

- (54) Mc. INTIRE in Journ. Ind. and Eng. Chem. 1921, Nr. 4, p. 310. - (55) FEILTZEN in Frühl. Landw. Ztg. 1913, p. 231 ff. - (56) KAPPEN, Bodenazidität und Kalkdüngung, in Mitt. D. Landw.-Ges. 1922, Stck. 44. - (57) ARRHENIUS, l.c. p. 7 ff. - (58) LOMANITZ, The needs of the soils of Brazos and Jefferson counties for sulphur in Texas agricult. Exp. Stat. 1922. - (59) Diese notwendige sichere Basis für die Feststellung der Optimal-Reaktion schafft O. ARRHENIUS nach seiner - bei Abschluss dieser Untersuchungen erscheinenden - Arbeit: "Nagra Bitrag till Kännendomen om sambandet Mellan markreaktioner och vissa kulturväxters utveckling" (Stockholm 1923) dadurch, dass er von vorn herein auf verschiedene pH abgestimmte Böden zur Kultur von Pflanzen benützt. Ein Vergleich seiner Ergebnisse mit den hier erzielten ist unmöglich, weil hier ja nur mit e i n e r Wasserstoff-Ionen-Konzentration im Versuch gearbeitet wurde.

Botanische Untersuchungen über Hitzetod und Stoffwechselgifte.

Von HANS ILLERT (Giessen).

A. ALLGEMEINES ÜBER DEN EINFLUSS HOHER TEMPERATUREN AUF PFLANZEN.

Der Temperaturgrad, dessen Überschreitung für die Zellen der Pflanzen tödlich wirkt, liegt sehr verschieden hoch. Er wird als Maximum bezeichnet und stellt diejenige Temperatur dar, bei der ein bestimmter Organismus sich gerade noch, ohne Schädigungen zu erleiden, dauernd am Leben erhalten kann. In dem oberhalb davon gelegenen, dem supramaximalen Temperaturgebiet, geht er in jedem Falle nach kürzerer oder längerer Zeit zugrunde; Temperaturgrad und Lebensdauer stehen hier in umgekehrtem Verhältnis. Demgemäss kann jede supramaximale Temperatur bei entsprechender Einwirkungsdauer Tötungstemperatur werden (1). Die quantitativen Beziehungen werden dabei, wie bei allen chemischen und biochemischen Prozessen, die durch Wärme beeinflusst werden, durch die R-G-T-Regel wiedergegeben (2). Diejenige Temperatur, bei welcher die Tötung sofort eintritt, wird (nach ENGELMANN) als Ultramaximum bezeichnet,

Vorliegende Untersuchungen liefern nun einen Beitrag zu der Frage der Temperatur-Abhängigkeit von Lebensdauer und Giftwirkung bei höheren Pflanzen, ein Gebiet, dem sich die Forschung bisher noch kaum zugewandt hatte. Es folgt zunächst ein kurzer Überblick über die Geschichte dieses Problems.

PFEFFER (3) nimmt an, dass die Tötung nicht notwendig etwa mit der Koagulation des Eiweisses zusammenhänge; vielmehr würden durch die Temperatur-Erhöhung alle Lebensprozesse derart beschleunigt, dass die Pflanze sich "zu Tode arbeite".

Wesentlich bestimmter fasst ARTHUR MEYER (4) das Problem. Welcher Art das den Hitzetod bedingende Moment ist, ist auch ihm noch unbekannt; doch schliesst er aus den von der R-G-T-Regel abweichenden, aber bei seinen Versuchen konstanten Werten für Q_{10} auf eine einheitliche innere Todesursache; im übrigen vermutet er, dass sie mit der physikalischen Natur der Zelle, etwa der kolloidalen Beschaffenheit des lebenden Protoplasmas zusammenhänge.

Weiterhin lieferte dann das Experiment eine Fülle von Beiträgen zu diesen Fragen (5). Das eigentliche Problem aber greift LEPESCHKIN (6) auf und führt es einer wesentlichen Klärung entgegen. Er weist nach, dass der Hitzetod tatsächlich auf einer Koagulation von Eiweiss-Stoffen beruht, die sich in dem Schwinden der Semipermeabilität bemerkbar macht (7). Auch er hält an der Annahme einer einheitlichen innern Todesursache fest, was übrigens ja auch für die von ihm untersuchten Fälle zutreffen dürfte. Wie die folgenden Untersuchungen zeigen genügt seine Auffassung jedoch nicht, alle Erscheinungen zu erklären.

B. UNTERSUCHUNGEN BEI HÖHEREN PFLANZEN.

I. METHODE.

Methode I. - Es wird mittels Wasser von verschieden hoher Temperatur dasjenige Temperatur-Minimum festgestellt, bei dem das Absterben noch sofort eintritt. Dieses ist das Ultramaximum. Über das Verhalten im supramaximalen Gebiet geben die folgenden Methoden Aufschluss.

Methode II. - Man bringt die Blätter in Wasser, erwärmt und beobachtet die Tötungstemperatur. Dieses Verfahren ist nicht ohne weiteres eindeutig, denn es werden bedeutende Unterschiede dadurch bewirkt, dass man langsam oder rasch erwärmt. Darum muss dieses stets in gleicher Weise, d.h. vor allem mit gleicher Geschwindigkeit vorgenommen werden. Es wurden zwei Versuchsreihen mit langsamem und mit raschem Erwärmen durchgeführt. Im ersten Falle wird die End-Temperatur von ca. 60° C. etwa in 1 Stunde, im letzteren in etwa 3 - 5 Minuten erreicht. Bei dieser Methode wurden auch, da sie sich hierzu besonders eignet, Beobachtungen über das Schwinden der Turgeszenz angestellt. - Es bedarf wohl kaum des Hinweises, dass die selbst bei raschem Erwärmen erhaltene Tötungstemperatur nicht mit der nach Methode I erhaltenen, dem Ultra-Maximum, übereinstimmt, sondern tiefer liegen muss.

Methode III. - Bei diesen beiden ersten Versuchen handelt es sich um die Feststellung der Tötungstemperatur. Die Messung der Tötungszeiten gestaltet sich, zunächst im Anschluss an die zuletzt angeführten sachlichen Beziehungen folgendermassen:

a. Man nimmt Wasser von der bei raschem Erwärmen erreichten End-Temperatur, taucht darin die Blätter ein (sie sterben nicht sofort ab!) und beobachtet die bis zur Tötung verstreichende Zeit, die in diesem Falle meist sehr kurz ist.

b. Ähnlich kann man auch noch bei tieferen Temperaturen die Widerstandsfähigkeit durch Messung der Tötungszeiten bestimmen. Dieses Verfahren liefert jedoch nur innerhalb enger Grenzen brauchbare Ergebnisse; nämlich bei Temperaturen in der Nähe des Ultramaximums; z.B. bei 50° C. Bei tieferen erhält man dadurch, dass die Tötungszeiten zu lang und dabei zu ungleichförmig werden, keine eindeutigen Resultate mehr, die nur als Vergleichswerte noch brauchbar sind. Es lagern sich hier verschiedene Vorgänge übereinander, sodass das Endergebnis die Wirkung verschiedener, schwer anzugebender Bedingungen darstellt. Dies ist übrigens der Punkt, an dem die Erfahrungs-Tatsachen uns zwingen, über die LEPESCHKINSchen Annahmen hinauszugehen. Hierauf wird später noch ausführlich zurückzukommen sein. - Besonders bei Tötung durch mässig hohe Temperaturen zeigt sich nun ferner die besonders für Oxalidaceen und Begoniaceen typische Erscheinung, dass der Absterbe-Prozess nicht mit einem male das ganze Blatt ergreift, sondern von einzelnen Stellen aus sich ausbreitet. Demgemäss sind hier Anfang und Ende der Reaktion wahrzunehmen.

Methode IV. - Ausser dem Temperaturgrad kann man nun noch die Einwirkungszeit beschränken und variieren.

a. Man taucht die Blätter in Wasser von bestimmter Temperatur, wartet jedoch nicht bis zu ihrem Absterben, sondern nimmt sie vorher heraus. Meist sterben sie dann nach kürzerer oder längerer Zeit noch nachträglich ab. Indem man auf diese Weise mehrere Versuchsreihen bei gestaffelten Temperaturgraden und Einwirkungszeiten durchführt, ermittelt man dasjenige Maximum an Zeit, das die Blätter in dem warmen Wasser gerade noch ertragen, ohne nachträgliche Schädigungen und Veränderungen zu erleiden. Zweifellos hat auch hier die Wärme in dem Organismus Störungen hervorgerufen; man muss annehmen, dass diese Deformationen wieder ausgeglichen wurden (8). Dieses Verfahren läuft also auf eine Bestimmung der Präsentationszeit hinaus, d.h. der kürzesten Frist, die noch eine Reaktion zur Folge hat.

b. Nicht jede Erhitzung hat einen deletären Einfluss auf die Zellen; die Störung, die von der erhöhten Temperatur ausgeht, muss ein Mindestmass erreichen; welche Bedeutung haben nun Eingriffe, die in dem eben angedeuteten Sinne als "unterschwellig" bezeichnet werden können? Zur Beantwortung dieser Frage ist durch intermittierende Erwärmung zu bestimmen, wie die Summation von "Reizen" sich voll-

zieht. Diese hängt aber davon ab, ob die Reize abklingen und in welcher Weise dies geschieht. Ist dies der Fall, so handelt es sich um die Bestimmung der Relaxationszeit. Dies wurde ermittelt durch Versuche mit variiertem Temperaturgrad und planmässig wechselnder Einwirkungsdauer und Zwischenpause.

Schliesslich wurden noch Versuche mit dem heizbaren Objektisch angestellt. Dieses Verfahren ist jedoch kaum brauchbar.

Die Ergebnisse sind aus dem Text aufgrund kurzer Auszüge ersichtlich. Das folgende Schema gibt nochmals einen zusammenfassenden Überblick über die Versuche.

Messung der Temperaturbeständigkeit mittels:

- I. Tötungstemperatur bei sofortiger Tötung: Bestimmung des Ultramaximums.
- II. Tötungstemperatur bei Erwärmung mit dem Wasser:
 - a. langsam (Beginn und Ende der Tötung wahrzunehmen).
 - b. schnell.
 - + Schwinden des Turgors (Temperatur-Ablesung).
 - ++ Eintritt der Verfärbung.
- III. Tötungszeiten = Reaktionszeiten in Wasser von:
 - a. Temp. II b ++ (Zeitablesung).
 - b. 50° C. (Zeitablesung).
 - + Beginn der Tötung,
 - ++ Ende der Tötung
- IV. Beziehungen zwischen Tötungstemperatur und Tötungszeiten.
 - a. Präsentationszeit in Wasser von
 - + Temperatur II b ++
 - ++ 50° C.
 - b. Relaxationszeit (Relaxationsindex).

II. DIE TÖTUNGSTEMPERATUR UND DAS SUPRAMAXIMALE VERHALTEN.

1. Bestimmung der Tötungstemperatur.

In diesem grundlegenden Vorversuch wird zunächst die Temperatur-Beständigkeit normaler Blätter festgestellt. Diese ist bei den einzelnen Arten sehr verschieden. Als Beispiel diene *Oxalis Acetosella*:

- | | |
|------------------|--------------------|
| I. a = 64 - 75°. | III b + = 2' - 5' |
| II. a = 47°. | b ++ = 10' |
| b + = 60°. | IV. a + = 3" |
| b ++ = 60°. | a ++ = 1,25' |
| III. a = 0,5' | V. b = ca. 1:1000. |

Zu IV. a. - Das nachträgliche Absterben findet oft nach längerer Zeit (Stunden, Tage) erst statt.

Zu IV. b. - Die Relaxationszeiten sind sehr gross. "Unterschwellige" Reize, d. s. solche die keine nachträgliche Tötung zur Folge haben, die also unterhalb der Präsentationszeit liegen, summieren sich in einfacher Weise, wenn die Erholungspausen nicht gross genug sein.

Aus den beiden letzten Versuchsreihen geht hervor, dass der Zustand, der durch die erhöhte Temperatur in verhältnismässig kurzer Zeit geschaffen wird, ziemlich stabil ist. War der Reiz unterschwellig, so bleibt er noch verhältnismässig lange Zeit bestehen; lag er über der Präsentationszeit, so findet das nachträgliche Absterben erst nach verhältnismässig langer Zeit statt.

2. Erscheinungen beim Absterben.

Für meine Untersuchungen wählte ich zunächst Blätter verschiedener Oxalidaceen, weil diese, wie zuerst DETMER (9) angibt, bei der Tötung durch Hitze einen Farbumschlag von grün in gelb erleiden, sodass hier der Augenblick des Absterbens unabhängig von dem nicht immer gut wahrnehmbaren Schwinden der Turgescenz genau festgestellt werden kann. Dabei treten gleichzeitig an mehreren Stellen

gelbe Flecke auf, von denen aus, im Verlauf einiger Zeit der Tötungsvorgang sich zentrifugal ausbreitet. Demgemäss sind also Anfang und Ende der Reaktion wahrzunehmen. Eine Erklärung dieser Erscheinung wird später versucht werden (10). - Ähnliche Verhältnisse liegen bei *Begonia* vor. - Anders die Blätter der Polygonaceen. Sie bleiben in der Hitze fast unverändert. Zunächst schwindet bei einer bestimmten Temperatur der Turgor; nach einiger Zeit folgt dann noch eine schwache Verfärbung. Einen gut ausgeprägten Farbwechsel zeigt *Rumex scutatus*. Überall aber ergreift hier der Farbwechsel mit einem mal das ganze Blatt. Ausserdem ist die postmortale Färbung nicht beständig. - Das Schwinden der Turgeszenz findet bei *Oxalis* und *Begonia* gleichzeitig mit der Gelbfärbung, bei Polygonaceen vor derselben statt.

III. TEMPERATURBESTÄNDIGKEIT UND LEBENSBEDINGUNGEN.

Im supramaximalen Gebiet ist die Lebensdauer eine Funktion der Temperatur, deren Gesetzmässigkeit durch die R-G-T-Regel ungefähr wiedergegeben wird. Ist dabei Q_{10} konstant, so liegt eine einheitliche Ursache der Tötung, die das ganze supramaximale Gebiet beherrscht, vor, ist es inkonstant, so ist die Tötung wohl zweifellos durch mehrere Faktoren bedingt (11).

Nun lässt sich aber zeigen, dass (bei dem gleichen Organismus) die supramaximale Wärmeresistenz keine konstante Grösse ist. Zu diesem Zweck misst man etwa nach Methode III die Tötungszeiten für 65°, 60°, 55°, 50°, 45°, 40°, 35° C; die 0,5; 1,0; 1,5; 3,0; 13; 20; 1440 Minuten betragen. Q_{10} hat dementsprechend Werte, die zwischen 1 und 75 liegen. Auch ist hier daran zu erinnern, dass 50° als die geeignetste Versuchstemperatur befunden wurde; eine Tatsache, die durch die Bestimmung von Q_{10} sowie durch eine einfache Überlegung bereits verständlich wird: Es ist durchaus nicht gleichgültig, während welcher Zeit ein Reiz wirkt, denn bei längerer Dauer desselben, wenn die Tötungszeit Stunden oder Tage beträgt, verändert sich das Blatt in der Zwischenzeit durch seine Eigentätigkeit, sowie durch d. verschiedensten Aussenwelts-Einflüsse, sodass es schliesslich ein physiologisch ganz anderes Objekt als zu Beginn des Versuches darstellt. Man beachte z.B. nur, dass die Blätter abgeschnitten sind, also keine Nahrungszufuhr mehr haben, dass sie durch das umgebende Wasser von Kohlendioxyd und Sauerstoff ganz oder teilweise abgeschlossen sein können., u.s.w., dass also verschiedene Lebensprozesse gestört sind. Dies alles aber ist möglicher Weise von weitgehendem Einfluss. Diese Komplikationen fallen aber weg bei Versuchen von relativ nur kurzer Zeitdauer. An sich stellt also die Dauer eines Reizes noch kein eindeutiges Mass dar. Nicht nur dessen Qualität ist von Bedeutung, sondern ebenso sehr die Beschaffenheit der lebenden Substanz, das was sie erlebt hat, ihre Geschichte. - Gerade diese Frage wird später eingehend zu untersuchen sein; diese Annahme aber hat sich durchaus bestätigt (vergl. B III. 4).

Diese das supramaximale Verhalten bedingenden Zustände des Organismus bestehen zunächst in autonomen Modifikationen, d.s. Variationen, die aus der inneren Beschaffenheit des Organismus und dem Ablauf seiner Lebensprozesse sich ergeben (z.B. seine Entwicklungsphase), die auf die Temperatur-Beständigkeit von Einfluss sind. Das markanteste Beispiel dieser Art liefern wohl diejenigen Bakterien, deren Sporen sehr wärmebeständig, deren vegetative Formen aber sehr empfindlich sind. Auch bei höheren Pflanzen sind, abgesehen von den Samen, gewisse mit Entwicklung gegebene Schwankungen der Widerstandsfähigkeit bekannt (12). Dieser Frage ist hier näher nachzugehen.

Ferner ist, wie bis jetzt bekannt, das Temperatur-Maximum durch Bedingungen verschiedener Art, wie Wassergehalt, Ernährungsverhältnisse u.s.w., also durch d. ganze Verfassung, in welche die Pflanze durch äussere Einwirkungen gebracht wird, beeinflussbar, woraus aber mit grosser Wahrscheinlichkeit zu vermuten ist, dass diese Faktoren auch das supramaximale Verhalten beeinflussen (13). Hier kann überdies experimentell durch Reize verschiedener Art die Struktur des Organismus verändert werden. Die Bedeutung dieser, wenn auch nicht ohne weiteres in jedem Falle definierbaren Veränderungen für die Temperatur-Beständigkeit soll untersucht werden.

1. Einfluss der inneren Lebensbedingungen.

Das Alter der Blätter ist von Einfluss auf die Temperatur-Beständigkeit. Bei *Oxalis acetosella* lassen die Blätter folgende Alters-Differenzierungen erkennen: junge, kleine Blätter von blassgrüner Farbe, ausgewachsene Blätter mittleren Alters meist dunkelgrün, und alte wieder meist blass grün gefärbte Blätter. Es zeigt sich hier, wie auch bei einigen andern Oxalidaceen, dass junge und frisch erwachsene Blätter etwa gleiche (von mir als "normal" bezeichnete) Wärmeresistenz aufweisen, während die deutlich alten, oder die bereits absterbenden Blätter etwas temperaturbeständiger sind. Die Unterschiede sind jedoch ziemlich gering, ferner auch nicht ganz einheitlich.

Die Blattstiele sind in vielen Fällen wärmebeständiger als die Spreiten.

2. Einfluss der äusseren Lebensbedingungen.

a. Jahreszeit, Klima.

Es liess sich zeigen, dass die Wärmeresistenz im Frühjahr und Sommer kaum Unterschiede aufweist, dagegen im Spätherbst bedeutend ansteigt. - Auch das Klima scheint von Einfluss zu sein. So war in dem regnerischen und kalten Frühjahr 1923 die Temperatur-Beständigkeit etwas geringer als in den Jahren 1921 und 1922.

Mit Jahreszeit und Klima im Zusammenhang steht das Auftreten roter Blätter (wie bei *Oxalis acetosella* und *O. tropaeoloides*), die in ihrem supramaximalen Verhalten oft erheblich von dem normaler Blätter abweichen (14).

Im folgenden werden nun die eigentlich experimentellen Veränderungen der äusseren Lebensbedingungen behandelt. Eine Hauptschwierigkeit hierbei besteht darin, stets gleichartige Versuchsbedingungen zu schaffen und zu verhindern, dass andere als die beabsichtigten Einflüsse sich geltend machen. Überhaupt leiden alle derartigen Versuche über Temperaturbeständigkeit an schwer vermeidbaren Versuchsfehlern und sonstigen schwer zu erkennenden Unstetigkeiten. Es wurden hierfür stets nur frisch erwachsene Blätter verwendet.

b. Assimilation, Atmung.

Erstere ist gebunden an die Wirkung des Lichtes und die Zufuhr von Kohlendioxyd. Beide Faktoren müssen daher im Versuch variiert und ausgeschaltet werden. Derartige Beeinflussungen sind stets schädigend; nach einiger Zeit tritt der Tod ein. Von Interesse sind die Veränderungen, die während dieses Prozesses in der Temperaturbeständigkeit auftreten.

Der Einfluss des Lichtes besteht darin, dass die Blätter bei Verdunkelung gegen Hitze widerstandsfähiger werden. Z.B. Blätter von *Oxalis acetosella*, nach 5-tägiger Verdunkelung bei Methode II b: 64°; III a: 0,75 Sek.; III b: 10 Sek. bis zum Beginn der Tötung. - Bemerkenswert ist vor allem auch die Tatsache, dass bei Polygonaceen, z.B. *Rumex scutatus*, nicht nur der Augenblick der Verfärbung, sondern auch das Schwinden der Turgeszenz auf einen höheren Temperaturgrad verschoben ist.

Zur Untersuchung des Einflusses von Kohlendioxyd auf die Temperatur-Beständigkeit bringt man Pflanzen in eine kohlendioxydfreie Atmosphäre, sowie in reines Kohlendioxyd. Sodann werden diese Versuche mit Variation der Belichtung kombiniert. Dabei ergab sich, dass die Kohlendioxyd-Konzentration nur geringfügigen Einfluss auf die Temperatur-Beständigkeit hat, derart, dass eine Gesetzmässigkeit des Verhaltens kaum zu erkennen ist.

Weitere Versuche zeigen, dass die Temperaturbeständigkeit durch die Sauerstoff-Konzentration ebenfalls nur ganz unbedeutend, durch die mit ihr kombinierten Belichtungsänderungen dagegen wieder in der üblichen Weise beeinflusst wird.

c. Wirkung der Transpiration bei erhöhter Temperatur.

Pflanzen, die in eine wasserdampfgesättigte Atmosphäre bzw. ins Warmhaus gebracht werden, entwickeln sich schlecht; auf die Temperaturbeständigkeit jedoch haben diese Medien keinen nennenswerten und auch keinen einheitlichen Einfluss.

d. Ernährung der Blätter.

Ich beschränkte mich bei Prüfung dieser Frage auf den Entzug von Nahrungsstoffen. Die Pflanzen werden in reinem Sande kultiviert (Lebensdauer etwa 8 - 14 Tage). Dadurch, dass die Pflanze hungert, wird die supramaximale Temperaturbeständigkeit ihrer Blätter merklich erhöht. Also besteht zwischen dieser und den Ernährungs- u. Stoffwechselverhältnissen ein wesentlicher Zusammenhang. Es lag hiernach nahe, d. Verhalten von Blättern zu untersuchen, die man von der Pflanze abtrennt, ihnen also die Nahrungs-Zufuhr abschneidet. Wenn man diese zunächst nur teilweise durch Knicken der Blattstiele unterbindet, so macht sich kein Einfluss auf Lebensdauer oder Temperaturbeständigkeit geltend; anders verhalten sich abgeschnittene Blätter, die längere Zeit eingefrischt oder in eine feuchte Kammer gebracht werden. Der Effekt in dem supramaximalen Verhalten ist alsdann eine Funktion der Zeit.

Hier lassen sich nun sämtliche Versuche wiederholen, die oben mit ganzen Pflanzen ausgeführt wurden. - Das wichtigste Ergebnis ist, dass die Temperatur-Beständigkeit der Blätter durch ihre Isolierung erhöht wird. Durch Verdunkelung wird diese Wirkung noch weiter vergrößert. z.B. *Oxalis caprina*:

Material	Methode II b	Methode III a	Methode III b
Normale Blätter	62° C.	0,75 Min.	7 Minut.
Eingefrischt, belichtet, nach 5 T.	64° C.	0,75 "	10 "
" verdunkelt, nach 5 Tag.	68° C.	1,0 "	15 "

Auch hier kann zunächst aus den Versuchsergebnissen nichts bestimmtes darüber entnommen werden, welches wohl bei der Lichtwirkung der entscheidende Faktor ist. Es wurde daher die Abhängigkeit der Temperaturbeständigkeit, sowie die Beziehungen des Lichtes zu den Lebensvorgängen noch auf eine andere Art untersucht. Die Blätter werden in Wasser untergetaucht. Dieses selbst kann verschiedene Beschaffenheit haben: fließendes Wasser, stehendes Wasser, ausgekochtes destilliertes Wasser unter Lichtabschluss. - Besonders in der Lebensdauer zeigen sich hier auffallende Unterschiede. Sie ist im Licht grösser als bei Verdunkelung. Ganz besonders kurz ist sie in ausgekochtem destilliertem Wasser bei Verdunkelung. (Allerdings zeigt sich hier die Lebensdauer auch von dem Verhältnis der Wassermenge zur eingelegten Blattmenge abhängig, sodass man also stets auf gleiche Bedingungen achten muss.) Aus diesen Versuchen geht aber hervor, dass das Licht noch eine Bedeutung für die Pflanze haben muss, die nicht in der Assimilations-Funktion liegt.

Blätter, welche in KNOPSche Lösung, Glukose und Saccharose gestellt worden waren, zeigten kaum einen Unterschied gegenüber den in Wasser eingestellten Blättern.

Um diese Stoffe auf das ganze Blatt wirken, bzw. um sie rascher in die Blattspalten gelangen zu lassen, wurden die Blätter in genannte Lösungen eingelegt. Die Lebensdauer ist hierbei durchweg verkürzt. - Die Temperaturbeständigkeit wurde sofort nach dem Einlegen der Blätter geprüft, sowie, nachdem die Lösung eine entsprechende Zeit, wie es die Lebensdauer im einzelnen Fall erlaubte, gewirkt hatte. Nur im letzteren Falle ergab sich ein Abweichen von dem normalen Verhalten: die Temperatur-Beständigkeit war etwas herabgesetzt.

Um die Wirkung dieser Stoffe noch zu steigern, wurden die Blätter mit ihnen injiziert, wodurch die Lösung rasch in die Interzellularen befördert wird. Wie zu erwarten ist, sind dabei Lebensdauer und Temperatur-Beständigkeit noch mehr herabgesetzt. Bei der Injektion mit Wasser wird zwar die Lebensdauer, nicht aber die Temperatur-Beständigkeit beeinflusst.

Diese Zusammenhänge werden noch deutlicher, wenn man andere Wasser-entziehen-

de (plasmolysierende) bzw. ernährende Lösungen anwendet (Kochsalz, Kaliumnitrat, Kupfersulfat, Kaliumbioxalat). Die Wirksamkeit dieser Stoffe ist noch intensiver. Lebensdauer und Temperaturbeständigkeit sind noch mehr herabgesetzt. Injektion verstärkt auch hier die Wirkung.

Von besonderer Giftigkeit sind Lösungen von Kaliumbioxalat, was umso auffallender ist, als die Blätter der Versuchspflanzen selbst dieses Salz in ihren Zellen enthalten. - Ferner wurden hierbei zur Injektion solche Lösungen von Kaliumbioxalat verwendet, welche die gleiche, die 1/2-fache, die 2-fache etc. Acidität wie der Zellsaft besaßen. Die im Säure-Gehalt mit dem Zellsaft übereinstimmende Lösung hatte erst nach Stunden eine tödende Wirkung. Ebenso Lösungen, die schwächer waren; stärkere Konzentrationen wirkten aber schon nach sehr viel kürzerer Zeit. Eine so grosse und sprunghafte Abhängigkeit der Giftwirkung von der Konzentration war bei anderen Stoffen nicht zu beobachten.

IV. TEMPERATURBESTÄNDIGKEIT UND CHEMISCHE BESCHAFFENHEIT DER ZELLE.

Die Versuche mit Kaliumbioxalat lassen vermuten, dass die Säuren des Zellsaftes, vor allem wohl die Oxalsäure wegen ihrer grossen Giftigkeit, beim Absterben durch erhöhte Temperatur in wirksamer Weise beteiligt ist. Aus diesem Grunde wurden ausser Oxalidaceen noch andere säurehaltige Pflanzen, wie Polygonaceen u.s.w. in den Kreis der Betrachtung gezogen.

Über die Azidität der Blätter von *Rheum* hat STEINMANN (15) Untersuchungen angestellt. Er fand, dass dieselbe im Licht zu-, bei Verdunkelung abnimmt. Ich habe bei meinen Versuchspflanzen nach dem von STEINMANN angegebenen Verfahren Bestimmungen des Säure-Gehaltes vorgenommen und gefunden, dass Einwirkungen, welche die Temperatur-Beständigkeit beeinflussen, auch auf den Säuregehalt einwirken, indem Einflüsse, welche die Temperatur-Beständigkeit steigern, die Azidität herabsetzen.

Z.B. 3 g Blattspalten von *Oxalis acetosella* (normale, d.h. frisch erwachsene, sowie auch junge-, Frühjahrs-, Sommerblätter), haben einen Säuregehalt von: 8,6 ccm n/10 NaOH. Blattstiele: 6,5 ccm. Alte Blätter: 8,0 ccm. Herbstblätter: 4,8 ccm. Pflanze 5 Tage verdunkelt: 7,1 ccm; abgeschnittene Blätter, 5 Tage eingefrischt: 7,5 ccm; desgl., verdunkelt: 7,2 ccm.

Aufgrund dieser Feststellungen kann man sich von dem Mechanismus des Hitzetodes folgende Vorstellungen machen: Durch die Wärme wird die Struktur des Plasmas zerstört, d.h. im wesentlichen seine Semipermeabilität aufgehoben. Dieser Vorgang ist eben das, was man unter Tötung versteht. Dass diese Auffassung ihre Richtigkeit hat, liess sich auch an meinen Objekten nachweisen. Man bringt frische Blätter in Wasser von verschieden hoher Temperatur, wobei man bis fast zu der Temperatur geht, die ihnen das Leben kostet, und untersucht dann das Wasser auf seinen Säuregehalt. In dem wärmeren Wasser tritt mehr Säure aus als in dem kälteren.

Diese Vorstellung von dem Tötungsvorgang ist jedoch unvollständig. Der neue Gesichtspunkt, den diese Untersuchungen zum Problem des Wärmetodes beitragen, besteht darin, dass das Absterben bei hoher Temperatur nicht nur in der Koagulation begründet sei, welche das Plasma unmittelbar unter der Einwirkung hoher Temperatur erfährt, sondern noch in anderen (chemischen) Vorgängen, dass also in bestimmten Fällen, wie dem unsrigen, der Hitzetod zugleich auch ein Gifttod ist. Wenn nämlich die mit der Temperatur veränderbare Permeabilität über ein der Pflanze zuträgliches Mass (das wohl auch, ebenso wie die höchstfalls zulässige Koagulationsgeschwindigkeit, beim Temperatur-Maximum erreicht ist) vergrössert wird, so durchdringt die Zellsaft-Säure das Plasma in verstärktem Masse. Nun bewirken aber auch Wasserstoff-Ionen (ebenso wie die von Schwermetallen) eine Beschleunigung der Koagulation (16). Im supramaximalen Gebiet treffen beide Wirkungen zusammen: die Hitze vergrössert die Permeabilität, diese die Säure-Imbibition, diese abermals die Koagulationsgeschwindigkeit. So muss das Plasma um so eher erliegen. - Diese Annahme sei noch im einzelnen kurz erläutert.

Dass die Verfärbungs-Erscheinungen beim Absterben der Säure-Wirkung zuzuschreiben sind, nimmt bereits DEYMER (17) an. Jedoch leistet die Säure nicht in jedem Fall diesen Dienst als Indikator, z.B. bei den meisten Polygonaceen bleibt diese

Wirkung aus.

Auch das Fortschreiten des Tötungsvorganges bei Oxalidaceen und Begoniaceen lässt sich auf dieser Grundlage deuten. Ist nämlich an irgend einer Stelle des Blattes eine Zelle abgestorben, so hat hier die Oxalsäure freien Zutritt in die Umgebung. Sie dringt gegen die Nachbarzellen vor, deren Plasma ebenfalls infolge der durch die erhöhte Temperatur gesteigerten Permeabilität von der Säure des eigenen Zellsaftes bereits angegriffen ist.

Auch die Erscheinungen des nachträglichen Absterbens sowie der Relaxation stehen mit unsern Annahmen nicht im Widerspruch.

Bezüglich der Hauptfrage, d.i. die Steigerung bzw. Herabsetzung der Temperaturbeständigkeit ist nun die hier vertretene Annahme besonders fruchtbar. Wenn man als Wirkung der erhöhten Temperatur einzig die Permeabilitäts-Vergrößerung ansehen wollte, so bliebe unerklärt, warum der Endzustand bei derselben Pflanze bald früher, bald später erreicht wird. Wenn aber das Absterben im supramaximalen Gebiet teilweise auch auf einer Vergiftung durch Säuren beruht, so muss es bei höherem Säure-Gehalt rascher erfolgen, als bei niedrigerem. Nun sind aber tatsächlich geringere Azidität und höhere Temperatur-Beständigkeit Parallelercheinungen; sicherlich handelt es sich hier um kausal verknüpfte Vorgänge.

Analog gestaltet sich die Erklärung für die Wirkung chemischer Gifte, welche die Temperaturbeständigkeit herabsetzen. Der Plasma-Wandbelag muss wasser eher erliegen, wenn er von zwei Seiten einen Angriff ausgesetzt ist: den giftigen Lösungen aussen und innen. Die äussere aber wird dann zu ausschlaggebender Wirkung kommen, wenn sie stärker ist als der Zellsaft.

Das Verhalten bei Injektion mit Wasser liefert nun für die Richtigkeit dieser Annahmen das Experimentum crucis. Begreiflicherweise ist dabei die Lebensdauer sehr herabgesetzt; nicht aber die Temperatur-Beständigkeit. Denn in dieser Falle wird der Plasma-Belag nur von einer Seite, von Innen, mit giftiger Lösung durchsetzt; das äussere Wasser der Interzellularen bleibt in dieser Hinsicht ziemlich bedeutungslos.

Daraus wird auch verständlich, warum die Temperatur-Beständigkeit in Wasser oder in Lösung untersucht die gleiche ist. Wenn das Blatt nur kurze Zeit in der Lösung liegt, oder wenn nicht injiziert wurde, ist nur die Temperatur der Umgebung wirksam. Anders, wenn die Lösung durch längeres Einlegen der Blätter, oder durch Injizieren Gelegenheit hatte, bis zum Plasmabelag der Zelle vorzudringen.

Das abweichende Verhalten vieler Polygonaceen scheint unseren Annahmen zu widersprechen; nämlich durch die Tatsache, dass die Tötung, d.i. das Schwinden der Turgeszenz, eher eintritt als die Gelbfärbung, wonach man annehmen könnte, dass die Säurewirkung doch nur von sekundärer und postmortaler Natur ist. Ausschlaggebend ist jedoch, dass auch das Schwinden des Turgors auf einen höheren Temperaturgrad gebracht werden kann; also ist auch hier die Tötung vom Säure-Gehalt abhängig.

C. ZUSAMMENFASSUNG.

Zur Erforschung des supramaximalen Verhaltens wurden mehrere unabhängige Verfahren angewandt, die dessen Gesetzmässigkeit auf verschiedene Weise darstellen.

Die supramaximale Temperatur-Beständigkeit (von *Oxalis*) ist durch verschiedene Faktoren bedingt und beeinflussbar. Durch Nahrungs- oder Lichtmangel wird sie erhöht, durch Gifte (plasmolysierende Stoffe) herabgesetzt.

Durch Bedingungen ersterer Art wird der Säuregehalt herabgesetzt.

Im Zusammenhang mit dem Chemismus der Zelle wurde eine Erklärung dieser Erscheinungen versucht. Als Ausgangspunkt diente dabei die LEPESCHKINSche Theorie, die in ihren Grundzügen bestätigt, daneben ergänzt und erweitert wurde. Sie hätte ihre volle Richtigkeit, wenn die supramaximale Temperatur-Beständigkeit eine konstante, von der jeweiligen Beschaffenheit des Organismus unabhängige Grösse wäre. Dies ist aber, wie auch hier, neben einigen schon bekannten Fällen, gezeigt wurde, nicht der Fall. Auf Grund dieser Tatsachen musste daher die LEPESCHKINSche Theorie ergänzt werden und zwar durch die Annahme, dass der Hitzetod hier bei diesen Ob-

jekten nicht allein durch Hitzekoagulation von Kolloiden, sondern noch durch einen weiteren Faktor, die vergiftende Wirkung des Zellsaftes verursacht wird, die allerdings ebenfalls darin besteht, auch ihrerseits die Koagulation zu beschleunigen.

LITERATUR-VERWEISE.

- (1) PFEFFER, Pflanzenphysiologie II (1904) p. 288 ff. - (2) KANITZ, Temperatur und Lebensvorgänge, Berlin 1915, p. 1 - 5. - (3) PFEFFER, l.c. p. 283, 284. - (4) ARTHUR MEYER, Eine die supramaximalen Tötungszeiten betreffende Gesetzmässigkeit, in Ber. D. bot. Ges. XXIV (1906) p. 340 ff. - (5) KANITZ, l.c. p. 105 - 114; bes. die Anmerk. - (6) LEPESCHKIN, Zur Kenntnis der Einwirkung supramaximaler Temperaturen auf die Pflanze, in Ber. D. bot. Ges. XXX (1912) p. 703. - (7) LEPESCHKIN, Zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung der Plasmamembran, in Ber. D. bot. Ges. XXIX (1911) p. 247 - 261; ders. (6) p. 539 ff.; ders. (7) p. 704, 705; - BUGLIA, Über die Hitzegerinnung von ... Kolloiden, in Zeitschr. f. Chem. u. Industr. d. Koll. V (1909) p. 291; KANITZ, l.c. p. 89. - (8) PFEFFER, l.c. p. 284. - (9) DETMER, Pflanzenphysiolog. Praktikum, Jena 1909, p. 73 f. - (10) Anderweitige Erwägungen hierzu finden sich bei KANITZ, l.c. p. 98. - (11) ARTHUR MEYER, l.c. p. 346; KANITZ, l.c. p. 158 ff. - (12) PFEFFER, l.c. p. 290 - 292. - (13) PFEFFER, l.c. p. 293. - (14) Genauere Untersuchungen in dieser Richtung mussten vorbehalten bleiben. Es sei indessen auf eine grundlegende Vorarbeit hingewiesen: OVERTON, Beobachtungen u. Versuche über d. Auftreten von rotem Zellsaft bei Pflanzen, in Pringsh. Jahrb. XXXIII (1899) p. 171 - 231. - (15) STEINHAHN, Studien über die Azidität des Zellsaftes beim Rhabarber, in Zs. f. Bot. IX (1917) p. 1. - (16) LEPESCHKIN, Zur Kenntnis der Todesursache u.s.w. p. 539 - 540. - (17) DETMER, l.c. p. 74.

Herrn Prof. Dr. KÜSTER, dem ich die Anregung zu der vorliegenden Arbeit verdanke und der mir bei der Abfassung derselben vielfache Unterstützung hat zuteil werden lassen, bin ich zu besonderem Danke verpflichtet.

Milchsäfte und Schleime.

Von HERMANN ZIEGENSPECK (Jena).

EINLEITUNG.

Alle sich selbständig nährenden Gewächse saugen mit ihren Wurzeln in Wasser gelöst die Salze ein, welche sie zum Aufbau ihres Körpers bedürfen. Diese Aufnahme erfolgt nicht wahllos, sondern die mit einem CASPARYschen Streifen ausgerüstete Endodermis sorgt dafür, dass nur das in die Pflanze kommt, was durch das Plasma geht (permeiert). Den Schwefel und Phosphor entzieht die Pflanze dem Boden als Salze und Ionen ihrer hoch oxydierten Säuren (SO_4'' - PO_4'''). In den weitaus meisten Fällen dient der Nitratrester als Stickstoff-Quelle. Den Ammon-Rester verarbeiten nur wenige Pflanzen (die selbständigen Bewohner der Roh-Humusböden). Ohne Ca, K, Mg, N und Fe ist ein Leben für höhere Pflanzen unmöglich. Diese werden als Salze oder Ionen aufgenommen. Die Aufnahme des in der Natur in nicht permeabler Form als Hydrosol vorhandenen Eisens ist noch nicht völlig geklärt. Ausser diesen lebenswichtigen Stoffen findet man bei Aschen-Analysen oft bedeutende Mengen von Elementen, die nicht nur entbehrlich, sondern vielleicht in grösseren Mengen angehäuft sogar schädlich sein können. Vor allen zählt hierzu das Cl, Na und die Kieselsäure. Ja, es reichern sich zuweilen Grundstoffe an, die das Erdreich nur in Spuren führt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: [7](#)

Autor(en)/Author(s): Illert Hans

Artikel/Article: [Botanische Untersuchungen über Hitzetod und Stoffwechselgifte 133-141](#)