymatischen Wirkung



geschützt. Die reduzierende Wirkung des lebenden Protoplasmas (REINKE) kommt auch vielleicht ins Spiel.

### Die Entleerung des absterbenden Laubes.

Es wird häufig in physiologischen und agronomischen Kreisen als feststehende Tatsache angenommen, daß die absterbenden Blätter, bevor sie die Mutterpflanze verlassen, eine mehr oder weniger weitgehende Entleerung erfahren, indem die wichtigsten Aschenbestandteile sowie Stickstoff in den Muttersproß zurückwandern. Diese Lehre, welche teilweise auf mikroskopischen Beobachtungen an vergilbendem Laube (SACHS, KIENITZ-GERLOFF, BUSCH, RYWOSCH, SORAUER), teilweise auf Elementaranalysen des Herbstlaubes beruht, ist bekanntlich von WEHMER gründlich angegriffen worden<sup>1)</sup>, welcher behauptete, daß die Verarmung der herbstlichen Blätter an einigen Aschenbestandteilen (*P*, *K*), soweit sie wirklich festgestellt ist, nicht auf einer Ableitung dieser Nährstoffe nach dem Stamm beruht, sondern das Resultat einer Auslaugung des abgestorbenen Laubes durch atmosphärische Niederschläge sei. Die theoretische Postulierung einer Entleerung der außer Funktion tretenden Organe — nach dem biologischen Ökonomieprinzip — wies auch WEHMER als nicht begründet zurück<sup>2)</sup>.

Sehen wir von theoretischen Spekulationen ab, so ist zu bemerken, daß WEHMER's Theorie der Auslaugung auf einer Annahme beruht, welche — wie oben gezeigt wurde — nicht zutreffend ist, nämlich daß das vergilbte Blatt ein totes Gebilde ist, wo die osmotischen Abgrenzungen nicht zu Recht bestehen, „das gelöste Salzgemenge die porösen Membranen inhibiert“ (S. 526) und deswegen mittels Diffusion durch Tau und Regen weggewaschen werden kann. „Der Prozeß findet aber sicher in nicht wenigen Fällen bereits statt, wenn Blätter in vergilbendem Zustande noch am Baume sitzen.“

Übrigens haben spezielle Versuche, die TUCKER und TOLLENS über die von WEHMER angenommene Auslaugung der Aschenbestandteile des herbstlichen Laubes angestellt haben, dieselbe nicht

1) Auch CZAPEK verhält sich dieser Lehre gegenüber zurückhaltend.

2) WEHMER betont, daß die im abgefallenen Laube enthaltenen mineralischen Nährstoffe, insbesondere *K* und *P*, wieder in den Boden gelangen und somit für die Pflanzen nicht verloren sind. Dazu ist zu bemerken, daß obgleich die aus der sich zersetzenden Waldstreu freiwerdenden Kali- und Phosphationen in den oberen Bodenschichten durch Absorption zurückgehalten auch von der Vegetation des Unterwaldes benutzt werden, dieselben jedoch den wie es scheint gewöhnlich flachwurzelnden Bäumen wohl zugänglich bleiben.



bestätigt. Die zwischen bedecktem und unbedecktem Laube im Oktober und November gefundenen Differenzen in der Aschenzusammensetzung fielen für die einzelnen Elemente bald zugunsten der unbedeckten bald der bedeckten Blätter aus.

Zur Zeit WEHMER's kritischer Arbeit waren es hauptsächlich die Untersuchungen RISSMÜLLER's und DULK's, auf welchen die Doktrin von der herbstlichen Migration der Aschenbestandteile basierte. Dieselben enthalten nicht nur unverwertbare prozentische Aschenanalysen, sondern Angaben über den Gehalt an verschiedenen Stoffen pro 1000 vergleichbare Blätter. Um das Fundament der Lehre von neuem zu prüfen, betrachten wir näher die Qualität des von den genannten Forschern sowie von den Nachfolgern untersuchten Materials.

RISSMÜLLER, welcher die Blätter einer jungen Buche vom Mai bis November monatlich untersuchte — sagt über den Zustand und die Farbe des herbstlichen Laubes nichts. Nach dem Wassergehalt (pro 1000 Blätter) zu urteilen, hatten wohl die Novemberblätter kein Vertrocknen, kein Absterben erfahren. Nach demselben Plan sind DULK's Untersuchungen angestellt. Die Blätter sind jedoch in viel grösserer Anzahl (einige Hunderte jedesmal) als bei RISSMÜLLER der Analyse unterworfen. Über die Qualität des untersuchten Laubes wird nur gesagt, daß Septemberblätter eine hellere Färbung aufwiesen, schlaff geworden waren, und daß sie in diesem Zustande bis zum Ende der Vegetation verblieben; sie fielen im November graugelb bis braun ab. RAMANN hat im November grüne und eben vergilbte Blätter der Buche und einiger anderen Pflanzen ihrer Zusammensetzung nach verglichen. Bei TUCKER und TOLLENS, welche vergleichbare Platanenblätter vom Juni bis November monatlich untersuchten und für einen Schutz derselben gegen Regen sorgten, findet sich die Angabe, daß die unteren (basalen) Spreiten der Zweige im Oktober zu vergilben begannen. FRUHWIRTH und ZIELSTORF haben die Zusammensetzung des Hopfenlaubes Ende August und Ende Oktober verglichen. Gegen atmosphärische Niederschläge waren die Pflanzen durch ein Dach geschützt. Über den Zustand des Oktoberlaubes wird nichts gesagt; da es aber nur 19% Wasser enthielt, so war es offenbar grösstenteils abgestorben. Angaben für das einzelne Blatt fehlen.

Unter diesen Arbeiten ist diejenige TUCKER's und TOLLENS die wertvollste, weil darin Winke zur Beurteilung früherer Befunde, sowie zum Anstellen neuer Untersuchungen zu finden sind. Besonderes Gewicht lege ich auf die bei Untersuchung möglichst homogenen Materials zu Tage geförderte Tatsache, daß zwischen



vollkommen gesunden grünen Blättern eines und desselben Zweiges sehr erhebliche Differenzen in der Zusammensetzung herrschen können. So erhielten 500 an Zweigenden (unbedeckt) am 9. XI. gepflückte Blätter Gr. 475,04 aschefreier Trockensubstanz, während das höchste entsprechende Gewicht für die basalen Blätter Gr. 174,91 betrug und im Oktober fiel. Analoge Differenzen bestehen für die Einzelbestandteile *N*, *P*, *S*. TUCKER und TOLLENS glauben sogar, daß die aus den vergilbenden basalen Blättern auswandernden Nährstoffe in die jüngeren distalen Spreiten übergehen, eine Annahme, die mir allerdings nicht genug begründet erscheint.

Was die Resultate aller obengenannten Untersuchungen sowie der neuesten von SEISSL (*Polygonum sachalinense*) betrifft, so geht aus allen einstimmig hervor, daß gegen den Herbst ein ansehnliches (25—72 pCt.) Schwinden des Stickstoffs der Blätter stattfindet.

Eine Verarmung der Blätter an *P* tritt wohl in den Zahlenreihen RISSMÜLLER's, RAMANN's, TUCKER's, TOLLENS und SEISSL's hervor, nicht aber bei DULK, sowie FRUHWIRTH und ZIELSTORF.

Im Gegensatz zu anderen Forschern findet RAMANN bei der Buche eine ansehnliche herbstliche Zunahme des *K*. Wichtig ist ferner zu konstatieren, daß eine unzweideutige Abnahme des Mg nur bei DULK's Analysen hervortrat, während RISSMÜLLERs, TUCKERs und TOLLENS, sowie SEISSLs Zahlen für ein annäherndes Konstantbleiben dieses Elementes sprechen. Nach TUCKER und TOLLENS enthielten 500 vergleichbare Platanenblätter folgende Mengen MgO.:

13. VI.: Gr. 0,24; — 15. VII.: 0,70; — 22. VIII.: 0,85; — 7. IX.: 0,67; — 8. X. (beginnendes Vergilben): 0,73; — 24. X.: 0,52; — 5. XI.: 0,65.

Somit dürfte zurzeit nur das Rückwandern des *N* (wahrscheinlich in Produkten der Proteolyse) als feststehende Tatsache betrachtet werden; ein Ausweichen des *N* in elementarer Form ist wohl höchst unwahrscheinlich. Was aber die Frage nach der Migration der Aschenbestandteile betrifft, so sind erneute, mehr nach physiologischen Gesichtspunkten gerichtete Untersuchungen dringend nötig. Zuerst wäre zu untersuchen, in welchen Grenzen sich die individuellen Unterschiede in der Zusammensetzung von Blatt zu Blatt am selben Zweige und von Zweig zu Zweig bewegen können.

Höchst interessant wäre es, festzustellen, wie weit die Entleerung der Blätter in günstigsten Fällen, nämlich im Frühherbst und Hochsommer (WIESNER's Sommerlaubfall), gehen kann, wenn vollständig vergilbte Blätter am Baume sterben oder unter dem



leisesten Impuls sich ablösen. Die Tatsache, daß alljährlich, und zwar bedeutende Laubmengen im Herbst in vollständig frischem grünen Zustande vom Baume abgeworfen werden, darf uns nicht befremden. Eine vollständige Adaptation der Lebewesen kann ja nur in bezug auf ganz regelmäßig zurückkehrende periodische Erscheinungen der Außenwelt erwartet werden, nicht aber für die so verwickelten variablen Faktorenkomplexe (Strahlung, Feuchtigkeit, Temperatur des Bodens und der Luft), welche für den Eintritt der Winterruhe maßgebend erscheinen, Geltung haben.

Pflanzenphysiologisches Institut der Universität Warschau.

---

#### Zitierte Literatur.

- BUSCH, J., Diese Berichte 7. 1899. S. [25].  
CZAPEK, F., Biochemie der Pflanzen II. 1905 S. 788.  
FRUHWIRTH, C. u. ZIELSTORFF, W., Landw. Versuchst. 55. 1901. S. 9.  
KIENITZ-GERLOFF, F., Bot. Zeit. 49. 1891.  
RAMANN, E., Zeitschr. f. Forst- u. Jagdwesen, 30. 1898. S. 157. (Ref. in Bot. Zeit. 1898 )  
REINKE, J., Bot. Zeit. 41. 1883. S. 65 u. 89.  
RISSMÜLLER, L., Landw. Versuchst. 17. 1874. S. 17.  
RYWOSCH, S., Diese Berichte 15. 1897. S. 495.  
SACHS, J., Flora. 1863. S. 200.  
SEISSL, J., Zeitschr. f. d. landw. Versuchswesen in Österr. 7. 1904. S. 39. (Ref. im Bot. Zentralbl. 96.)  
SORAUER, P., Diese Berichte 21. 1903. S. 526.  
TUCKER, G. u. TOLLENS, B., Ber. d. d. chem. Ges. 32. 1889. S. 2575.  
WEHMER, C., Landw. Jahrb. 21. 1892. S. 513.  
WIESNER, J., Diese Berichte 22. 1904. S. 64.
-



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1908

Band/Volume: [26a](#)

Autor(en)/Author(s): Tswett (Zwet) Michail Semjonowitsch

Artikel/Article: [Über die Verfärbung und die Entleerung des absterbenden Laubes. 88-93](#)