© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

E. A. MITSCHERLICH, Bodenkunde Berlin 1905.
O. RENNER I. Experimentelle Beiträge zur Kenntnis der Wasserbewegung. Flora 103, S. 171, 1911.
— — II. Versuche zur Mechanik der Wasserversorgung. Diese Ber. 30, S. 576, 1912.
— — III. Erwiderung auf den Aufsatz von A. URSPRUNG: Filtration und Hebungskraft. Diese Ber. 33, S. 280, 1915.
— — IV. Theoretisches und Experimentelles zur Kohäsionstheorie der Wasserbewegung. Jahrb. f. wiss. Bot. 56, S. 617, 1915.
A. URSPRUNG I. Zur Demonstration der Flüssigkeitskohäsion. Diese Ber. 31, S. 388, 1913.
— — II. Über die Bedeutung der Kohäsion für das Saftsteigen. Diese Ber. 31, S. 401, 1913.
— — III. Filtration und Hebungskraft. Diese Ber. 33, S. 112, 1915.
— — IV. Zweiter Beitrag zur Demonstration der Flüssigkeitskohäsion. Diese Ber 33, S. 253, 1915.

---

59. Georg Lakon: Über die jährliche Periodizität panachierter Holzgewächse.

(Mit 3 Abbildungen im Text.)

(Eingegangen am 20. Oktober 1916.)

In früheren Arbeiten habe ich wiederholt Gelegenheit gehabt, auf das Problem der jährlichen Periodizität der Pflanzen näher einzugehen[1]) Hierbei bin ich zu dem Resultat gekommen, daß die Periodizität keine unter allen Umständen von der spezifischen Struktur vorgeschriebene, sondern eine von der letzteren lediglich zulässige, von den äußeren Bedingungen abhängige Erscheinung ist. In Übereinstimmung mit KLEBS sehe ich die Abhängigkeit der Periodizität von der Außenwelt zunächst in einer Beeinflussung der inneren Bedingungen, welche ihrerseits auf die spezifische Struktur einwirken. Die wichtigste Aufgabe in der Erforschung der Periodizität besteht somit in der Aufklärung dieser inneren

1) Vergl. hierzu meine zusammenfassende Darstellung im Biologischen Centralblatt, Bd. 35, 1915, S. 401—471, woselbst ich die einschlägige Literatur näher berücksichtigt habe und insbesondere auf die grundlegenden Hypothesen von KLEBS ausführlich eingegangen bin. Unter Hinweis auf jene Arbeit kann ich mich hier kurz fassen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Bedingungen selbst. Diese Aufgabe ist aber zugleich die schwierigste, da die inneren Bedingungen mit dem gegenwärtig ungenügend aufgeklärten Chemismus der Zelle eng verknüpft sind. Bei der Erforschung der inneren Bedingungen sind wir daher gegenwärtig auf Hypothesen angewiesen, die geeignet sind, die Richtlinien für die weitere Forschung zu liefern. Die einzige Hypothese, die uns wohlbegründet erscheint, ist die von KLEBS aufgestellte, nach welcher die Veränderungen der inneren Bedingungen zunächst in Verschiebungen in ihrem quantitativen Verhältnis, und zwar vielfach in Änderungen der Konzentrationsverhältnisse bestehen. Speziell für die Entscheidung, ob — günstige Temperatur und Feuchtigkeit selbstverständlich vorausgesetzt — Wachstum oder Ruhe eintritt, ist nach KLEBS das Verhältnis der Assimilate zu den Nährsalzen maßgebend, ein Gedanke, der — wenn auch nicht in dieser Form — zuerst von GOEBEL, später von BERTHOLD ausgesprochen wurde. Verschiebt sich das Konzentrationsverhältnis zwischen Kohlenstoffassimilaten und Nährsalzen zugunsten der ersteren, so tritt Ruhe ein. Eine solche Verschiebung kann infolge der Einwirkung der Außenwelt entweder durch einseitige Steigerung der assimilatorischen Tätigkeit oder durch die einseitige Verminderung der Nährsalzzufuhr oder auch durch beides zugleich herbeigeführt werden. Zur Erklärung der bekannten Beharrlichkeit der Ruhe auch nach Herstellung der für das Wachstum günstigen äußeren Bedingungen, welche für typische Ruheorgane charakteristisch ist, hat KLEBS die Hypothese aufgestellt, daß die beim Zustandekommen der Ruhe stattfindende Anhäufung organischer Substanz die Fermente inaktiv macht. Infolge dieser Inaktivierung der Fermente kann eine Überführung der Reservestoffe in für die Ernährung gebrauchsfähige Form zunächst in keinem nennenswerten Maße stattfinden, so daß zunächst trotz des Vorhandenseins günstiger äußerer Wachstumsbedingungen jegliches Wachstum unterbleiben muß.

Schon in meiner oben zitierten Arbeit habe ich die Erwägungen angeführt, welche zugunsten der Hypothese KLEBS' sprechen zugleich aber auch darauf hingewiesen, daß „die beste Stütze dieser Hypothese in der Tatsache besteht, daß dieselbe alle mit der Periodizität in Zusammenhang stehenden Erscheinungen zu erklären vermag". In jener Arbeit habe ich versucht den Beweis für diese Behauptung zu erbringen; die wichtigsten der bisher untersuchten periodischen Erscheinungen ließen in der Tat sämtlich die Voraussetzungen der KLEBSschen Hypothese erkennen. Sehr lehrreich waren hierbei einige Abweichungen im periodischen Verhalten, die ich in einem besonderen Kapitel einer genauen Analyse unterworfen

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hatte.[1]) In der vorliegenden Arbeit will ich nun einen weiteren interessanten Fall von besonderem periodischem Verhalten mitteilen, der in unverkennbarem Zusammenhang mit jenen Voraussetzungen steht, nämlich das periodische Verhalten panachierter Pflanzen im Vergleich zu den grünen Vertretern derselben Art. Die panachierten Individuen unterscheiden sich physiologisch von ihren grünen Artgenossen im wesentlichen nur durch geringere Gesamtassimilation. Wenn für den Eintritt des Ruhezustandes während der Vegetationsperiode ein Überwiegen der Assimilate über die Nährsalze ausschlaggebend ist, so müßte der Ruhezustand bei den panachierten Individuen im allgemeinen später eintreten als bei den grünen. Das ist nun für einige von mir kontrollierte Holzarten tatsächlich der Fall.

Im hiesigen botanischen Garten hatte ich Gelegenheit, das Verhalten unter den gleichen äußeren Bedingungen stehender panachierter und grüner Exemplare von *Sambucus nigra* L. und *Acer negundo* L. genau zu verfolgen. Erstere Pflanzenart weist bekanntlich eine nur geringe Festigkeit der Ruhe auf und der Zeitpunkt ihres Eintritts in die Ruheperiode wird selbst durch geringere Schwankungen in den äußeren Bedingungen beeinflußt. Im allgemeinen findet man bis in den Herbst hinein Sprosse, die im Treiben begriffen sind. KLEBS[2]) gibt an, daß er während der Vegetationsperiode 1913 in Heidelberg bei *S. nigra* noch im September zahlreiche Äste treibend antraf. Die zahlreichen Exemplare, die ich in Hohenheim während der Vegetationsperiode 1916 beobachtete, gingen im wesentlichen schon Ende August bis Anfang September in den Ruhestand über. Eine genaue Untersuchung am 6. September ergab, daß sämtliche Zweige ihr Wachstum eingestellt hatten; die Knospen waren vollkommen geschlossen. Eine Ausnahme bildeten vereinzelte Knospen an gestutzten oder in irgendeiner anderen Weise beschädigten Ästen; bei solchen Zweigen war hier und da eine Knospe am Austreiben. In auffallendem Gegensatz zu diesen ruhenden Pflanzen stand in dieser und in der folgenden Zeit ein weiß panachiertes Exemplar: sämtliche Zweige waren hier in lebhaftem Treiben begriffen, keine Anzeichen eines Übertritts in die Ruheperiode waren hier wahrnehmbar! Den Unterschied veranschaulicht

1) A. a. O. S. 432—442, Kap. VI: „Über einige Abweichungen im Laubausbruch und Laubfall der Holzgewächse".

2) Über das Treiben der einheimischen Bäume, speziell der Buche. (Abh. Heidelb. Akad. Wiss. Math.-naturw. Kl., 3. Abh. 1914.) S. 100.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Abb. 1, in welcher je ein Durchschnittszweig eines normalen, grünen (links!) und des panachierten Exemplares (rechts!) wiedergegeben ist. Heute, Anfang Oktober, hat das panachierte Individuum seine Terminalknospen immer noch nicht geschlossen. Das fortwährende

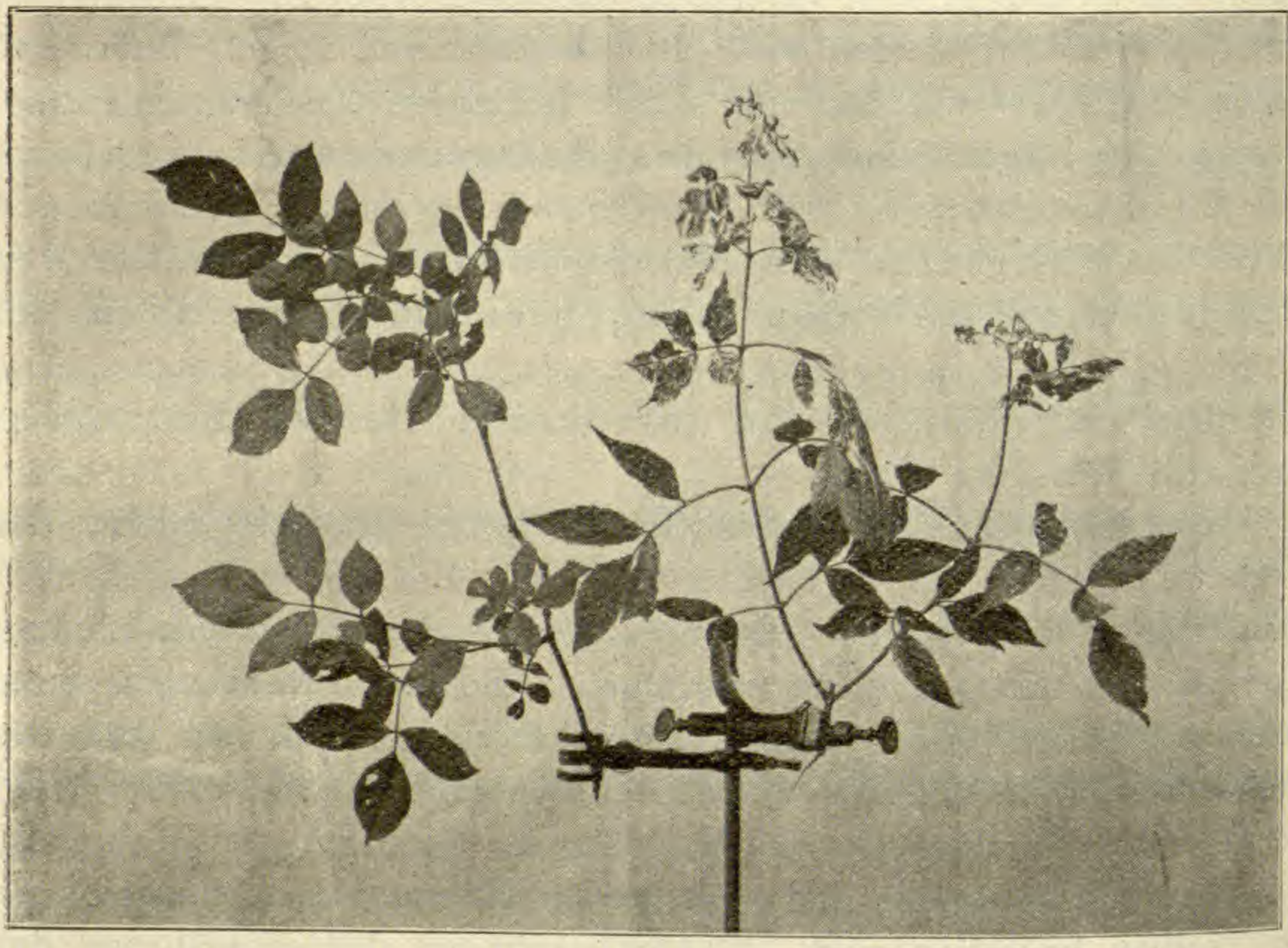

Abb. 1. *Sambucus nigra* L. Zustand am 6. September 1916. Links ein Zweig einer grünen Pflanze, schon in Ruhezustand. Rechts ein Zweig einer panachierten Pflanze in lebhaftem Treiben begriffen.

Wachstum dieses Individuums bis in den Herbst hinein, welches sich alljährig wiederholt, hat die Ausbildung eines eigentümlichen, buschigen Habitus zur Folge.

Noch tiefgreifender als beim Holunder ist der Unterschied zwischen normalen grünen und panachierten Individuen beim eschenblättrigen Ahorn (*Acer Negundo* L.), weil es sich hier um eine durch scharf eingeprägte Periodizität charakterisierte Baumart handelt. Im hiesigen Botanischen Garten standen mir zwei Exemplare, ein grünes und ein panachiertes (weiß gerandetes) zur Verfügung. Dieselben stehen nicht weit voneinander entfernt, im wesentlichen unter den gleichen äußeren Bedingungen. Außerdem hatte ich Gelegenheit zwei weitere, zwar außerhalb des Gartens aber nicht weit davon entfernt stehende panachierte Individuen in ihrer Entwicklung zu verfolgen. Ich konnte folgende Verhältnisse feststellen: Das grüne Exemplar hatte schon Anfang Juli seine sämtlichen Knospen geschlossen. Kein

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

einziger Ast zeigte Wachstumserscheinungen; selbst Zweige, die unmittelbar am Stamme saßen, waren endgültig in den Ruhezustand übergegangen. Ganz anders die panachierten Individuen! Schon KLEBS[1]) gibt an, daß der panachierte *A. Negundo* — er hatte offenbar keine Gelegenheit grüne Exemplare zu kontrollieren — bis in den August im Treiben begriffen war. Bei den von mir untersuchten Bäumen waren selbst Anfang September zahl-

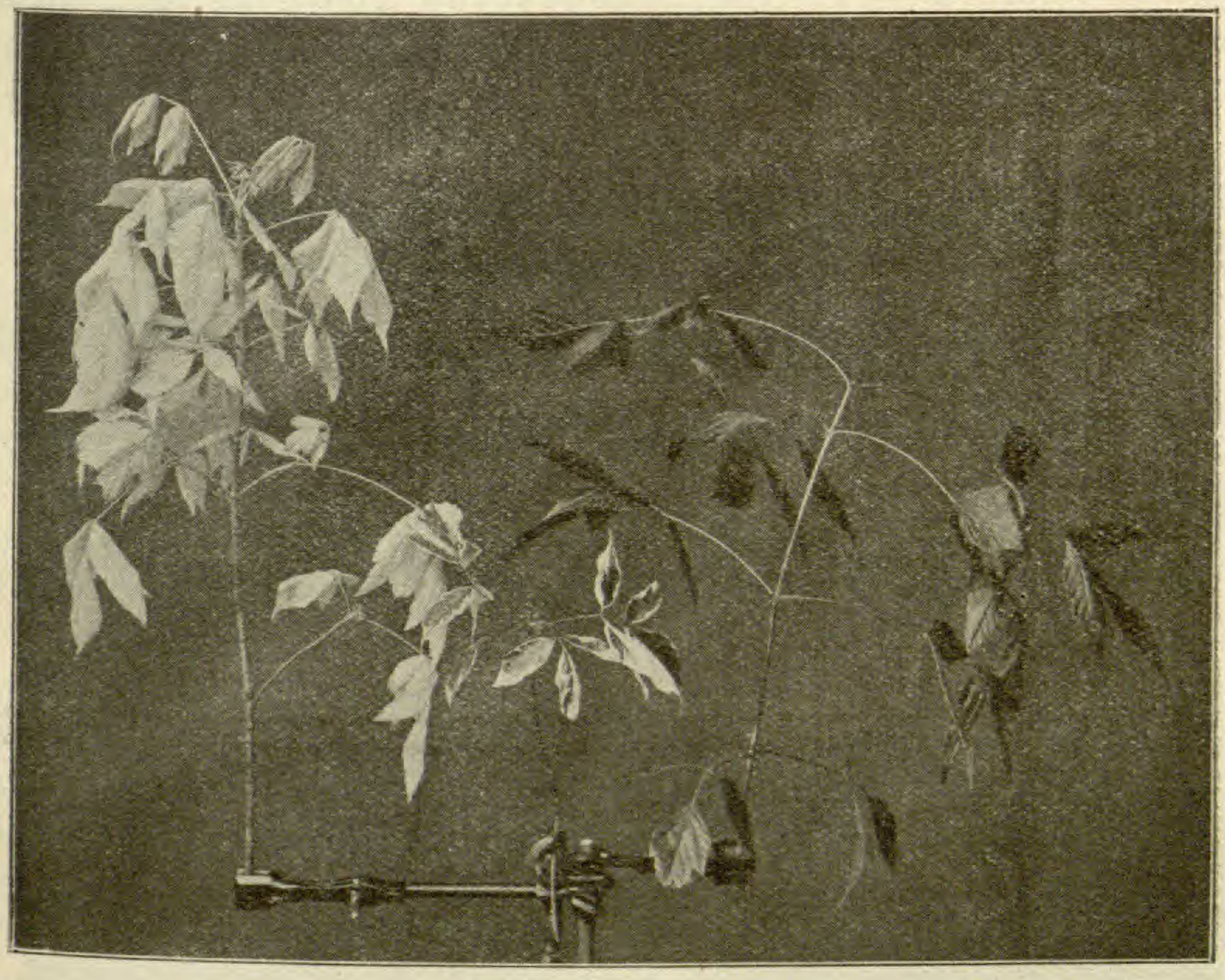

Abb. 2. *Acer Negundo* L. Zustand am 14. Juli 1916. Der linke ganz weiße Zweig und der scheckige in der Mitte stammen von einer panachierten Pflanze; sie sind im Treiben begriffen. Der grüne Zweig rechts stammt von einer grünen Pflanze und ist schon in den Ruhezustand übergegangen.

reiche Äste im Treiben begriffen. Den Zustand am 14. Juli veranschaulicht Abb. 2; der Zweig rechts wurde dem grünen Baum entnommen, er hat vollkommen geschlossene Knospen. Die anderen beiden Zweige, welche im Treiben begriffen sind, stammen aus dem panachierten Exemplar des Botanischen Gartens; der Zweig links ist vollkommen albikat, der Zweig in der Mitte scheckig (weiß gerandet). In der folgenden Zeit — und zwar von etwa Anfang September an — fingen auch bei den panachierten Exemplaren vereinzelte Zweige an, ihre Knospen zu schließen. In

1) A. a. O. S. 101.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

diesem Stadium war das Verhalten der einzelnen Zweige besonders lehrreich. Zwar konnte man feststellen, daß diejenigen Zweige, die eine für die Wasserversorgung vorteilhafte Lage inne hatten, wie die sogenannten Wasserreiser, am längsten im Treiben blieben; aber der Vergleich von Ästen, die in der Wasserversorgung gleichgestellt waren, zeigte deutlich, daß zuerst die rein grünen Äste — wie sie häufig an panachierten Bäumen auftreten — in den Ruhezustand übergingen. Dann folgten die scheckigen, während die rein weißen Sprosse bis zuletzt im Treiben begriffen waren, ihre

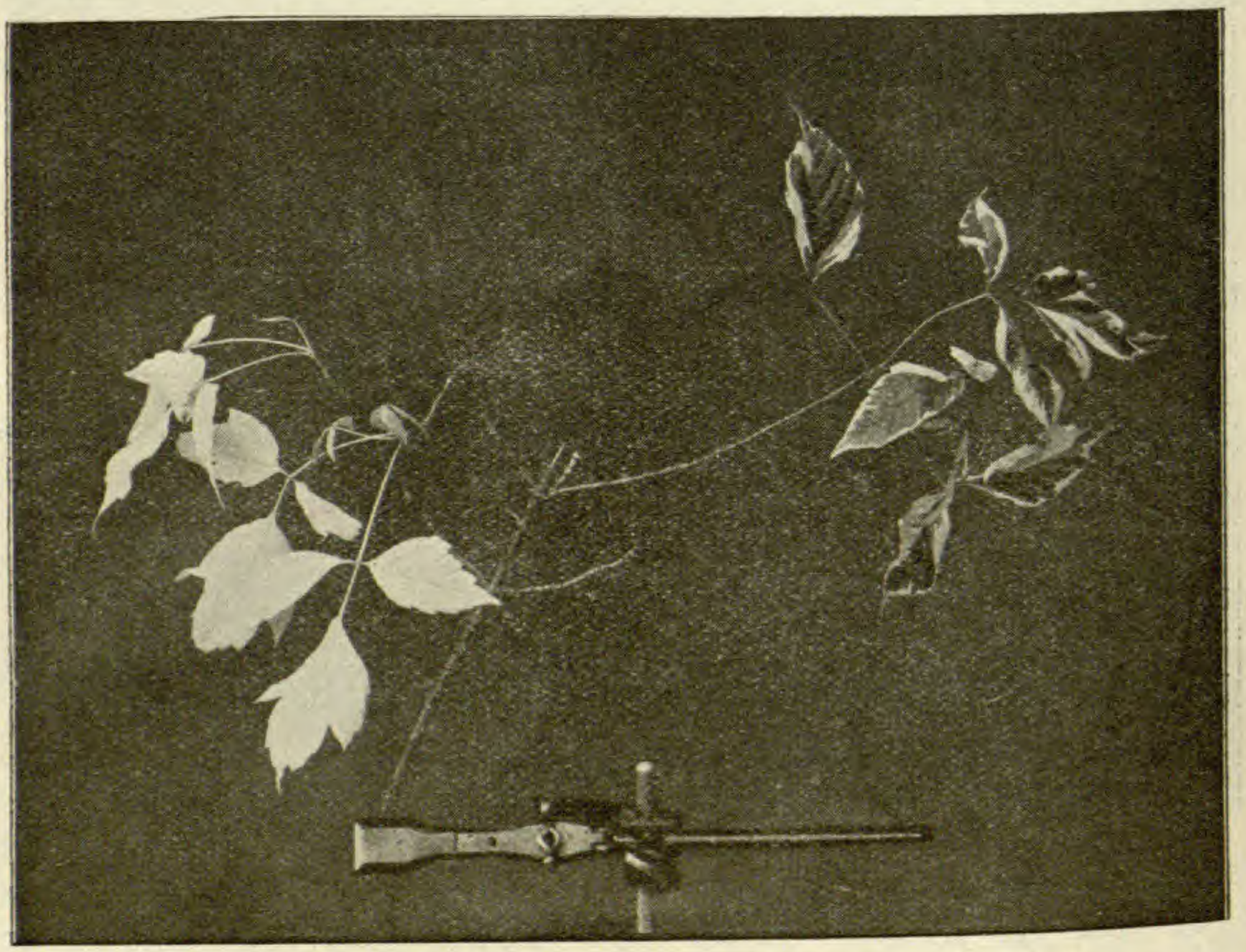

Abb. 3. *Acer Negundo* L. Zustand am 6. September 1916. Zweig einer panachierten Pflanze. Die beiden weißen Aeste links sind noch im Treiben begriffen. Der rechte scheckige Ast ruht.

Knospen vielfach überhaupt nicht schlossen und in diesen Fällen schließlich im Herbst ganz zugrunde gingen. So konnte ich Fälle beobachten, wo an ein und demselben Ast neben vollkommen ruhenden scheckigen Sprossen, lebhaft treibende rein weiße Sprosse standen. Ein solcher Ast ist auf Abb. 3 wiedergegeben: die beiden weißen Zweige links sind im Treiben begriffen, während der scheckige Zweig rechts vollkommen ruht. Ich hatte ferner Gelegenheit, das Verhalten eines besonders günstigen Objektes zu verfolgen, eines Astes, welcher drei

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

verschiedenartige Zweige trug, nämlich an der Basis einen vollkommen grünen, in der Mitte einen vollkommen weißen, an der Spitze einen scheckigen. Zuerst (etwa Ende August) ging der basale grüne Sproß in den Ruhezustand über, dann (etwa Anfang September) folgte der scheckige an der Spitze; der mittlere rein weiße Zweig blieb dagegen bis in den Herbst hinein am Treiben. Die gleichartige Ausbildung der Zweige und ihre Verteilung am Hauptast ließen hier keine andere Erklärung ihres verschiedenen periodischen Verhaltens zu, als die der verschiedenen Produktion von Assimilaten bei gleichwertiger Nährsalzversorgung.

Ich hatte leider keine Gelegenheit eine größere Anzahl von Holzarten auf das abweichende Verhalten ihrer panachierten Vertreter hin zu untersuchen. Ein weißpanachiertes Exemplar von *Acer pseudoplatanus* L. *fol. albo-variegatis* zeigte kein eindeutiges Verhalten; hier war aber auch die Reduktion der grünen Blattfläche durch die Panachierung eine nur geringfügige, Auftreten von rein weißen Zweigen kam hier nicht vor. Die angeführten Beispiele lassen indessen zur Genüge erkennen, daß die Panachierung im allgemeinen eine Veränderung des periodischen Verhaltens und zwar eine Verzögerung in dem Eintritt des Ruhezustandes zur Folge hat. Wenngleich die panachierten Pflanzen auch in ihren übrigen Prozessen Abweichungen vom normalen Verhalten aufweisen dürfen — so z. B. in der Transpiration, wie aus dem veränderten Blattbau zu schließen ist — so ist doch nicht zu vergessen, daß all diese Veränderungen mittelbar durch die schlechte Versorgung mit organischer Nahrung infolge Herabsetzung der Assimilation herbeigeführt werden. Das am meisten tiefgreifende Moment im Leben der panachierten Pflanzen ist zweifellos die Herabsetzung der Assimilation und die damit verknüpfte Veränderung der Ernährung. Dieselbe besteht in einer Verschiebung des Verhältnisses der organischen Substanz zu den anorganischen Nährsalzen zu ungunsten der ersteren, da wohl die Annahme berechtigt erscheint, daß in der Nährsalzversorgung der panachierten Pflanzen keine Veränderung eintritt. Es ist daher verständlich, daß diese veränderte Ernährung zu einer Verschiebung im periodischen Verhalten führen kann, wie dies bekanntlich [1]) auch durch entsprechende künstliche Veränderungen der äußeren Bedingungen möglich ist. Eine solche Beeinflussung wird von der Vorbedingung beherrscht, daß die Herabsetzung der Assimilation durch die

1) Beispiele in meiner oben zitierten Arbeit.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Panachierung in bezug auf die Gesamternährung und Organisation der Pflanze groß genug ist, um entscheidend ins Gewicht zu fallen. Beim Holunder ist die Veränderung der assimilierenden Blattfläche durch die Panachierung in dem oben näher geschilderten Falle zwar absolut genommen gering, aber für diese, eine sozusagen nur labile Periodizität zeigende Pflanze immer noch groß genug, um entscheidend einzuwirken. Beim eschenblättrigen Ahorn ist es dagegen die sehr beträchtliche Reduktion der grünen Blattfläche, welche das Verhalten dieser durch eine tief eingeprägte Periodizität gekennzeichnete Pflanze zu beeinflussen vermag. Nach dieser Sachlage würde es mir durchaus nicht verwunderlich erscheinen, wenn bei einzelnen Pflanzen die Panachierung ohne wesentlichen, sichtbaren Einfluß auf die Periodizität bliebe; die Panachierung wirkt eben nicht qualitativ sondern quantitativ. Ein solches Verharren in der normalen Periodizität scheint — soweit meine ungenügend ausgedehnten Beobachtungen ein Urteil zulassen — in dem oben erwähnten Fall von *Acer pseudoplatanus* vorzuliegen.

Die Beeinflussung des periodischen Verhaltens durch die Panachierung erstreckt sich sowohl auf den ganzen Baum als Gesamtheit, als auch auf die einzelnen Zweige nach Maßgabe des Grades der Panachierung in jedem einzelnen Falle. Wir haben schon oben bei der Besprechung des Verhaltens des panachierten *A. Negundo* gesehen, daß die ganz weißen, also vollkommen chlorophyllfreien Sprosse bedeutend mehr von dem normalen Verhalten abweichen als die gescheckten oder gar die grünen. Andererseits sehen wir, daß die Ausschlagfähigkeit bei den panachierten Bäumen während der ganzen Vegetationsperiode unvermindert erhalten bleibt. Und die hier entstehenden Stammloden können selbst wenn sie ganz grün sind, bis in den Herbst hinein lebhaftes Wachstum zeigen. Diese immerwährende Ausschlagfähigkeit der panachierten Bäume verleiht denselben ein eigentümliches buschiges Aussehen. Hier kommt der Einfluß der Panachierung auf den ganzen Baum zum Ausdruck. Die Erkenntnis, daß für all diese Erscheinungen das Verhältnis der organischen Substanz zu den Nährsalzen ausschlaggebend ist, läßt dieselben uns verständlich erscheinen. Betrachten wir den Baum als ganzes, so haben wir die Gesamtproduktion an organischen Nährstoffen und die gesamte Nährsalzversorgung ins Auge zu fassen. Die Gesamtassimilation ist bei den panachierten Pflanzen geringer als bei den grünen und das die Ruhe bedingende Mißverhältnis zwischen organischer Substanz und Nährsalzen tritt entsprechend

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

später ein. Während aber bei den grünen Pflanzen die Reihenfolge in dem Eintritt der einzelnen Zweige in den Ruhezustand im wesentlichen von ihrer Lage am Baum und den damit bedingten Verschiedenheiten in der Nährsalzversorgung beherrscht wird, haben wir bei den panachierten Bäumen individuelle Verschiedenheiten im periodischen Verhalten der einzelnen Zweige, welche durch Verschiedenheiten in der eigenen Produktion organischer Substanz bedingt werden. Von Zweigen, welche in bezug auf die Nährsalzversorgung ziemlich gleichwertig sind, gehen zuerst diejenigen in den Ruhestand über, welche relativ die meiste organische Substanz produziert haben, also die ganz grünen Zweige. Dann folgen die scheckigen nach Maßgabe des Verhältnisses der grünen zu der weißen Blattfläche, während die ganz weißen Zweige ganz zuletzt ihr Wachstum einstellen. Diese vollkommen chlorophyllfreien Zweige führen sozusagen ein parasitisches Leben; sie sind ganz auf die Zufuhr organischer Substanz seitens des übrigen Baumes angewiesen. Ein Überwiegen der organischen Substanz über die Nährsalze ist hier nicht möglich.

Die Feststellung, daß das abweichende periodische Verhalten panachierter Holzgewächse auf einer Verschiebung des Verhältnisses der organischen Substanz zu den Nährsalzen beruht, führt uns zu der Frage, in welcher Weise auch die Festigkeit der Ruhe panachierter Bäume durch dieses Verhältnis beeinflußt wird. Es ist anzunehmen, daß bei den panachierten Induviduen die für eine feste Ruhe erforderliche Überanhäufung organischer Substanz unterbleibt bzw. in geringerem Maße erfolgt als bei den grünen Individuen. Bei ganz weißen Zweigen, die bis zum Schluß der Vegetationsperiode wachsen und erst durch den unmittelbaren Einfluß der ungünstigen äußeren Bedingungen im Herbst zur Einstellung ihres Wachstums gezwungen werden, findet eine solche Überanhäufung organischer Substanz gewiß nicht statt. Die anatomische Untersuchung hat in der Tat bei *A. Negundo* stets die große Armut solcher Zweige an organischen Reservestoffen ergeben. Es ist zu erwarten, daß — falls keine anderen Momente in entgegengesetzten Sinne wirken — die panachierten Pflanzen leichter aus dem Ruhestand zu erwecken sind als die grünen. Zur Entscheidung dieser Frage sind Versuche im Gange; über den Ausfall derselben hoffe ich in der nächsten Zeit berichten zu können. Hier möchte ich nur noch darauf hinweisen, daß nach SCHELLENBERG[1]) auch die durch eine geringe eigene Assimilation

1) Zur Kenntnis der Winterruhe in den Zweigen einiger Hexenbesen. Diese Berichte, Bd. 33, 1915, S. 118—126.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

gekennzeichneten und im wesentlichen auf die Zufuhr organischer Substanz aus den anderen Zweigen angewiesenen Hexenbesen verschiedener Holzgewächse die für die betreffende Art charakteristische Festigkeit der Ruhe vermissen lassen; sie sind leicht zum Austreiben zu bringen.[1])

---

60. Sven Odén: Zur Frage der Azidität der Zellmembranen.

(Eingegangen am 22. Oktober 1916.)

In bezug auf die Frage nach der Ursache jener bekannten sauren Reaktion, welche Zellmembranen z. B. gegenüber Jodkalium und Kaliumjodat sowie auf bestimmte Farbenreagenzien, wie Methylenblau, Safranin u. a., aufweisen, sind die Meinungen recht verschieden gewesen. Werden Gewebeschnitte mit Kupferoxydammoniak behandelt und dadurch die Zellulose aufgelöst, so bleibt nach dem Waschen mit Wasser ein Gerüst zurück, welches nicht die bekannte Chlorzinkjodreaktion auf Zellulose gibt, dagegen in Alkali löslich ist und als Pektinsäure bezeichnet wurde.

Während die ältere Forschung hier die Existenz bestimmter Säuren, Pektinsäuren, annahm, welche besonders in den Mittellamellen reichhaltig vorhanden sein sollten, hat man in der letzten Zeit die Säurenatur dieser Stoffe bestritten und an diese Phänomene eine rein kolloidchemische Betrachtungsweise angelegt.

Angeregt durch die Untersuchungen von A. BAUMANN und E. GULLYS[2]) hat A. WIELER[3]) vor einigen Jahren etliche Versuche über die Azidität der Zellmembranen ausgeführt, welche in diesen Berichten veröffentlicht wurden. Nach den Ansichten dieses Forschers sind alle Pflanzensubstanzen, wenigstens soweit sie aus Zellhäuten bestehen, wesentlich nur durch ihre kolloide Natur charakterisiert. Als solche kommt ihnen die Fähigkeit zu, Salzlösungen zu zerlegen,

---

1) Vgl. hierzu meine Ausführungen in meiner oben zitierten Arbeit S. 436 ff.

2) Mitt. d. k. bayr. Moorkulturanstalt 3, 4, 5 (1909—1913).

3) Bd. 30, 394—406 (1912).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft

Jahr/Year: 1916

Band/Volume: 34

Autor(en)/Author(s): Lakon Georg

Artikel/Article: Über die jährliche Periodizität panachierter Holzgewächse. 639-648