

Zur Frage nach der Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen.

Von

A. Ursprung.

Obschon die Versuche über die Frage nach der Beteiligung lebender Zellen beim Saftsteigen ziemlich zahlreich geworden sind, ist es doch noch nicht geglückt, eine Übereinstimmung der Ansichten herbeizuführen. Ein vollständig zwingender Beweis für die Beteiligung oder Nichtbeteiligung lebender Zellen an der Hebungarbeit ist eben noch nicht erbracht, und so können denn verschiedene Autoren in der Bewertung der vorliegenden Versuchsergebnisse abweichender Meinung sein. Aber nicht nur in der Deutung der Tatsachen, sondern auch bezüglich der Tatsachen selbst ist eine völlige Übereinstimmung noch nicht erreicht, obschon es nicht schwer fallen kann, durch eine gewissenhafte Nachprüfung hier Abhilfe zu schaffen.

Im Jahre 1905 bestritt Dixon¹⁾ die von mir gegebene Deutung meiner Abtötungsversuche. Durch die Nachprüfung seiner Experimente vermochte ich jedoch die Richtigkeit seiner Anschauungen nicht zu bestätigen²⁾ und aus den Rezensionen ging hervor, daß auch von völlig unbeteiligter Seite die Beweisführung Dixons als verfehlt betrachtet wurde. Trotzdem hielt Dixon auch in späteren Publikationen seine Ansicht aufrecht. Später stellte dann Roshardt³⁾ viele Versuche vornehmlich mit Krautpflanzen an. Trotz der großen Zahl der Experimente und der Verschiedenartigkeit des Versuchsmaterials vermochte er keine Anhaltspunkte zu gewinnen, welche die Anschauung Dixons hätten

¹⁾ Dixon, Note on the supply of water to leaves on a dead branch. (Scient. Proc. of the royal Dublin Soc. Vol. XI. (N. S.). 1905. p. 7.)

²⁾ Ursprung, Über die Ursache des Welkens. (Beih. z. Bot. Centralbl. Abt. I. Bd. 21. 1907. p. 67.)

³⁾ Roshardt, A., Über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen bei Pflanzen von niedrigem Wuchs. (Beih. z. Bot. Centralbl. Abt. I. Bd. 25. p. 243.)

stützen können. Speziell zeigte es sich in 800 Versuchen mit völliger Übereinstimmung, daß unter der abgetöteten Strecke die Gewebe durchaus lebensfrisch und entwicklungsfähig blieben, und daß somit die gegenteilige Angabe Dixons auf einem Irrtum beruhen oder auf irgend eine andere zufällige Erscheinung zurückzuführen sein muß.

Würden tatsächlich in der abgetöteten Zone Giftstoffe gebildet, dann wäre allerdings — hierin stimme ich mit Dixon völlig überein — ein baldiges Absterben der benachbarten Gewebe zu erwarten. Die Blattstiele und Stengel oberhalb und unterhalb der toten Strecke blieben aber stets noch lange turgeszent, nachdem die Blätter bereits deutlich welk waren; die unter der toten Strecke gelegenen Teile konnten unter Umständen während der ganzen Dauer der Beobachtungen frisch bleiben. Es ist dies ein Resultat, das ich selbst bei zahlreichen Experimenten festgestellt hatte und das dann Roshardt für nicht weniger als 800 Versuche bestätigt fand. Bei Ausführung der Abtötung kann es allerdings, je nach der angewandten Methodik, mehr oder weniger leicht vorkommen, daß auch benachbarte Sproßpartien leiden und in der Folge absterben; hierin liegt eine Fehlerquelle, die leicht ein anderes Versuchsergebnis vorzutäuschen vermög. Da der Wassermangel zuerst bei den Blättern sich fühlbar machen muß, so ist es nach meinem Standpunkte selbstverständlich, daß auch sie zuerst welken, und weil das unter der toten Zone gelegene Stengelstück am wenigsten Wasser abgibt, so steht zu erwarten, daß es auch am längsten frisch bleibt. Die Untersuchungen von Roshardt und mir haben für dieses Verhalten eine solche Fülle von Bestätigungen erbracht, daß neue Versuche wirklich überflüssig erscheinen. Trotzdem sei hier ein neueres Experiment mit *Impatiens* angeführt, weil der krautige, saftige Stengel den Übergang von lebendem zu totem Gewebe besonders deutlich erkennen läßt. Der Stengel wurde auf eine gewisse Strecke mit Wasserdampf abgetötet; die apikale Partie welkte in bekannter Weise und die abgetötete Zone schrumpfte zuletzt zu einem dünnen, dünnen Strang zusammen. Die basalen Partien dagegen waren noch nach Wochen vollständig turgeszent geblieben und die dicke, fleischige Stengelstrecke grenzte sich scharf von der darüberliegenden ab. Die Folgen einer Vergiftung hätten sich hier auch dem ungeübtesten Beobachter an dem Nachlassen der Turgeszenz deutlich bemerkbar machen müssen.

Zur Stütze seiner Ansicht führte Dixon Versuche mit *Syringa* aus, indem er an einer Gabelung den einen Ast oder an einem unverzweigten Ast die Spitzenpartie mit heißem Wasser abtötete und nach Anbringen einer Schnittfläche in kaltes Wasser stellte. Es sollen dann an dem intakt gelassenen Gabelast bzw. an der intakten Basalpartie des unverzweigten Astes in wenigen Tagen die Blätter gewelkt sein. Von diesen Experimenten habe ich bereits vor einigen Jahren das zweite wiederholt und zwar, da mir damals *Syringa* nicht zur Verfügung stand, mit *Impatiens*. Eine schädigende Wirkung der Abtötung auf die basalen Blätter war jedoch nicht zu beobachten, dagegen stellte sich alsbald Welken

ein, nachdem ein abgeschnittenes Sprossende in eine wirkliche Giftlösung eingetaucht worden war. Da nun Dixon auch neuerdings an seinen Angaben festhält und da Overton in seiner gleich zu besprechenden Arbeit dieselben ebenfalls erwähnt, so glaubte ich bei *Syringa* ein abweichendes Verhalten annehmen zu müssen. Um mir ein eigenes Urteil bilden zu können, wiederholte ich die Experimente in folgender Weise: Am 6. Juli wurden 11 Zweigenden von *Syringa*, 6 von *Philadelphus*, 2 von *Sambucus*, 1 von *Symphoricarpus* auf 30—40 cm mit kochendem Wasser abgetötet; hierauf brachte ich eine Schnittfläche an und tauchte die Enden in Gefäße mit kaltem Leitungswasser. Am 24. Juli zeigten die Äste folgendes Bild: In allen Fällen waren sämtliche basale Blätter genau so beschaffen, wie die Blätter an nicht abgetöteten Zweigen. Drei Ausnahmen allerdings schienen bei *Syringa* vorhanden zu sein, indem an drei Zweigen die der toten Partie zunächst gelegenen Blätter zum Teil dürr waren. Da aber in allen übrigen Fällen auch jene Blätter, die schon 1 cm hinter der toten Strecke inseriert waren, völlig turgeszent blieben, da ferner auch in den Ausnahmefällen die Achselknospen der betreffenden Blätter sich zu 1—10 cm langen, durchaus gesunden Trieben entwickelt hatten, so konnte das partielle Verdorren der fraglichen Blätter nur auf ein unvorsichtiges Manipulieren beim Abtöten zurückzuführen sein. Ich komme somit nach Prüfung von Dixons eigenen Versuchspflanzen zu demselben Schlusse wie früher, und es sind Dixons Resultate, falls anderweitige Beschädigungen nicht vorkamen, wohl dadurch zu erklären, daß bei dem Abtöten nicht mit genügender Vorsicht vorgegangen wurde und daß somit Gewebe schon gelitten hatten, die Dixon noch für intakt hielt. — Allein schon früher, als ich mit *Syringa* noch nicht experimentiert hatte und Dixons Angaben für richtig hielt, schrieb ich, daß derartige Experimente mehrdeutig sind und sich schon deshalb nicht als Beweis für eine Giftwirkung gebrauchen lassen. Nach dem negativen Ausfall der Nachprüfungsversuche könnte ich zwar die Sache auf sich beruhen lassen, es dürfte aber trotzdem nicht unangebracht sein, auf eine Erscheinung hinzuweisen, die unter Umständen bei einem derartigen Vorgehen auftreten kann. Vöchting¹⁾ gibt an, daß Zweige von *Salix alba vitellina*, die gebogen und an beiden Enden in Wasser getaucht wurden, sich zwar bewurzelten, zuletzt aber doch abstarben, indem sie zuerst am Scheitelende schwarz wurden. Ein analoges Verhalten ist unter diesen und ähnlichen Bedingungen oft zu beobachten; es sucht die Pflanze die durch den Eingriff gestörte natürliche Ordnung der Dinge wiederherzustellen; gelingt ihr dies, wenn auch nur teilweise, so bleibt sie erhalten, gelingt es ihr nicht, so stirbt sie ab.

Um über das Verhalten von *Syringa* vollständig sicher zu sein, wiederholte ich an anderen Stöcken die Versuche mit acht weiteren Zweigen. Die Abtötung der Zweigenden erfolgte diesmal

¹⁾ Vöchting, Über Regeneration und Polarität bei höheren Pflanzen. (Bot. Ztg. Jahrg. 64. 1906. p. 101.)

mit großer Vorsicht, so daß eine Beschädigung von Blättern, die weiter unten inseriert waren, nicht vorkommen konnten. 7 Kontrollzweige wurden nach Abschneiden der Spitzenpartie in Leitungswasser gebracht. Nach 14 Tagen waren alle Blätter der Versuchszweige ohne Ausnahme durchaus turgeszent, wenn sie auch nur 1 cm unter der toten Strecke saßen. Ein Unterschied zwischen den Blättern der Versuchs-, Kontroll- und gewöhnlichen Zweige ließ sich nicht feststellen. Auch die Achselknospen hatten in nächster Nähe der toten Spitzenpartie sehr kräftig sich entwickelt. Von einer Vergiftung konnte somit keine Rede sein.

Nach diesen Erfahrungen schien es mir überflüssig, die Abtötung mit Gabelästen zu wiederholen. Wir haben ja gesehen, daß keine Giftstoffe aus den toten in die lebenden Teile wandern und daher auch nicht aus einer toten in die lebende Gabelhälfte eintreten können. Das anderslautende Ergebnis Dixons muß auf irgend einem Versehen beruhen und wird wahrscheinlich darauf zurückzuführen sein, daß beim Abtöten der einen Gabelhälfte auch die andere mit dem heißen Wasser oder Wasserdampf in Berührung gekommen war.

In letzter Zeit ist nun der experimentelle Weg von J. B. Overton¹⁾ in zwei Arbeiten weiter verfolgt worden. Er experimentierte ausschließlich mit *Cyperus*; als ganz besonders geeignet wird *Cyperus alternifolius* angegeben. Overton kommt zum Schlusse, daß über eine 5—10 cm lange abgetötete Zone des Halmes 90 Tage lang ausreichende Wassermengen geleitet wurden und daß sogar neue Sprosse sich entwickeln konnten. Setzen wir zunächst dieses Resultat als richtig voraus, dann folgt daraus natürlich nicht, daß das Saftsteigen allgemein auch ohne lebende Zellen geschieht, denn die Untersuchung beschränkt sich ja auf *Cyperus*. Aber nicht einmal für diese Pflanze wäre ein solcher Schluß erlaubt, weil eben nicht der ganze Halm, sondern nur eine Teilstrecke abgetötet war. Unsere Untersuchungen haben jedoch schon längst gezeigt, daß verschiedene Spezies, und wohl auch dieselben Spezies, zu verschiedenen Zeiten sehr verschieden empfindlich sind und daß den rein physikalischen Kräften eine Rolle zukommt, die unter besonderen Umständen sehr wohl eine besondere Bedeutung erreichen kann.

Doch sehen wir uns die Versuche Overtons etwas genauer an. Er tötete mit Wasserdampf den Halm auf 5—30 cm und fand die Involukralblätter 5—18 Tage turgeszent, während abgeschnittene und in Wasser gestellte Halme nicht über 9 Tage turgeszent blieben und beim Nichteinstellen in Wasser schon innerhalb 24—48 Stunden welkten. Je länger die tote Strecke war, um so rascher welkten und verdorrten die Blätter. Diese Resultate haben nichts auffälliges; sie bestätigen, daß nach dem Abtöten die Wasserzufuhr bald unzureichend wird. Overton fand in den Gefäßen Verstopfungen und hält es für möglich, daß das Welken auf sie zu-

¹⁾ Overton, J. B., Studies on the relation of the living cells to transpiration and sap-flow in *Cyperus*. I and II. (Bot. Gaz. 51. p. 28 u. 102.)

rückzuführen sein könnte. Diese Möglichkeit ist zweifellos in Betracht zu ziehen, ob sie sich aber tatsächlich verwirklicht findet, hätte eben näher geprüft werden sollen, was Overton leider unterließ.

In partiell abgetöteten Sproßachsen treten, wie schon längst bekannt,¹⁾ mit der Zeit gewöhnlich Verstopfungen auf; es ist das eine Erscheinung, die sich teleologisch leicht erklären läßt. Die Verwertbarkeit der Abtötungsversuche für die Frage nach der Beteiligung lebender Zellen beim Saftsteigen hängt nun unter anderem davon ab, ob Verstopfungen vor dem Welken eintreten oder nicht. Bei der Prüfung mit Hilfe des Mikroskopes wird es zweifellos kaum möglich sein, alle Verstopfungen aufzufinden, trotzdem scheint mir das Mißtrauen, welches man von gewisser Seite dieser Methodik entgegenbrachte, nicht berechtigt; die Pflanze ist ja imstande, durch eine kleine lebende Querschnittspartie des Holzes genügend Wasser zu leiten, eine Verstopfung der Mehrzahl der Leitbahnen wird einem aufmerksamen Beobachter aber nicht entgehen können. Immerhin war eine Kontrolle der anatomischen Befunde auf anderem Wege wünschenswert. Roshardt²⁾ bestimmte daher den Filtrationswiderstand in lebenden und partiell abgetöteten Stengeln von *Aristolochia*, *Lonicera* und *Lycium*, konnte jedoch keinen Unterschied nachweisen. Dixon³⁾, der mit ganz abgetöteten Zweigstücken von *Syringa* experimentierte, kam zu demselben Resultat. Da es sich hier um eine Frage von grundlegender Bedeutung handelt, so ließ ich eine größere Zahl von Filtrationsversuchen mit Fagusästen ausführen; sie lieferten das gleiche Ergebnis. Auch Experimente mit *Corylus*, *Fraxinus* etc. führten zu demselben Resultat. An dieser Stelle mögen die Zahlenwerte eines neuen Versuches mit *Robinia Pseudacacia* Platz finden. Am 3. Juli wurde ein Zweig von 60 cm Länge auf 40 cm mit Wasserdampf abgetötet; an jedem Ende blieben 10 cm lebend. Vor dem Abtöten filtrierte durch den Zweig 4 cm³ pro Viertelstunde, eine halbe Stunde nach dem Abtöten filtrierte 7,1 cm³ pro Viertelstunde, 2 Tage nachher filtrierte 1,5 cm³ pro Viertelstunde. Durch einen 30 cm langen, nicht abgetöteten Kontrollast filtrierte am 3. Juli

¹⁾ Wenn Overton (l. c. p. 57) schreibt, daß ich bei meinen Versuchspflanzen keine Verstopfungen fand, so ist dies unrichtig. Es wurden freilich Verstopfungen nachgewiesen und ihre Bedeutung mehrfach diskutiert, worüber man die Versuchsprotokolle nachsehen mag. — Einen ganz falschen Eindruck bekommt der Leser aus dem Referat über Overtons Arbeit in der Naturw. Rundschau. 1911. p. 328. Es heißt dort: „In der getöteten Region selbst sind diese Verstopfungen nicht nachzuweisen, wodurch sich die negativen Angaben anderer Forscher erklären.“ Hieraus muß man schließen, daß die „anderen Forscher“ nur in der getöteten Region nach Verstopfungen suchten, während doch tatsächlich neben der toten Zone vor allem auch die Übergangszonen zwischen lebendem und totem Gewebe einer genauen Prüfung unterzogen wurden. Vergl. Ursprung, Abtötungs- und Ringelungsversuche an einigen Holzpflanzen (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 44. 1907. p. 287 ff.), sowie Ursprung, Die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42. p. 520 ff.).

²⁾ Roshardt, l. c. p. 112.

³⁾ Dixon, Vitality and the transmission of water through the stems of plants. (Bot. School of Trinity College. Dublin. Vol. 2. 5.)

6,3 cm³ pro Viertelstunde, nach 2 Tagen aber nur noch 0,2 cm³ pro Viertelstunde. Da die Schnittflächen an beiden Ästen gleich oft und auf gleiche Weise erneuert wurden, so läßt sich aus den angegebenen Zahlen jedenfalls schließen, daß die Abtötung während der Beobachtungszeit den Filtrationswiderstand nicht vergrößerte. Abtötungsversuche an Robiniaästen, die vom Stamme nicht losgetrennt wurden, hatten aber gezeigt, daß die Beobachtungszeit vollauf genügte, um die Blätter zu deutlichem Welken zu bringen.

Dixon hatte ferner versucht zu zeigen, daß die Abtötung auf Giftwirkung beruht, indem er Syringaäste in ein filtriertes Dekokt von Syringazweigen stellte. Das nach 2 Tagen erfolgende Welken schrieb er der Giftwirkung des Dekoktes zu. Dixon ist hier offenbar das Opfer eines Irrtums geworden, indem meine Wiederholung derartiger Versuche mit *Impatiens* deutlich zeigte, daß das Welken nicht auf Vergiftung, sondern auf Verstopfung der Leitbahnen beruht. Auch Overton stellte ähnliche Experimente mit *Cyperus* an und konstatierte ebenfalls Verstopfungen.¹⁾

Zur Prüfung der Annahme Dixons, daß die Abtötung auf Giftwirkung beruht, brachte Overton Pflanzen in eine Nährlösung, welcher sterilisiertes Dekokt beigegeben war; er beobachtete nach 3—5 Tagen Welken. Meine Experimente mit *Impatiens* waren anders ausgefallen. Bewurzelte Pflänzchen in Dekokt gestellt, sowie eingetopfte Exemplare mit Dekokt begossen, ließen während der Versuchszeit keine Schädigung beobachten. Bei wurzellosen, in Dekokt stehenden Exemplaren konnte das Welken nicht auf Vergiftung beruhen, da sich die Pflanzen nach Entfernung der verstopften Partie im feuchten Raum bald wieder erholten. Worauf diese abweichenden Resultate zurückzuführen sind, läßt sich zur Zeit nicht mit Bestimmtheit sagen. Es ist ja nicht ausgeschlossen, daß verschiedene Pflanzen in dieser Hinsicht sich verschieden verhalten. Man darf aber nicht vergessen, daß auch die beste Nährlösung schädigt, wenn sie zu konzentriert genommen wird; ein ähnliches Verhalten von zu konzentriertem Dekokt wäre gar nicht auffällig. Man muß also bei derartigen Experimenten etwas vorsichtig sein, wenn man sich nicht der Gefahr aussetzen will, einen Schluß zu ziehen, der einem „Beweise“ für die Giftigkeit vorzüglicher Nährlösungen gleichkommt. Die Kontrollversuche sind überhaupt, wenn sie beweiskräftig sein sollen, so anzustellen, daß sie den bei der Abtötung vorhandenen Bedingungen nach Möglichkeit sich nähern. Aus diesem Grunde änderte ich die Methodik folgendermaßen ab: Zwei Buchenäste wurden auf je 50 cm

¹⁾ Daß ich die Verstopfung der Leitungsbahnen in den Versuchen Dixons bakterieller Tätigkeit zugeschrieben haben soll — wie Overton angibt —, ist unrichtig. Ich schrieb l. c. 1.2: „und fand die Gefäße oft auf die ganze Länge des abgeschnittenen Stückes mit braunen Massen verstopft,“ und l. c. p. 8: „Ich habe in den Gefäßen des welkenden Sprosses außerordentlich zahlreiche und außerordentlich deutliche Verstopfungen gefunden, und als ich die verstopfte Partie abschnitt und den Sproß in Wasser stellte, wurde er wieder turgeszent.“

Länge mit Wasserdampf abgetötet und durch die abgeschnittene tote Strecke Leitungswasser filtriert. Die apikalen lebenden Aststücke stellte ich in das Filtrat und erneuerte von Zeit zu Zeit die Schnittflächen, um ein Welken durch Verstopfung so gut als möglich zu verhindern. Zwei annähernd gleich beschaffene, aber völlig intakte Kontrolläste wurden abgeschnitten und kamen in Leitungswasser zu stehen; auch bei ihnen fand zu gleicher Zeit eine Erneuerung der Schnittflächen statt. Würde das Absterben auf Giftwirkung beruhen, dann hätte es offenbar bei den im Filtrat stehenden Ästen früher erfolgen müssen; tatsächlich blieben aber alle vier Äste eine Woche lang turgeszent, dann begannen die in Wasser stehenden zu welken und zu vertrocknen und etwas später auch die anderen. Von einer Giftwirkung war somit absolut nichts zu bemerken.

In etwas anderer Weise verfuhr ich mit *Robinia Pseudacacia*. Zwei am Stamm befindliche Äste wurden an der Basis auf je 80 cm eine halbe Stunde lang mit Wasserdampf abgetötet. Nach 2 Tagen, als deutliche Spuren des Welkens vorhanden waren, schnitt ich die Äste unterhalb der abgetöteten Zone ab und preßte im Laboratorium durch die Schnittfläche Leitungswasser. Da die Laboratoriumsluft sehr trocken war, so führte ich die Blätter in einen mit feuchtem Fließpapier ausgekleideten Raum. Nach einem Tag hatten jene Blätter, bei denen der Welkungsprozeß noch nicht zu weit vorgeschritten war, die Turgeszenz wieder erreicht. Wäre das Welken auf Vergiftung zurückzuführen, so hätte es beim Einpressen von Wasser durch die tote Zone natürlich nicht abnehmen können, sondern umgekehrt zunehmen müssen. Lebende Äste, die sofort nach dem Abschneiden in Wasser gestellt und in der Laboratoriumsluft belassen wurden, welkten nach wenigen Stunden und waren nach einem Tage dürr. Auf ähnliche Art behandelte ich einen 30 cm langen Impatienssproß. Es wurde eine Strecke von 18 cm mit Wasserdampf abgetötet und nach dem Welken der Blätter der Sproß einige Zentimeter unterhalb der toten Zone abgeschnitten. In die Schnittfläche preßte ich Leitungswasser mit einem Überdruck von einigen Zentimetern Wasser; die Blätter ragten in eine feuchte Atmosphäre. Auch hier war nach einem Tag die frühere Turgeszenz wieder annähernd erreicht.

Noch auf einem dritten Wege, welcher der bei den Abtötungsversuchen verwendeten Methodik noch näher kommt, versuchte ich die in Rede stehende Frage zu prüfen. 3 Fagusäste, von denen jeder ca. 300 Blätter trug, wurden an der blattlosen Basis auf 40 cm mit Wasserdampf abgetötet, doch so, daß etwa ein Drittel des Querschnittes der behandelten Partie lebend blieb. Die Abtötung erfolgte am 19. Juni. Am 12. Juli waren die Äste 1 und 3 völlig turgeszent, Ast 2 dagegen begann zu dorren. Die anatomische Untersuchung zeigte, daß bei Ast 2 die Abtötung an einer Stelle zu weit getrieben worden war, so daß zuletzt der ganze Querschnitt auf eine gewisse Strecke keine lebenden Zellen mehr aufwies. Bei Ast 1 bestand in der abgetöteten Zone etwa ein Drittel des Querschnittes aus lebendem Gewebe. Die Blätter des dritten

Astes waren am 24. Juli, als ich diese Zeilen niederschrieb, noch vollständig turgeszent. Wären in den abgetöteten Zonen Giftstoffe gebildet worden, so hätten die Blätter offenbar leiden müssen, denn aus früheren Versuchen geht deutlich hervor, daß durch die abgetöteten Partien Wasser geleitet werden kann.

Diese neuen Versuche führen uns also, gleich den schon früher erwähnten,¹⁾ zu dem Schlusse, daß das Welken und Verdorren der Blätter nicht auf Vergiftung, sondern auf Wassermangel zurückzuführen ist.

Overton gibt ferner an, daß es ihm geglückt sei, durch eine geeignete Versuchsmethodik zu beweisen, daß auch über abgetötete Stengelpartien genügend Wasser wandern kann. Es wurde zu dem Zwecke der Stengel zunächst auf eine gewisse Länge mit heißem Paraffin oder Wachs umgeben und gefunden, daß die Blätter fast dreimal länger ausdauerten als bei der Behandlung mit Wasserdampf. Overton²⁾ sagt nun wohl: „there can be no doubt that the treated portions were killed by the hot wax“, allein meine früheren Erfahrungen hatten mich in dieser Beziehung etwas mißtrauisch gemacht. Denn manchmal glaubte ich bei vielfach variiertem Versuchsmethodik ähnliche Resultate erzielt zu haben wie Overton, die Nachprüfung zeigte aber stets, daß die Abtötung nicht vollständig gewesen war. Bekanntlich genügt ja aber auch eine kleine lebende Querschnittspartie zur Leitung relativ großer Wassermengen, so daß man in dieser Hinsicht sehr vorsichtig sein muß. Ich habe die Versuche Overtons in der Weise wiederholt, daß ich an bewurzelten Pflanzen von *Urtica dioica* und *Cyperus alternifolius* den Stengel auf 10—15 cm mit Paraffin tötete, indem ich entweder den Stengel in eine Schale mit heißem Paraffin genügend lange einbog, oder aber den Stengel mit einem unten verschlossenen Glasrohr umgab, das heißes Paraffin enthielt und längere Zeit auf hoher Temperatur erhalten wurde. Der Erfolg war immer derselbe: *Cyperus* begann nach 1 Tag, *Urtica* nach 1—2 Tagen zu welken und bald darauf zu verdorren. Overton hatte also offenbar nicht vollständig abgetötet. Ein ähnliches Resultat wie Overton mit Paraffin erhielt ich übrigens bei einem Versuch mit *Urtica* mit Wasserdampf, die Blätter blieben auffallend lange turgeszent; die mikroskopische Untersuchung wie auch die Wiederholung des Versuches zeigten jedoch, daß in der Umgebung der Gefäßbündel Zellen lebend geblieben waren.

Die frappantesten Erfolge will Overton mit Pikrinsäure, Kupfersulfat und anderen Giften erzielt haben. Der Stengel wurde mit einem Glasrohr umgeben, das die zu prüfenden Flüssigkeiten enthielt. „From these experiments with picric acid, alcohol, and CuSO_4 , we see that it is possible to kill a portion of the stem without completely disorganizing the killed stretch and without interfering with its conducting capacity.“³⁾ Bei Abtötung eines

¹⁾ Ursprung, A., Über die Ursache des Welkens. (Beih. z. Bot. Centralbl. Abt. I. Bd. 21. 1907. p. 67.)

²⁾ Overton, l. c. p. 61.

³⁾ Overton, l. c. p. 105.

Stengels mit Kupfersulfat auf 10 cm Länge sollen die Blätter 3 Monate turgeszent geblieben sein.

Zur Nachprüfung verwendete ich Pikrinsäure. Ein intakter Cyperushalm wurde auf 3 cm Länge mit Pikrinsäure umgeben; die Blätter blieben turgeszent. Ein ähnlicher Cyperushalm wurde gleich behandelt, die Epidermis und wohl auch noch angrenzende Zellen aber vorher entfernt; die Blätter fingen nach 2 Tagen an zu welken und zu dorren. Einige andere stärkere Cyperushalme umgab ich auf 7 cm Länge mit Pikrinsäure- oder Kupferchloridlösung, bald wurden die Halme an der betreffenden Stelle nicht verletzt, bald der periphersten Schichten beraubt und eventuell auch noch mit einem Längsschnitt versehen. Das Absterben erfolgte bei den Pflanzen mit verletzten Halmen in der Regel nach 1—2 Tagen, in einem Falle nach 3—4 Tagen. Blieben die Blätter turgeszent, so ließen sich in der behandelten Halmpartie lebende Zellen nachweisen. An 4 Urticapflänzchen wurde am Stengel auf ca. 4 cm Länge die Epidermis abgeschabt und ein Kreuzschnitt ausgeführt. 2 Exemplare dienten als Kontrollpflanzen und wurden nicht weiter verändert, bei den beiden übrigen bestrich ich die operierte Partie mit Pikrinsäure. Die Kontrollpflanzen blieben frisch, die mit Pikrinsäure behandelten Exemplare begannen nach 3 Tagen zu dorren. 4 weitere Urticapflänzchen unterwarf ich einer ähnlichen Behandlung, nur wurde die Epidermis nicht entfernt. Hier blieben auch die mit Pikrinsäure bepinselten Exemplare frisch, ähnlich wie in den Versuchen Overtons; die nachträgliche Prüfung zeigte jedoch, daß eine völlige Abtötung nicht stattgefunden hatte, indem zahlreiche Zellen lebend geblieben waren. — Ferner brachte ich an 2 Impatienssprossen je einen 4 cm langen Kreuzschnitt an und bestrich an dem einen Exemplar die operierte Stelle mit Pikrinsäure. Die operierte Partie wurde in beiden Fällen mit Stanniol umwickelt. Der Kontrollsproß blieb während mehrerer Wochen, so lange eben die Beobachtung dauerte, turgeszent, der andere war schon nach einem halben Tage stark welk. Diese Tatsachen zeigen wohl zur Genüge, daß die Resultate Overtons einfach einer unzureichenden Methodik zuzuschreiben sind und daß daher seine Schlußfolgerungen keine Berechtigung besitzen.

Daß die von Overton benutzte Versuchsmethode auch schon andere Forscher zu unrichtigen Schlüssen verleitet hat, ist kürzlich von Deleano¹⁾ nachgewiesen worden. Er machte Versuche über die Ableitung der Assimilate aus Blättern, deren Stiele gebrüht, plasmolysiert oder chloroformiert waren. Czapek glaubte gefunden zu haben, daß Plasmolyse die Ableitung nicht stört, indem er zeigte, daß von 5 prozentiger Salpeterlösung umgebene Blattstiele die Assimilate ableiten. Deleano wies dagegen nach, daß in Stielen mit intakter Epidermis selbst durch 10 prozentige Salpeterlösung keine Plasmolyse hervorgerufen wird und daß in der Spreite keine

¹⁾ Deleano, N. J., Über die Ableitung der Assimilate durch die intakten, die chloroformierten und die plasmolysierten Blattstiele der Laubblätter. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 49. 1911. p. 129.)

Salpetersäure nachgewiesen werden kann, während 5prozentige Salpeterlösung durch den abgeriebenen Stiel bis zur Spreite vordringt. Die in 5prozentiger Salpeterlösung befindlichen abgeriebenen Stielstücke waren nach 12 Stunden plasmolysiert, aber zugleich auch abgestorben, wurden also beim Einlegen in Wasser nicht mehr turgeszent. Da Czapek die Stielepidermis unversehrt gelassen hatte, so wird folglich auch keine Plasmolyse erfolgt sein.

Gifte, plasmolytisch und narkotisch wirkende Stoffe sind überhaupt bei Untersuchungen über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen nur mit großer Vorsicht zu gebrauchen. Denn entweder dringen diese Substanzen gar nicht ein und bleiben dann natürlich unwirksam, dringen sie aber ein, so gelangen sie leicht in die Leitbahnen und können dann bis zu den Blättern wandern und diese direkt schädigen. Aus diesem Grunde hatte ich bei meinen früheren Versuchen die Äste nicht auf längere Zeit mit äther- oder chloroformhaltigem Wasser umgeben, sondern sie nur rasch mit leicht verdunstenden Stoffen bepinselt. Die Gefahr, daß die Narkotika die Blätter direkt beeinflussen konnten, war dabei jedenfalls auf ein Minimum reduziert.¹⁾ Bezüglich des Verhaltens der welkenden Blätter bezieht sich Overton auf Schröder²⁾, der ausgewachsene, gesunde Blätter von der Pflanze abtrennte und im Zimmer welken ließ. Wurden die welken Blätter in Wasser gebracht, so konnten sie unter Umständen wieder turgeszent werden und die früheren Dimensionen annehmen; war das Welken aber zu weit vorgeschritten, so trat oft nur schwache Turgeszenz ein; waren die Blätter abgestorben, so blieben sie schlaff. Blätter, die zum Teil tot waren, starben gewöhnlich allmählich weiter ab. Die meisten Objekte verfärbten sich, sobald die toten Zellen Wasser aufgenommen hatten, infolge Oxydation des Gerbstoffes. Die mikroskopische Untersuchung zeigte folgendes: Zunächst bei beginnendem Absterben Wanderung der Chlorophyllkörner an die Enden der Zellen oder auch in die Mitte; dann Abrunden der Chloroplasten, Verlust ihrer typischen Struktur und Farbe. Schließlich Abheben des Protoplastmakörpers von der Wandung der Zelle, glasiges Aussehen der Chloroplasten, Körnelung und Bräunung des Zellinhaltes und Kollaps der Zellmembranen.

Overton schreibt:³⁾ „In the microscopical examinations which I have made of leaves from steamed stems, I have found many of the conditions described by Schroeder in his studies on the symptoms of death as a result of wilting, namely, the contraction of the protoplasts of the mesophyll, and the change in color and rounding up of the chloroplasts.“ Hiernach zeigt also das mikroskopische Verhalten nichts Abnormales und es ist somit keine Veranlassung zur Annahme gegeben, daß die Blätter nicht wegen Wassermangel welken sollten.

¹⁾ Ursprung, Die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42. 1906. p. 523.)

²⁾ Schröder, Über den Verlauf des Welkens und die Lebensfähigkeit der Laubblätter. Diss. Göttingen 1909.

³⁾ l. c. p. 113.

Die makroskopische Beobachtung der Blätter von mit Dampf getöteten Stengeln ergab nach demselben Autor¹⁾ das folgende Resultat: „In some cases discoloration follows the treatment, the leaves becoming spotted“ „When very short portions are steamed, the leaves usually wither and dry without discoloring, behaving like those on cut stems in this respect. When, on the other hand, longer portions are heated, discoloration usually follows. This fact seems to me to indicate, as Dixon maintains, that poisonous substances may be carried to the leaves from the killed portion.“ Aus der „usually“ erfolgenden stärkeren Verfärbung oder Fleckenbildung bei größerer Länge der toten Zone auf Vergiftung der Blätter zu schließen, ist offenbar wenig einleuchtend. Die Fleckenbildung beim Absterben der Blätter ist eine Eigentümlichkeit, die bei gewissen Spezies vorkommt, bei anderen fehlt, und die selbst bei derselben Spezies in mehr oder weniger starkem Grade vorhanden sein und auch ausbleiben kann, ohne daß Hitze in irgend einer Form eingewirkt hätte. Die Ursache der Fleckenbildung und ihrer Abhängigkeit von äußeren Faktoren ist noch nicht genügend untersucht, doch vermochte ich an abgetrennten absterbenden Buchenblättern bei verschiedener Behandlung²⁾ das Auftreten von Flecken innerhalb ziemlich weiter Grenzen zu variieren. Hatte ich auch nicht Gelegenheit, viel mit *Cyperus* zu experimentieren, so konnte ich doch immerhin zur Genüge feststellen, daß auch solche Exemplare, die weder mit Wasserdampf, heißem Wasser oder Paraffin, noch mit Giften irgend welcher Art in Berührung gekommen waren, äußerst auffällige Verfärbungen der Blätter zeigten. Es handelt sich also hier um eine Erscheinung, die nicht in der von Overton beliebten Weise verwertet werden kann.

Bereits Roshardt bestimmte an bewurzelten Pflanzen die Änderung der Wasseraufnahme und -abgabe nach partieller Abtötung des Stengels und fand, „daß der Wassertransport sehr rasch und in bedeutendem Maße herabgesetzt wird, zu einer Zeit, wo sekundäre Veränderungen erst entstehen mußten oder ihre Wirksamkeit noch nicht in diesem Umfange entfalten konnten.“ Overton führte Transpirationsbestimmungen aus, welche zeigten, daß die Blätter nach Abtöten einer Stengelpartie mit Wasserdampf viel weniger Wasser abgaben. Dieses Resultat stimmt im großen und ganzen mit dem von Roshardt überein. Overton ermittelte ferner die Transpiration der mit Gift behandelten Pflanzen und fand „that in many cases the new rate far exceeds the normal transpiration of a plant of the same age and superficial area under the same conditions. In these cases it is plain that the tissues are ruptured so as to expose additional cell surfaces to the atmosphere.“ Die beschleunigende Wirkung gewisser Chemikalien auf die Transpiration ist bekanntlich schon von Sachs und noch früher

¹⁾ l. c. p. 52.

²⁾ Ursprung, Die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. (Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 42. 1906. p. 519.)

festgestellt worden. Die beobachteten Differenzen sind zumteil ganz enorm. So geben z. B. Nobbe und Siegert¹⁾ an, daß für Chilegerste die transpirierte Wassermenge in destilliertem Wasser 290 cm³, in einer 0,05%-Nährlösung aber 4580 cm³, also das Sechzehnfache betragen habe. Mögen auch diese Zahlen weit über das gewöhnliche Verhalten hinausschießen, so zeigen doch zahlreiche Versuche anderer Forscher, daß verschiedene Chemikalien die Transpiration beschleunigen, wenn sie nur in der richtigen Konzentration geboten werden. Es ist selbstverständlich und geht aus den betreffenden Untersuchungen deutlich hervor, daß die vermehrte Wasserabgabe in diesen Fällen nicht auf ein Zerreißen der Gewebe zurückgeführt werden kann. Es handelt sich hier nicht um einfache physikalische Vorgänge, sondern um kompliziertere Erscheinungen.

Daß durch Wasserdampf, Gift oder auf andere Weise abgetötete Pflanzenteile mehr Wasser verlieren als lebende, ist ebenfalls schon längst bekannt. Von einem Zerreißen der Gewebe kann natürlich auch hier, wenn man einigermaßen sorgfältig verfährt, keine Rede sein, insbesondere bei der Behandlung mit Giften oder Chloroformdampf. Wenn nun Overton fand, daß abgeschnittene Pflanzen, die zuerst in ein Gift²⁾ und dann in Wasser gestellt werden, stärker transpirieren als nicht mit Gift behandelte, so ist dies ein Resultat, welches sowohl nach Verwendung verdünnter Nährlösungen etc. als auch nach Abtöten der Blätter erhalten worden war. Wären die Blätter nach Abtöten des Stengels wirklich, wie Overton meint, vergiftet worden und deshalb gewelkt, so müßte offenbar die Transpiration nach der Behandlung ebenfalls zugenommen haben. Tatsächlich war aber gerade das Gegenteil der Fall. — Auch die Wasseraufnahme ist nach dem Einstellen einer abgeschnittenen Pflanze in eine giftige Lösung jedenfalls häufig viel beträchtlicher. So absorbierte ein Buchenzweig, den ich in Pikrinsäurelösung gestellt hatte, bedeutend mehr Flüssigkeit als ein ähnlicher in Wasser stehender Zweig. Ist dagegen der Stengel auf eine größere Strecke wirklich abgetötet, so geht die Wasseraufnahme rapid zurück. Es sind das Punkte, die eines näheren Studiums bedürfen, die aber mit der Frage, die uns hier in erster Linie beschäftigt, in keinem unmittelbaren Zusammenhange stehen und daher an dieser Stelle übergangen werden können.

Das wichtigste Resultat dieser Untersuchungen läßt sich dahin zusammenfassen, daß die Versuche Dixons und Overtons, das Absterben der Blätter nach partiellem Abtöten des Stengels auf Vergiftung oder Plasmolysierung zurückzuführen, nicht beweiskräftig sind; das gleiche gilt für die Behauptung Overtons, daß ausreichende Wassermengen über tote Strecken befördert werden können.

¹⁾ Nobbe und Siegert, Beiträge zur Pflanzenkultur in wässrigen Nährstofflösungen. (Landw. Versuchsstat. Bd. 6. 1864. p. 19. Zitiert nach Burgerstein, Transpiration.)

²⁾ Das verschiedene Verhalten bei Anwendung verschiedener Gifte bedarf näherer Untersuchung.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1912

Band/Volume: [BH_28_1](#)

Autor(en)/Author(s): Ursprung Alfred

Artikel/Article: [Zur Frage nach der Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. 311-322](#)