

Biologisches Centralblatt

unter Mitwirkung von

Dr. M. Reess und **Dr. E. Selenka**

Prof. der Botanik

Prof. der Zoologie

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

24 Nummern von je 2 Bogen bilden einen Band. Preis des Bandes 16 Mark.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

IX. Band.

15. Juli 1889.

Nr. 10.

Inhalt: **Bokorny**, Ort der Wasserleitung in den Pflanzen. — **Wasmann**, Bedeutung der Palpen bei den Insekten. — **Tiebe**, Fähigkeit der Insekten, Bewegungen wahrzunehmen. — **Zacharias**, Fortpflanzung der Rindenläuse. — **Mitrophanow**, Entwicklung der Nervenendigungen in den quergestreiften Muskeln der Amphibien.

Ueber den Ort der Wasserleitung in den Pflanzen.

Von **Th. Bokorny**.

Verbrauch von Wasser und infolge dessen Zufuhr neuer Wassermengen findet in Pflanzen fortwährend in sehr mannigfaltiger Weise und an den verschiedensten Orten statt; doch überwiegt bei den meisten Pflanzen eine Art des Wasserverbrauches alle andern in solchem Maße, dass eine gesonderte Betrachtung der hiedurch bedingten Wasserbewegung nicht bloß zulässig sondern auch geboten erscheint. Es ist das die *Transpiration* und der *Transpirationsstrom*, welcher letzterer schon seit langer Zeit Gegenstand der botanischen Forschung ist. Indem die Luft-Pflanzen aus den Blättern (vorwiegend) fast beständig Wasser abdunsten nach Maßgabe der Lufttrockenheit, der von den Blättern gebotenen Oberfläche, Dicke der Cuticula, Menge der Spaltöffnungen, und verschiedener äußerer Umstände, geht von den Organen der Wasseraufnahme, den Wurzeln, ein Wasserstrom nach diesen Orten des Verbrauches hin, von dessen Mächtigkeit wir ein Bild gewinnen können, wenn wir die verbrauchten Wassermengen berücksichtigen. Nach v. Höhnel gibt 1 Hektar eines 115jährigen Buchenholzwaldes binnen einer Vegetationsperiode 2,4 bis 3,5 Millionen Kilogramm Wasser an die Luft ab; ebenso viel wird natürlich aufgenommen und durchströmt die Buchenstämmen in der Richtung der Wurzel nach den Zweigspitzen, um als Ersatz des verdunsteten Wassers zu dienen.

Die Bahn dieses aufsteigenden Wasserstromes zu erkennen, haben sich viele Physiologen bemüht zum teil auf dem Wege des Experimentes zum teil durch Spekulation. Insbesondere hat v. Sachs viel

zur Klärung dieser Frage beigetragen durch Argumentation und Versuche. Doeh ist bis jetzt eine völlig befriedigende Lösung der Aufgabe noch nicht erbracht; folgende Zeilen sollen einen Ueberblick über den gegenwärtigen Stand der diesbezüglichen Kenntnisse und Meinungen geben und auch den Standpunkt des Verfassers kennzeichnen, sowie er sich dureh Studium der Literatur und eigne Versuche herausgebildet hat.

Es kommt darauf an festzustellen, in welchen Geweben der Wurzeln, des Stammes und der Blätter sich das Wasser bewegt.

Bezüglich dieser Frage gibt bei Holzpflanzen das alte oft wiederholte Verfahren, durch Wegnahme eines Rindenringes die Continuität aller das Holz umgebenden Gewebeschichten zu unterbrechen, insofern einige Auskunft, als (da das fehlende oder vertrocknete Mark nicht in betracht kommt) der Erfolg zeigt, dass dureh die Operation die Wasserzufuhr zu den stark transpirierenden Blättern nicht wesentlich beeinträchtigt wird; denn wäre dies der Fall, so müssten die Blätter in kurzer Zeit welken, ja verdorren, was nicht geschieht, wenn der ringförmig entblößte Holzkörper dureh eine Ligatur vor dem Austrocknen geschützt wird. Da aber dieser ebenso einfache als schöne Versuch nur bei Pflanzen mit zusammenschließendem Holzkörper anwendbar ist, so können wir auf diese Weise nichts über die Wasserleitung bei Stämmen mit zerstreuten Holzbündeln wie denen der Farne und Monokotylen erfahren. Ueber die Schwierigkeit dieser Sache sagt Sachs in seiner Abhandlung über den aufsteigenden Saftstrom in transpirierenden Pflanzen¹⁾: „Zwar liegt der Analogieschluss, dass die Holzfasern überall dieselbe Bedeutung als Wasser leitende Elemente haben, wie bei den Coniferen und Dicotylen, sehr nahe und er wird dureh die Wahrnehmung unterstützt, dass Holz im physiologischen Sinne überhaupt nur in solchen Pflanzen anzutreffen ist, bei denen dureh Transpiration in der Luft eine rasehe Wasserzufuhr nötig wird und dass die Holzmasse im allgemeinen mit der Transpirationsfläche zunimmt; und wenn derartige Erwägungen auch keinen Zweifel lassen, dass die zerstreuten Holzbündel ebenso wie der kompakte Holzkörper den aufsteigenden Wasserstrom leiten, so ist es doch ein gerechtfertigter Wunsch, dureh Versuche dies anschaulich zu beweisen. Man hat bis auf die neueste Zeit geglaubt, diesen Beweis dadureh erbringen zu können, dass man färbende Lösungen von abgeschnittenen Zweigen aufsaugen ließ; indem sich hierbei nur oder vorwiegend die zerstreuten Holzbündel färbten, schloss man, dass diese allein die farbige Flüssigkeit fortleiten und dass sie unter normalen Verhältnissen auch den aufsteigenden Wasserstrom führen. Der so geführte Beweis für diesen aus andern Gründen richtigen

1) Arbeiten des botan. Instituts zu Würzburg, Bd. II, S. 149.

Schluss ist jedoch durchaus zu verwerfen. Die Färbung der Holzbündel beweist eben nur, dass sie sich färben, d. h. den ihnen dargebotenen Farbstoff festhalten, aufspeichern; die Nichtfärbung der übrigen Gewebeschichten beweist ebenso nur, dass sie den Farbstoff nicht festhalten, nicht färbungsfähig sind; ob die färbende Flüssigkeit oder nur das Lösungswasser in alle Gewebeschichten eindringt, wird durch das genannte Versuchsergebnis nicht bewiesen, wie schon die tägliche Erfahrung bei mikrochemischen Reaktionen hinlänglich zeigt. Jeder Mikroskopiker weiß, dass ein Quer- oder Längsschnitt durch die verschiedenen Gewebeformen eines Stengels u. s. w., mit färbenden Lösungen behandelt, sich keineswegs in seiner ganzen Ausdehnung gleichförmig färbt; dass vielmehr nur gewisse Gewebeformen (besonders das Holz) die Färbung annehmen, während die andern farblos bleiben, obgleich in diesem Falle ja sämtliche Zellen des mikroskopischen Schnittes mit der färbenden Lösung in innigste Berührung kommen. Um nur ein Beispiel zu nennen, färbt das schwefelsaure Anilin auf einem mikroskopischen Schnitt nur die verholzten Zellen gelb, gleichgiltig ob sie dem Holz oder einem andern Gewebe angehören; alle nicht verholzten Zellen bleiben ungefärbt und ähnlich verhalten sich viele Farbstofflösungen. — Lässt man nun derartige Lösungen durch den Querschnitt eines transpirierenden Zweiges aufsaugen, so werden eben auch in diesem nur die färbungsfähigen Zellen sich färben, die nicht färbungsfähigen farblos bleiben, und es wird durchaus ungewiss bleiben, ob sich die Flüssigkeit nicht auch in diesen bewegt habe. Dass dies aber wirklich der Fall sein kann, habe ich bereits in meiner Mitteilung über die Porosität des Holzes grade für das schwefelsaure Anilin bewiesen. Stellt man einen Zweig von *Annona ovata* in eine Lösung dieses Salzes, so findet man nach einigen Tagen das Holz bis zur beträchtlichen Höhe hinauf intensiv gelb, das parenchymatöse Gewebe der Rinde und des Markes farblos. Mitten in dem farblosen Mark liegen jedoch vereinzelt Steinzellen, welche ebenfalls intensiv gelb gefärbt sind. Da diese das färbende Salz nur durch Vermittlung der umliegenden farblosen Markzellen erhalten können, so folgt, dass auch in diesen letztern sich das schwefelsaure Anilin bewegt hat. In diesem Falle ist es zudem ungewiss, ob das Salz von unten her im Mark aufgestiegen ist, oder ob es im Holz aufsteigend von diesem aus quer in das Mark eindringt. Dass die im Holz aufsteigende Salzlösung quer hinüber in die Rinde geleitet wird, nicht in dieser aufzusteigen braucht, zeigt aber folgender Versuch. Von einer lebenden Tanne (*Abies pectinata*) wurde der Stammgipfel abgeschnitten. Einige Zentimeter oberhalb des Schnittes wurde ein ungefähr 1 cm breiter Rindenring weggenommen, und das entblößte Holz mit Stanniol dicht umwickelt. Der untere Schnitt blieb (im Winter) einige Tage in einer Lösung von schwefelsaurem Anilin, während die zahlreichen Blätter transpirierten. Als darauf der Stamm

gespalten wurde, war das Holz bis zu 30 cm Höhe über der Ringwunde gelb gefärbt. Die in der Rinde der Tanne bekanntlich liegenden dickwandigen verzweigten Spikularzellen waren aber ebenfalls intensiv gelb geworden, obgleich sie durch mehrere Schichten farblosen Gewebes vom Holz getrennt waren. Diese farblosen Zellen hatten also, ohne sich zu färben, das Salz aus dem Holz quer durch den Bast zu den Spikularzellen hinübergeleitet. Genau dasselbe Resultat erhält man bei Aesten von *Populus dilatata*, wo in der äußern Rinde eine Schicht sogenannter Steinzellen liegt, welche sich durch das im Holz aufsteigende Anilinsalz gelb färben. Demnach kann aus der Färbung auf den von der Flüssigkeit verfolgten Weg nicht ohne weiteres geschlossen werden; hätte die *Anona* im Mark, die Tanne und Pappel in der Rinde nicht Zellen, welche sich ähnlich wie das Holz färben, so hätte man glauben können, das schwefelsaure Anilin habe sich ausschließlich im Holz und gar nicht im Parenchym bewegt. Durch diese Angaben soll nun keineswegs etwa behauptet werden, dass die Rinde und das Mark betreffs der Wasserleitung in transpirierenden Pflanzen dieselbe Rolle spielen wie das Holz; das wäre durchaus irrig; aber sie beweisen, dass es ganz unzulässig ist, aus der Färbung gewisser Gewebeschichten zu folgern, dass nur diese allein bei der Fortleitung der färbenden Lösung beteiligt sind. Wenn es also darauf ankommt, zu beweisen, dass die zerstreuten Holzbündel der Farne und Monokotylen den aufsteigenden Wasserstrom ebenso wie das kompakte Holz der Coniferen und Dikotylen leiten, so wird man sich nach andern Beweismitteln umsehen müssen; färbende Flüssigkeiten sind dazu unbrauchbar“.

Wenn wir uns also nach Versuchsmethoden umsehen wollen, welche geeignet sind die vorliegende Frage zu entscheiden, so finden wir eine solche vor in der erwähnten Wegnahme eines Rindenringes bei Holzpflanzen, wodurch die Leitung in der Rinde unterbrochen wird und doch keine merkliche Störung der Wasserzufuhr eintritt. Diese Methode leidet aber daran, dass sie nicht allgemein anwendbar ist; ferner, möchte ich noch hinzufügen, gibt sie uns keinen Aufschluss darüber, in welchen Teilen des Holzes die Leitung stattfindet, ob im ganzen Holz oder in gewissen Zonen desselben; endlich beweist sie nicht mit voller Sicherheit, dass zur Wasserleitung nur das Holz diene, da ja möglicherweise der Holzkörper als alleiniger Wasserweg nötigenfalls wohl ausreichen aber an der unverletzten Pflanze doch durch Gewebe der Rinde in Ausübung jener Funktion unterstützt werden könnte. Dass wir Grund haben, für einzelne Fälle letzteres anzunehmen, wird später gezeigt werden.

Hinsichtlich der Frage, ob bei Holzpflanzen der ganze Holzkörper der Wasserleitung diene, ist eine gewisse Entscheidung schon getroffen worden durch Untersuchungen R. Hartig's und später A. Wieler's.

R. Hartig leitet¹⁾ aus analytischen Daten und aus Einsägungsversuchen den Schluss ab, dass die Wasserleitung hauptsächlich im jüngern Splint vor sich gehe. Die Analyse gibt nach ihm indirekte Anhaltspunkte zur Beurteilung dieser Frage in der Größe und dem Wechsel des Wassergehaltes der einzelnen Holzteile. „Da ist zunächst interessant, dass bei der Birke die innern ältern Holzlagen sehr wasserreich, ja zu verschiedenen Jahreszeiten wasserreicher sind, als die jüngern äußern Holzschichten. Der ältere Holzkörper zeigt das ganze Jahr hindurch fast denselben Wasserreichtum, und nur zur Zeit der größten Wasserarmut, im Oktober, ist derselbe auffällig trockner. Die größte Veränderung des Wasserstandes zeigt dagegen der (jüngere) Splint, in welchem z. B. im Mai ca. 70% des Zelllumens, im Oktober nur 35% mit Wasser erfüllt ist. Wahrscheinlich erfolgt also auch im jüngern Splint der Birke die lebhaftere Strömung, während der ältere Splint mehr ein Wasserreservoir für Zeiten der Not ist, ohne seine Wasserleitungsfähigkeit ganz verloren zu haben“. Einsägungsversuche ergaben, dass die Fähigkeit der Wasserleitung in solchem Notfalle (bei Unterbrechung der Leitung in den äußern Holzteilen) den innern Splintschichten der Birke, Buche und auch der Eiche nicht verloren gegangen ist, während der braune Kern der Eiche trotz seines sehr hohen Wassergehaltes ebenso wie die innern wasserarmen Holzteile der Fichte, Kiefer, Lärche und Tanne, sich auch an eingesägten Bäumen nicht mehr an der Wasserleitung zu beteiligen vermögen“.

A. Wieler kam 1888 durch Einpressen von Farbstofflösungen in abgeschnittene Zweige zum Schluss, dass „nur eine beschränkte Zahl Ringe an der Leitung beteiligt ist, und dass die Anteilnahme an der Leitung zentripetal abnimmt“²⁾. Als z. B. bei einem Quecksilberdruck von 140 cm Fuchsinlösung durch einen 6jährigen Zweig von *Juglans cinerea* gepresst wurde, zeigte sich nach 4stündiger Versuchsdauer an einer 12 cm über der Schnittfläche gelegenen Stelle nur der fünfte und sechste Ring gefärbt. Wieler fasst seine Resultate mit den Worten zusammen: „Sieht man vorläufig ab von der später zu erklärenden Thatsache, dass bei allen aufgeführten Versuchen mit Laubhölzern das Herbstholz des jüngsten Jahresringes schon sehr frühzeitig ungefärbt ist oder schwächer gefärbt erscheint als das übrige leitende Gewebe, so lässt sich bei allen Species (10 Species wurden untersucht, Verf.) vielleicht mit Ausnahme von *Aesculus hippocastanum* feststellen, dass nur ein Teil des Spintholzes der Zweige leitet, und dass dieser Teil in verschiedenem Grade an der Leitung beteiligt ist, indem der letzte Jahresring den lebhaftesten Anteil an

1) Untersuchungen aus dem forstbot. Institut zu München II und Berichte der deutschen bot. Gesellschaft, 1889, Heft 2, S. 90.

2) Pringsheim's Jahrbücher 1888 und Berichte der deutschen bot. Ges., VI, Heft 10.

derselben nimmt“. Einigermaßen zweifelhaft erscheint freilich, wie Wieler auch selbst erwähnt, die Anwendbarkeit dieser so gewonnenen Resultate auf den Wasserleitungsvorgang in der lebenden Pflanze, da ja doch sehr ungewiss ist, ob das Wasser dort auch durch Druck emporgetrieben wird und nicht durch andere Kräfte, was Wieler freilich als feststehend anzunehmen scheint. Sollte die treibende Kraft, wie Sachs annimmt, das Imbibitionsvermögen der Zellwände sein, so könnten die Wasserwege in lebenden unverletzten Bäumen möglicherweise andere sein, als sie Wieler in seinen Versuchen gefunden hat. Ferner ist bedauerlich, dass Wieler trotz der Sachs'schen Warnung wiederum zu Farbstoffen gegriffen hat, die ja [wenn man nicht sehr konzentrierte Lösungen anwendet¹⁾] unter dem Mikroskop an Schnitten erst wahrnehmbar werden, nachdem sie von gewissen Gewebeteilen aufgespeichert worden sind, so dass das Vermögen Farbstoffe zu speichern für den Ausfall der Versuche mehr maßgebend ist als das Vermögen Wasser zu leiten. Wenn man allerdings mit Wieler annimmt, dass das Speicherungsvermögen im ganzen Holzkörper das gleiche sei, fällt letzteres Bedenken weg. Um dem Einwand zu begegnen, dass seine Wasserleitungsversuche unter unnatürlichen Bedingungen angestellt seien, zu begegnen, ließ Wieler auch von transpirierenden abgeschnittenen Zweigen Methylenblaulösung aufsaugen und erhielt hierbei ähnliche Resultate wie früher, wobei freilich wieder der Gedanke möglich ist, dass Wieler die am meisten färbungsfähigen Gewebeelemente gesehen hat, nicht die wasserleitenden.

Aehnliche Versuche, Farbstofflösungen durch Zweigstücke hindurchzupressen und dadurch etwas über den natürlichen Wasserweg in Holzpflanzen zu erfahren, hat übrigens Fredr. Elfving schon 1882 angestellt²⁾. „Ein 2 cm langes Zweigstück (von *Taxus baccata* V.) wurde an einem Kautschukschlauch befestigt, in diesen etwas Eosinlösung eingegossen und dann die Luft in dem Rohre einfach durch Blasen mit den Backen zusammengepresst. Bei diesem schwachen Drucke trat die Eosinlösung schon nach einer halben Minute an der freien Schnittfläche hervor und zwar nur im Splinte. Die ältern Holzteile leiteten die Flüssigkeit nicht, was sich beim Längsspalten des Stückes sehr deutlich zeigte; der schön rote Splint war scharf gegen das ungefärbte Kernholz abgegrenzt“. Selbstverständlich können hier dieselben Bedenken gehegt werden wie bei den Wieler'schen Versuchen.

Ob bei Holzpflanzen auch die Rinde an der Leitung beteiligt ist, kann nach den erwähnten Experimenten, wohl nicht durchaus negativ entschieden werden, wie bisher geschehen ist. Denn es ist sehr wohl möglich, dass letztere unter natürlichen Umständen mehr oder weniger

1) Wieler gibt leider die Konzentration seiner Lösungen nicht an.

2) Bot. Zeitung, 1882, S. 708—723.

beim Wassertransport mithilft, wenn auch die Versuche lehren, dass diese Unterstützung nicht durchaus nötig sei. Mir scheint sogar ein Ergebnis meiner Versuche direkt darauf hinzuweisen, dass bei einzelnen Holzgewächsen der Wasserstrom sich zum teil auch in der Rinde bewegt.

Doeh zuvor eine Darlegung der von mir angewandten Methode.

Ich benütze zum Nachweis des Wasserstromes in den Pflanzen die vielfach gebrauchte Methode, eine wässerige Lösung gewisser Stoffe von der transpirierenden Pflanze aufsaugen zu lassen; der beigemischte wasserlösliche Stoff muss die dreifache Eigenschaft haben: 1) an keiner Stelle in der Pflanze festgehalten zu werden, 2) die lebenden Zellen nicht zu schädigen und 3) leicht in loco nachweisbar zu sein durch eine einfache mikrochemische Reaktion. Als Stoff von dieser Qualität betrachte ich den Eisenvitriol. Wenn die Versuche in dieser Weise ausgeführt würden unter thunlichster Einhaltung natürlicher Verhältnisse, dachte ich, könnte die Frage des Ortes der Wasserleitung ihrer Lösung näher gerückt werden, auch bei Pflanzen ohne geschlossenen Holzkörper, überhaupt bei jeder beliebigen Anordnung der Gewebe.

Dass der Eisenvitriol irgendwo in der Pflanze chemisch festgehalten wird, ist von vornherein nicht anzunehmen, da Stoffe, welche denselben binden könnten, nicht bekannt sind in Pflanzen. Freilich, wenn derselbe durch längeres Stehen der Lösung an der Luft oxydiert ist, dann wird er durch den in den meisten Pflanzen vorhandenen Gerbstoff chemisch gebunden, so dass aus der Verteilung des Eisens in den Pflanzengeweben nach dem Aufsaugungsversuch nichts geschlossen werden könnte. Wir würden in solchem Falle nur die Orte des Eisenvitriol-Verbrauches kennen lernen, nicht die Wege des eisenhaltigen Wassers. Um richtige Resultate zu bekommen, muss man also die Lösung vor Oxydation schützen; doch braucht man dabei nicht so ängstlich zu sein, jede Spur Oxyd ausschließen zu wollen, da ja die etwaige Absorption dieses geringen Bruchtheiles des aufgenommenen Eisens den Versuch nicht beeinträchtigt; der große Ueberschuss von Oxydulsalz wird ungebunden bleiben und mit dem Wasser wandern. Dass eine Einlagerung des Eisenvitriols in die Membranen nach Art der Farbstoffe erfolge, ist auch nicht zu befürchten, da direkte Versuche hierüber, nach der Methode von Sachs¹⁾ ausgeführt, ein negatives Resultat ergeben. Wenn man einen Streifen gewöhnlichen Filtrierpapieres mit einer Teilung versieht und dann (unten beschwert) in einen Glaszylinder einhängt, so dass das untere Ende in die am Boden befindliche Eisenvitriollösung (ich nahm 1prozentige) hängt, so steigt die Lösung durch Kapillarität in dem Filtrierpapier auf und imbibiert die Fasern, aus denen dasselbe besteht. Farbstofflösungen nun, die man auf diese Weise aufsaugen lässt, werden hiebei

1) Arbeiten des bot. Instituts zu Würzburg, 1882, S. 160 fg.

zerlegt, indem der Farbstoff in den untern Teilen des Papiers absorbiert wird und das pure Wasser allein weiter empor wandert. Bei Eisenvitriol fand ich nur ein geringes Zurückbleiben des Eisensalzes hinter dem Wasser; von 13 cm des benetzten Filtrierpapierabschnittes waren 12 eisenhaltig, der oberste, dreizehnte frei hiervon. Zum Nachweis des Eisens bediente ich mich hier wie bei den Experimenten mit lebenden Pflanzen des Ferrieyankaliums, welches mit Eisenvitriol noch bei großer Verdünnung eine makroskopisch und mikroskopisch wahrnehmbare Reaktion gibt; 1 pro mille Lösung von Eisenvitriol gibt damit flockigen tiefblauen Niederschlag, 1 : 10000 intensive blaue Färbung, die auch unter dem Mikroskop bei 400facher Vergrößerung deutlich gesehen wird. Ferroeyankalium¹⁾, mit dem ich ebenfalls einen derartigen Versuch machte, zeigte keinerlei Zurückbleiben hinter dem Wasser, wäre also in dieser Beziehung noch günstiger, wenn nicht eine chemische Absorption derselben zu befürchten wäre; er wird von Eiweißstoffen bei Gegenwart von Säuren gebunden, und ist sogar als mikrochemisches Reagens auf Eiweißstoffe zuerst von Th. Hartig, später von E. Zacharias verwendet worden²⁾.

Das Leben der Zellen wird durch Eisenvitriol nicht geschädigt, wenn er in geringer Konzentration angewandt wird; er gehört zu den nicht-giftigen Metallsalzen, wie ich aus meinen Versuchen ersah. Wenn man die wässrige Lösung in der Weise anfertigt, dass man 1 pro mille des krystallisierten Salzes in Wasser auflöst, was bei der Zusammensetzung dieses Salzes: $\text{FeSO}_4 + 7 \text{aq}$ (152 Gew. FeSO_4 und 126 Gew. aq), nahezu $\frac{1}{2}$ pro mille FeSO_4 entspricht, so kann man damit operieren, ohne die Pflanzen irgendwie zu schädigen, wenigstens nicht bei kürzerer Versuchsdauer. Die angewandten Pflanzen oder Pflanzenteile bleiben hierbei turgeszent; die Zellen, deren Membranen das Salz reichlich aufgenommen haben, zeigten sich bei verschiedenen Versuchen noch fähig zur Plasmolyse; die Farbe grüner Pflanzenteile blieb unverändert.

Da die beiden eben genannten Bedingungen, nicht absorbiert werden und Unschädlichkeit, von dem von Sachs bei seinen Versuchen über die Steighöhe des Saftes angewandten salpetersauren Lithium in vollkommener Weise erfüllt werden, so hätte ich einfach zu diesem Salze greifen können, wenn ich nicht unüberwindliche Schwierigkeiten rücksichtlich der dritten gestellten Bedingung vorgefunden hätte, nämlich hinsichtlich des mikrochemischen Nachweises von Lithium in loco. Das Lithium in irgend einer Region der Versuchspflanze überhaupt nachzuweisen, ist bekanntlich nicht schwer; die spektralanalytische Methode gibt uns dazu schärfste

1) Dasselbe ist bekanntlich ebenfalls durch intensive blaue Fällung nachzuweisen, wenn man ihm Eisenoxysalz (etwa Eisenchlorid) zusetzt.

2) Siehe hierüber auch O. Loew über den mikrochemischen Nachweis von Eiweißstoffen. Bot. Zeitung, 1884, Nr. 16.

Mittel an die Hand. Wenn es sich aber darum handelt, das Lithium in bestimmten vielleicht eng begrenzten Gewebestücken oder gar einzelnen Zellbestandteilen aufzufinden, genügt jene Methode trotz ihrer Empfindlichkeit nicht, da es nicht möglich ist, genau die Gewebestandteile zur spektralanalytischen Untersuchung zu bringen, welche daraufhin geprüft werden sollen. Wir können nicht die 1 bis mehreren Collenchymschichten einer Pflanze herauspräparieren, ohne andere Gewebestandteile mitzunehmen; es ist nicht möglich, von 3 Lamellen einer Zellhaut die eine wegzunehmen und zur Untersuchung zu bringen, die andere bei Seite zu lassen etc.

Der Eisenvitriol erlaubt einen leichten Nachweis in loco durch die höchst empfindliche Reaktion, die er mit Ferricyankalium gibt in Form einer intensiv blauen Färbung (Fällung). Um denselben in den Geweben nachzuweisen, braucht man nur Schmitte durch die Pflanzenteile mit Ferricyankalium¹⁾ (ich nahm gewöhnlich 1:10) zu betupfen; ein etwaiger Eisengehalt zeigt sich gewöhnlich durch scharf abgegrenzte Blaufärbung oder Blaugrünfärbung an. Um sich vorläufig zu orientieren und zugleich einen hübschen Vorlesungsversuch kennen zu lernen, braucht man nur ein (unter Wasser) abgeschnittenes Blatt von *Rheum* mit der Schnittfläche in die Lösung zu stellen und nach einiger Zeit lebhafter Transpiration (man nimmt am besten jüngere nicht stark kutikularisierte Blätter) den Blattstiel 1 cm, 2 cm, 3 cm, 5 cm, 10 cm . . . über der Schnittfläche zu durchschneiden; die neue Schnittfläche zeigt, mit Ferricyankalium betupft, sofort scharf begrenzte runde über den Querschnitt fast gleichmäßig verteilte blaue Stellen, welche den zerstreut liegenden Gefäßbündeln entsprechen. Die mikroskopische Untersuchung wird das weitere ergeben. Wenn man denselben Versuch mit einem abgeschnittenen beblätterten Ahornzweig macht, kann man hiemit auch die betreffenden Verhältnisse holziger Zweige einer vorläufigen Prüfung unterziehen. Doch möchte ich hiemit weder behaupten, dass es das ganz richtige sei, mit abgeschnittenen Pflanzenteilen zu operieren, noch dass ich es ausschließlich so gemacht habe.

Von früher (durch andere) zur Anwendung gekommenen Methoden schien mir keine den 3 gestellten Anforderungen zu entsprechen; die angewandten Lösungen waren entweder giftig oder (durch Absorption) zerlegbar, mitunter auch beides zugleich. Am ähnlichsten mit meinen Versuchen scheint noch das Experiment von Th. Hartig²⁾ zu sein. Er durchbohrte zur Zeit des Saftsteigens Bäume in gleicher Höhe so, dass die beiden Bohrlöcher sich kreuzten. Nachdem die Oeffnungen bis auf eine geschlossen waren, wurde an diesem ein Gefäß mit holzsaurem Eisen befestigt, so dass diese Lösung in die sternförmige Höhlung des Holzes eindrang und hier imbibiert werden konnte. Die

1) In vielen Fällen ist es gut, dem Reagens eine Spur Salzsäure zuzusetzen.

2) Bot. Zeitung, 1853, S. 313.

Lösung stieg bis in die äußersten Aeste; nach der Fällung ergab sich, dass die Eisenlösung der Faserrichtung gefolgt war, denn noch in 40 Fuß Höhe war die Figur des schwarzen Sternes, von der Eisenlösung herrührend, zu erkennen; dazwischen war das Holz gesund und ungefärbt geblieben. Hartig hat also eine Eisensalzlösung von der transpirierenden Pflanze aufsaugen lassen, aber nicht auf dessen Anwesenheit in den Geweben reagiert, sondern es dem Eisensalz überlassen, dass es seinen Weg selbst kennzeichne durch Schwarzfärbung der Gewebe, welche jedenfalls von dem Gerbstoffgehalt derselben herrührte. Das angewandte Salz wird ein Oxydsalz gewesen sein, welches mit Gerbstoff ohne weiteres reagiert. Nun ist klar, dass auf solche Weise nur diejenigen Stellen gezeichnet werden, welche von der Lösung berührt sind und gleichzeitig Gerbstoff enthalten; gerbstofffreie Wegstrecken würden, auch wenn sie von der Eisenlösung passiert würden, nicht gekennzeichnet.

Wenn wir somit in der 1⁰/₁₀₀ Eisenvitriollösung ein geeignetes Mittel zur Aufsuchung der Wege des Transpirationsstromes erblicken dürfen, so haben wir, dem früher Gesagten gemäß, namentlich die Frage zu lösen, wie das Saftsteigen bei Pflanzen mit zerstreuten Gefäßbündeln stattfindet, und ferner die bis jetzt für Holzpflanzen vorhandenen Angaben zu prüfen. Auch die krautartigen Dikotylen, deren Gefäßbündel zwar im Ring geordnet aber nicht zusammenschließend sind, bedürfen der Prüfung; kurz alle Pflanzen, bei denen das Ringelungsexperiment nicht anwendbar ist.

Sachs glaubt, dass bei denjenigen Pflanzen, welche eines mächtigen Holzkörpers (nach Art der Holzpflanzen) entbehren, die Saftleitung zum teil in den Wandungen der sklerechymatischen Elemente und wohl auch des Collenchyms, wenn ein solches vorhanden, stattfindet. Er sagt von den Monokotylen und Baumfarne¹⁾: „Diese bilden bekanntlich keinen eigentlichen Holzkörper; verholzte Zellen finden sich zwar in den vereinzelt und isoliert verlaufenden Gefäßbündeln innerhalb des Gefäßteiles derselben, allein die Quantität dieses Gefäßbündelholzes ist so gering, dass es unbegreiflich bleibt, wie durch diese dünnen, verholzten Stränge der mächtigen Blattkrone z. B. einer Dattelpalme das nötige Verdunstungswasser zugeführt werden soll; zudem ist die Verbindung der Gefäßbündel im Palmstamm der Annahme ungünstig, dass nur die Gefäßteile der einzelnen Bündel die Wasserleitung besorgen könnten. Die Gefäßbündel der Palmstämme beginnen unten als haarfeine Stränge, die sich nur mit äußerst schmalen Querschnitt an die ältern in das Blatt ausbiegenden Stränge ansetzen. Die Schwierigkeit scheint aber beseitigt, wenn man gleichzeitig und vorwiegend die sklerenchymatischen, dicken, verholzten Gefäßbündelscheiden als die wasserleitenden Organe der Palmen, Dracaenen und anderer Monokotylen in Anspruch nimmt. In ihrem

1) Vorlesungen über Pflanzenphysiologie, 1887, S. 207.

anatomischen und feinsten Bau, sowie durch ihre Verholzung gleichen diese Sklerenchymstränge ohnehin dem festern eigentlich wasserleitenden Teile des echten Holzes, und bei dem beträchtlichen Querschnitt derselben ist weit eher zu glauben, dass in ihnen die beträchtliche Wassermenge, welche in der Blattkrone verdunstet, emporsteigt. Sollte sich diese Annahme, die ich für mehr als wahrscheinlich halte, bestätigen, so wird man auch die sklerenchymatischen Gefäßbündelscheiden im Stamm und in den Blattstielen der großen Farne in derselben Weise in Anspruch nehmen dürfen“.

Es sei gleich erwähnt, dass die Frage, ob sklerenchymatische Elemente leiten, schon experimentell geprüft worden ist. So untersuchte Elfving¹⁾ die Sklerenchymzellen von *Zea Mays* auf diesen Punkt. Elfving verstopfte die Gefäße eines $3\frac{1}{2}$ cm langen abgeschnittenen Internodiums von *Zea Mays*, woran der Holzteil der Gefäßbündel nur aus Gefäßen und Parenchym besteht, durch Injektion mit rot gefärbter Cacaobutter und schnitt dann eine dünne Schleibe von dem in das Fett getauchten Ende ab, um die oberflächlich anhaftende Injektionsmasse zu entfernen. Die mikroskopische Untersuchung zeigte, dass weder die parenchymatischen Zellen, noch die Sklerenchymfasern, welche die Gefäßbündelscheide bilden, Fett aufgenommen hatten; die Gefäße waren hingegen vollständig verstopft. Als nun versucht wurde, bei einem Druck von 25 cm Quecksilber Wasser durchzupressen, gelang dies nicht, woraus Elfving den Schluss zog, dass „die Sachs'sche Hypothese, wonach die Wasserleitung bei den Monokotylen von den Sklerenchymsträngen vermittelt wird, durch Thatsachen nicht bestätigt wird“. Hingegen kann allerdings eingewendet werden, dass die Schnittflächen der Wände doch mit einer dünnen Fettseicht überzogen gewesen sein können, und ferner, dass das Wassersteigen in der lebenden Pflanze vielleicht gar nicht durch Druckkräfte erfolgt.

Nachstehend seien einige Versuche beschrieben, welche von Verf. nach der früher angegebenen Methode, Aufsaugen sehr verdünnter (1‰) Eisenvitriollösung durch transpirierende Pflanzen, angestellt wurden:

Pelargonium zonale.

Versuche mit abgeschnittenen Blättern sind zwar nicht in jeder Beziehung beweisend; namentlich kann aus Experimenten mit abgeschnittenen Pflanzenteilen die Steighöhe des Wassers in der unverletzten Pflanze (d. h. in deren Gefäßteil) nicht sicher erschlossen werden, wie Sachs dargethan hat, weil infolge der Verdünnung der Gefäßluft das Wasser in die angeschnittenen Gefäße hineinstürzt wie in einen luftverdünnten Raum. Zwar ließe sich das letztere vielleicht einigermaßen dadurch beseitigen, dass man das Abschneiden unter

1) Bot. Zeitung, 1882, S. 720.

Wasser vornimmt und die Pflanzenteile, ehe man sie in die Lösung bringt, eine Stunde unter Wasser belässt, wie Pfitzer vorschlägt; dabei soll nach letzterem der Minderdruck der Gefäßluft ausgeglichen werden und die Erfüllung der Gefäße mit Wasser sich erhalten, so lange die Pflanzenteile transpirieren. Doch wird dem von Sachs widersprochen, so dass wir am besten thun, uns jeglicher Schlüsse auf die Steighöhe des Wassers bei Versuchen mit abgeschnittenen Pflanzenteilen zu enthalten, soweit das Aufsteigen in dem Gefäßteil beobachtet werden kann. Anders verhält es sich natürlich mit solchen Gewebeelementen, welche nicht Gefäße sind und auch nicht von diesen Wasser, beziehungsweise Lösung bezogen haben können; sollte sich in solchen der dem Wasser beigemischte Stoff nachweisen lassen, so brauchen wir bezüglich derselben die angeführten Bedenken nicht zu hegen.

Der Blattstiel von *Pelargonium zonale* zeigt im Querschnitt einen Kreis von Gefäßbündeln, welche der Innenseite eines kontinuierlichen Sklerenchymringes anliegen, an Größe sehr verschieden sind und größere von Grundgewebe erfüllte Zwischenräume in tangentialer Richtung zwischen sich lassen. Im Zentrum des Blattstieles verläuft ein kräftiger Gefäßbündel mit nach oben liegenden Bastteil, der an Mächtigkeit des Bast- und Holzteiles alle andern Blattstielbündel übertrifft. Außerhalb des Sklerenchymringes liegt ein großzelliges Parenchym, welchem sich nach außen Collenchym und dann die Epidermis anschließt. Am obern Ende des Blattstieles ändern sich die anatomischen Verhältnisse insoferne, als der Sklerenchymring Unterbrechungen zeigt, d. h. nur an der Außenseite der Gefäßbündel entwickelt ist, während die Lücken durch Grundgewebe ausgefüllt sind. Zugleich zeigt der zentrale Gefäßbündel (und zum Teil auch die peripherischen) eine etwas andere Ausbildung der Phloems, indem sich zwischen die sehr kleinen dünnwandigen Bastzellen größere mit collenchymatisch verdickten Wandungen einschieben.

Da die Verholzung der Membran nach Sachs in einem nahen Zusammenhang mit der Wasserleitung steht, insofern als das Wasser hauptsächlich in den verholzten Wandungen wandern soll, prüfte ich die Gewebe des Blattstieles auf verholzte Membranen und fand, bei Anwendung des so empfindlichen Niggel'schen Holzstoffreagens Indol (mit Schwefelsäure), dass außer den Holzteilen der Gefäßbündel der Sklerenchymring verholzte Wände besitze.

Stellt man unter Wasser abgeschnittene Blätter (das Abschneiden muss unter Wasser, nicht an der Luft geschehen, da sonst die angeschnittenen Membranen rasch ihre Leitungsfähigkeit einbüßen) von *Pelargonium zonale* mit dem angeschnittenen Blattstielende in eine wässrige Auflösung von Eisenvitriol 1 : 500 (etwa 1 cm tief), so zeigt sich bei Sonnenschein das Salz schon nach $\frac{1}{2}$ Stunde im ganzen 6–12 cm langen Blattstiel; Querschnitte durch den Stiel in verschie-

denen Höhen geben mit Ferricyankalium Blaufärbung an bestimmten Stellen. Am stärksten tritt letztere an den Wandungen der Epidermiszellen¹⁾ und der zunächst darunter liegenden Collenchymschicht ein, schwächer im Sklerenchymring und den Gefäßbündeln; Mark und Rindenparenchym sind frei davon, wenn man die Querschnitte nicht grade unmittelbar an dem in die Lösung getauchten Ende des Stieles entnimmt, wo der Eisenvitriol in sämtliche Gewebe eingedrungen ist. Hier scheint also, wenn man die stärkere Blaufärbung in der Weise deutet, dass man an diesen Stellen die Eisenvitriollösung als in voller Stärke angelangt, an den schwächer gefärbten diluirt sich denkt, in der Epidermis und der subepidermalen Collenchymschicht ein besonders rasches Aufsteigen der Lösung stattzufinden. Dass das Eisen von dem Sklerenchymring oder der Gefäßbündeln her in die Epidermis gelange, ist nicht denkbar, da das zwischen Sklerenchym und Epidermis liegende mehrschichtige Rindenparenchym gänzlich eisenfrei ist; anderseits ist ein Aufsteigen in der Epidermis selbst sehr wohl denkbar, da diese eine zusammenhängende ununterbrochene Schicht bildet. Wie unschädlich die Eisenvitriollösung 1:500 für die Epidermiszellen ist, geht daraus hervor, dass das Plasma derselben normale Plasmolyse ergibt, wenn man starke Salzlösungen darauf einwirken lässt. Wir können also annehmen, dass die Gewebe bei diesem Versuche normale Beschaffenheit behalten, was natürlich für die Uebertragbarkeit der Resultate auf den natürlichen Vorgang des Saftsteigens von großer Bedeutung ist. Das Aufsteigen des Eisenvitriols in dem Sklerenchymring und den Gefäßbündeln kann ebenfalls durch Ferricyankalium dargethan werden. Es macht sich aber in den Gefäßbündeln auch von selbst kenntlich durch Schwarzfärbung der Blattnerven; nach 3 Tagen kann (bei lebhafter Transpiration) die ganze Blattnervatur schwarz erscheinen; mikroskopische Untersuchung lehrt dann, dass die lebenden gerbstoffführenden Zellen der Gefäßbündel mit dem oxydierten Eisenvitriol Gerbstoffreaktion ergeben haben, die Oxydation kann zum Teil außerhalb, zum Teil in den sauerstoffführenden Zellen stattfinden. — Die Blätter blieben während der Versuchszeit frisch; erst nach 5 Tagen trat ein Welken der Blätter unter starker Rotfärbung ein.

Ganze Topfpflanzen von *P. zonale* ließen nach längerem Verweilen in Eisenvitriollösung das Eisen als Bestandteil des gesamten mächtigen Wurzelsystems erkennen; weiter war die Lösung bei meinem Versuch, der also jedenfalls zu früh unterbrochen wurde, nicht gedungen. Um die Wurzeln möglichst mit der Eisenvitriollösung in Berührung zu bringen, wurde die überschüssige Erde sorgfältig abgeschwemmt — mit möglichster Vermeidung jeder Verletzung des Wurzelsystems —, dann die Pflanze mit den (noch Erde haltigen) Wurzeln in die Lösung getaucht; ein Begießen des Topfes

1) Die Cuticula bleibt frei.

mit der Lösung, welches zuerst versucht wurde, führte nicht zum Ziele, wahrscheinlich, weil sich der Eisenvitriol mit den kohlen-sauren Erden des Bodens zu unlöslichen Verbindungen umsetzte. Sämtliche Wurzeln, dünne und dicke, zeigten dann starken Eisengehalt in dem Holzkörper und dem dünnwandigen Bast. Da einigermaßen stärkere Wurzeln immer mit Periderm (undurchlässigen Korkschiehten) umgeben sind, konnte das Eisen nur von den Saugwurzeln her zugeleitet sein, wofür auch der Umstand spricht, dass das Rindengewebe frei von Eisen sich zeigte.

Aus dem Versuche mit abgeschnittenen Blättern ersehen wir die interessante Thatsache, dass Epidermis und Collenchym unter Umständen als Wasserleitungsgewebe dienen können. Da die mikroskopische Untersuchung ferner lehrt, dass die Blaufärbung (also der Eisengehalt) ihren Sitz in der Membran hat, können wir in diesem Falle auch annehmen, dass die Lösung in der Membran emporgestiegen ist, was allerdings bei lebenden Zellen von vornherein nicht anders gedacht werden dürfte. Denn, dass dieselbe (oder auch nur das Wasser derselben) von der Zellmembran, in die sie doch jedenfalls zuerst gelangen muss, in das Plasma übertrete, dann wieder in die Zellmembran u. s. w., statt einfach in den Zellhäuten emporzusteigen, die ja ein zusammenhängendes Gerüst von beträchtlichem Querschnitt darstellen, ist unwahrscheinlich. Zwar wissen wir seit Tang's Untersuchungen, dass die Protoplasten im ganzen Pflanzenkörper durch feine Verbindungsstränge zusammenhängen; doch dürften letztere einen zu kleinen Querschnitt haben, um eine so rasche Wanderung zu gestatten. Das Experiment spricht, wie schon erwähnt, ebenfalls dagegen, indem das Eisen in der Wand seinen Sitz hat. Für jeden Fall müssen wir annehmen, dass eine Wanderung der Lösung in der Membran stattgefunden habe, auch wenn wir noch das ausschließliche Emporsteigen des Wassers in den Zellhäuten aufgrund des gemachten Experimentes noch nicht zugeben wollten.

Da nun die Sachs'sche Imbibitionstheorie eine solche Wanderung in den Zellwänden fordert, erhält dieselbe hiemit eine direkte experimentelle Stütze, die noch weiter gestärkt wird durch zahlreiche an andern Geweben und Pflanzen von mir gemachte Beobachtungen, welche ebenfalls das Zellhautgerüst als Wasserleitungsbahn dargethan haben, wie später gezeigt werden soll. Lebende Holzzellen, Bastzellen etc. ergeben bei Aufsaugungsversuchen mit Eisenvitriol häufig ausschließliche Blaufärbung in der Wand beim Betupfen mit Ferricyankalium.

Für plasmafreie, Luft- und Wasser-erfüllte Zellen, wie die Tracheiden, Tracheen, Holzfasern, von denen das Wassersteigen im Lumen vorwiegend behauptet worden ist, ergeben sich aus den angeführten Thatsachen wichtige Fingerzeige.

Zwischen Verholzung der Wände und Wasserleitungsfähigkeit scheint nach dem Versuch mit *Pelargonium zonate* und andern Experi-

menten kein direkter Zusammenhang zu bestehen, wie v. Sachs vermutet; denn Epidermis- und Collenchym-Wandungen geben keine Verholungsreaktion und leiten doch.

Bezüglich der vielfach erörterten Kräfte, durch die das Wasser in den Pflanzen steigen soll, ist im vorliegenden Falle (Epidermis und Collenchym) selbstverständlich, dass nur die Imbibitionskraft der Zellwände in betracht kommen kann, welche auch von Sachs als wichtigste Ursache des Saftsteigens angesprochen wird.

(Schluss folgt.)

Zur Bedeutung der Palpen bei den Insekten.

Von **E. Wasmann** S. J.

Plateau kam vor einigen Jahren bei seinen Untersuchungen über die Bedeutung der Taster zu dem Schlusse, dass dieselben für die Nahrungsaufnahme bei den nagenden Insekten unnötig seien¹⁾.

Dieses auf Beobachtungen und Tasteramputationen an einigen wenigen Coleopterenarten gegründete Urteil kann meines Erachtens die Ansichten früherer Forscher über die funktionelle Bedeutung der Palpen nicht entkräften, obgleich seine Versuche über die Entbehrlichkeit jener Organe neue interessante Aufschlüsse geben. Da ich seit mehreren Jahren teils mit der vergleichenden Morphologie der Mundteile bei den Insekten, teils mit Beobachtungen über ihre Lebensweise mich beschäftigt habe, möge es mir erlaubt sein, einige Ergebnisse meiner Studien hier mitzuteilen und andere wenigstens anzudeuten.

Durch die vergleichende Morphologie der Mundteile bei den Insekten wird man zum Schlusse geführt, dass die Taster nicht funktionell bedeutungslos seien, sondern eine wichtige Aufgabe zu erfüllen haben in der selbstständigen Nahrungsaufnahme. Denn bei denjenigen Käfern und Hautflüglern, welche die selbständige Ernährungsweise mehr oder weniger aufgegeben haben und von andern Insekten gefüttert werden, zeigt sich stets eine entsprechende Reduktion der Taster bis zur gänzlichen Verkümmern der selben. Die Belege hierfür fanden sich einerseits unter den echten Gästen²⁾ der Ameisen und Termiten und andererseits, bei den sklavenhaltenden Ameisen.

1) Vergl. das Referat von Moewes im VI. Bd. S. 12.

2) Vergl. das Referat von Emery über meine Arbeiten über Ameisengäste im IX. Bd., 1. Heft. — In einer demnächst in der Tijdschrift v. Entomol. erscheinenden größern Studie „Vergleichende Studien über Ameisengäste und Termitengäste“ werde ich eine genaue Uebersicht der echten Gäste (einschließlich der Exoten) geben und namentlich die biologische Bedeutung bestimmter Organisationseigentümlichkeiten bei Ameisengästen und Termitengästen nachweisen. — Auf die Entwicklung des Gastverhältnisses zwischen

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1889-1890

Band/Volume: [9](#)

Autor(en)/Author(s): Bokorny Thomas

Artikel/Article: [Ueber den Ort der Wasserleitung in den Pflanzen. 289-303](#)