

# Über die Bedeutung des Milchsafte der Pflanzen.

Von Hans Kniep.

Mit 2 Abbildungen.

## I. Einleitung. Allgemeines.

Die Frage nach der Bedeutung des für viele Pflanzen so charakteristischen Milchsafte ist trotz der sehr zahlreichen darüber angestellten Untersuchungen eine zurzeit noch so gut wie offene. Abgesehen von den älteren Arbeiten von Schultz-Schultzensten, Unger, Moldenhauer, Trécul u. a., welche sich namentlich auf den anatomischen Bau und die Entwicklungsgeschichte der Milchröhren beziehen und dem Stande der damaligen Kenntnis gemäß über deren Funktion im allgemeinen nur wenige, zum Teil heute nicht mehr diskutabile Hypothesen enthalten, hat man in neuerer Zeit vielfach versucht, der Lösung dieser Frage näher zu kommen.<sup>1)</sup> Die Untersuchungen zeigen jedoch so wenig Übereinstimmendes, selbst in den wichtigsten Punkten, daß es schwer ist, den gegenwärtigen Stand unserer Kenntnisse in wenig Worten zusammenzufassen.

A priori sind für die Bedeutung des Milchsafte im Leben der Pflanze verschiedene Möglichkeiten gegeben. So liegt es nahe, daran zu denken, daß er bei der Ernährung des gesamten Organismus eine wesentliche Rolle spielt. Man hat, um diese Ansicht zu begründen, zunächst auf die chemische Zusammensetzung des Milchsafte hingewiesen. So mannigfach diese bei den verschiedenen milchsafteführenden Pflanzen ist, so läßt sich doch so viel sagen, daß organische Substanzen, welche der Pflanze als Nahrung dienen können, stets darin enthalten sind. Leider sind unsere Kenntnisse von der quantitativen Beschaffenheit der Milchsäfte noch recht dürftige, die relativ wenigen Analysen, die bekannt sind, reichen aber aus, um von ihrer allgemeinen chemischen Beschaffenheit wenigstens ein ungefähres Bild

1) Von einer ausführlichen, historisch-kritischen Behandlung der sehr umfangreichen Literatur kann hier umsomehr abgesehen werden, als diese sich in zahlreichen Abhandlungen zusammengestellt findet. Über die ältere Literatur vergleiche man Hanstein, Die Milchsaftegefäße, Berlin 1864, ferner David, Über die Milhzellen der Euphorbiaceen, Moreen, Apocynaceen und Asclepiadaceen. Diss. Breslau 1872. Die neuere Literatur findet sich angegeben in Haberlandt, Physiol. Anatomie 2. Aufl. 1896 pag. 342, Anm. 13, ferner in Pfeffer, Pflanzenphysiologie 2. Aufl. Bd. I, pag. 593/4, am vollständigsten bei Chimani, Untersuchungen über Bau und Anordnung der Milchröhren etc. Bot. Centralbl. 1895 Bd. 61.

zu geben. Es sei hier nur folgendes angeführt: Nach Wiesner setzt sich der Milchsaft von *Euphorbia cyparissias* aus folgenden Bestandteilen zusammen:

Wasser . . . . .	72,3 %	mehl, Weinsäure, Apfelsäure, Farbstoffe)	4,13 %
Harz . . . . .	15,72	Eiweifs . . . . .	0,14
Gummi . . . . .	3,64	Asche . . . . .	0,98
Kautschuk . . . . .	2,73		
Zucker und Extraktivstoffe (d. h. äther. Öle, Stärke-			

Berechnet man dies in Prozenten der Trockensubstanz, so ergibt sich:

Harz . . . . .	57,50 %	Extraktivstoffe + Zucker	15,20 %
Gummi . . . . .	13,14	Eiweifs . . . . .	0,51
Kautschuk . . . . .	10,00	Asche . . . . .	3,59

Der Milchsaft von *Ficus elastica* enthält nach Adrianis<sup>1)</sup> Analyse folgende Bestandteile:

		i. d. Trocken-
		substanz
Wasser . . . . .	82,30 %	
Kautschuk . . . . .	9,57	69,90 %
In Alkohol, nicht aber in Äther lösliche Harze . . . . .	1,58	11,54
Magnesiumsalz einer organischen Säure . . . . .	0,36	2,63
In Wasser lösliche, nicht näher bestimmte Substanz . . . . .	2,18	15,93
Dextrin, Kalk, Natronsalze . . . . .		Spuren.

Im konservierten Milchsaft von *Galactodendron utile* treten nach Boussingault<sup>2)</sup> folgende Substanzen auf:

Wasser . . . . .	58 %	—
Wachs <sup>3)</sup> und verseifbare Substanzen . . . . .	35,2	83,81 %
Casein, Albumin . . . . .	1,7	4,05
Erden, Alkalien, Phosphate . . . . .	0,5	1,19
Unbestimmtes . . . . .	1,8	4,29

Erinnert sei hier ferner an die Zusammensetzung des getrockneten Milchsaftes von *Papaver somniferum* (Opium). Er enthält nicht weniger als durchschnittlich 20 % Alkaloide, von denen bisher 18 verschiedene bekannt geworden sind (die wichtigsten sind Morphin, Narcotin, Codein, Narcein, Papaverin); die übrigen ca. 80 % bestehen aus Wasser (9—14 %), Schleimen, Pektinstoffen, Eiweifs, Wachs,

1) In Verh. over de Guttapercha en Caoutschouc. Utrecht 1850.

2) In Comptes rendus T. 87.

3) Nach Molisch (Studien über den Milch- und Schleimsaft, Jena 1901) handelt es sich hier um einen kautschukähnlichen Stoff.

Kautschuk, Farb- und Riechstoffen, Salzen.<sup>1)</sup> Stärke und Gerbsäuren sind nicht darin enthalten (vgl. Wiesner, Die Rohstoffe des Pflanzenreichs 2. Aufl. 1903 Bd. I).

Aus den genannten Analysen verschiedener Milchsäfte geht schon bei oberflächlicher Betrachtung so viel hervor, daß Stoffe wie Kautschuk, Guttapercha, Harze etc., welche, soweit wir nach dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse mit ziemlicher Sicherheit sagen können, für den Stoffwechsel der Pflanzen bedeutungslos sind,<sup>2)</sup> in den Milchsäften in weitaus größerer Menge enthalten sind als diejenigen, welche im allgemeinen als Nährstoffe fungieren (Eiweiß, Stärke, Zucker, Fette). Spricht dieser Umstand schon gegen die hohe Bedeutung der Milchröhren als Behälter von Bildungsstoffen, so ist doch zu bedenken, daß ein Rückschluß von der quantitativen Zusammensetzung des Milchsafte auf die Funktion, die er verrichtet, nur dann statthaft ist, wenn das physiologische Experiment darüber keinen Zweifel läßt. Die im Milchsafte vorkommende Stärke, der Zucker, die Eiweißsubstanzen etc. könnten, auch wenn sie sich nur in geringer Menge finden, sehr wohl der Ernährung der übrigen Gewebe dienen und die Milchröhren zu Leitungsorganen plastischer Substanzen stempeln, welche nebenbei die Aufbewahrung unnützer Stoffwechselprodukte übernehmen; doch würde selbst in dem Falle, daß der Gehalt an diesen Substanzen ein noch weit größerer wäre, der direkte Beweis hierfür um so nötiger erscheinen, als Zucker und andere sog. Nährstoffe sehr häufig als Endprodukte des Stoffwechsels auftreten, um biologischen Zwecken zu dienen.<sup>3)</sup>

Man hat die Richtigkeit der Annahme von der physiologischen Bedeutung des Milchsafte auf verschiedenem Wege wahrscheinlich zu machen gesucht. Einmal bot sich nach Begründung der physiologischen Anatomie durch Schwendener und Haberlandt die Methode der anatomischen Untersuchung, welche innerhalb gewisser Grenzen Rückschlüsse auf physiologische Funktionen gestattet. Gestützt auf Angaben von de Bary, nach welchen bei einigen Pflanzen (Cichoriaceen, Papaveraceen, Campanulaceen) eine ausgesprochene

1) Es war mir leider nicht möglich, in der Literatur Angaben über den Prozentgehalt an den letztgenannten Stoffen zu finden. Organische Nährstoffe scheinen jedoch nur in geringer Menge aufzutreten.

2) Siehe Pfeffer, Handbuch I 2. Aufl. pag. 501. Die auf keine Experimente gestützten, wenig begründeten Vermutungen Gauchers (Ann. sc. nat. 8<sup>e</sup> sér. bot. Tom. 12, 1900, pag. 246 ff.) erscheinen nicht geeignet, diese Annahme zu widerlegen.

3) Vgl. hiezu auch A. Leblois, Canaux sécréteurs et poches sécrétrices. Ann. sc. nat. 7<sup>e</sup> sér. Tom. VII, 1887, pag. 314.

Korrelation zwischen dem Milchröhrensystem und dem der Siebröhren besteht, derart, daß bei reichlicher Ausbildung der Milchröhren die Siebröhren zurücktreten und umgekehrt, hat man sich zu der Annahme berechtigt geglaubt, daß beide Systeme sich in ihrer Funktion gegenseitig vertreten, daß also die Milchröhren in den Fällen, in denen sie in ihrer Ausbildung die Siebröhren überwiegen oder letztere sogar fehlen, die Leitung der plastischen Stoffe übernehmen. Eine weitere Korrelation haben Haberlandt,<sup>1)</sup> nach ihm Pirotta und Marcatili,<sup>2)</sup> neuerdings auch Gaucher<sup>3)</sup> zwischen Milchröhren und Leitparenchym gefunden (Euphorbien, Hypochaeris etc.). Da nach den Angaben der genannten Forscher das Leitparenchym bei den Pflanzen, die im Bastteil sehr viele Milchröhren enthalten, häufig bedeutend reduziert erscheint, da ferner die Milchröhren zu dem Assimilationsgewebe der Blätter oft in sehr enger Beziehung stehen, so schliessen sie, daß die Milchröhren in hervorragendem Masse bei der Ableitung der Assimilate tätig sind. Ich werde im Verlaufe dieser Arbeit Gelegenheit haben, auf diese Untersuchungen und ihre Deutung zurückzukommen.

Weit erfolgreicher, weil sicherere Ergebnisse versprechend, muß von vornherein die zweite Methode, die des physiologischen Experiments, erscheinen. Sie ist namentlich von Hanstein,<sup>4)</sup> Faivre<sup>5)</sup> und Schullerus<sup>6)</sup> angewandt worden und hat zu verschiedenen Resultaten geführt. Hanstein kommt auf Grund einiger Ringelungsversuche zu dem Ergebnis, daß die Milchröhren die Funktion der Siebröhren nicht ersetzen können. Hiermit in Widerspruch stehen die Befunde Faivres, der ähnliche Experimente anstellte, aber auch auf anderem Wege bewiesen zu haben glaubt, daß die Milchröhren Behälter von Reservematerial sind. So fand er, daß der Milchsaft

---

1) Haberlandt, Zur physiologischen Anatomie der Milchröhren. Sitzungsber. d. K. Akad. der Wissensch. Wien. 87. Bd. 1883.

2) Pirotta und Marcatili, Sui rapporti tra si vasi laticiferi ed il sistema assimilatore nelle piante. Annuario dell' Istituto botanico di Roma. Vol. II. 1885.

3) Gaucher a. a. O.

4) Hanstein, Die Milchsaftgefäße etc. Berlin 1864.

5) Faivre, Recherches sur la circulation et le rôle du latex dans le Ficus elastica. Ann. sc. nat. 5<sup>e</sup> série. 1866. — Derselbe. Etudes sur le latex du mûrier blanc. Ann. sc. nat. 5<sup>e</sup> série, bot. 1868. — Derselbe. Rech. sur le latex etc. chez l'embryon du Tragopogon porrifolius. Comptes rendus T. 88, 1879, pag. 269 u. 369.

6) Schullerus, Über die physiol. Bedeutg. des Milchsaftes von Euph. Lathyris. Abh. d. bot. Vereins d. Prov. Brandenb. XXIV. 1882.

von *Morus alba* in üppig vegetierenden Pflanzenteilen dünnflüssig und substanzarm wird; das Gleiche zeigte sich bei Keimlingen von *Tragopogon porrifolius*, die unter Bedingungen kultiviert wurden, welche die Assimilation der Kohlensäure ausschliessen. Hauptsächlich Versuche an Keimlingen sind es auch, welche Schullerus zu der Überzeugung führten, dass der Milchsaft ein Bildungssaft ist. Er wählte als Objekte *Euphorbia*-Arten, namentlich *E. Lathyris*. Inwiefern die aus all diesen Beobachtungen gezogenen Schlussfolgerungen berechtigt sind, wird im zweiten Teile dieser Abhandlung näher erörtert werden, in welchem die Frage nach der physiologischen Bedeutung des Milchsafts behandelt werden soll.

Erkennt man diese letztere nicht oder nicht in dem Umfange, in dem es Faivre und Schullerus wollen, an, so bleibt als weitere Möglichkeit nur die, die Milchröhren als Exkretbehälter<sup>1)</sup> aufzufassen. Es fehlt nicht an Autoren, welche diese Ansicht vertreten oder für wahrscheinlich halten, wenngleich weitaus die Mehrzahl der Forscher, die über die Bedeutung des Milchsafts gearbeitet haben, geneigt ist, ihm in erster Linie eine physiologische Funktion zuzuschreiben. Doch auch diese letzteren müssen sich fragen, wie es sich erklärt, dass der Gehalt an Harzen, Kautschuk, Alkaloiden etc., kurz an Körpern, welche aus dem Stoffwechsel ein für allemal ausgeschaltet sind,<sup>2)</sup> ein so hoher ist. Hat der Milchsaft wirklich ausschließlich eine physiologische Funktion, dann bleibt nichts anderes übrig, als die Exkrete für völlig nutzlose Produkte zu halten, die zufällig in den Milchröhren abgelagert werden. Gesetzt, diese Meinung entspräche den Tatsachen, so könnte man der Pflanze den Vorwurf nicht ersparen, dass sie äusserst wenig ökonomisch wirtschaftet; denn so viel wir wissen, werden die Harze etc. unter grossem Aufwand von Kohlehydraten gebildet.<sup>3)</sup> Was hätte also diese Verschwendung für

1) Das Wort Exkret ist hier im rein physiologischen Sinne gebraucht; es sind darunter Ausscheidungsprodukte zu verstehen, welche nicht wieder in den Stoffwechsel gerissen werden.

2) S. hierüber auch Tschirch, Milchsaft- bzw. Gummiharzbehälter etc. in Arch. d. Pharm. XXIV. 1886, pag. 818.

3) Vgl. Frank, Pflanzenkrankheiten, I. Bd., 2. Aufl., 1895, pag. 41 ff., besonders pag. 42 und 48, wo die Frage nach der Herkunft des Harzsafts der Coniferen (einer Lösung von Harzen, d. h. Oxydationsprodukten von Terpenen in Terpentinöl) behandelt wird. Es kann danach, sowie nach den Untersuchungen von Strasburger (Leitungsbahnen, 1891, pag. 4 ff.) kein Zweifel sein, dass der Harzsaft aus Nährmaterial, besonders aus Stärke, welche den die Harzbehälter umgebenden Zellen zugeführt wird, entsteht. Hierfür spricht auch die Tatsache, dass das Terpentinöl die kohlenstoffreichste Substanz des Baumes ist. Für die

einen Sinn, wenn sie einzig und allein zu dem Resultate führte, Stoffe, welche für die Pflanze einen hohen Nährwert besitzen, in solche zu verwandeln, die ihr zu nichts mehr nütze sind?

Man wird jedenfalls zugeben müssen, daß dann eine Erklärung der phylogenetischen Entwicklung der Milchsaftbehälter vom Standpunkte der Deszendenz- und Selektionstheorie aus zum mindesten auf erhebliche Schwierigkeiten stoßen muß. Auch die hohe Entwicklungsstufe des Milchröhrensystems in den verschiedenen, zum Teil im natürlichen System weit auseinanderstehenden Pflanzenfamilien deutet mit Entschiedenheit darauf hin, daß es sich um eine alte, der Pflanze nützliche Akquisition handelt, welche sich im Laufe der Zeit durch Auslese vervollkommnet hat. Wären die Milchsäfte, insbesondere die darin in großer Menge vorhandenen Kautschuk- und Harzstoffe völlig wertlose Produkte, so liefse sich nicht einsehen, weshalb sie der das Untaugliche und Schädigende beseitigenden Wirkung der natürlichen Zuchtwahl mit so großer Energie widerstanden haben.

Allein mit Rücksicht auf den im allgemeinen sehr hohen Gehalt an für die Ernährung der Pflanze wertlosen Substanzen mag es daher berechtigt erscheinen, die Frage aufzuwerfen, ob nicht der Milchsaft in anderer als rein physiologischer Beziehung der Pflanze Dienste leisten kann. Soweit mir bekannt, ist die Meinung, daß dem Milchsaft eine ökologische Bedeutung zukomme, in allgemeinerer Form bisher nur von de Vries<sup>1)</sup> und Stahl<sup>2)</sup> ausgesprochen worden. In Analogie mit dem Harze der Nadelhölzer, dem de Vries hauptsächlich den Zweck zuschreibt, den Wundverschluss zu besorgen, glaubt er eine ähnliche Bedeutung für den Milchsaft annehmen zu müssen. Stahl dagegen hält die Milchröhren für Schutzorgane gegen Tiere, eine Ansicht, die für verschiedene spezielle Fälle schon wahrscheinlich gemacht worden ist. Sehr bekannt sind z. B. die mehrfach untersuchten Milchsafthaare, welche an den Hüllblättern der Blütenstände von Cichoriaceen auftreten und unzweifelhaft ein Abwehrmittel gegen Angriffe der Tierwelt bilden.<sup>3)</sup>

Harze und Kautschuksubstanzen des Milchsafts eine ähnliche Entstehung anzunehmen, liegt somit sehr nahe. Im übrigen vgl. den III. Teil dieser Arbeit

1) H. de Vries, Über einige Nebenprodukte des pflanzlichen Stoffwechsels. Landw. Jahrb. Bd. X. 1881.

2) E. Stahl, Pflanzen und Schnecken. Jena 1888, pag. 2, 3, 112, 113.

3) Kerner, Die Schutzmittel der Blüten gegen unberufene Gäste. Wien 1876. — Delpino, Osservazioni e note botaniche Malpighia, III, 1890. — Kny, Über die Milchsafthaare der Cichoriaceen. Sitzungsber. der Ges. naturf. Freunde. Berlin. 18. Juli 1893. — Zander, in Bibliotheca botanica 1895.

Die vorstehenden kurzen Bemerkungen, welche nur ganz im allgemeinen die wichtigsten Fragen andeuten sollen, die noch einer definitiven Lösung harren, dürften genügen, um zu zeigen, wie wenig Sicheres bis jetzt über die Bedeutung des Milchsafts der Pflanzen bekannt ist. Es kann nicht die Aufgabe einer einzigen, kurzen Abhandlung sein, hierüber eine endgiltige Entscheidung zu geben. Vorliegende Untersuchungen, welche im botanischen Institut der Universität Jena auf Anregung des Herrn Professor Stahl unternommen wurden, beabsichtigen nur, zur Klärung der Frage einen kleinen Beitrag zu liefern.

## II. Physiologischer Teil.

Außer Faivre und Schullerus, welche, wie wir schon sahen, mit Bestimmtheit für eine physiologische Bedeutung des Milchsafts eintreten, haben Hanstein,<sup>1)</sup> Schimper<sup>2)</sup> und A. Leblois<sup>3)</sup> einige diesbezügliche Versuche angestellt und sind zu wesentlich anderen Resultaten gelangt.

Hanstein hat bei seinen grundlegenden Untersuchungen über die Funktion der Siebröhren mit sehr vielen Pflanzen Ringelungsversuche gemacht. Dabei hat sich ergeben, daß Pflanzen mit bicollateralen Gefäßbündeln (Solaneen, Asclepiadeen etc.) sich anders verhalten als solche mit collateralen. Steckt man einen Zweig der letzteren, der einige Zentimeter oberhalb der Schnittfläche geringelt ist, in Wasser, so bilden sich die Wurzeln ausschließlich oder in ganz überwiegender Zahl oberhalb der Incision, während sich bei denjenigen mit bicollateralen Gefäßbündeln in den dem Ringelschnitt oben und unten anliegenden Zonen kein Unterschied in der Wurzelbildung zeigt. Hier wird der basale Teil durch die innerhalb des Xylems gelegenen Siebröhrenbündel ernährt. Würden nun die markständigen Milchröhren der Pflanzen mit collateralen Bündeln (Ficus-Arten, Euphorbien) ebenso wie die Siebröhren die Leitung plastischer Stoffe zu besorgen haben, so müßten sich diese Pflanzen wie solche mit bicollateralen Gefäßbündeln verhalten. Versuche mit Stecklingen von *Ficus Carica* zeigten nun, daß unterhalb der Incision nur eine äußerst schwache Wurzelbildung eintritt, so daß eine durch die Milchröhren vermittelte Nahrungszufuhr aus den oberen Partien als ausgeschlossen angesehen

1) Hanstein a. a. O.

2) Schimper, Über Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Bot. Ztg. 1885.

3) A. Leblois a. a. O.

werden mufs. Dieses Resultat wurde bestätigt durch einen Versuch an *Ficus australis*. Hier wurde unterhalb der Spitze eines entblätterten Zweiges ebenfalls ein Ringelschnitt angebracht. Der Zweig starb ab, was nicht eingetreten wäre, wenn ihm von den assimilierenden Teilen unterhalb der Ringelung Nahrung zu neuer Knospenentfaltung hätte zugeführt werden können.

Im Widerspruch mit diesen Ergebnissen, die die Funktion der Milchröhren als Leitungsorgane plastischer Substanzen ausschliessen, stehen die Folgerungen, welche Faivre<sup>1)</sup> aus seinen Versuchen an *Ficus elastica* zieht. Er sagt: „Le latex se comporte comme une sève élaborée, assimilable, indispensable à l'entretien et l'accroissement de la plante. Privé de ce suc, le végétal périt; gorgé de ce liquide, il se développe avec rigueur.“ Sehen wir zu, worauf sich diese Behauptungen stützen.<sup>2)</sup> Zu einem ersten Versuch verwandte Faivre einen kleinen Gummibaum, an dem er eine ringförmige Incision einige Centimeter über dem Ansatz der Wurzeln anbrachte. Oberhalb derselben waren acht Blätter entwickelt, unterhalb befanden sich keine. Nach zwei Jahren hatten sich diese acht Blätter auf 25 vermehrt, der untere Teil hatte keine erzeugt, seine Rinde war vertrocknet. Die Wurzeln zeigten keinen Zuwachs. Hieraus folgert Faivre „la nécessité de considérer le latex comme le suc nourricier, comme la véritable sève élaborée.“

Nachdem wir über die Bedeutung der Siebröhren und die Wanderung der Assimilate orientiert sind, haben diese an sich schon sehr gewagten Schlussfolgerungen ihre Berechtigung verloren. Der Versuch beweist nicht im mindesten eine ernährende Rolle des Milchsafts. Er würde mit einer nicht milchsaftführenden Pflanze ganz ähnlich ausgefallen sein, indem einfach die durch die Tätigkeit der vorhandenen Blätter gebildeten Assimilate zur Entwicklung neuer verwandt werden.

Von den weiteren Versuchen Faivres sind die beiden wichtigsten die folgenden:

1. An einer normalen *Ficus elastica*-Pflanze wurden zwei Incisionen angebracht. Der oberste Stammteil trug drei Blätter, der mittlere, zwischen den beiden Ringelungen gelegene, acht, im unteren waren sie abgetragen. Nach sechs Monaten war der obere Teil in

1) Faivre a. a. O. 1866.

2) Ich würde es nicht für nötig halten, auf die jetzt veralteten und mit unzulänglichen Methoden angestellten Versuche Faivres hier näher einzugehen, wenn sie nicht in der Literatur fast allgemein mit grossem Nachdrucke zitiert, oft sogar als maßgebend hingestellt würden.

die Länge gewachsen, die Zahl seiner Blätter hatte sich vermehrt; im mittleren Teil liefs sich Dickenwachstum konstatieren, die zwei untersten Blätter waren abgefallen, in den Achseln der oberen hatten sich Seitentriebe entwickelt. Der untere Abschnitt zeigte keine Veränderung.

2. Anfang Oktober wurden von einer geringelten Pflanze alle Blätter abgetragen mit Ausnahme von vier unterhalb der Ringelung. Am 21. Dezember hatte die Endknospe mehrere Blätter entfaltet, unter der Incision waren drei Seitenknospen in Entwicklung begriffen. Durch Zufall wurde zu dieser Zeit der obere Teil abgebrochen. Die drei Seitenknospen nahmen darauf eine rapide Entwicklung, welche nach Abtragung der vier Blätter zwar fortfuhr, aber in sehr abgeschwächtem Masse. Nach Entfernung der drei Knospen bildeten sich einige neue kleine Adventivknospen, die aber äußerst schwache Entwicklung zeigten.

Faivre zieht aus dem Verlauf dieser Versuche zunächst die richtige Konsequenz, dafs die Abtragung der Blätter einen Einflufs auf die Entwicklung der Knospen hat. Wenn er jedoch weiter daraus schliest, dafs es der in diesen Blättern produzierte Milchsafte ist, der ihnen die Nahrung zuführt, so ist hiefür der positive Beweis nicht erbracht. Es liegt im Gegenteil viel näher anzunehmen, dafs die Blätter der Endknospe (Versuch 2) die zu ihrer Entfaltung nötigen Stoffe in allererster Linie der Rinde entnommen haben und nachher ihrerseits durch Produktion von Assimilaten für das zur Weiterentwicklung der Knospe erforderliche Nährmaterial gesorgt haben. In gleicher Weise erklärt sich dann die Hemmung in der Entwicklung der Seitentriebe nach Abtragen ihrer assimilationsfähigen Stützblätter (Versuch 2) und das Verhalten der Pflanze in Versuch 1.

Um etwas Bestimmteres über die physiologische Bedeutung des Milchsafte aussagen zu können, ist eine andere Versuchsanordnung nötig.

Ich untersuchte zunächst ein mittelgrofses Exemplar von *Ficus Carica*. Im Mai, noch ehe der Baum Blätter entwickelt hatte, brachte ich an mehreren Zweigen in verschiedener Entfernung von deren Endknospe Ringelschnitte an und verfolgte die Entwicklung der Blätter und die Längenzunahme der neu gebildeten Internodien. Um eine Bildung von Assimilaten in den über der Ringelung gelegenen Zweigabschnitten möglichst auszuschliessen, entfernte ich die jungen Blätter immer kurz nachdem sie sich entfaltet hatten. Zum Vergleiche tat ich dasselbe mit Endknospen von Zweigen, die nicht geringelt waren. Die Blätter der Knospen, welche sich am Ende

geringelter Zweige befanden, erreichten vom Beginne ihrer Entfaltung bis zur Abtragung immer eine viel geringere Gröfse als die der normalen Knospen in derselben Zeit. Die Ausbildung der ersteren wurde allmählich immer schwächer, bis sie ganz aufhörte, und zwar trat das um so eher ein, je näher die Incision dem Vegetationspunkt des Zweiges lag. Gleichzeitig konnte man bemerken, dafs unterhalb der Incisionen nach ca. fünf Wochen 8 oder 9 Adventivknospen ausgetrieben waren, von denen die obersten schon einige kleine Blätter entwickelt hatten. Trotz des regelmässigen Abtragens der Blätter an den Vergleichsknospen hatten sich an den normalen Zweigen keine Adventivknospen gebildet, sondern der Vegetationspunkt wuchs unaufhörlich fort und bildete immer neue Blätter.

Einen ähnlichen Versuch stellte ich in der Weise an, dafs ich zwei Zweige von *Ficus Carica* entblätterte und verdunkelte; einer davon wurde kurz unter dem Vegetationspunkt geringelt. Bei ersterem (dem nicht geringelten) trieb die Endknospe zu einem etiolierten, beblätterten Sprofs aus; bei letzterem verkümmerte sie und es zeigten sich kurz unterhalb der Ringelung etiolierte Seitentriebe.

Ich wiederholte solche und ähnliche Vergleichsversuche mehrfach an verschiedenen Exemplaren von *Ficus Carica* und möchte der Übersicht halber wenigstens von einem die zahlenmässigen Angaben mitteilen. Er unterscheidet sich von dem zuerst beschriebenen dadurch, dafs die sich entfaltenden Blätter nicht abgetragen wurden, sondern ihre Zuwachsgröfse immer gemessen wurde, und dafs neben total auch partiell geringelte Zweige beobachtet wurden:

Zweig A, am 17. Mai total geringelt.

17. Mai: Die Ringelung (0,3 cm breit) befindet sich 1,1 cm unterhalb des Ansatzes vom diesjährigen, noch grünen Trieb. Die Länge des letzteren beträgt 1,0 cm. Oberhalb der Ringelung befindet sich kein Seitentrieb und aufser der Endknospe keine Knospe. Die schon entfalteteten, jungen Blätter der Endknospe werden abgetragen.

30. Mai: Länge des grünen Triebs: 1,1 cm. Der Trieb hat noch keine neuen Blätter entfaltet. Unter der Ringelung hat sich eine kleine Seitenknospe entwickelt.

24. Juni: Länge des grünen Triebs: 1,3 cm. Es haben sich oberhalb der Ringelung zwei kleine, verkümmerte Blätter entwickelt. Die Spreite des älteren hat eine Länge von 1,7 cm, die des jüngeren von 1,1 cm. Unterhalb der Ringelung befinden sich jetzt zwei Triebe; der obere hat zwei, der untere ein Blatt.

12. Juli: Das Zweigstück oberhalb der Ringelung ist eingegangen, während die unterhalb derselben befindlichen Triebe weiter eine kräftige Entwicklung nehmen.

Gesamtzuwachs des grünen Triebs oberhalb der Ringelung: 0,3 cm.

**Zweig B**, am 17. Mai partiell geringelt ( $\frac{3}{5}$  des Umfangs entfernt).

17. Mai: Die Ringelung befindet sich 0,6 cm unterhalb des Ansatzes vom diesjährigen, grünen Trieb. Die Länge des letzteren beträgt 1,9 cm. Über der Ringelung sind weder Seitentriebe noch -Knospen. Die dort entfalteten Blätter werden abgetragen.

30. Mai: Länge des grünen Triebes: 2,6 cm. Es hat sich über der Ringelung ein Blatt entwickelt, dessen Spreite 3,0 cm lang ist.

24. Juni: Länge des grünen Triebes: 3,7 cm. Es finden sich oberhalb der Ringelung zwei Blätter; das ältere hat eine Spreitenlänge von 8,9 cm, das jüngere von 6,7 cm. Unter der Ringelung beginnt gegenüber der Brücke ein kleiner Seitenzweig sich zu entwickeln.

6. Juli: Länge des grünen Triebes: 4,0 cm. Oberhalb der Ringelung drei Blätter von der Spreitenlänge 9,0 cm, 7,4 cm und 3,5 cm. Der Seitenzweig unter der Ringelung hat ein kleines Blatt.

Gesamtzuwachs des grünen Triebes oberhalb der Ringelung: 2,1 cm.

**Zweig C**, nicht geringelt.

17. Mai: Die Länge des diesjährigen, grünen Triebes beträgt 1,5 cm. Oberhalb der Ringelung sind weder Seitentriebe noch -Knospen. Die dort entfalteten Blätter werden abgetragen.

30. Mai: Länge des grünen Triebes: 2,0 cm. Ein Blatt ist im Entfalten begriffen.

24. Juni: Länge des grünen Triebes 4,3 cm. Es haben sich drei Blätter entwickelt, deren Spreitenlänge 11,2 cm, 9,4 cm und 2,8 cm beträgt.

6. Juli: Länge des grünen Triebes 4,8 cm. Spreitenlänge der Blätter: 11,2 cm, 10,6 cm und 6,0 cm.

Seitenzweige haben sich unterhalb des Ansatzes vom diesjährigen Triebe nicht entwickelt.

Gesamtzuwachs des am 17. Mai entblätterten Triebes: 3,3 cm.

Über die Deutung aller dieser Versuche können kaum Zweifel bestehen. Die Endknospen der total geringelten Zweige haben sich auf Kosten der in dem über der Incision gelegenen Zweigstücke gespeicherten Reservestoffe entwickelt. Da die Menge dieser Stoffe um so geringer sein muß, je kürzer das Zweigstück ist, so erklärt es sich, daß die Knospen von Zweigen mit einer sehr hochgelegenen Ringelung ihre Entwicklung eher einstellen als die, welche einen größeren Zweigabschnitt ausbeuten können, ein Verhalten, das wenig verständlich wäre, wenn die markständigen Milchröhren den Transport der Nährstoffe übernähmen. Ebenso wenig ließe sich dann das Austreiben der Adventivknospen unterhalb der Ringelung erklären, für dessen Zustandekommen jedenfalls die durch die Ringelung bedingte Stauung der in den Leitungsbahnen nach oben beförderten Nährstoffe eine wesentliche Rolle spielt.<sup>1)</sup> Vergleichsversuche mit

1) Vgl. hierzu Frank, Lehrbuch der Pflanzenkrankheiten II. Aufl., 1895, Bd. I pag. 81, ferner Jost, Vorl. über Pflanzenphysiologie, 1904, pag. 409 ff., und Goebel, Organographie I, 1898, pag. 37—43. Ob diese Stoffe direkt als Reiz wirken:

*Fraxinus excelsior* ergaben denn auch, daß sich *Ficus Carica* genau so verhält, wie Bäume, die keinen Milchsaft enthalten.<sup>1)</sup>

Zu einem weiteren Versuche verwandte ich ein kleines Exemplar von *Ficus elastica*, an welchem ich nahe der Spitze einen Ringelschnitt anbrachte. Oberhalb der Ringelung wurden alle Blätter entfernt bis auf diejenigen, welche sich noch in der Knospenlage befanden; die grüne Rinde dieses Abschnitts wurde, um die Assimilation auszuschließen, mit Stanniol bedeckt. Wenn unter diesen Umständen die Knospen oberhalb der Ringelung ausgetrieben hätten, so hätte man daraus schließen können, daß ihnen die im unteren Teile gewonnenen Assimilate durch Vermittlung des Milchsafts zugeführt worden wären. Das geschah jedoch nicht. Die noch zusammengefalteten Blätter der Endknospe blieben zwar zunächst noch frisch, entwickelten sich aber nicht weiter, obwohl der Stammteil über der Ringelung noch mehrere Wochen nach Vornahme der Operation reich an Milchsaft war. Nach und nach starb dann dieser Abschnitt ab. Im unteren Teile dagegen entwickelten sich zwei Blattachselknospen zu kräftigen Trieben.

Um die Wurzelbildung an geringelten Zweigstücken zu studieren, verwandte ich *Ficus australis*, dessen sich auch Hanstein zu seinen Versuchen bedient hat. Die Pflanze enthält bekanntlich ebenfalls markständige Milchröhren. Die aufgehängten Zweige wurden in der feuchten Kammer bei einer Temperatur von 25° aufgehängt und trieben schon nach wenigen Tagen Wurzeln. Bei den total geringelten Exemplaren war die Wurzelbildung unterhalb der Ringelung gering oder fehlte ganz, während darüber viele Wurzeln austrieben. Die partiell geringelten nahmen, wie zu erwarten, in ihrem Verhalten eine Mittelstellung zwischen den total und den nicht geringelten ein. Dieses Ergebnis steht also mit den Faivre'schen Schlußfolgerungen in Widerspruch und enthält eine Bestätigung der Resultate Hansteins.

Obwohl nun alle diese Versuche eine eventuelle, geringe Beteiligung des Milchsafts bei der Leitung von Nährmaterial nicht ab-

---

ist allerdings nicht sicher nachgewiesen. Zu beachten ist auch, daß der traumatische Reiz mitwirken könnte. Interessant in dieser Richtung sind die neuesten Mitteilungen von J. Massart auf dem VI. internationalen Physiologenkongress in Brüssel.

1) Ganz andere Resultate erzielt man dagegen mit Pflanzen, die bicollaterale Gefäßbündel besitzen. Siehe hierüber Hanstein a. a. O., Vochting, Über Organbildung I., Bonn 1878, pag. 64 (Versuche mit *Lycium barbarum*) u. a.

solut ausschließen, geht doch so viel daraus hervor, daß für die Annahme, er sei ein Reserve- oder Bildungsstoff, durchaus keine Beweise vorliegen. Eine so hervorragende ernährungsphysiologische Bedeutung, wie Faivre dem Milchsaft zuschreibt, besitzt er bei Ficus sicher nicht und in diesem Sinne kann ich den Angaben Hansteins nur beistimmen, ohne jedoch im allgemeinen seine Ansicht über die Funktion des Milchsafts zu teilen. Damit soll natürlich nicht gesagt sein, daß bei anderen Pflanzen unter Umständen der Milchsaft nicht doch die Rolle eines Bildungssaftes übernehmen könnte. Die Literatur ist an diesbezüglichen Untersuchungen sehr arm. Faivre selbst hat das Verhalten des Milchsafts von *Morus alba* und *Tragopogon porrifolius* unter veränderten Lebensbedingungen studiert. Die Schlußfolgerungen, zu denen er kommt, scheinen seine frühere Ansicht in vollem Umfange zu bestätigen, doch lassen auch sie verschiedene, schwerwiegende Einwände zu. Er fand, daß der Milchsaft von *Morus alba* im Frühling, beim Austreiben junger Knospen dünnflüssiger wird, was er als Substanzverminderung deutet. Dasselbe trat ein, wenn Zweige durch Entblätterung zur Entfaltung von Achselknospen veranlaßt wurden, ferner in Stecklingskulturen. Daraus schließt Faivre: „Le latex est appelé à jouer dans la nutrition végétale un rôle important et direct.“ Schwendener<sup>1)</sup> hat einige Versuche Faivres wiederholt, konnte jedoch zu keinem abschließenden Resultat kommen. Er betont mit Recht, daß ein Wässerigwerden des Milchsafts noch kein absolutes Anzeichen für die Stoffabgabe an andere Gewebe ist. „In den Organen, deren Milchsaft wässerig geworden war, fanden sich nämlich hin und wieder ppropfenartige Massen in den Milchröhren, welche offenbar durch Gerinnen entstanden waren.“ Da die Weißfärbung des Milchsafts von den in Emulsion befindlichen Kautschukkügelchen herrührt,<sup>2)</sup> so würde man mit Faivre das Wässerigwerden auf eine Resorption des Kautschuks von seiten des umgebenden Gewebes zurückführen müssen. Dazu liegt aber, wie schon erwähnt wurde, nach unseren übrigen pflanzenphysiologischen Erfahrungen nicht der geringste Grund vor, denn wir kennen kein Beispiel, in welchem die chemisch sehr trägen Harze und Kautschukarten etc. wieder in den Stoffwechsel aufgenommen werden. Außer dem von Schwendener erhobenen Einwurf lassen sich noch ver-

1) Schwendener, Einige Beobachtungen an Milchsaftgefäßen. Sitzungsber. der Akademie der Wissensch. Berlin 1885.

2) Fett kommt im Milchsaft von *Ficus elastica* nicht oder wenigstens nicht in nennenswerter Menge vor, kann also die Emulsion nicht bedingen.

schiedene andere Bedenken geltend machen, auf die ich bei Besprechung der Versuche von Schuller us eingehen werde (s. pag. 147). Abgesehen davon kann es überhaupt nicht Wunder nehmen, daß bei Pflanzen, die sich zur Winterruhe vorbereiten, deren sämtliche Gewebe folglich Veränderungen erleiden, auch im Milchsaft Stoffumsetzungen eintreten, wodurch dieser eine kompaktere, mehr schleimige Konstitution annimmt. Daraus allein läßt sich noch nicht ableiten, daß er als Reservematerial dient, es sei denn, daß man tatsächlich eine absolute Zunahme an Nährstoffen bei Eintritt der Winterruhe konstatiert hätte. Das ist jedoch von Faivre nicht geschehen. Inverse Vorgänge könnten im Frühling das Wässerigwerden des Milchsafts hervorrufen, wofür vielleicht zum Teil das durch den Wurzel- druck in die Gewebe geprefste Wasser verantwortlich zu machen ist. Von einem einwandfreien Beweise für die physiologische Funktion des Milchsafts als Nährstoff kann also auch hier nicht die Rede sein. Natürlich ist eine Stoffabgabe an die anderen Gewebe nicht ausgeschlossen; dafür, daß sie stattfinden muß, liegt aber auch dann noch kein zwingender Grund vor, wenn sich die Beobachtung Faivres, daß sich der Zuckergehalt des Milchsafts in gewissen Entwicklungsphasen vermindert, bestätigen sollte; denn der Zucker kann ebensowohl zur Stoffproduktion in den Milchröhren selbst Verwendung finden. Ich werde auf diesen Punkt unten nochmals zu sprechen kommen.

Bei seinen Versuchen mit *Tragopogon porrifolius* bediente sich Faivre anderer Methoden. Er verwandte ausschließlich Keimpflanzen, die er den verschiedensten Lebensbedingungen unterwarf. Gleichgiltig, unter welchen Verhältnissen die Keimung der Samen stattfand, es kam immer in einer gewissen, sehr frühen Entwicklungsperiode zur Ausbildung von Milchröhren mit einer beträchtlichen Menge Milchsaft. Das weitere Verhalten der Pflanzen war jedoch je nach den Bedingungen, unter denen sie aufwuchsen, verschieden. Faivre beobachtete, daß bei Lichtabschluß vom Beginn der Keimung an der entstandene Milchsaft allmählich verschwindet. Liefs er die Pflänzchen sich zuerst unter normalen Lichtverhältnissen entwickeln, so bildete sich Chlorophyll und dicker, weißer Milchsaft in reicher Menge. Infolge nachheriger Verdunkelung trat zugleich mit dem Etiolement eine Abnahme des Milchsafts ein. Letztere zeigte sich auch bei Kulturen in sauerstoffreicher Luft, bei hoher Temperatur und in sehr gutem Nährboden. Indem ich in eine kritische Besprechung der Versuche erst später eintreten kann, möchte ich hier

nur den Umstand betonen, den auch Faivre mehrfach hervorhebt, daß nämlich in den Fällen, in denen der Milchsaft an Menge scheinbar abnimmt oder verschwindet, ein sehr rapides Wachstum der Keimpflanzen stattfindet. Faivre legt das alles in dem Sinne aus, daß der Milchsaft von *Tragopogon porrifolius* der Pflanze als Nährmaterial dient; er schreibt ihm dieselbe Funktion wie den Reservestoffen zu, wofür nach seiner Ansicht namentlich zwei Gründe maßgebend sind: erstens, daß der Milchsaft unter denselben Verhältnissen schwindet, unter denen im allgemeinen die Reservestoffe von der Pflanze verbraucht werden; zweitens, daß in den Keimpflanzen von *Tragopogon* außer dem Milchsaft angeblich kein Reservematerial vorhanden ist.

In direktem Widerspruch mit den Faivre'schen Ergebnissen stehen Versuche, welche A. Leblois in Van Tieghems Laboratorium an der *Tragopogon* sehr nahe verwandten Cichoriacee *Scorzonera hispanica* angestellt hat. Sie hat Samen dieser Pflanze unter normalen Bedingungen und bei Lichtabschluss keimen lassen und konnte in keinem Falle eine erhebliche Abnahme des Milchsafts konstatieren; es zeigte sich im Gegenteil in beiden Kulturen deutlich eine Zunahme. Aus den Keimblättern der vier Wochen verdunkelten Exemplare floß noch Milchsaft in normaler Menge aus, erst wenn Anzeichen des Absterbens eintraten, verschwand er, was jedoch in gleicher Weise für Pflanzen gilt, welche sich bei Licht entwickelt hatten. Zu anderen Versuchen verwandte A. Leblois Pflänzchen, die bei Licht gekeimt hatten, verdunkelte sie und schloß außerdem von Anfang an die Aufnahme von Nährsalzen aus, indem sie die Keimlinge in Sandboden kultivierte und nur mit destilliertem Wasser begoß. Sehr bald trat ein Etiolieren ein, die Pflanzen enthielten aber selbst dann noch sehr viel Milchsaft, als die Keimblätter zu vertrocknen begannen. Daraus schließt die Verf.<sup>1)</sup>: „Les expériences que nous avons faites, nous semblent démontrer que dans les conditions où nous nous sommes placée, le latex était un produit de sécrétion et non de réserve.“

Ich selbst habe in ganz ähnlicher Weise Versuche mit *Tragopogon floccosus*, *Campanula medium*, *Vincetoxicum nigrum* und *Chelidonium majus* angestellt. Die Samen wurden in Gartenerde gesät und unter Lichtabschluss zum Keimen gebracht. Die etiolierten, äußerst schwächtigen Keimpflanzen enthielten noch kurz vor ihrem Verfall

1) a. a. O. pag. 314.

relativ viel Milchsaft, der sich von dem der Vergleichspflanzen nur durch eine etwas dünnere Beschaffenheit unterschied, was leicht verständlich erscheint und, wie wir sahen, durchaus nicht die Annahme rechtfertigt, der „nährende“ Milchsaft sei von den anderen Geweben resorbiert worden. Der Saft der aus den winzigen Samen hervorgeachsenen äußerst schwächtigen *Chelidonium*pflänzchen hatte übrigens dieselbe gelbe Färbung wie der der normalen.

Danach scheint mir die Richtigkeit der *Faivre*'schen Versuche mit *Tragopogon porrifolius*, deren Beweiskraft an sich schon mehrere Einwände zulässt, ernstlich in Frage gestellt.

In sehr eingehender Weise hat *Schullerus* die physiologische Bedeutung des Milchsafts studiert. Er hat für seine Untersuchungen ausschliesslich Euphorbien, namentlich *Euphorbia Lathyris* gewählt. Da ich mehrfach Gelegenheit hatte, einige seiner Versuche zu wiederholen, teils in derselben, teils in modifizierter Form, so muß ich die Methode und die Bedingungen, unter denen sie angestellt wurden, etwas näher besprechen. Es handelt sich auch hier hauptsächlich um Keimpflanzen. *Schullerus* hat zunächst das Verhalten des Milchsafts im Entwicklungsgange der *Euphorbia Lathyris* genauer verfolgt und dabei im allgemeinen gefunden, daß in Zeiten sehr lebhafter Entwicklung die Bestandteile des Milchsafts eine beträchtliche Vermehrung erkennen lassen, während sie in Perioden der Ruhe an Menge zurücktreten. Im sich entwickelnden Embryo ist in den Milchzellen deutlich ein stark lichtbrechender, körniger Inhalt zu sehen [„Plasmakörnchen“<sup>1)</sup>]; mit Sicherheit lassen sich ferner Gerbstoffe und Stärke nachweisen. Bei Beginn der Ruheperiode, im reifen, trockenen Samen, tritt eine auffallende Abnahme aller Bestandteile des Milchröhreninhalts ein, während die übrigen Gewebe mit Reservematerial angefüllt sind. Diese Verhältnisse erfahren bei der Keimung des Samens eine schnelle Änderung, indem hier ein großer Substanzreichtum in den Milchzellen festzustellen ist, der sich deutlich in dem Vorhandensein zahlreicher Stärkekörner kundgibt. In der überwinterten, einjährigen Pflanze zeigen sich analoge Erscheinungen. Die Blätter, namentlich aber die Achse, enthalten im Vergleich zum Sommer einen dünnflüssigen Milchsaft, dessen Stärkegehalt äußerst gering geworden ist; in den Wurzeln findet man die Milchröhren von einer zähen, „plasmaähnlichen“ Substanz erfüllt, in der weder Fett noch Stärke in nennenswerter Menge enthalten sind. Dieses ver-

1) Diese Bezeichnung ist, wie schon *Schimper* (a. a. O.) bemerkt, entschieden unrichtig. Wahrscheinlich handelt es sich um Harze oder Kautschuk.

schiedene Verhalten in der sich entwickelnden und der ausgebildeten Pflanze veranlaßt Schuller us, den Milchsaft „in seiner Totalität“ als Nährmaterial anzusehen, „welches wieder in den Stoffwechsel der Pflanze eintreten, in die Zellen eindringen kann, wie es aus den Zellen in die Milchsaftschläuche eingedrungen war“. Eine weitere Bestätigung seiner Ansicht erblickt Schuller us in folgenden Kulturversuchen: Samen von *Euphorbia Lathyris* wurden in gewöhnliche Walderde gesät und teils unter normalen Bedingungen (Zimmertemperatur, diffuses Licht etc.) belassen, zum Teil verdunkelt, zum Teil in einen Behälter mit kohlenstofffreier Luft gebracht. Nach etwa fünf Tagen begann die Keimung. Bis zum Verbrauch des Endosperms zeigten sich in der Beschaffenheit des Milchsafts der Pflanzen aller drei Kulturen keine Verschiedenheiten. Solche machten sich aber in den folgenden Entwicklungsstadien geltend. Kurz nachdem die letzten Endospermreste verbraucht waren, trat in allen drei Kulturen ein kurzer Stillstand in der Entwicklung ein; der ursprüngliche, einer fetten Kuhmilch gleichende Milchsaft hatte in diesem Stadium das Ansehen einer bläulich schimmernden, mageren Milch. Schuller us gibt an, daß von gleichgroßen, normalen und verdunkelten Pflänzchen der bezeichneten Entwicklungsphase (des durch den Lichtabschluß beschleunigten Wachstums wegen muß man von diesen jüngere Exemplare nehmen), letztere einen an „plasmatischer Substanz“, Fett und Stärke ärmeren Milchsaft aufweisen, dagegen viel Gerbsäure und namentlich Kristalle von apfelsaurem Kalk enthielten. Während nun die in kohlenstofffreier Luft und im Dunkeln befindlichen Pflanzen allmählich ihrem Tode entgegeneilten, der drei bis vier Wochen nach Beginn der Keimung eintrat, begannen die normalen Pflanzen auf Kosten der selbstbereiteten Assimilate zu wachsen; der Milchsaft in ihnen zeigte bald wieder seine alte, glänzendweiße Färbung, ein Kennzeichen seines Substanzreichtums. Die Untersuchung der unter abnormen Bedingungen kultivierten Pflanzen wurde erst vorgenommen, nachdem sie verhungert waren. Der Milchsaft war niemals ganz verschwunden, besonders im Stengel nicht, auch Stärke war immer nachzuweisen, die Körner zeigten jedoch eine unregelmäßige Form, waren „entweder ungemein lang und schmal, oder in der Mitte dicker mit scharf zugespitzten Enden, Erscheinungen, welche auf deren Lösung deuteten“. Besonders gering waren die Milchsaftmengen in den im Gewächshaus (Durchschnittstemperatur 20 °) bei Lichtabschluß gezogenen, sehr stark verlängerten, etiolierten Keimlingen, welche in einzelnen Fällen erst sechs Wochen nach dem

Aufgehen abstarben und dann untersucht wurden. — Um den Milchsaft möglichst zum Verschwinden zu bringen, kultivierte Schuller us ferner Keimpflanzen von *Euphorbia Lathyris* in sehr sauerstoffreicher Luft; einige wurden unter normalen Lichtverhältnissen gezogen, andere verdunkelt. Erstere zeigten sofort ein sehr rapides Wachstum gegenüber den letzteren. Der Milchsaft war in beiden Fällen wässerig geworden, so daß ein Unterschied nicht sicher festzustellen war, die Stärkekörner traten darin in geringerer Zahl auf und zeigten die oben geschilderten Lösungerscheinungen. — Besonderes Gewicht legt Schuller us auf seine Versuche an einjährigen *Euphorbia Lathyris*-Pflanzen, von denen er im Dezember einige aus dem Freien in eine Durchschnittstemperatur von 15° brachte. Der Milchsaft, welcher ursprünglich arm an „Plasma“ und Stärke war (in den Geweben waren reichlich Reservestoffe gespeichert), wies nach wenigen Tagen, während die Pflanzen zu wachsen begannen, einen hohen Substanzgehalt auf. Die zu gleicher Zeit verdunkelten Pflanzen hielten sich lange Zeit lebensfrisch, wuchsen jedoch wenig; erst nach zwei Monaten traten Absterbeerscheinungen ein, worauf die Untersuchung vorgenommen wurde. „Die Wurzeln waren bis auf einzelne Spitzen trocken und in diesen fand sich wohl noch etwas Milchsaft, aber nie Stärke und Fett. In den Milchröhren des Stengels war oft Stärke vereinzelt mit wenig oder gar keinem Plasma und im Vegetationskegel sowie in den jüngsten Blättern Plasma ohne Stärke vorhanden“ (a. a. O. pag. 70). Das Ergebnis seiner Versuche, von denen hier nur die wichtigsten mitgeteilt werden konnten, faßt Verfasser dahin zusammen, „daß der Milchsaft in den genannten Pflanzen, also besonders in *Euphorbia Lathyris*<sup>1)</sup> verbraucht wurde, mithin auch hier, und zwar nach seinem ganzen Inhalte, inklusive der Gerbsäure, als plastischer Stoff gelten muß.

Es sind mehrere Punkte, welche mir Veranlassung gegeben haben, einige der angeführten Versuche zu wiederholen, resp. die Richtigkeit der Schuller us'schen Ansicht auf anderem Wege zu prüfen. Vor allem scheinen mir die Schlussfolgerungen des Verfassers bei weitem nicht mit der Notwendigkeit aus den gewonnenen Versuchsergebnissen hervorzugehen, als daß jede andere Interpretation ausgeschlossen oder wenigstens ganz unwahrscheinlich wäre. Verschiedene Umstände, die bei der Behandlung der aufgeworfenen Frage entschiedene Berücksichtigung verdienen, wurden sogar völlig unbe-

1) Im übrigen wurden noch *Euphorbia palustris*, *orientalis*, *Pityusa* und *Myrsinitis* verwendet.

achtet gelassen. In erster Linie ist das die Möglichkeit, daß die Abnahme der nährenden Bestandteile des Milchsaftes auch in deren Verwendung in den Milchröhren selbst, sei es zur Plasma- oder Membranbildung oder zur Regeneration des Saftes, ihren Grund haben kann.<sup>1)</sup> Zweitens ist zu beachten, daß in den Dunkelkulturen durch das gesteigerte Wachstum der Keimlinge das Volumen der Milchröhren ganz beträchtlich (nach meinen Messungen oft nach Verbrauch des Endosperms um das Drei- bis Vierfache) vergrößert wird. Unterbleibt dann von dem Augenblicke an, in dem das Endosperm erschöpft ist, eine ergiebige Neubildung von Milchsaft — was bei Ausschluß der Assimilation und der dadurch herbeigeführten gesteigerten Ansprüche an die Gewebereserven sehr wohl möglich ist —, so muß sich der vorhandene auf einen viel größeren Raum verteilen, und da sich infolge der vorhandenen osmotisch wirksamen Substanzen<sup>2)</sup> die Milchröhren immer bis zu einer gewissen Turgorgrenze mit Wasser füllen werden, so ist leicht einzusehen, daß beim Anzapfen der Milchsaft eine sehr dünnflüssige Beschaffenheit haben kann, ohne daß die absolute Menge seiner in Lösung und Emulsion befindlichen Bestandteile sich vermehrt zu haben braucht. Ein dritter Punkt, auf den ich hier hinweisen muß, ist der, daß in den Milchröhren wie in allen lebenden Zellen eine Eiweißzersetzung und Atmung stattfindet. Ist die Kohlensäureassimilation ausgeschlossen, so wird der durch die Atmung bedingte Verlust an Kohlehydraten nicht wieder von außen ersetzt werden können. Selbst in dem gedachten Falle, daß die Milchröhren während der Versuchszeit keine Volumzunahme durch Wachstum und von außen keine Stoffzufuhr erführen, könnte also allein aus diesem Grunde ein Substanzverlust ihres Inhalts eintreten. Allerdings wird die quantitative Beeinflussung des Milchsaftes durch die Atmung im allgemeinen nur gering sein, doch wird man sie bei Versuchen mit hungernden Keimlingen, die sich auf sechs Wochen bis zwei Monate erstrecken (vgl. Schuller u. a. O. pag. 70), nicht ohne weiteres vernachlässigen können. Schliesslich muß ich noch erwähnen, daß auch bei den Euphorbien die weißse Färbung des Milchsaftes in erster Linie von den darin suspendierten Kautschukkügelchen herrührt. Wenn daher Schuller u. a. diese Erschei-

1) Auf diesen Punkt werde ich unten pag. 159 ff. ausführlicher zu sprechen kommen.

2) Ich bestimmte den Turgordruck des Milchsaftes verschiedener, kräftig gewachsener Euphorbien nach der von de Vries (Pringsh. Jahrb. XIV. 1884) angegebenen plasmolytischen Methode zu 9—12 Atmosphären, je nach den verschiedenen Arten.

nung ohne weiteres auf einen absoluten Verlust an Nährstoffen (die an die umgebenden Gewebe abgegeben werden sollen) zurückführt, so lassen sich dagegen neben den eben hervorgehobenen Bedenken noch die pag. 141 im Anschluß an die Faivre'schen Versuche geltend gemachten anführen.

Die Annahme, daß der Milchsaft ein Bildungssaft ist oder als Reservematerial fungiert, hat somit meines Erachtens nur dann Berechtigung, wenn das Experiment bei voller Berücksichtigung der eben charakterisierten Einwände entschiedene Belege dafür beizubringen imstande ist. Der großen Schwierigkeit, in dieser Richtung einwandfreie Versuche anzustellen, die sich namentlich aus der Unmöglichkeit, genau quantitativ zu arbeiten, ergibt, bin ich mir sehr wohl bewußt und kann es nicht als meine Aufgabe betrachten, eine endgültige Entscheidung zu liefern. Die von mir gewonnenen Ergebnisse mögen nur deshalb hier Platz finden, weil vielleicht eins oder das andere geeignet erscheint, auf diese vielumstrittene Frage einiges Licht zu werfen.

Im Dezember säte ich Samen von *Euphorbia Lathyris*, *calendulacea* und *heterophylla* in Blumentöpfe, die mit gewöhnlicher Gartenerde gefüllt waren und sich im Gewächshause bei einer Temperatur von 13—15° befanden. Die eine Hälfte wurde verdunkelt, die andere möglichst günstigen Lichtverhältnissen ausgesetzt. Nach 3—5 Tagen begann die Keimung. Zunächst überzeugte ich mich davon, daß der Milchsaft in der ersten Entwicklungsperiode, während die Pflanzen ihr Nährmaterial aus dem Endosperm schöpfen, in den Pflanzen der Dunkelkulturen dieselbe Beschaffenheit hatte als in den unter normalen Verhältnissen wachsenden. Ebenso konnte ich bestätigen, daß nach Verbrauch des Endosperms ein kurzer Stillstand in der Entwicklung eintritt, währenddessen der Milchsaft relativ dünnflüssig ist. Sein Stärkegehalt, auf den ich hauptsächlich mein Augenmerk richtete, war in beiden Fällen ein sehr beträchtlicher. Im weiteren Verlaufe der Entwicklung nahmen nun die verdunkelten Pflanzen kolossal an Länge zu, während die normalen relativ langsam weiterwuchsen. Die Vergleichen gleichgroßer Exemplare wurde daher bald unmöglich. In einer Aussaat vom 30. Dezember hatten z. B. erstere am 20. Januar, einige Tage nach Verbrauch des Endosperms, die Länge von durchschnittlich 37 cm erreicht, letztere waren 15 cm kürzer. Aus dem Stengel beider Pflanzen floß reichlich Milchsaft aus, allerdings aus der etiolierten nicht ganz so viel als aus der normalen, auch war er etwas dünnflüssiger. Der Stärkegehalt war in beiden Fällen ein äußerst reicher, auch in der Form der

Körner liefs sich kein Unterschied feststellen: regelmäfsig rechteckige und an den Enden etwas zugespitzte Körner waren im Milchsaft beider Pflanzen ungefähr in gleichem Mengenverhältnis enthalten.

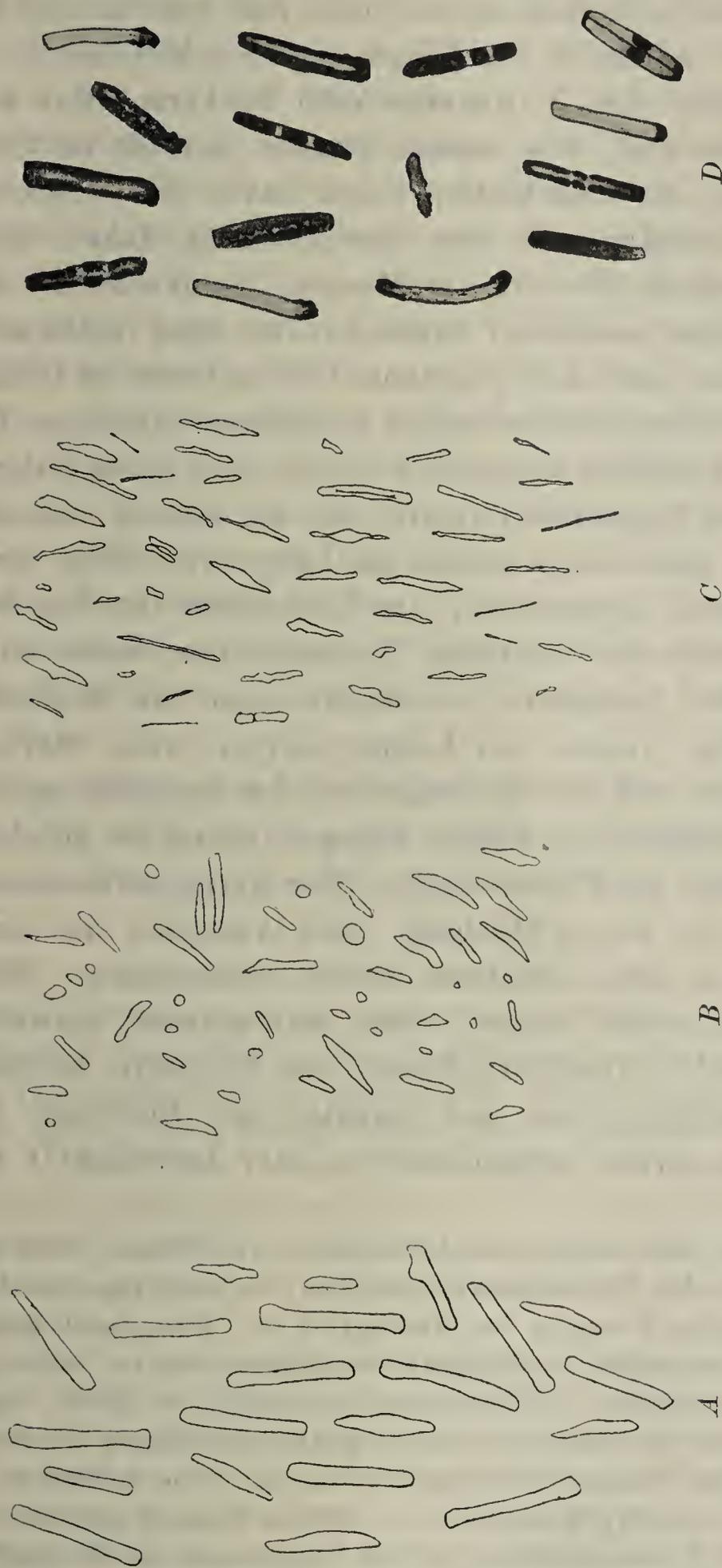


Fig. 1. *A* Stärkekörner des Milchsafts von *Euphorbia Lathyris* im normalen Zustande. — *B* Dieselben, in Bildung begriffen, aus einem jungen Blatt. — *C* Dieselben, in abgeschmolzenem Zustande. — *D* Dieselben, künstlich durch Malzdiastase corrodirt. Die hellen Partieen repräsentieren die nicht angegriffene, durch Jod sich nicht bläuende Grundmasse.

Um über die ernährungsphysiologische Bedeutung eventuell etwas aussagen zu können, kontrollierte ich regelmäfsig auch den Stärke-

gehalt in den anderen Geweben der Pflanze, was von Schullerus nur in sehr unzureichender Weise geschehen ist. Es zeigte sich, daß der Stengel der etiolierten Pflanze mit Ausnahme des obersten, am stärksten wachsenden Teils vollkommen stärkefrei war; in den Keimblättern waren hie und da in der Umgebung des Mittelnervs einige Stärkekörner zu sehen. Die Trommer'sche Zuckerreaktion fiel für beide Organe negativ aus. Die andere Pflanze enthielt im Stengelgewebe etwas Stärke, die Keimblätter waren davon frei; Zucker war gleichfalls nicht vorhanden. Es kam das jedenfalls daher, daß die Untersuchung bei trübem Wetter, am Morgen, vorgenommen wurde, die Pflanze also nicht viel assimiliert haben konnte, denn in den anderen Versuchsreihen ließen sich sehr prägnante Unterschiede im Gehalt an Gewebestärke bei etiolierten und normalen Keimlingen erkennen. Weiter verfolgte ich nun das Verhalten etiolierter Pflanzen bis zu ihrem Untergang. Eine Keimpflanze von *Euphorbia Lathyris*, die ich danach untersuchte, hatte am 28. Tage nach der Aussaat die Länge von 46 cm erreicht. Der Stengel war unten abgestorben, die Keimblätter an den Spitzen vertrocknet, die oberen und mittleren Stengelpartien waren teilweise noch turgescens. Mit Ausnahme des direkt unter den Keimblättern liegenden Stengelteils, welcher im Leitparenchym etwas Stärke enthielt, der Milchröhren und der Schließzellen der Spaltöffnungen, war im Stengel kein Stärkekorn zu finden, dagegen waren die Milchröhren sowohl daran als auch an Plasma reich. Der geringen Gewebespannung wegen floß nur wenig Milchsaft beim Anzapfen aus und ich mußte ihn daher in den Behältern selbst untersuchen. Winzige Stärkekörnchen fanden sich ferner in den sehr schwach entwickelten Blättchen der Plumula. Die Stärkekörner des Milchsafts hatten vielfach eine unregelmäßige Form und machten den Eindruck, als ob sie an den Rändern etwas abgeschmolzen oder corrodirt<sup>1)</sup> wären.

---

1) Ich muß hier, auf umstehende Abbildungen verweisend, kurz auf die Corrosionserscheinungen der Milchsaftstärke eingehen, da die Frage für die hier vorliegenden und folgenden Versuche von Wichtigkeit ist. Wenngleich das Nichtgelingen des Diastasenachweises im Milchsaft der Euphorbien zu keinen Folgerungen über deren eventuelles Vorhandensein berechtigt, so glaube ich doch annehmen zu müssen, daß die beobachteten Abschmelzerscheinungen der Milchsaftstärkekörner nicht durch Diastase hervorgerufen werden. Die künstlich in eine Diastaselösung (bereitet aus 25 g Malzpulver mit 100 ccm Wasser) gebrachte Milchsaftstärke zeigt nämlich Corrosionsbilder, wie sie sich niemals im Milchsaft beobachten ließen (vgl. Abb.). Wenn Schullerus angibt, bei Einwirkung von Essigsäure oder Diastaselösung ein allmähliches Abschmelzen und Verschwinden (schon nach wenigen Stunden) beobachtet zu haben, so liegt hier ohne Zweifel ein Irrtum

Daneben waren auch viele normale Körner vorhanden, die namentlich in den unteren Stengelpartien an Zahl überwogen. Eine ebenfalls 28 Tage alte, 13,5 cm lange, im Dunkeln kultivierte Keimpflanze von *Euphorbia heterophylla*, die in allen Teilen abgestorben war, erwies sich mit Ausnahme der kurzen Zone stärksten Wachstums als total stärkefrei bis auf die Milchröhren, in welchen eine beträchtliche Menge meist kleiner, abgeschmolzener Stärkekörner zu sehen waren. Noch andere, ähnliche Versuche an *Euphorbia Lathyris* führten mich zu demselben Ergebnis. Kurz vor dem völligen Absterben, nachdem einzelne Teile der Pflanze schon sehr schlaff geworden waren und einzutrocknen begannen, liefs die Milchsafstärke Anzeichen von Corrosion erkennen. Ist sie, was nicht ausgeschlossen, aber auch nicht bewiesen ist, in diesen Fällen tatsächlich für das übrige Gewebe verwendet worden, so ist zu bedenken, dafs ihr Verbrauch mit demjenigen der in den Geweben gespeicherten Stärke durchaus nicht gleichen Schritt hält, sondern dafs sie erst angegriffen wird, nachdem sämtliches Reservematerial, das der Pflanze zur Verarbeitung zu Gebote steht, erschöpft ist.<sup>1)</sup> In der völlig vertrockneten Pflanze lassen sich in den Milchröhren immer noch Stärkekörner in erheblicher Menge nachweisen.

Man wird angesichts dieser Tatsachen schwerlich behaupten können, die Milchröhren seien Behälter plastischer Stoffe und spielten für den Stoffwechsel der Pflanze eine wichtige Rolle; denn wenn das

---

vor. Denn erstens konnte ich nach 12tägiger Einwirkung von Eisessig nicht die geringste Formveränderung der Stärkekörner feststellen, zweitens treten die charakteristischen, durch Diastase hervorgerufenen Corrosionserscheinungen erst nach einigen Tagen auf (bei Zimmertemperatur). Ich möchte nicht unerwähnt lassen, dafs ich bei Einwirkung von Apfelsäure ganz dieselben schmalen, abgeschmolzenen Formen der Stärkekörner erhielt, die ich auch im Milchsaf unter gewissen oben beschriebenen Bedingungen beobachtete. Da nun bekanntlich apfelsaurer Kalk im Milchsaf der Euphorbien reichlich vorhanden ist, so liegt es sehr nahe, das Auftreten dieser Substanz mit der Corrosion der Milchsafstärke in Zusammenhang zu bringen.

1) Wie erwähnt, verschwindet die Gewebestärke unter diesen Versuchsbedingungen nicht vollständig, sondern es bleibt in der Zone stärksten Wachstums immer eine kleine Menge zurück — ein Verhalten, für das sich übrigens viele Analogien anführen liefsen. Der Grund hierfür liegt vielleicht darin, dafs die Wurzeln dieser etiolierten Pflanzen sich nur schwach entwickeln und meist zuerst Absterbeerscheinungen zeigen. Dadurch wird die Zufuhr von Nitraten, Sulfaten und Phosphaten eine ungenügende, was eine Verhinderung der Eiweifsbildung zur Folge hat, und die abgelagerten Kohlehydrate können somit nicht zu dieser Synthese verwendet werden.

wirklich ihre Hauptfunktion wäre, dann würde nicht einzusehen sein, weshalb ihre Nährsubstanzen erst in den Zeiten der allergrößten Not, wie sie unter normalen Verhältnissen nicht eintritt, von der Pflanze angegriffen werden.

Dieses sehr resistente Verhalten der Milchsafstärke demonstrieren noch andere Versuche. Ich entnahm kleine Keimpflanzen von *Euphorbia Lathyris* und *heterophylla*, die im Dunkeln gekeimt hatten, der Erde und brachte sie nach sorgfältigem Abspülen in eine Kristallisierschale zwischen feuchtes Fließpapier, nachdem ich vorher das noch in großer Menge vorhandene Nährgewebe entfernt hatte. Sie blieben weiter verdunkelt. Andere, gleich große Exemplare kultivierte ich zur Kontrolle unter gleichen Bedingungen, beliefs ihnen aber das Endosperm. Dieselbe Versuchsanstellung wurde wiederholt mit Pflanzen, welche bei Licht gekeimt hatten; nur wurden diese auch weiterhin dem Lichte ausgesetzt. Folgende Tabellen mögen zur Veranschaulichung der Versuche dienen.

### 1. Dunkelkultur mit Keimpflanzen ohne Endosperm.

Pflanze	Beginn des Versuchs; Entfernung des Endosperms	Länge der Pflanze am Beginn des Versuchs	Tag der Untersuchung	Länge der Pflanze am Tag der Untersuchung	Längenzunahme der Pflanze während d. Dauer des Versuchs
1. Euph. Lathyris	10. I.	4,8 cm	17. I.	10,3 cm	5,5 cm
2. " "	10. I.	4,1	17. I.	9,7	5,6
3. " "	10. I.	5,7	21. I.	14,8	9,1
4. " "	31. XII.	6,5	12. I.	12,3	5,8

### 2. Dunkelkultur. Das Nährgewebe wurde nicht entfernt.

5. Euph. Lathyris	10. I.	4,8 cm	17. I.	10,9 cm	6,1 cm
6. " "	10. I.	6,4	17. I.	13,4	7,0
7. " "	10. I.	5,7	21. I.	13,8	8,1
8. " "	2. I.	9,0	12. I.	13,2	4,2

### 3. Kultur bei normaler Belichtung mit Pflanzen ohne Nährgewebe.

9. E. Lathyris	10. I.	4,3 cm	17. I.	8,5 cm	4,2 cm
10. " "	10. I.	4,0	21. I.	10,5	6,5
11. E. heterophylla	31. XII.	6,3	6. I.	7,6	1,3

### 4. Kultur bei normaler Belichtung. Das Nährgewebe wurde nicht entfernt.

12. E. Lathyris	10. I.	4,7 cm	17. I.	10,0 cm	5,3 cm
13. E. heterophylla	3. I.	6,1	6. I.	8,0	1,9

Als allgemeines Ergebnis der Versuche liest man zunächst aus den Tabellen ab, dafs, wie ganz natürlich ist, die Pflanzen mit Endosperm in gleicher Zeit durchschnittlich etwas mehr gewachsen waren. Die Untersuchung geschah immer, während die Pflanzen noch lebensfrisch und turgescient waren, nur die Hauptwurzel war zuweilen in ihrem unteren Teile angefault. Das Resultat läfst sich kurz folgendermassen zusammenfassen: diejenigen Keimpflanzen, deren Nährgewebe entfernt war, belichtete wie verdunkelte, waren mit Ausnahme der Milchröhren, der Schliesszellen, der Spaltöffnungen und der die Krümmung einnehmenden Zone stärksten Wachstums vollkommen stärkefrei; nur in einzelnen Fällen enthielt noch die Endodermis wenige Stärkekörner, in der sich ja bekanntlich ganz allgemein das Reservematerial am längsten erhält. Von den Kulturen II und IV wurden einige Pflanzen nach eben vollendeter Ausbeutung des Endosperms untersucht; der Stärkegehalt des Stengels und der Keimblätter war zwar kein sehr grosser, doch enthielten sowohl Rinde als auch das Mesenchymgewebe der Blätter Stärkekörner in mässiger Verteilung. Andere, welche noch vor Verbrauch des Endosperms auf ihren Stärkegehalt geprüft wurden, wiesen einen ganz beträchtlich höheren auf. Der Milchsaft enthielt in allen Kulturen ungemeyn viel Stärke und es liefs sich weder in bezug auf Menge noch auf Form der Körner ein Unterschied erkennen. In seiner sonstigen Beschaffenheit waren ebenfalls keine auffälligen Verschiedenheiten zu konstatieren, nur war die absolute Menge des beim Durchschneiden des Stengels hervorquellenden Saftes bei den Pflanzen, welche während der Versuchsdauer ohne Nährgewebe vegetiert hatten, im allgemeinen etwas geringer und seine Farbe etwas blasser als die des Milchsafts der mit Nährgewebe versehenen Pflanzen, was unter Berücksichtigung der oben erörterten Punkte nicht wundernehmen kann. Das angegebene Verhalten wurde namentlich durch einen Vergleich der Keimpflanzen 11 und 13 sehr gut demonstriert. Bei beiden war der Milchsaft äufserst stärkereich, das übrige Gewebe zeigte dagegen sehr grosse Abweichungen in dieser Hinsicht: Rinde und namentlich Keimblätter von 13 wiesen einen sehr hohen Gehalt an Stärke auf, in 11 war daselbst kein Korn zu finden. Nur die Zone stärksten Wachstums enthielt etwas. Um über die gewonnenen Resultate etwas aussagen zu können, galt es nun noch, die Versuchspflanzen mit solchen zu vergleichen, welche in Topfkulturen teils bei Licht, teils im Dunkeln aufgewachsen waren und dieselbe Gröfse besafsen wie diese. Auch hier liefs sich im

Stärkegehalt des Milchsafte gegenüber den Versuchspflanzen kein Unterschied nachweisen. Sehr bemerkenswert ist endlich noch folgendes: Zugleich mit den zu den Versuchen verwandten Pflanzen hatte ich den Topfkulturen vier andere, ungefähr gleichgrosse entnommen und an ihnen den Stärkegehalt des Milchsafte und der anderen Gewebe untersucht. Zwei davon hatten im Dunkeln gekeimt, die anderen beiden unter normalen Bedingungen. Sie besaßen sämtlich sehr viel Stärke im Rindengewebe, das Gewebe der Keimblätter der unter Lichtabschluss aufgewachsenen Pflänzchen war daran ärmer als das der anderen. Der Milchsaft war in allen vier Fällen vollkommen gleich beschaffen. Er enthielt nicht übermächtig viel Stärke, die Körner waren ziemlich klein und unregelmässig, was offenbar darauf hindeutete, dass sie in Entstehung begriffen waren und ihre volle Grösse noch nicht erreicht hatten (die Corrosionsbilder haben ein ganz anderes Aussehen). Ich verglich nun diesen Milchsaft mit demjenigen, welchen die endospermlosen Keimlinge zur Zeit ihrer Untersuchung, nachdem sie sich also ungefähr um das Doppelte und noch mehr verlängert hatten, enthielten und war sehr überrascht, zu finden, dass letzterer viel stärkereicher war und durchschnittlich grosse, normal gebaute Körner enthielt. Trotzdem also hier an die in der Pflanze vorhandenen Reservestoffe die denkbar höchsten Ansprüche gestellt worden waren, hatte sich der Stärkegehalt des Milchsafte noch vermehrt.

Schliesslich muss ich noch folgende Versuche erwähnen. Es war, wie schon bemerkt, bei den angewandten Versuchspflanzen unter den genannten Bedingungen nicht möglich, das Gewebe mit Ausnahme der Milchröhren völlig stärkefrei zu machen. Immer zeigten sich in der Krümmungszone und unmittelbar unter dem Ansatz der Keimblätter noch Stärke. Auch diese Region stärksten Wachstums davon völlig zu befreien, gelang dadurch, dass ich junge, 2—3 Tage alte, des Endosperms beraubte Keimlinge von *Euphorbia Lagascae* im Dunkeln bei einer konstanten Temperatur von 25° auf Fließpapier kultivierte. Die Pflänzchen hielten sich unter diesen Bedingungen lange lebensfrisch. Nach 17 Tagen, nachdem sie sich ungefähr um das Doppelte verlängert hatten, war tatsächlich das Gewebe, ausgenommen die Milchröhren, völlig stärkefrei und trotzdem enthielt der Milchsaft ungemein viel Stärke, so dass sich in dieser Hinsicht ein Unterschied mit den Vergleichspflanzen, die in derselben Temperatur, aber auf Kosten ihres Endosperms und bei Licht wuchsen, nicht feststellen liess.

Bisher ist es mir nicht gelungen, die Milchsafstärke zum Verschwinden zu bringen. Die hungernden Keimpflanzen enthalten bis zu ihrem Tode eine reiche Menge, allerdings beobachtet man dann, wie wir sahen, durchgehends dünnere, etwas abgeschmolzene Körner. Hieraus schliessen zu wollen, dass der Milchsaf ein wichtiger Bildungssaf sei, erscheint mir, wie gesagt, aus mehrfach betonten Gründen nichts weniger als berechtigt.

Unter Berücksichtigung all dieser Umstände kann meiner Ansicht nach die Annahme, dass die Stärke des Milchsafes dazu da sei, den anderen Geweben zur Nahrung zu dienen, kaum noch Anspruch auf Wahrscheinlichkeit erheben. Ich möchte vielmehr zu der Annahme neigen, dass sie in den Milchröhren selbst Verwendung findet. Diese Ansicht hält auch de Vries für wahrscheinlich, ohne jedoch Gründe dafür oder dawider geltend zu machen. Treub<sup>1)</sup> kommt zwar bei seinen Versuchen zu anderen Resultaten, ich möchte jedoch ihre absolute Beweiskraft noch nicht als aufser Zweifel stehend betrachten. Er verdunkelte Teile von Keimblättern, des epicotylen und hypocotylen Gliedes von *Euphorbia trigona*-Keimlingen durch Stanniolbelege drei, in den meisten Fällen sogar vier bis fünf Wochen lang. Die betreffenden Pflanzenteile waren dann natürlich völlig etioliert und stärkefrei; das gilt auch für die Endauszweigungen der Milchröhren, deren Hauptstämme aber im allgemeinen sehr viel Stärkekörner enthielten. In einem Falle zeigten sich in den an die Milchröhren grenzenden (wahrscheinlich dem Leitparenchym angehörigen) Zellen des verdunkelten epicotylen Gliedes Spuren von Stärke. Aus dem System der Milchröhren war sie nie zum Verschwinden zu bringen. Schon die lange Versuchsdauer lässt die Schlussfolgerung, dass die Stärke höchst wahrscheinlich den anderen Geweben zur Nahrung dient, etwas zweifelhaft erscheinen. Jedenfalls ist für die Entscheidung der Frage, ob der Milchsaf ein typischer Nährsaf ist oder ob die in ihm enthaltene Stärke in den Milchröhren selbst verwandt wird, durch Treubs Untersuchungen nichts gewonnen. Das gibt Treub auch selbst zu, er bezeichnet jedoch die letztere Möglichkeit aus nicht näher präzisierten Gründen als unwahrscheinlich.

In betreff der Schullerus'schen Versuche muss ich noch bemerken, dass auch ich einjährige Pflanzen von *Euphorbia Lathyris* im Winter auf ihren Milchsafgehalt geprüft habe. Eine Untersuchung zeigte, dass Pflanzen, welche mehrere Tage lang im Freien starker

1) M. Treub, Notice sur l'amidon dans les laticifères des Euphorbes. Ann. du jardin de Buitenzorg III, 1883, pag. 37 ff.

Kälte ausgesetzt gewesen waren, nach dem Auftauen in Stamm und Blättern einen substanzreichen, dickflüssigen, weissen Milchsaft enthielten, der namentlich in den Blättern sehr stärkereich war. Genau dasselbe fand ich bei Pflanzen, die bei Tauwetter untersucht wurden. Allerdings waren in den Blättern die Stärkekörner ziemlich schmal (corrodiert), ich glaube jedoch das man dieses Verhalten eher mit dem im Milchsaft herrschenden Substanzreichtum in Zusammenhang bringen kann als mit einer Nährstoffabgabe an die anderen Gewebe. In letzteren war übrigens, wie das ja für viele Pflanzen während der Winterruhe bekannt ist, keine Stärke nachweisbar. Damit ist zugleich gezeigt, das sich die Gewebestärke etwas anders verhält als die des Milchsafts. Da sich meine Beobachtungen auf Freilandkulturen beziehen, so dürften sie den natürlichen Verhältnissen näher kommen, als diejenigen von Schullerus, der ausschließlich Topfkulturen verwandte und von den meinigen abweichende Befunde angibt (vgl. pag. 146). An sich können sie zur Lösung der hier in Betracht kommenden Fragen kaum etwas beitragen; ich habe sie nur angeführt, weil Schullerus dem Verhalten des Milchsafts während des Winters ein gewisses Gewicht beilegt.

Ein Rückblick auf alle bisher mitgeteilten Versuche läßt erkennen, das die vielfach vertretene Annahme, der Milchsaft sei ein typischer Nährsaft, sehr unwahrscheinlich ist. Es darf jedoch speziell in bezug auf die zuletzt mitgeteilten Versuche mit Euphorbiakeimlingen nicht übersehen werden, das dieselben noch einen Einwand zulassen. Man könnte nämlich annehmen, die grofse Resistenz der Milchsaftstärke existiere nur scheinbar, in Wirklichkeit werde fortwährend Nährmaterial aus den Milchröhren an die umgehenden Gewebe abgegeben, das sich immer wieder von aufsen ersetze. Die Reservestoffe würden also dann unter Vermittlung der Milchröhren wandern, diese die Translokationsbahnen für jene darstellen. Nach Verbrauch der Gewebereserven müfsten dann, was ja tatsächlich der Fall ist, im Milchsaft corrodierte Stärkekörner auftreten. — Dieser Einwand scheint mir durch die schon 1885 von Schimper<sup>1)</sup> angestellten Versuche entkräftet zu sein. Schimper hat zunächst gezeigt, das bei mehrtägiger Verdunkelung von gröfseren Euphorbiapflanzen noch lange, nachdem aus den Blättern und Zweigen sämtliche Assimilate abgeleitet sind, der Milchsaft eine unveränderte Stärkemenge aufweist. Eine geringe Abnahme konnte er nur bei *Euphorbia Peplus* nach

---

1) Schimper in Bot. Ztg. 1885.

zwölftägiger Verdunkelung, als die Pflanzen schon zu vergilben begannen, feststellen. Ich habe die Schimper'schen Versuche mit *Euphorbia Lathyris*, *heterophylla*, *calendulacea*, *cyparissias* und *helioscopia* mehrfach wiederholt und gefunden, daß bei den drei erstgenannten Arten selbst nach 14-, bei einer großen *Euphorbia Lathyris*-Pflanze sogar nach 22tägiger Verdunkelung, als die Blattspitzen schon zu vertrocknen begannen, keine Unterschiede im Stärkegehalt des Milchsafts zu erkennen waren. Stengel von *Euphorbia verrucosa* und *epithymioides* verdunkelte ich selbst so lange, bis die meisten Blätter vergilbt waren und abfielen. Inzwischen waren Seitenknospen zu langen, etiolierten Sprossen ausgetrieben. Eine Untersuchung ergab, daß sowohl die Blätter dieser letzteren als auch die vergilbten Blätter in den Milchröhren eine reiche Menge normaler Stärkekörner führten, während sich das übrige Gewebe (mit Ausnahme der Schließzellen der Spaltöffnungen) als stärkefrei erwies. Daraus läßt sich schon auf eine gewisse Unabhängigkeit im Verhalten der Milchsaftstärke gegenüber der Gewebestärke schließen.

Nun hat Schimper aber weiterhin nachgewiesen — und dieser Punkt ist für die hier erörterte Frage besonders wichtig —, daß die Ableitung der Gewebestärke aus den Blättern der Euphorbien in ganz derselben Weise vor sich geht, wie bei anderen nicht milchenden Pflanzen; er hat gezeigt, daß sich in diesem Falle eine Anreicherung dieser Stärke in den den Milchröhren direkt anliegenden Parenchymzellen, die ein Übertreten derselben von ersteren in letztere wahrscheinlich machen würde, nicht nachweisen läßt. Ich habe seine Versuche wiederholt und kann hier davon absehen, die meinigen mitzuteilen, da sie eine volle Bestätigung der Schimper'schen enthalten. Danach ist nicht zu zweifeln, daß die Milchröhren der Euphorbien bei der Ableitung der Kohlehydrate keine wesentliche Rolle spielen. Die Annahme also, daß die Stärke durch Vermittlung der Milchröhren aus den Blättern und, wenn diese erschöpft sind, etwa aus dem Stengel und der Wurzel den jungen, wachsenden Geweben zugeleitet wird, kann danach kaum noch hohen Anspruch auf Wahrscheinlichkeit erheben. Übrigens müßte man, gesetzt, die Verhältnisse lägen so, wie es die eben erwähnte Ansicht will, kurz nach der Verdunkelung in den Milchröhren der Blätter eine Anreicherung von Stärke wahrnehmen können — was keineswegs der Fall ist —, es sei denn, daß in den Milchröhren eine so schnelle Zirkulation stattfindet, daß diese Anreicherung sich nicht nachweisen liefse. Aber schon der emulsive Charakter des Milchsafts spricht dafür, daß

eine derartig schnelle Translocation der Stärke, die mit sehr erheblichen Widerständen zu kämpfen hätte, in den Milchröhren nicht statthaben kann. Dafs dies nun tatsächlich nicht der Fall ist, läfst sich auf experimentellem Wege leicht entscheiden: Zapft man Zweige von *Euphorbia Lathyris* oder einer anderen Art stark an, so dafs nach nochmaligem Einschneiden unterhalb der verletzten Stelle kein oder nur ganz wenig Milchsaft ausfließt, während aus entfernt gelegenen Teilen der Pflanze bei dem kleinsten Stiche eine große Menge hervorquillt, so kann man beobachten, dafs noch am folgenden Tage in der Nähe der Anzapfung beim Einschneiden der Milchsaft in ganz unvergleichlich geringerer Menge ausfließt als an vorher nicht angezapften Pflanzenteilen. Für die erneute, gleichmäßige Verteilung des Milchsafts in der Pflanze hat also die relativ lange Zeit eines Tages nicht genügt. Eine andere Erscheinung muß man in demselben Sinne deuten: Junge Blätter und Triebe enthalten bekanntlich einen Milchsaft, der sich durch kleine, etwas unregelmäßig geformte, in Bildung begriffene Stärkekörner<sup>1)</sup> auszeichnet. Dieses Verhalten, das sich auch nicht ändert, wenn man die Pflanze verdunkelt, scheint mir mit der Annahme einer lebhaften Massenbewegung der Stärke in den Milchröhren, die doch eine möglichst gleichmäßige Verteilung aller Bestandteile zur Folge haben müßte, nicht vereinbar. Zudem ist zu bedenken, dafs ein stark verzweigtes Röhrensystem, dessen Inhalt eine Emulsion ist und dem ein etwa dem Herzen analoges Zentralorgan der Zirkulation fehlt, zur Stoffleitung in einer bestimmten Richtung wenig geeignet erscheint.<sup>2)</sup>

Ich glaube demnach nicht, dafs sich der erwähnte Einwand aufrecht erhalten läßt und muß daher erstens Schimper voll und ganz beistimmen, wenn er annimmt, dafs die Milchröhren der Euphorbien bei der Ableitung der Assimilate nicht in merklicher Weise beteiligt sind. Zweitens haben es aber meine Versuche sehr wahrscheinlich gemacht, dafs die Stärke des Milchsafts der Euphorbien nicht als typischer Reserve- bzw. Nährstoff für die anderen Gewebe der Pflanze

---

1) Ich muß ausdrücklich darauf aufmerksam machen, dafs es sich hier um junge, nicht um corrodierte Stärkekörner handelt. Die letzteren sind viel länger und schwächer gebaut und lassen sich bei einiger Übung mit voller Sicherheit von jenen unterscheiden.

2) Natürlich liegt es mir fern, das Vorhandensein einer Zirkulation des Milchsafts überhaupt, die ja von Schwendener bei *Chelidonium* direkt beobachtet worden ist, zu bestreiten.

angesehen werden kann. Da nun andere Nährstoffe im Milchsaft der Euphorbien nur in sehr geringer Menge vorhanden sind, so wird man mit einiger Berechtigung den weiteren Schluss ziehen können, daß die Leitung oder Speicherung plastischer Stoffe nicht die Hauptfunktion der Milchröhren sein kann, sondern höchstens in geringem Grade in Betracht kommt.

Die anderen milchsaftführenden Pflanzen sind leider wegen des Mangels der Stärke in den Milchröhren weit weniger günstige Versuchsobjekte. Immerhin dürfte aus den pag. 137 und 143 ff. mitgeteilten Versuchen so viel hervorgehen, daß sich diese Folgerung bis zu einem gewissen Grade schon jetzt verallgemeinern läßt.

Die bisher angeführten Tatsachen haben die Frage nach der physiologischen Bedeutung der Milchsaftstärke nur in negativem Sinne zu entscheiden vermocht. Man fragt sich unwillkürlich weiter, ob sich nicht positive Belege für eine eventuelle Funktion derselben beibringen lassen. Nach Ausfall der Verdunkelungsversuche mit größeren Pflanzen und der Keimlingskulturen bleibt eigentlich nur noch die eine schon angedeutete Möglichkeit, daß sie nämlich den Milchröhren selbst als Nährmaterial dient. Man könnte vielleicht noch daran denken, daß die Stärkekörner zur Verrichtung irgend einer mechanischen Funktion da sind, oder daß ihre Bedeutung darin liegt, im ausgetretenen Milchsaft einen dem Wundverschluss nützlichen Stoff (etwa Wundgummi) zu bilden. Doch hat sich letztere Annahme durch das Experiment nicht bestätigen lassen und was erstere betrifft, so möchte ich ihr wenig Wahrscheinlichkeit beimessen; mechanische Bedeutung wird man höchstens als nebensächliche Funktion der Stärkekörner des Milchsafts betrachten können.

Um nun zu erfahren, ob die Milchsaftstärke in den Milchröhren selbst verwendet wird, habe ich mehrere große Versuchsreihen angestellt. Es sind, wie leicht ersichtlich, hier drei Fälle möglich: Entweder dient die Stärke direkt oder indirekt zur Bildung bzw. Regeneration der im Milchsaft gelösten oder suspendierten organischen Substanzen, oder sie wird zur Neubildung von Plasma und der Membran der Milchröhren beim Wachstum derselben verwandt, oder endlich sie ist zur Wiederersetzung der in den Milchsaftzellen veratmeten Substanz da. Natürlich können ihr mehrere dieser Funktionen zugleich zukommen. Um die etwa stattfindende Verwendung für die Regeneration des Milchsafts zu konstatieren, stellte ich mehrere umfassende Versuche an. Zunächst wurden größere Pflanzen von *Euphorbia Lathyris*, *calendulacea*, *heterophylla*, *Peplus* und *helioscopia*

verdunkelt und in Abständen von mehreren Tagen angezapft. Weitere Versuche bezogen sich auf Keimpflanzen von *Euphorbia Lagascae* und *Lathyris*. Ich liefs einen Teil der Samen unter normalen Bedingungen, andere im Dunkeln, andere im kohlenstofffreien Luft-raume keimen. Ein Teil der etwa acht Tage alten Keimlinge, deren Endosperm erschöpft war, wurde dann durch mehrere Schnitte in die Rinde angezapft, bis nur noch ganz wenig Milchsaft ausflofs. Nach vier bis sechs Tagen, nachdem der Milchsaft sich teilweise regeneriert hatte, wurde das Anzapfen wiederholt, nach acht Tagen nochmals. In anderen Versuchsreihen wurden die Anzapfungen noch öfter vorgenommen. Zur Untersuchung wurde immer der Milchsaft verwandt, welcher durch Einschneiden in möglichster Nähe der ursprünglichen Anzapfung gewonnen war. Es zeigte sich sowohl in den mehrfach wiederholten Versuchen mit älteren Pflanzen als in denen mit Keimlingen, für die dasselbe gilt, dafs der Stärkegehalt im regenerierten Milchsaft der hungernden, zu zwei und öfteren Malen angezapften Versuchspflanzen wohl weit geringer war als der der ersten Anzapfung, dafs aber die Form der Stärkekörner keine Unterschiede im Vergleich zu normalen Pflanzen erkennen liefsen. Es leuchtet leicht ein, dafs bei dieser Versuchsanstellung aus ersterem Umstande sich für die etwaige Verwendung der Stärke zur Neubildung des Milchsafts nichts schliessen läfst. Dafür kann hier allein die Form der Körner maßgebend sein und wenn sich herausgestellt hätte, dafs die Stärke des regenerierten Milchsafts stark corrodirt oder sogar verschwunden wäre, so würde in der Tat die Annahme, die Stärke diene der Regeneration des Milchsafts, einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit gewinnen. So oft ich jedoch diese Versuche wiederholt habe, niemals konnte ich den Eindruck gewinnen, als seien die Stärkekörner des Milchsafts der zweiten und folgenden Anzapfungen im Vergleich zu denen der ersten Anzapfung oder denen normaler Pflanzen wesentlich in ihrer Form verändert. Die Tatsache, dafs der Milchsaft überhaupt in diesen hungernden Pflanzen regeneriert wird, läfst sich also nur so deuten, dafs die an sich schon recht knappen Nährstoffe der anderen Gewebe das Material hierzu liefern.

Da sich nun eine völlige Funktionslosigkeit der Milchsaftstärke nicht annehmen läfst, so müssen wir die anderen oben charakterisierten Möglichkeiten in Betracht ziehen. Gegen die Annahme, dafs die Milchsaftstärke die bei der Atmung verloren gehenden Substanzen ersetzt, sprechen die schon erwähnten Verdunkelungsversuche. Ich habe sowohl normale als angezapfte Euphorbien acht und mehr Tage

verdunkelt, ohne, wie gesagt, die Milchsafstärke zum Corrodieren zu bringen. In dieser relativ langen Zeit ist nun sicher der durch Atmung bedingte Substanzverlust ganz erheblich, so daß man es an der Milchsafstärke erkennen müßte, wenn sie dazu da wäre, ihn zu kompensieren. Nun kann man allerdings beobachten, daß an Pflanzen, die mehrere Tage unter Lichtabschluß oder bei schwacher Beleuchtung konstanten Temperaturen von 25 oder 30° ausgesetzt waren, die Stärkekörner des Milchsafstes eine auffallend schmale Gestalt bekommen. Dies ohne weiteres mit der Tatsache in Zusammenhang zu bringen, daß infolge der hohen Temperatur die Atmung wesentlich gesteigert wird und damit, da die Assimilation ganz oder teilweise ausgeschlossen ist, ein größerer Substanzverlust verbunden ist, und weiter zu schließen, daß die Stärke herangezogen werde, diesen Verlust in den Milchröhren selbst oder in den anderen Geweben zu decken, ist aber durchaus nicht statthaft. Die hohe Temperatur kann noch die verschiedensten anderen Wirkungen haben, die eine Stärkecorrosion im Milchsafst bedingen; sie könnte z. B. einfach das Abschmelzen der Körner begünstigen, indem sie auf das Agens dieses Prozesses als beschleunigender Reiz wirkt, während der gebildete Zucker im Milchsafst gelöst bleibt usw. Von einer Diskussion dieser Tatsache kann hier um so eher abgesehen werden, als es sich um Temperaturbedingungen handelt, die im normalen Leben der Pflanze nie verwirklicht werden. Unter normalen Temperaturverhältnissen, bei Veränderung der Ernährungsbedingungen der Pflanze ist jedenfalls dieses Resultat nicht zu erzielen.

Ob nun endlich die Milchsafstärke dazu da ist, beim Wachstum der Milchröhren Verwendung zu finden, darüber läßt sich vorläufig ebensowenig etwas Sicheres sagen. Es dürfte nicht leicht sein, in dieser Richtung exakte Versuche anzustellen. Die Einzelligkeit der Euphorbia-Milchröhren, die starke Membran derselben und ihr schnelles Hineinwachsen und Verzweigen in sich anlegenden Organen, ferner die Neubildung der Membran nach Verletzungen, wären vielleicht Momente, die man zugunsten dieser Annahme anführen könnte. In Einklang damit steht auch die Beobachtung Treubs<sup>1)</sup>, daß in stark hungernden Blättern die Milchröhren an den Endauszweigungen weniger oder keine Stärke aufweisen, während die Hauptstämme stärkereich sind. Doch alles das genügt bei weitem nicht, irgendwelche Entscheidung zu treffen. Die Frage nach der Bedeutung der Milchsafstärke der Euphorbien muß also noch als eine offene be-

1) Treub a. a. O.

trachtet werden. Ich möchte es nicht unterlassen, auf die vielfachen Analogien hinzuweisen, die die Milchsaftstärke mit der Stärke in den Schließzellen der Spaltöffnungen in ihrem Verhalten zeigt. Wenn wir einst über deren Bedeutung genauer unterrichtet sein werden, so steht auch zu hoffen, daß sich für die Erforschung der physiologischen Bedeutung der Milchsaftstärke neue Gesichtspunkte ergeben.

### III. Anatomischer Teil.

Die im folgenden kurz mitgeteilten anatomischen Untersuchungen wurden veranlaßt durch einige Angaben de Barys, nach welchen, wie schon eingangs bemerkt wurde, eine eigentümliche Correlation zwischen Milchröhren und Siebröhren bestehen soll, in dem Sinne, daß bei Pflanzen mit stark entwickeltem Milchröhrensystem die Siebröhren an Menge zurücktreten und umgekehrt. Da diese Angaben oft als Beweis für eine ernährungsphysiologische Bedeutung des Milchsafts herangezogen worden sind und man aus den Wiedergaben vielfach den Eindruck gewinnen kann, als handle es sich um ganz allgemein verbreitete Verhältnisse, so erschien es mir geboten, sie einmal genauer nachzuprüfen und umfassendere Untersuchungen in dieser Richtung anzustellen.

Zunächst mögen die Angaben de Barys hier wörtlich wiedergegeben werden. Er sagt:<sup>1)</sup> „. . . Bei den übrigen hierher gehörigen Pflanzen sind die Milchröhren immer relativ sehr zahlreich, was besonders in den strauchartigen Stämmen (*Sonchus pinnatus*, *Campanula Vidalii*) und in den Wurzeln von Cichoriaceen, Campanulaceen, Papaveraeen auffällt, und in dem Maße als ihre Zahl zunimmt treten die Siebröhren zurück. In den an Milchröhren sehr reichen Baststrängen von Cichoriaceenwurzeln (*Lactuca virosa*, *Taraxacum*) sind nur spärliche, enge Siebröhren vorhanden; im Sekundärbaste der Wurzel von *Platycodon grandiflorus* fand ich letztere gar nicht, ohne allerdings ihre völlige Abwesenheit behaupten zu wollen. Am schlagendsten tritt jene wechselseitige Vertretung im Baste von Papaveraceenwurzeln hervor; *Pap. Rhoëas* und *Argemone mexicana* haben nur sehr vereinzelte Siebröhren neben dem reich entwickelten Milchröhrennetze; bei *Chelidonium majus* sind jene zahlreicher, wenn auch die Milchröhren vorherrschen; *Glau-cium luteum* hat keine Milchröhren und dafür starke Siebröhrengruppen.“

Um einen Überblick zu gewinnen, habe ich eine große Anzahl von Pflanzen aus den verschiedensten Familien untersucht, natürlich

---

1) De Bary, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane 1877 pag. 541 ff.

auch aus solchen, deren Angehörige keinen Milchsaft führen. Da über die Topographie des Milchröhrensystems mehrere ausführliche Arbeiten vorliegen,<sup>1)</sup> so kann ich mich hier darauf beschränken nur das mitzuteilen, was zur Kennzeichnung des relativen Mengenverhältnisses von Sieb- und Milchröhren erforderlich ist. Es bedarf ferner wohl keiner Erwähnung, daß bei weitem nicht alle der untersuchten Pflanzen hier eine Besprechung finden können.

Es wurde ausschließlich Alkoholmaterial zur Untersuchung verwendet. Zum Nachweis der Callussubstanz in den Siebplatten gebrauchte ich mit sehr gutem Erfolg die von Strasburger<sup>2)</sup> angegebene Corallinsoda. In den Fällen, in denen es sich um Differenzierung der einzelnen Gewebearten resp. Membransubstanzen handelte, leistete das sog. Genfer Reagens (Chodat), ein Gemisch von 1 Teil Chrysoidin und 1 Teil Kongorot auf 100 Teile Wasser, das durch Zusatz von etwas Ammoniak alkalisch gemacht worden ist, gute Dienste.

Am Schlusse dieses Abschnitts wird noch mit wenig Worten auf die von Haberlandt u. a. auf Grund anatomischer Tatsachen angenommene Funktion der Milchröhren als Ableitungsorgane der Assimilate (Vertreter des Leitparenchyms) einzugehen sein.

## 1. Pflanzen mit ungegliederten Milchröhren.

### a) Euphorbiaceen.

Unter den einheimischen Pflanzen sind die Euphorbien diejenigen, welche am stärksten milchen. Demgemäß besitzen sie ein reich verzweigtes System meist sehr weitlumiger Milchröhren. Das gilt in gleichem Masse für die succulenten Formen wie für die anderen. In der Ausbildung des Siebröhrensystems machen sich dagegen deutliche Verschiedenheiten bemerkbar: es ist bei den Succulenten stark reduziert, was nach Analogie mit den Crassulaceen u. a. zu erwarten ist, bei den nicht fleischigen Formen aber ganz typisch ausgebildet. Auch die Wurzel zeigt in Hinsicht auf die hier zu behandelnde Frage keine Besonderheiten und in der Tat finden sich in der Literatur die Euphorbiaceen nirgends als Beispiele für eine kompensatorische Ausbildung von Sieb- und Milchröhrensystem angeführt. Zur Erläuterung des Gesagten mögen einige spezielle Befunde angeführt werden.

1) Siehe Hanstein, Die Milchsaftgefäße etc., Berlin 1864; Trécul, Études sur les laticifères (Ann. sc. nat. 5<sup>me</sup> série Tom. V 1865); ferner die zusammenfassenden Darstellungen in De Bary, Vergl. Anat. pag. 447 ff., und Solereder, Syst. Anat. der Dicot. 1899.

2) Strasburger, Botan. Praktikum 4. Aufl. 1902 pag. 197 und 661.

*Euphorbia Lathyris.*

Diese „typische“ Milchsaftpflanze ist ausgezeichnet durch eine aërenchymatische Ausbildung des Markes und der äusseren Rinde des Stengels. Dementsprechend fehlen daselbst die Milchröhren; sie treten hauptsächlich in der inneren Rindenpartie auf und sind ungemein stark verzweigt, so dass man auf dem Querschnitt eine grosse Zahl weitleumiger, von dicker Membran begrenzter Röhren trifft. Nichtsdestoweniger ist im Siebröhrensystem nicht die geringste Reduktion erkennbar, vielmehr zeigt das Phloëm eine hohe Ausbildung; bemerkenswert ist auch, dass die Siebröhren ziemlich weit sind. Die Pfahlwurzel ist stark verholzt, so dass daselbst kein parenchymatisches Mark auftritt. Die ziemlich breite Rinde enthält eine Menge Milchröhren, die zu einer ringförmigen Zone geordnet sind. Die Siebröhren sind zu Gruppen vereinigt, weit und zahlreich. Von einem Zurücktreten des einen Systems zugunsten des anderen kann man nicht reden.

*Euphorbia palustris*

ist ebenfalls eine sehr stark milchende Pflanze. Das aërenchymatische Mark des Stengels ist von einem Kreise vieler Gefässbündel umgeben, deren Siebteile ungemein viele, zum Teil recht weite Siebröhren enthalten. Dieselben treten auch zwischen den Hauptgefässbündeln, ausserhalb vom Cambium in kleinen Gruppen auf, ohne dass nach innen Gefässe gebildet sind. Die weitleumigen Milchröhren finden sich im inneren, das Phloëm umgebenden Teile der Rinde, seltener in diesem selbst, ferner im peripheren Mark. Beide Systeme zeigen eine ausserordentlich hohe Ausbildung. Da die Pflanze perennierend ist, so ist die Wurzel sehr reich an Speicherparenchym. Die ziemlich zerstreuten Gefässe sind die einzigen verholzten Elemente. Im Pericykel treten dann noch kleine Bastfaserbündel auf. Die zu Gruppen geordneten Siebröhren sind weniger zahlreich als im Stengel und lassen sich in bezug auf relative Menge etwa mit denen von *Chelidonium maius* (Wurzel, s. u.) vergleichen. Ihr Lumen ist weit. Die Milchröhren stehen an Zahl<sup>1)</sup> ebenfalls hinter denen des Stengels zurück, auch an Weite, was nicht zu erwarten wäre, wenn sie als Vertreter der Milchröhren fungierten.

*Euphorbia cyparissias.*

Der Stengel ist stark verholzt und sklerenchymreich; er zeigt ebenso wie der von *E. orientalis* die Eigentümlichkeit, dass er rindenständige Gefässbündel besitzt. Das Phloëm bildet um den Holzzylinder eine geschlossene Zone, die reich an Siebröhren verschiedener Weite (meist engen) von verhältnismässig dicker Membran ist. Die weitleumigen Milchröhren fehlen im Mark, sie finden sich vornehmlich in der inneren Rinde, seltener im Phloëm. Auch hier lässt sich eine gegenseitige Vertretung nicht erkennen. Die tetrarche Wurzel ist zwar nicht fleischig zu nennen, enthält aber ziemlich viel Speichergewebe. Die Siebröhren sind zahlreich und weit, mit oft stark geneigten Siebplatten. Daneben ist ein in Phloëm und Rinde stark verzweigtes System weiter Milchröhren entwickelt.

*Euphorbia calendulacea* (einjährig).

Der geschlossene Holzzylinder des Stammes umschliesst ein ziemlich grosses Mark. Die einzelnen Gefässbündel sind aussen von Bastfasergruppen um-

1) Unter „Zahl der Milchröhren“ mag bei den Pflanzen mit einzelligen Milchröhren (*Euphorbiaceen*, *Apocynaceen*, *Asclepiadeen*, *Moreen*) der Kürze halber die Zahl der auf dem Querschnitt getroffenen Röhrenglieder verstanden sein.

geben. Die Milchröhren finden sich in der primären Rinde und im Siebteil, sind nicht sehr weit und nicht sehr zahlreich. Wesentlich anders als der anatomische Bau des Stammes ist derjenige der jungen Zweige. Hier sind die wenigen, den einzelstehenden Gefäßbündeln angehörigen Gefäße die einzigen verholzten Zellen; die Bastfasern fehlen vollständig. Dagegen treten die Milchröhren in Rinde und Pericykel in großer Menge auf; auch die Siebteile zeigen eine sehr reiche Entwicklung; außer den den Xylemteilen gegenüberliegenden finden sich kleinere, denen nach innen kein Holzteil anliegt. Die Pfahlwurzel besteht der Hauptsache nach aus einem dicken Holzcyliner. Außerhalb desselben sieht man viele zu Gruppen geordnete, weite Siebröhren. Milchröhren finden sich in der Rinde und im Leptom, sie sind nicht so zahlreich wie bei der folgenden, sonst ähnlich gebauten Pflanze, deren Siebröhren aber in der Wurzel auch an Menge überwiegen.

#### *Euphorbia heterophylla* (einjährig).

Der Stamm ist stark verholzt, die Rinde relativ dünn. Die zahlreichen Siebröhren, die zum Teil eine ansehnliche Weite besitzen, sind zu Gruppen vereinigt. In einigen Abständen von einander treten Sclerenchymbündel auf, unter welchen das Siebröhrensystem besonders stark entwickelt ist. Die stark milchende Pflanze hat in der Rinde und im Pericykel viele, weite Milchröhren; im Mark fehlen sie. Die Wurzel gleicht im allgemeinen Bau der der vorigen Pflanze und zeigt die dort erwähnten Verschiedenheiten. Die Siebröhren sind von ansehnlicher Weite und stehen an Zahl hinter denen des Stengels kaum zurück.

#### *Euphorbia Caput Medusae*.

Die Äste dieser stark succulenten Pflanze enthalten in der Rinde außerordentlich viele, weite und dickwandige Milchröhren. Die zu einem Kreise geordneten Gefäßbündel sind dagegen außerordentlich schwächig; das Holz ist ebenso wie das Phloëm stark reduziert, die Siebröhren sind spärlich und eng. Dieses Verhalten darauf zurückzuführen, daß hier die Funktion der Siebröhren zum Teil von den Milchröhren übernommen würde, wäre absolut unbegründet, denn wir wissen, daß andere, nicht milchende Succulenten genau dieselbe Rückbildung der Fibrovasalstränge erkennen lassen, die als eine Folge des Baues und der Ernährungsweise dieser Pflanzen zu betrachten ist.

#### *Mercurialis annua*.

Diese Pflanze, welche beim Anschneiden keinen Milchsaft austreten läßt, ist ein besonders interessantes Vergleichsobjekt. Die Gefäßbündel des Stengels sind im Kreise angeordnet, die einzelnen Vasalteile tangential durch Brücken von Holzfasern verbunden. Das Phloëm findet sich nur gegenüber den Holzteilen und enthält viele, mächtig weite Siebröhren. Die Wurzel besteht innen aus einem völlig verholzten Cylinder, der von einer dünnen, ringförmigen Siebröhrenzone umgeben wird. Sie gleicht im Bau in vielen Punkten derjenigen von *Euph. calendulacea* und *heterophylla*, nur daß die Siebröhren durchgehends enger und nicht so zahlreich sind und sie keinen Milchsaft enthält. Die zu erwartende stärkere Ausbildung der Siebröhren ist also keineswegs nachweisbar.

Ein Vergleich mit der ebenfalls einjährigen *Euphorbia Peplus* zeigt im Bau des Stammes und der Wurzel eine ganz unverkennbare Ähnlichkeit; das gilt namentlich in bezug auf die quantitative Ausbildung des Siebröhrensystems. Trotzdem enthält die eine Pflanze reichlich Milchsaft, die andere keinen.

*Ricinus communis.*

Dem im allgemeinen kreisrunden, vielfach eingebuchteten Cambiumring des Blattstiels liegt nach aussen eine kontinuierliche, schmale Phloëmzone an, die in ihrer ganzen Ausdehnung weite Siebröhren enthält. Im allgemeinen ist das Phloëm nicht stärker ausgebildet als das grofstämmiger Euphorbien.

b) *Apocynen* und *Asclepiaden*.

Der großen Ähnlichkeit ihres anatomischen Baues wegen mögen diese Familien zusammen besprochen werden. Das allgemeine Resultat der Untersuchung stimmt im allgemeinen mit dem für die Euphorbiaceen gewonnenen überein. Dafs die Siebröhren im allgemeinen reichlich ausgebildet sind, dafür spricht schon das für beide Familien charakteristische Vorkommen bicollateraler Gefäfsbündel. Daneben treten stark verzweigte, häufig sehr voluminöse Milchröhren auf, was sich schon aus dem starken Ausfliefsen des Milchsafts nach Verletzungen vermuten läfst. Wenn de Bary<sup>1)</sup> angibt, dafs bei einigen nicht näher bezeichneten Asclepiaden sehr enge Siebröhren vorkommen, so ist das nicht so zu verstehen, dafs der Gesamtquerschnitt der Siebröhren (auf den es bei der vorliegenden Frage ankommt) im Vergleich zu dem der Milchröhren bedeutend reduziert sei oder dafs die Siebröhren so spärlich entwickelt wären, dafs sie die ihnen zukommende Funktion nicht in ausreichender Weise erfüllen könnten. Die zahlreichen mir vorliegenden Präparate haben mich vielmehr zu dem übereinstimmenden Ergebnis geführt, dafs eine Kompensation in der Ausbildung von Milch- und Siebröhren nicht zu erkennen ist.

*Nerium Oleander.*

Der Stamm enthält im Innen- und Aufsenbast sehr viele Siebröhren von ansehnlicher Weite. In beiden Geweberegionen finden sich auch Milchröhren, die aufserdem aufserhalb der Sclerenchymzone in der Rinde und im peripheren Marke in reicher Menge auftreten. Im Blatt begleiten sie die Gefäfsbündel, verzweigen sich nicht im Mesenchym. Beide Systeme, Milchröhren wie Siebröhren, zeigen eine hohe Ausbildung.

*Apocynum hypericifolium.*

Der dicke, weisse Milchsaft der Pflanze fliefst bei den geringsten Verletzungen des Stengels und der Blätter in großen Mengen aus. Demgemäfs treten im Stengel aufserordentlich viele, weitleumige Milchröhren auf, vor allem im extraxylären Phloëm, also innerhalb des dicken Bastfaserrings, aber auch in den Bastfasergruppen selbst finden sich Milchröhren eingestreut. Aufsen davon sind nur wenige, die dann meist dem Sclerenchym anliegen. Ferner sind sie in der Markperipherie und im inneren Leptom in gröfserer Menge zu sehen. Trotz dieser enormen Ausbildung der Milchröhren enthält das innere und äufsere Phloëm sehr

1) a. a. O. pag. 180.

viele, weite Siebröhren, welche, nach Analogie mit anderen, nicht milchenden Pflanzen von ähnlichem Habitus zu schliessen, der Stoffleitung bei weitem Genüge zu leisten imstande sind.

#### *Rhazya orientalis.*

Das intraxyläre Phloëm des Stengels ist stärker ausgebildet als das äufsere und enthält folglich mehr Siebröhren. Aufserhalb des starken Bastrings und im Mark sind keine Milchröhren nachzuweisen; sie sind durchschnittlich ziemlich dünn. Eine bevorzugte Entwicklung des einen Systems auf Kosten des anderen läfst sich aber auch hier nicht erkennen. — Die Wurzel ist durch das Auftreten von interxylärem Phloëm neben extra- und intraxylärem charakterisiert. Überall finden sich weite Siebröhren, dagegen treten die hier weitleumigen Milchröhren nur innen und aufsen vom Holzkörper auf, wenigstens habe ich sie im interxylären Leptom nicht nachweisen können. Sie sind den Siebröhren gegenüber in der Minderzahl. Wenn es sich nachweisen liefse, dafs sie bei dieser Pflanze durch die Siebröhren funktionell entlastet werden, so würde also der anatomische Befund für diesen speziellen Fall nicht dagegen sprechen.

#### *Vinca major.*

Der äufsere Siebteil ist im Stengel ungefähr ebenso stark wie der innere entwickelt. Es finden sich viele, in Anbetracht des dünnen Stengels ziemlich weite Siebröhren. Die Milchröhren sind eng und fehlen in Mark und Rinde; im Phloëm finden sich dagegen sehr viele, so dafs von gegenseitigem Ersatz der Milch- und Siebröhren nicht gesprochen werden kann.

#### *Asclepias tuberosa.*

Im Aufsen- und Innenleptom des Stengels treten Gruppen relativ weiter Siebröhren mit schmalen Geleitzellen auf. Das Lumen der Milchröhren, die aufserhalb der extraxylären Bastbündel und im Innenmark fehlen, sonst aber zahlreich sind, ist ebenfalls beträchtlich. — Die Wurzel ist sehr parenchymreich; die Mitte wird von einem verhältnismäfsig dünnen Centralcylinder gebildet. Zwischen Endodermis und Holzkörper liegt ein dünner Gewebering, welcher ziemlich viele Sieb- und Milchröhren (letztere im Phloëm und Pericykel) enthält. Eine gegenseitige Vertretung von Milch- und Siebröhren lassen die anatomischen Verhältnisse bei dieser Pflanze, sowie bei der ganz ähnlich gebauten *Asclepias syriaca* nicht erkennen.

#### *Cynanchum nigrum*

unterscheidet sich von den vorigen Pflanzen namentlich durch den mehr wässerigen, in geringerer Menge ausfliessenden Saft. Die Siebröhren sind in Innen- und Aufsenphloëm reichlich vorhanden, die Milchröhren in Rinde und Mark nicht nachweisbar. Die Pflanze zeigt keine Besonderheiten, welche sie mit Rücksicht auf die hier zu behandelnde Frage interessant erscheinen liefsen. Sieb- und Milchröhrensystem weisen ungefähr die gleiche Ausbildung auf.

#### *Hoya carnosa.*

Die Pflanze ist bekanntlich succulent und zeigt infolgedessen im Gefäfsbündelsystem eine Reduktion. Jedoch ist zu berücksichtigen, dafs sie Schlingpflanze ist und dieser Faktor der Rückbildung im Stengel entgegenstrebt, so dafs dieselbe hier in nicht so ausgeprägtem Mafse zutage tritt, wie es im allgemeinen für die Succulenten typisch ist. Wir finden aufsen spärlichere Siebbündel als

innen. Sie stellen Gruppen dar, welche den Eindruck machen, als seien sie aus einer oder wenigen Parenchymzellen durch Teilung hervorgegangen. Im Innenbast finden sich etwas dickere Stränge. Im Durchschnitt sind die Siebröhren schmal. Auch die Milchröhren zeichnen sich nicht durch besondere Weite aus, sind aber zahlreich und treten sowohl als Begleiter der Siebröhrenbündel als auch einzeln im Mark und innerhalb der primären Rinde angehörigen Steinzellenrings auf. Auch im Blatt finden sie sich in Begleitung der Gefäßbündel, außerdem verzweigen sie sich im Mesenchym. Auf eine ernährungsphysiologische Bedeutung derselben läßt sich aus dem anatomischen Befund nicht schließen.

#### *Ceropegia Sandersoni*

zeigt mit *Hoya* im Habitus viele Ähnlichkeiten, doch ist namentlich im Blatt der Succulententypus ausgeprägter. Der Blattstiel enthält in der Mitte in Kreisform angeordnet die bicollateralen Gefäßbündel, die ein schwächtiges Aussehen haben. Als Begleiter derselben und im Parenchym verzweigt treten die Milchröhren auf, deren Gesamtquerschnitt den der Siebröhren überwiegt. Aus eben erwähntem Grunde wird man jedoch dieser Tatsache kein weiteres Gewicht beizulegen haben.

#### *Conchophyllum* sp.

Der Stengel enthält im Innen- und Außenleptom sehr viele, zu Gruppen vereinigte, mittelweite Siebröhren. Im Mark, Bast und in der Rinde findet sich ein reichverzweigtes System weiter Milchröhren. Daß diese teilweise die Funktion der Milchröhren übernehmen ist, nach dem anatomischen Bau zu urteilen, höchst unwahrscheinlich.

#### c) *Moraceen*.

##### *Brosimum Alicastrum*.

Die Milchröhren sind in der Rinde des Stengels mächtig entwickelt, ungleich weitlumiger als die Siebröhren. Letztere sind ziemlich eng, aber zahlreich, so daß man von einer Reduktion des Phloëms nicht reden kann. Letzteres gilt namentlich auch für den Mittelnerve der Blätter, der eine ringförmige Gefäßbündelzone besitzt, in deren parenchymatischem Inneren sich auch ein starkes Gefäßbündel befindet. Beide enthalten viel Phloëm, die Milchröhren sind aber daneben ebenfalls sehr reich entwickelt. Wenn also auch bei dieser Pflanze im Stengel ein Mißverhältnis zu konstatieren ist zwischen Milch- und Siebröhren, so muß doch andererseits hervorgehoben werden, daß das Phloëm durchaus nicht abnorm rückgebildet erscheint. Die reiche Produktion von Milchsaft liefse vielleicht trotzdem eine Beteiligung desselben an der Ernährung der Pflanze annehmen (man denke an den relativ hohen Zuckergehalt des Milchsafts von dem nahe verwandten *Brosimum Galactodendron*), hierüber kann aber natürlich nur das Experiment entscheiden.

##### *Morus alba*.

Die seitlich von Markstrahlen begrenzten Phloënteile des Stammes enthalten zahlreiche Siebröhren mit den charakteristischen, grob durchbrochenen<sup>1)</sup> Siebplatten. Die Milchröhren verzweigen sich im Bast und sekundären Rindengewebe, nicht in dem schwach entwickelten Mark. Der Stamm ist stark verholzt und sehr reich an mechanischem Gewebe; außer den in mehreren Reihen geord-

1) Dieses etwas abweichende Verhalten ist wohl der Grund, weshalb Faivre bei *Morus* keine Siebröhren gefunden hat.

neten Bastfaserbündeln findet sich ein rindenständiger Sclereidenring. Einen ganz ähnlichen Bau weist der Stamm von *Maclura aurantiaca* auf. Man kann hier ebensowenig wie bei *Morus* ein Zurücktreten der Milchröhren gegenüber den Siebröhren oder umgekehrt feststellen.

## 2. Pflanzen mit gegliederten Milchröhren.

### a) Campanulaceen.

Die Campanulaceen gehören, wie wir sahen, zu den von de Bary als Beispiel für das Vorkommen der gegenseitigen Vertretung von Milch- und Siebröhren zitierten Familien. Er gibt dieses Verhalten jedoch nur für die Wurzeln an, ohne die Anatomie der Stengel zu erwähnen. Diese bietet auch in der Tat gar keine Anhaltspunkte für obigen Satz. Aber auch für die Wurzeln läßt er sich, wie wir sehen werden, nicht verallgemeinern. Von den untersuchten Pflanzen seien folgende hier kurz besprochen:

#### *Wahlenbergia Roylei*.

Stengel: Die Bastzone bildet um den Holzkörper einen geschlossenen Ring, der aufsen von der Stärkescheide umgeben wird. Die Milchgefäße haben hier eine etwas andere Anordnung als bei den unten zu besprechenden Campanula-Arten, indem sie im Phloëm verteilt sind, sie nähern sich jedoch dem allgemeinen Typus dadurch, daß im centralwärts gelegenen Leptom mehr vorkommen als weiter aufsen. Isolierte Milchröhren in Mark und Rinde kommen ebensowenig wie bei den anderen Campanulaceen vor. Die Siebröhren sind hoch entwickelt, außerordentlich weit und lang. Auch die Milchgefäße sind reich ausgebildet; an Zahl stehen sie hinter den Siebröhren ein wenig zurück, doch legt dies Verhältnis keineswegs eine teilweise Vertretung der Milchröhren durch die Siebröhren nahe. Die Wurzel ist außerordentlich reich an Parenchym und dient der perennierenden Pflanze, deren oberirdische Teile im Winter vertrocknen, als Speichergewebe. Ihre Hauptstämme erreichen eine sehr beträchtliche Dicke. In dem großen, intracambialen Teil des Centralcyinders liegen die relativ wenigen Gefäße, in radialer Richtung gestreckte Gruppen bildend. Aufsen davon findet man, im Parenchym gelagert, Komplexe von breiten Sieb- und Milchröhren, die in konzentrischen Kreisen geordnet sind. Im Gegensatz zum Stengel überwiegen hier die Milchröhren an Zahl, doch macht das Siebröhrensystem durchaus keinen reduzierten Eindruck und ist in Anbetracht der parenchymatischen Natur der Wurzel<sup>1)</sup> ganz normal.

#### *Platycodon grandiflorus*.

Das ringförmige Leptom des Stengels ist von einem dicken Ring mechanischen Gewebes umgeben, die sehr zahlreichen Siebröhren sind darin ungefähr gleichmäßig verteilt, während die Milchröhren fast nur in der dem Holze zugekehrten Hälfte des Phloëms vorkommen. Die Milchröhren sind weit, etwas weniger zahlreich als die Siebröhren. Dieses Verhältnis kehrt sich in der Wurzel um. De Bary gibt sogar an, im sekundären Baste daselbst gar keine Siebröhren

1) Vgl. hierüber die allgemeinen Bemerkungen auf pag. 179.

gefunden zu haben. Bei genauer Prüfung findet man jedoch nicht weit vom Cambium entfernt kleine Bündel, die aus Siebröhren und Geleitzellen bestehen. Auf dem Längsschnitt zeigen sich erstere als breite, nicht sehr lange Zellen, deren Siebplatten (wenigstens in den mir vorliegenden Präparaten, welche teils im Mai, teils im August eingelegten Pflanzen entstammen) keine Callussubstanz enthalten und sich infolgedessen mit den gewöhnlichen Reagentien nicht färben. Die Milchröhren sind außerhalb des Cambiumrings sehr zahlreich, namentlich in Begleitung der Siebröhrenbündel. Sie übertreffen, wie gesagt, die Siebröhren an Menge. Ehe man hieraus weitere Konsequenzen zieht, wird man jedoch den sehr stark parenchymatischen Bau der fleischigen, als Speicherorgan funktionierenden Wurzel berücksichtigen müssen.<sup>1)</sup>

#### *Campanula sarmatica.*

Im Stengel kommen neben den normalen viele markständige Gefäßbündel vor. In beiden finden sich viele Siebröhren mit meist schräg gestellter Platte, daneben, als Begleiter derselben, eine große Zahl durch seitliche Kommunikationen verbundener Milchröhren. In Mark- und Rindenparenchym fehlen sie, was mit wenigen Ausnahmen ein den Campanulaceen eigentümliches Verhalten ist. Da die Siebröhren ziemlich lang und im Aufsensbast ungleichmäßig verteilt sind, so kann man auf Längsschnitten leicht den Eindruck gewinnen, als seien nur wenige vorhanden. Es sind jedoch beide Systeme, Milchröhren sowohl wie Siebröhren, üppig entwickelt, so daß schwer zu sagen ist, welches überwiegt. Die an langzelligem Parenchym reiche, dicke Wurzel besitzt ein nur spärlich ausgebildetes Siebröhrensystem. Auch der Holzteil der Gefäßbündel ist nur schwach entwickelt. Dasselbe gilt für die Milchröhren, was besonders hervorgehoben zu werden verdient.

#### *Campanula glomerata.*

Im Stengel treten außer den normalen nur wenige, kleine Gefäßbündel im peripheren Mark auf. Das Phloëm ist durch meist kleine Gruppen von Siebröhren gekennzeichnet. Die Milchröhren bilden ein Netzwerk. Beide Systeme kommen sich, was die quantitative Entwicklung betrifft, ungefähr gleich, sie sind nicht sehr üppig ausgebildet. Die Wurzel enthält einen großzelligen Markcylinder, der von spärlichen Xylemteilen umgeben wird. Letztere sind im Parenchym eingelagert. Nach außen, durch das Cambium von ihnen getrennt, liegt die Bastzone, welche breite Siebröhren enthält. Die Milchröhren sind im sekundären Baste und der sekundären Rinde verbreitet und übertreffen an Zahl die Siebröhren.

#### *Campanula pyramidalis.*

Von dieser Pflanze untersuchte ich nur die Wurzel, die gleichfalls einen stark fleischigen Charakter hat und äußerst reduzierte Gefäßbündel besitzt. Im Centrum finden sich einige zerstreute Gefäße, von da gehen mehrere, vielfach von Parenchym durchbrochener, aus einer bis wenigen Reihen von Gefäßen gebildete radiale Strahlen aus. In dem außerhalb des Cambiums befindlichen Parenchym finden sich anastomosierende Milchröhren, deren Zahl dem für die Campanulaceenwurzeln giltigen Durchschnittswerte etwa gleichkommt. Auf dem Querschnittsbild sieht man, den Gefäßteilen nach außen anliegend, Zellgruppen, welche das Aussehen von dünnen Siebröhren mit Geleitzellen haben. Es gelang mir leider

1) S. hierüber ebenfalls pag. 179 u. 180.

nicht, diese auf dem Längsschnitt mit voller Sicherheit zu erkennen, wenngleich ich auch nicht zweifle, daß sie als solche anzusprechen sind. Dies ist der einzige Fall, in dem ich das Vorhandensein von Siebröhren nicht mit Bestimmtheit behaupten kann. Nun läßt schon die starke Reduktion des Holzteils eine schwächere Ausbildung des Phloëms erwarten. Außerdem ist der stark fleischige Bau der Wurzel in Betracht zu ziehen, der, wie wir sehen werden, häufig eine Reduktion der Siebröhren zur Folge hat, beides Momente, die neben den physiologischen Tatsachen zu erwägen sind, ehe man die Milchröhren, die übrigens durchaus nicht eine besonders üppige Entwicklung aufweisen, als Vertreter der Siebröhren ansieht.

Im Anschluß an diese Pflanze möchte ich noch eine Bemerkung einschalten, die zwar mit der hier behandelten Frage nicht in direkter Beziehung steht, aber für später zu besprechende Tatsachen von einiger Wichtigkeit ist. Man sieht in nebenstehender Figur 2 einen Teil des Wurzelinneren in dem Querschnitt dargestellt, der vier isolierte Netzgefäße enthält. Das sonst gleichmäßige, grofszellige Parenchym hat auffälligerweise in der Umgebung dieser Gefäße eine ganz andere Gestalt angenommen, die Streckungsrichtung der Zellen steht hier senkrecht auf der des Gefäßes. Man fragt sich unwillkürlich, ob man dieses Verhalten in demselben Sinne zu deuten hat wie gewisse bekannte, zuerst von Haberlandt für die Leitungsbahnen der Assimilate beschriebene Verhältnisse. Nun ist zwar bekannt, daß die Gefäße vielfach Zucker usw., oft sogar in beträchtlicher Menge in Lösung enthalten, der jedenfalls auf diesem Wege translociert wird (Blutungssaft), doch weiß man das bisher nur von Holzpflanzen.<sup>1)</sup> Ich möchte deshalb kaum annehmen, daß diese Zellanordnung mit der Zuleitung organischer Substanzen zu den Gefäßen in Zusammenhang zu bringen ist, glaube vielmehr, daß man richtiger geht, wenn man entwicklungsmechanischen Momenten die Veranlassung zu ihrer Bildung zuschreibt. Angeführt wurde dieser Fall hier nur, um zu zeigen, wie vorsichtig man mit der physiologischen Deutung anatomischer Befunde sein muß, und daß man, wenn sich gezeigt hat, daß sich gewisse physiologische Funktionen im anatomischen Bau zu erkennen geben, keinesfalls ohne weitere Prüfung der Tatsachen berechtigt ist, umgekehrt aus dem anatomischen Bau auf die Funktion zu schließen.

#### b) Kompositen.

Diese Familie ist für die vorstehende Untersuchung besonders wichtig, weil Milchröhren nur der Gruppe der Cichoriaceen zukommen. Wir werden somit die Ausbildung des Siebteils bei den Pflanzen

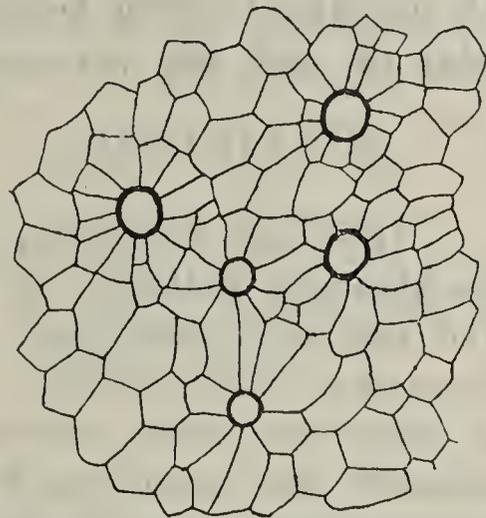


Fig. 2. Einzelstehende Gefäße im Innern der Wurzel von *Campanula pyramidalis*. (Vergr. 50. Zeichenapp.)

1) Die Zellstreckung auf die Leitung von Wasser zurückzuführen, dafür gibt es weder in anatomischer Hinsicht Analogien, noch ist es vom physiologischen Standpunkt aus wahrscheinlich.

dieser Unterfamilie mit derjenigen der die Milchsaftgefäße entbehrenden Tubulifloren vergleichen können. Die Anatomie der Kompositen ist schon mehrfach genauer untersucht,<sup>1)</sup> jedoch meist ohne Berücksichtigung der hier in Betracht kommenden Frage. Auch betreffen diese Untersuchungen meist nur den Stengel, so daß wir, was übrigens auch für viele andere Familien gilt, über den Bau der Wurzel viel weniger genau unterrichtet sind. De Bary gibt für die an Milchröhren reichen Baststränge der Wurzeln von *Lactuca virosa* und *Taraxacum officinale* das Vorhandensein von spärlichen, engen Siebröhren an. Wir werden zu prüfen haben, ob man hier tatsächlich eine Vertretung im anatomisch-physiologischen Sinne annehmen muß, ferner ob die angeführten Beispiele einen allgemeinen Typus repräsentieren oder ob sich die verwandten Pflanzen anders verhalten.

a) Ligulifloren.

*Lactuca Scariola.*

Die sehr zahlreichen Milchröhren des Stengels umgeben in einem fest geschlossenen Halbkreis die äußeren Phloëmbündel. Diese enthalten viele zum Teil sehr weite Siebröhren. Den Gefäßbündeln gegenüber, nach innen, liegen intraxyläre Phloëmgruppen, gleichfalls weite Sieb- und Milchröhren enthaltend. Es zeigen also beide Systeme eine üppige Entfaltung. — Die Wurzel ist holzig und hat eine nur dünne Rinde. Der Holzkörper reicht bis in die Mitte des Centralcylinders, so daß kein parenchymatisches Mark vorhanden ist. Es finden sich ebenfalls viele weite Siebröhren und zahlreiche stark anastomosierende Milchröhren. Die letzteren liegen zwischen Endodermis und Bastzone. Für eine Vertretung der Siebröhren durch Milchsaftgefäße und umgekehrt kann der anatomische Befund keine Anhaltspunkte geben.

*Lactuca virosa.*

Der Blattstiel dieser Pflanze hat die für die Cichoriaceen charakteristische Ausbildung: im Parenchym liegen zahlreiche Fibrovasalstränge von etwa ovalem Querschnitt. An der der Blattunterfläche entsprechenden Seite liegt das Leptom in Gestalt einer halben Kreisfläche, von einem halbmondförmigen Collenchymstrang umschlossen. Auf diesen folgt nach außen das System der Milchsaftgefäße, welche als geschlossenes Band etwa  $\frac{2}{3}$  bis  $\frac{3}{4}$  vom Umfang des Fibrovasalstrangs einnehmen. Nur der Holzkörper wird nicht von Milchröhren umgeben, doch findet sich an dessen Außenseite, ähnlich wie beim Leptom, ein schwacher Collenchymstrang. Daneben kommen noch kleinere Bündel vor, die entweder nur aus Milch- und Siebröhren bestehen oder ganz wenige Gefäße mit etwas mechanischem Gewebe enthalten. Die Siebröhren sind zwar nicht breit, aber sehr zahlreich; ihr Gesamtquerschnitt ist etwas größer als der des im übrigen sehr hoch entwickelten Milchröhrensystems. Der durch dünne Markstrahlen unterbrochene solide Holzkörper des Stengels hat am Außenrand Einbuchtungen, in welchen die Leptomstränge liegen. Außerdem kommen marktändige Baststränge vor, welche so angeordnet

1) S. besonders Vuillemin, Tige des Composées. Thèse (Nancy). Paris 1884.

sind, dafs man den Eindruck von bicollateralen Gefäfsbündeln gewinnt. Im Pericykel ist ein Ring mächtiger weiter Milchröhren; dieselben kommen im Bast selbst nur vereinzelt vor und sind dort viel englumiger. Von letzterer Art finden sich auch welche in den intraxylären Phloënteilen, meist centralwärts an der Markgrenze gelegen. Die Siebröhren sind zwar dünn, aber zahlreich. Schon die Tatsache, dafs hier trotz des reich entwickelten Milchröhrennetzes eine Überproduktion von Siebröhren im Mark stattgefunden hat, weist darauf hin, dafs beide Organe sich in ihrer Funktion nicht ersetzen können. — Was endlich die Wurzel anbetrifft, so enthält sie einen dünnen Markeylinder und ist bedeutend reicher an Parenchym als die von *Lactuca Scariola*. Die schmalen, radial gestreckten Xylembündel sind in grofszelligem Parenchym eingelagert, dessen Masse die der Holzelemente bei weitem übertrifft. Auch die sekundäre Rinde ist bedeutend breiter als bei voriger Art. Die Phloënteile bilden vom Cambium ausgehende, in das Parenchym ragende Gewebekomplexe, welche reich an weiten Siebröhren sind. Die Milchröhren, welche sich nur aufserhalb des Cambiums finden (wie bei allen untersuchten Cichoriaceenwurzeln), treten entweder im Leptom als Begleiter der Siebröhren auf oder einzeln bezw. zu Gruppen vereinigt in der Rinde. Sie kommunizieren durch viele Queranastomosen. Ich habe nicht die Überzeugung gewinnen können, dafs die Milchröhren hier, wie es de Bary angibt, die Siebröhren teilweise vertreten sollen. Zwar sind die Siebröhren nicht in übermäfsiger Menge vorhanden, sie sind aber keineswegs spärlich und eng. Andererseits zeigen die Milchröhren im Vergleich zu anderen Cichoriaceenwurzeln durchaus keine abnorm hohe Entwicklung.

#### *Cichorium Intybus*.

Der Stengel ist ähnlich wie der der beiden eben beschriebenen Pflanzen gebaut; die Phloënteile, welche auf dem Querschnitt die Form einer halben Kreisfläche haben, ragen in Einbuchtungen der Holzkörper hinein und sind aufsen zunächst von mechanischem Gewebe umgeben, dessen periphere Grenze von der Schutzscheide durch eine einschichtige Zahl Milchröhren getrennt ist. Diese bilden somit einen, von aufsen gesehen, konvexen Halbkreis, der sich bis ans Cambium erstreckt und an seinen Enden meist durch eine kleine Gruppe von Milchröhren abgeschlossen wird. Aufserdem kommen kleine von Milchröhren begleitete Sieb- bündel vor, die nicht in den Holzkörper hineinragen. Im Phloëm selbst sind nur wenige Milchröhren. Ein Zurücktreten der Siebröhren gegenüber den Milchröhren liegt hier nicht vor. — Die Wurzel ist stark parenchymatisch und zeigt in ihrem Bau manche Ähnlichkeiten mit der von *Taraxacum officinale*, die unten zu besprechen sein wird; doch ist das Verhältnis mehr zugunsten der Siebröhren verschoben, die auch breiter sind. Man kann stark im Zweifel sein, ob man Milch- oder Siebröhren als die vorherrschenden Elemente betrachten soll. Jedenfalls wird man diesen Fall für die physiologische Hypothese nicht ins Feld führen können.

#### *Cichorium Endivia*.

Der parenchymreiche Centralcyylinder des Stengels enthält Gefäfsbündel von verschiedener Gröfse mit durchgehends schwach entwickeltem Holzteil. Sie sind innen und aufsen von Collenchym umgeben. Die Siebröhren sind reich entwickelt, von mittlerer Weite. Die Milchröhren umgeben wie gewöhnlich die Gefäfsbündel aufsen. — In der Wurzel bilden die Xylemteile einen geschlossenen Cylinder, der arm an grofszelligem Parenchym, dagegen sehr stark verholzt ist. In das aufserhalb des Cambiums gelegene parenchymatische Gewebe sind viele

große, radial gestreckte Zellgruppen eingelagert. Die Siebröhren, durchschnittlich ebenso weit wie die Milchröhren, finden sich vorwiegend in den centralwärts gelegenen Gruppen; während nach der Peripherie zu die Milchröhren überwiegen, bzw. die Siebröhren fehlen. Weder der anatomische Bau der Wurzel noch der des Stengels dieser Pflanze berechtigen dazu, anzunehmen, daß die Milch- und Siebröhren als Organe gleicher Funktion sich gegenseitig vertreten.

#### *Taraxacum officinale.*

Der Blattstiel zeigt die bei *Lactuca virosa* beschriebene Struktur. Milch- und Siebröhren sind hier reich entwickelt. — Die mehrfach untersuchte Wurzel<sup>1)</sup> sowie das bei etwas älteren Pflanzen ganz ähnlich gebaute Rhizom zeichnet sich bekanntlich durch ihren Parenchymreichtum, die spärliche Entwicklung der Gefäße und vor allem die ringförmigen Zonen von Milch- und Siebröhren aus. Erstere überwiegen an Zahl; sie haben ungefähr dieselbe Weite wie die Siebröhren. Da diese nun in mehreren Kreiszonon verteilt sind, so scheint ihre Ausbildung sehr dürftig zu sein, während ihre absolute Menge nicht so gering ist als man auf den ersten Blick vermutet. Jedenfalls zwingen die anatomischen Tatsachen nicht zu der Annahme, die Siebröhren seien für die nötige Leitung plastischer Stoffe unzureichend entwickelt und ihre Funktion müsse zum Teil von den Milchröhren verrichtet werden. Unter Berücksichtigung der fleischigen Konstitution der Wurzel und des Rhizoms wird man für eine solche Annahme mindestens den streng physiologischen Beweis fordern müssen.

#### *Mulgedium macrophyllum.*

Es kam nur der Blattstiel zur Untersuchung, der den typischen, für *Lactuca virosa* beschriebenen Bau zeigt. Er demonstriert in typischer Weise eine sehr kräftige Ausbildung beider in Frage kommenden Gewebeelemente.

#### *Scolymus maculatus.*

Der Stengel hat den beschriebenen, charakteristischen Bau (vgl. *Lactuca virosa*); im Mark finden sich kleine Phloënteile, die Milch- und Siebröhren führen. Die Siebröhren sind sehr weitleumig und zahlreich; dasselbe gilt für die Milchsaftgefäße. Die Wurzel ist zwar reich an Parenchym, aber durchaus nicht in dem Sinne fleischig wie die von *Taraxacum* oder *Cichorium*. Sie enthält sehr viele und weite Siebröhren, daneben ist das Milchröhrensystem außerordentlich mächtig entwickelt. Die Milchröhren treten in der Regel in Begleitung der Siebröhrengruppen auf. Gegenüber den starken Bastbündeln ist die Endodermis verdoppelt und bildet einen Harzkanal, was mit Bezug auf die im Abschnitt IV zu besprechenden anatomischen Tatsachen schon hier erwähnt sein mag.

#### *Hieracium tomentosum.*

Im Stengel treten starke Siebröhrenkomplexe in den Ausbuchtungen des Holzkörpers auf, außen von mechanischem Gewebe umgeben. Zwischen den Hauptgefäßbündeln finden sich noch kleinere Bastbündel. Die Milchröhren bilden einen lockeren Ring, innerhalb der Schutzscheide; vereinzelt treten sie auch im Phloëm auf. Die Siebröhren sind nicht sehr weit, aber zahlreich, somit beide Systeme ausgiebig entwickelt. Die Wurzel enthält einen dünnen Markcylinder

1) Vgl. die Abbildungen bei Hanstein a. a. O. und in Tschirch-Oesterle, Anatom. Atlas 1900 Taf. 33.

und ein an Gefäßen reiches Xylem. Sie ist nicht fleischig. Die Milchröhren finden sich im Pericykel, Phloëm und in der Rinde. Die zahlreichen Siebröhren sind zu Gruppen vereinigt. Für eine eventuelle physiologische Vertretung beider läßt sich aus dem anatomischen Befund nichts entnehmen.

#### β) Tubulifloren.

Als allgemeines Kriterium der untersuchten Pflanzen führe ich das Fehlen markständiger Gefäßbündel an, die bekanntlich bei den Tubulifloren weitaus seltener sind als bei den Cichoriaceen.

#### *Melampodium rhomboideum.*

Der Stengel ähnelt in seinem Bau sehr dem von *Hieracium tomentosum*, doch ist der Holzteil schwächer. Das Phloëm zeigt im Vergleich zu *Hieracium* und der ebenfalls milchsaftführenden *Tolpis barbata*, die eine ganz ähnliche Achsenstruktur besitzt, keine Reduktion. Die Wurzel ist stark verholzt; nach aufsen vom Cambium finden sich kleine, radial gestreckte Gruppen von Siebröhren mit Geleitzellen. Die Siebröhren sind nicht sehr breit und treten in viel geringerer Quantität als im Stengel auf.

#### *Ageratum conyzoides.*

Der Stengel enthält ein grofszelliges Mark, ist aber ziemlich stark verholzt. Das Xylem hat an der peripheren Fläche Ausbuchtungen, in denen die auf dem Querschnitt langgestreckten, schmalen Bastteile, von Sclerenchym umgeben, liegen. Die Siebröhren haben nicht ganz dieselbe Weite wie die der vorigen Pflanze. Sie sind beispielsweise auch viel schmaler und weniger zahlreich als die von *Scolymus maculatus* und *Cichorium Endivia*. Die Wurzel ist holzig. Die zu Gruppen vereinigten Siebröhren sind hier ziemlich weit, ihr Gesamtquerschnitt jedoch viel kleiner als der im Stengel. Im Vergleich zu ähnlich gebauten Cichoriaceenwurzeln (*Lactuca Scariola*) zeigt die Pflanze keine besonders starke Ausbildung der Siebröhren.

#### *Microlonchus tenellus.*

Der Stengel ist nach dem allgemeinen Typus gebaut. Die Einbuchtungen sind tiefer als bei voriger Pflanze. Die Siebröhren sind zahlreich und weiter als die der beiden eben beschriebenen Pflanzen. Sie erreichen fast die Weite derjenigen von *Scolymus maculatus* (milchsaftreiche Liguliflore). Die Wurzel ist auch bei dieser Pflanze stark verholzt. Desgleichen zeigt sich hier die allgemein verbreitete Erscheinung, dafs die Siebröhren an Zahl denen des Stengels nachstehen. Sie erreichen auch nicht dieselbe Weite. Im Bau gleicht diese Wurzel sehr der von *Hieracium tomentosum*, ohne dafs bei letzterer Pflanze eine schwächere Ausbildung der Siebröhren hervorträte.

#### *Centaurea axillaris.*

Die Achsenstruktur des Stengels zeigt keine auffälligen Besonderheiten. Das mechanische Gewebe ist stark entwickelt. Die Siebröhren sind zahlreich und von mittlerer Weite (im Durchschnitt etwas schmaler als die von *Lactuca Scariola*); sie gleichen an Menge, auch an Durchmesser ungefähr denen von *Cichorium Intybus*. Die Wurzel ist sehr holzarm. Sie besteht der Hauptsache nach aus einem eigentümlichen Parenchymgewebe, dessen Zellen sich durch ganz ungleichmäßige Wandverdickungen auszeichnen. Gegenüber den einzelnen, schwachen

Holzbündeln tritt ein spärliches, seitlich von je einem Harzgang umgebenes Phloëm auf. Im ganzen enthält die Wurzel sehr wenige, enge Siebröhren, die im Bastteil in Längsreihen geordnet sind. Die von de Bary als Beispiel für sehr reduziertes Siebröhrensystem angegebene *Lactuca virosa*, die gleichfalls eine parenchymreiche Wurzel besitzt, übertrifft diese Pflanze an Menge und Gesamtquerschnitt der Siebröhren bei weitem.

### c) Papaveraceen.

Diese Familie bietet ein besonderes Interesse, weil sie nach de Bary die gegenseitige Vertretung von Milch- und Siebröhren am schlagendsten demonstrieren soll. Ich bespreche sie deshalb hier an letzter Stelle.

#### *Papaver strictum.*

Der Stengel enthält viele, starke Gefäßbündel. Im großen Siebteil treten mehrere, oft viele Milchröhren auf, welche an Weite den Siebröhren ungefähr gleichkommen oder sie übertreffen, an Zahl hinter ihnen zurückstehen. Beide Systeme zeigen eine hohe Entwicklung. Die Wurzel ist, wie die der meisten Papaverarten, sehr parenchymreich. Die weiten und relativ kurzen Siebröhren sind mit ihren Geleitzellen zu kleinen Gruppen vereinigt, welche von Milchröhren begleitet sind. Die mehr nach der Peripherie gelegenen Gruppen sind an den oft dicken Callosewülsten der Siebplatten kenntlich. Was die Menge der Siebröhren betrifft, so nimmt die Pflanze eine Mittelstellung zwischen den beiden gleich zu besprechenden Extremen, *Papaver bracteatum* und *Rhoeas*, ein. Die Milchröhren der Wurzel sind zahlreich; abgesehen von denen, welche die Siebröhren begleiten, finden sie sich außerhalb der Bastregion zu kleinen Gruppen vereinigt. Im ganzen herrschen wohl die Milchröhren vor, doch sind auch die Siebröhren außerordentlich zahlreich. Jedenfalls bietet der anatomische Befund für die Annahme eines gegenseitigen funktionellen Ersatzes keine Stütze.

#### *Papaver bracteatum.*

Der Stamm enthält viele, außen von mechanischem Gewebe umgebene Gefäßbündel. Die zahlreichen Milchröhren sind im Phloëm verteilt; daneben tritt ein üppig entwickeltes Siebröhrensystem auf. Die Wurzel zeichnet sich wie bei voriger Pflanze durch Parenchymreichtum aus. In dem stärkereichen Speichergewebe liegen Bündel von weiten Siebröhren mit großen Geleitzellen. Erstere hatten an den von mir untersuchten, im August eingelegten Pflanzen vielfach dicke Calluswülste. Sie treten in großer Menge auf. Nichtsdestoweniger ist das Milchröhrensystem reich ausgebildet, namentlich findet man in der äußeren Rinde viele Gruppen von anastomosierenden Milchsaftegefäßen. Weiter innen schließen sie sich den Siebröhrenbündeln an.

#### *Papaver Rhoeas.*

Die Gefäßbündel des Blütenstiels sind außen von Collenchym umgeben. Jedes derselben enthält zwar nicht viele, aber sehr weitlumige Milchröhren als Begleiter der Siebröhren. Diese sind zwar enger als die Milchröhren, ihr Durchmesser ist aber trotzdem relativ groß und sie sind zahlreich. Die einzelnen Siebröhren sind sehr lang, so daß man auf dem Längsschnitt relativ wenig Siebplatten zu sehen bekommt. Von einer gegenseitigen Vertretung beider Elemente ist nichts zu sehen. Die an Speichergewebe außerordentlich reiche Wurzel wird

von de Bary als Beispiel für das Vorkommen einer spärlichen Ausbildung der Siebröhren zugunsten des reich entwickelten Milchröhrennetzes angeführt. Es läßt sich nicht bestreiten, daß gegenüber den beiden vorerwähnten Arten bei dieser die Siebröhren an Menge bedeutend zurücktreten, doch würde es den Tatsachen nicht ganz entsprechen, ihr Vorkommen als „sehr vereinzelt“ zu bezeichnen. Man findet nämlich ebenso in dem an das Holz aufsen angrenzenden Parenchym Zellgruppen, welche sich auf dem Längsschnitt als typische weite Siebröhren mit Geleitzellen zu erkennen geben, nur sind diese Gruppen nicht so groß und zahlreich als bei den beiden vorigen Pflanzen. Besonders hervorzuheben ist nun, daß die Milchröhren keineswegs eine reichere Ausbildung erfahren als bei *Papaver bracteatum* und *strictum* und infolgedessen der Schluss, es träten in den Papaveraceenwurzeln die Siebröhren da zurück, wo das Milchröhrensystem üppiger entfaltet sei und umgekehrt, keine allgemeine Giltigkeit haben kann.

#### *Papaver nudicaule.*

Der ziemlich dünne Blütenstiel dieser Pflanze, der allein zur Untersuchung vorlag, enthält viele Gefäßbündel mit stark entwickeltem Siebteil, in welchem die ziemlich schmalen Milchröhren eingelagert sind. Die Siebröhren sind langgestreckt, etwas schmaler, aber zahlreicher als die Milchröhren.

#### *Argemone mexicana.*

Der Stengel ist reich an Gefäßbündeln. Deren stark entwickeltes Leptom enthält sehr viele, äußerst weite Siebröhren. Die Milchröhren sind im Bastteil unregelmäßig verteilt, ebenfalls weitlumig. Beide Organsysteme sind hoch ausgebildet, von gegenseitiger Vertretung ist nichts zu sehen. Die Wurzel steht in bezug auf Ausbildung des Siebteils nach de Bary mit *Papaver Rhoëas* auf einer Stufe. Wenngleich im einzelnen Verschiedenheiten bestehen, so ist jedenfalls nicht zu verkennen, daß sie im ganzen wenige, zu kleinen Gruppen geordnete Siebröhren enthält und in dieser Hinsicht *Papaver Rhoëas* sogar noch nachsteht. Auf dem Längsschnitt sieht man, daß diese weite Siebplatten haben und durchschnittlich länger sind als die der Papaverarten. Die Milchröhren sind, wie das bei den Papaveraceenwurzeln verbreitet ist, zu Gruppen geordnet. Obgleich sie ziemlich reich entwickelt sind, so ist doch sehr bemerkenswert, daß sie sowohl bei *Papaver Rhoëas* als auch bei dem an Siebröhren sehr reichen *Papaver bracteatum* in weit größerer Menge auftreten, sowohl in relativem wie in absolutem Sinne. Es scheint mir sonach nicht berechtigt zu sein, aus dem rein anatomischen Befund eine Schlussfolgerung über die physiologische Funktion der Milchröhren abzuleiten. Dafür bietet auch die Achsenstruktur von

#### *Bocconia microcarpa*

keine Stütze. Die schnell wachsende, überaus kräftig entwickelte Pflanze macht eine ausgiebige Ernährung aller ihrer oberirdischen Teile notwendig. Dementsprechend finden wir im Phloëm des Stengels eine große Menge ungemein weiter und langer Siebröhren mit schmalen Geleitzellen. Die sehr zahlreichen, im Kreis geordneten Gefäßbündel liegen nahe beieinander und sind nur durch enge Parenchymbrücken getrennt. Neben sehr kräftigen Strängen mit stark entwickeltem Holzteil finden sich alle Übergänge zu ganz schwachen, bei denen das Xylem reduziert ist, Gefäße zum Teil gar nicht zur Ausbildung kommen. Das Phloëm ist jedoch immer reich entwickelt, dem Habitus der Pflanze entsprechend findet

eine Überproduktion von Siebröhren statt. Trotzdem tritt ein außerordentlich mächtiges Milchröhrensystem auf, sowohl innen als außen die Gefäßbündel umgebend. Der Siebteil selbst ist frei von Milchröhren. Soweit Analogieschlüsse Geltung beanspruchen können, muß man hier angesichts der sehr reichen Ausbildung des Leptoms annehmen, daß die Siebröhren vollauf genügen, die an die Leitung der plastischen Stoffe gestellten Anforderungen zu erfüllen. Jedenfalls machen die anatomischen Tatsachen die Annahme, daß die Milchröhren daran beteiligt sind, nicht wahrscheinlich. Die kräftige Entwicklung letzterer läßt auch den umgekehrten Schluss nicht zu. Die Wurzel ist nicht so reich an Milchröhren wie der Stengel. Sie enthält kleine Gruppen weiter Siebröhren. Da die oberirdischen Teile im Herbst absterben und vorher die plastischen Stoffe nach den Wurzeln leiten, so sind diese reich an Speichergewebe. Die Verteilung der Siebröhren ist etwa dieselbe wie bei *Papaver Rhoeas*, Milchröhren finden sich jedoch weniger.

#### *Chelidonium majus.*

Neben den großen, an Siebröhren reichen, von Milchsaftegefäßen innen und außen umgebenen Gefäßbündeln (im Bast selbst treten nur vereinzelte Milchröhren auf) des Blattstiels finden sich kleine Baststränge, aus Sieb- und Milchröhren bestehend. Der Stengel zeigt in dieser Hinsicht denselben Bau. Die Siebröhren sind ziemlich lang und treten auch hier in sehr großer Menge auf. Korrelative Beziehungen in der Ausbildung beider Organsysteme lassen sich nicht erkennen. Die Wurzel ist sehr reich an Speichergewebe. Das System bildet keinen geschlossenen Ring, sondern die einzelnen Gefäße oder Gefäßgruppen liegen im Parenchym eingestreut. Es finden sich zahlreiche, kleine Gruppen von Siebröhren, zum Teil von Milchröhren begleitet. Die Milchröhren sind hier weniger zu Gruppen geordnet, sondern finden sich auf dem Querschnitt einzeln oder zu zu wenigen (zu zweien) vereinigt. Was die Menge der vorhandenen Siebröhren betrifft, so läßt sie sich etwa mit der von *Papaver Rhoeas* vergleichen, die sie nur um wenig übertrifft. Milchröhren finden sich mehr als bei *Papaver Rhoeas*, während man nach der Theorie der gegenseitigen Vertretung beider Elemente das Umgekehrte vermuten sollte.

#### *Glaucium luteum*

gehört bekanntlich zu denjenigen *Papaveraceen*, die keine Milchröhren besitzen. Der Stengel enthält viele Gefäßbündel, welche aus keilförmig ins Innere vorspringenden Hadromteilen und stark entwickeltem Leptom zusammengesetzt sind. Die Siebröhren sind sehr weit und lang, von schmalen Geleitzellen begleitet. Man wird nicht fehlgehen, diese hohe Ausbildung aus dem kräftigen Habitus der Pflanze zu erklären, welcher eine reiche Nährstoffzufuhr benötigt. Sie ist mit dem Fehlen der Milchröhren in Zusammenhang zu bringen, scheint mir nach dem Vergleiche mit der an Entwicklung des Leptoms ungleich höher stehenden, sehr stark milchenden *Bocconia* eine sehr wenig wahrscheinliche Annahme. Übrigens liegen die Verhältnisse keineswegs so, daß sich auf den ersten Blick das Fehlen der Milchröhren in der reicheren Entfaltung der Siebröhren geltend machte. — Die Wurzel hat an Stelle der Milchröhren weite Sekretdschläuche in der Außenrinde. Die Siebröhren stehen in Bündeln im Parenchym verteilt und sind von sehr verschiedener Weite. Wie de Bary richtig bemerkt, sind sie hier reicher ausgebildet als bei *Papaver Rhoeas* und *Argemone mexicana*. Ehe man aber diese Erscheinung

auf das Fehlen der Milchröhren bei *Glaucium* zurückführt, wird man auch andere *Papaveraceen* zum Vergleich heranziehen müssen. So ist z. B. die Wurzel von *Papaver bracteatum* trotz ihres hohen Milchsaftgehalts viel reicher an Siebröhren als die von *Glaucium*, so daß also die Entscheidung der Frage, ob die Milchröhren eine ernährungsphysiologische Funktion besitzen, auch in diesem Falle ausschließlich vom physiologischen Experiment abhängen kann.

Wenn wir nunmehr die mitgeteilten Tatsachen überblicken, so ergibt sich zunächst für den Stengel der milchsaftführenden Pflanzen als ganz allgemeines Resultat, daß eine gegenseitige Vertretung von Milch- und Siebröhren in keinem der zahlreichen untersuchten Fälle nachzuweisen ist. Vielmehr läßt eine vergleichende Betrachtung beider Organsysteme keine korrelativen Beziehungen erkennen und ruft den Eindruck hervor, als haben sie sich selbständig, ohne in funktionellen Beziehungen zu stehen, entwickelt. Die Wahrscheinlichkeit dieser Annahme gründet sich unter anderem auch auf die Tatsache, daß viele sehr stark milchende Pflanzen eine Überproduktion von Phloëm zeigen, indem sie entweder bicollaterale (*Apocynen*, *Asclepiadeen*) oder außer den normalen markständige Gefäßbündel besitzen (*Cichoriaceen*, *Campanulaceen*). Man wird *Westermaier*<sup>1)</sup> recht geben müssen, wenn er bei den *Campanulaceen* das Auftreten dieser markständigen Gefäßbündel mit dem größeren Blütenreichtum und der größeren Höhe der Pflanzen, die sie besitzen — zwei Umstände, die natürlich eine Zunahme der Eiweiß leitenden Elemente nötig machen —, in Zusammenhang bringt und nicht fehlgehen, denselben Anlaß für die *Cichoriaceen* anzunehmen. Übrigens ist, was nebenbei erwähnt sei, bemerkenswert, daß bei den *Tubulifloren* diese markständigen Gefäßbündel außerordentlich selten sind.

Die allgemeine Giltigkeit dieses für den Stengel gewonnenen Ergebnisses läßt sich nun nicht ohne jeden Vorbehalt in gleichem Maße auf die Wurzeln übertragen. Es gibt nämlich hier, wie wir sahen, vereinzelte Fälle, in denen die Siebröhren bei reich entwickeltem Milchröhrensystem in nur geringer Menge auftreten. Schon im Verlaufe der Darstellung wurde aber darauf hingewiesen, daß die Forderung, welche nach der Theorie des physiologischen Ersatzes von Milch- und Siebröhren erfüllt sein müßte, daß nämlich in den eben erwähnten Fällen die Milchröhren um so mehr an Zahl zunehmen, je mehr die Siebröhren zurücktreten, nicht erfüllt ist. Damit ist schon die Frage nahe gelegt, ob sich die Reduktion des Siebröhrensystems

1) *Westermaier*, Beiträge zur vergleichenden Anatomie der Pflanzen. Monatsberichte der Kgl. Akad. d. Wiss., Berlin 1881, pag. 1064 ff.

nicht vielleicht auf andere Umstände zurückführen läßt. Nun sahen wir weiter, daß die beobachtete Rückbildung ausschließlich in fleischigen Wurzeln zu beobachten ist (Papaver Rhoeas, Argemone mexicana, Chelidonium majus, Campanula pyramidalis, glomerata, Taraxacum officinale). Diese Tatsache veranlaßte mich, daraufhin andere fleischige Wurzeln, die keinen Milchsaft enthalten, zu untersuchen, und es stellte sich in der Tat heraus, daß diese in sehr vielen Fällen ganz dieselbe Erscheinung zeigen. Besonders deutlich ist dieses Verhalten z. B. in den Wurzeln von Sinapis alba und Cochlearia Armoracia zu erkennen, die ein viel reduzierteres Siebröhrensystem besitzen als beispielsweise Papaver Rhoeas oder Chelidonium. Schon im allgemeinen zeigen ja die Wurzeln eine schwächere Ausbildung der Siebröhren als der Stengel, was jedenfalls in deren geringerer Wachstumsintensität seinen Grund hat; daß erstere bei fleischigen Wurzeln besonders gering ist, hängt vielleicht mit deren Hauptfunktion als Speichergewebe zusammen. Man könnte sich wenigstens vorstellen, daß die Ernährungstätigkeit dieser Wurzeln ähnlich der succulenter Pflanzen eine besonders schwache ist und daß sie infolge des hohen Gehalts an Kohlehydraten, welche ja wahrscheinlich nicht in den Siebröhren, sondern durch das Parenchym geleitet werden<sup>1)</sup> und der stets reichen Zufuhr von Salzen in den Gefäßen die wenigen zu ihrem Wachstum nötigen Eiweißstoffe selbst bilden und daher nur geringer Zuleitung derselben aus den oberirdischen Organen bedürfen. Vielleicht genügt aber auch die verlangsamte Ernährungstätigkeit selbst zur Erklärung der Rückbildung der Siebröhren. Vorläufig lassen sich hierüber natürlich nur Vermutungen aussprechen. Ich muß ferner hervorheben, daß der Satz, daß eine spärliche Entwicklung des Siebröhrensystems im allgemeinen bei fleischigen Wurzeln vorkommt, keine Umkehrung zuläßt in dem Sinne, daß alle fleischigen Wurzeln dieses Verhalten zeigten. Ohne Zweifel spielen hier verschiedene noch unbekannte Faktoren mit, vor allem wohl die Ausbildung der oberirdischen Pflanzenteile. Es wäre erwünscht, die Bedingungen der quantitativen Ausbildung des Siebröhrensystems einmal genauer experimentell zu erforschen, eine Aufgabe, deren Lösung durchaus nicht in das Bereich der Unmöglichkeit gehören dürfte.

Wir sehen also, daß die Fälle, welche als Beweis für den physiologischen Ersatz von Milch- und Siebröhren angeführt worden sind, mehrere gewichtige Einwände zulassen und daher um so weniger zu

1) Vgl. Haberlandt, *Physiol. Pflanzenanatomie* 3. Aufl. 1904 pag. 292 und die Erwiderungen auf die Ausführungen Czapeks pag. 350.

Schlussfolgerungen berechtigen als wir selbst dann, wenn der anatomische Befund ein Zurücktreten der Siebröhren bei viel reicherer Ausbildung des Milchröhrensystems klar erkennen liefse, nicht das Recht haben würden, die für vereinzelte Fälle wahrscheinlich gemachte Annahme irgendwie zu verallgemeinern.

Infolge der an sich schon geringen Beweiskraft anatomisch-physiologischer Befunde habe ich von zahlenmäßigen Angaben abgesehen, was mir um so mehr gerechtfertigt erschien, als wir nur dann allenfalls aus anatomischen Tatsachen Schlüsse auf physiologische Funktionen ziehen können, wenn die Fälle ganz prägnant sind und ohne weiteres in die Augen springen.

Es erübrigt nun noch, auf die von Haberlandt<sup>1)</sup> ausgesprochene Ansicht, nach welcher die Milchröhren das Leitparenchym funktionell entlasten, zurückzukommen. Dafs ihr eine allgemeinere Bedeutung zukommt, erscheint mir aus mehreren Gründen höchst unwahrscheinlich. Denn daraus, dafs die Endäste der Milchröhren im Blatte einiger Euphorbiaceen u. a. milchsaftführender Pflanzen zum Assimilationsgewebe in nahe Beziehungen treten, kann man mit einiger Wahrscheinlichkeit zunächst nur folgern, dafs sie mit diesen Zellen in engem Stoffverkehr stehen. Über Art und Richtung dieses Verkehrs können rein anatomische Befunde keinen Aufschluss geben und selbst wenn sich zeigen sollte — was ja, wie oben (pag. 157) näher dargelegt wurde, tatsächlich nicht der Fall ist —, dafs die an die Milchröhren angrenzenden Zellen für gewöhnlich oder unter gewissen Bedingungen auffallend reich an Nährmaterial sind, so wäre damit für die Entscheidung der Frage, ob dieses Material aus den Milchröhren stammt oder zur Einwanderung in diese und zur Bildung von Milchsaft bestimmt ist,<sup>2)</sup> nichts gewonnen. Die hier allein mögliche experimentelle Untersuchungsmethode hat vielmehr, wie wir im physiologischen Teil dieser Arbeit sahen, gezeigt, dafs der Annahme einer Leitung der Kohlehydrate durch die Milchröhren ernste Bedenken entgegenstehen. Deshalb will es auch nicht viel heißen, wenn die Zahl der Fälle, in denen sich die Milchröhren im Mesenchymgewebe des Blattes verzweigen, durch neuere Untersuchungen (Pirodda und Marcatili a. a. O.) vermehrt worden ist. Eine Nachprüfung der anatomischen Verhältnisse führte mich zur Bestätigung der Schimper-

1) Zur physiol. Anatomie der Milchröhren. Sitzungsber. d. K. Akad. d. Wiss. Wien. 87. Bd., 1883.

2) Diesen Punkt läfst auch Gaucher (a. a. O.) völlig unberücksichtigt. Seine Schlussfolgerungen entbehren folglich eine hinreichende Begründung.

schen Befunde, wonach die von Haberlandt abgebildeten Lagebeziehungen zwischen Blattgewebe und Milchröhrenästen höchst selten auftreten und nur in besonders günstigen Fällen, nach langem Suchen zu sehen sind. So habe ich eine große Zahl Blattquerschnitte von *Euphorbia Myrsinites*, die das erwähnte Verhalten ganz besonders deutlich zeigen soll, eingehend geprüft, ohne auch nur ein einziges, den Haberlandt'schen Abbildungen ähnliches Bild zu Gesicht zu bekommen. Und selbst wenn die Verhältnisse ganz allgemein so lägen, wie sie von Haberlandt u. a. für Spezialfälle beschrieben worden sind, so könnte man daraus mit demselben Rechte schließen, daß sich die Milchröhren zur Produktion ihres eigenen Saftes besonders reich in den assimilierenden Organen verzweigen, als man eine Beteiligung derselben an der Ableitung der Kohlehydrate folgern kann.

Die bei ganz wenigen Pflanzen konstatierte Rückbildung des Leitparenchyms bei stark entwickelten Milchröhren<sup>1)</sup>, welche ich sonst nirgends beobachten konnte, scheint mir gleichfalls nicht zu allgemeinen Schlüssen über die Funktion des Milchsafts zu berechtigen, zumal da Schimper, wie wir sahen, bei den Euphorbien ein abweichendes Verhalten in der Ableitung der Kohlehydrate nicht beobachten konnte. Schon bei Besprechung der eigentümlichen Zellgestaltung in der Wurzel von *Campanula pyramidalis* wurde ja betont, wie vorsichtig man in der Deutung rein anatomischer Tatsachen sein muß und im Verlaufe dieser Darstellung hat sich mehrfach gezeigt, daß eben der einzige Weg, sich über die Funktion eines Organes Klarheit zu verschaffen, der des physiologischen Experiments ist und daß man mit Analogieschlüssen gerade auf dem Gebiete der physiologischen Anatomie ganz besonders vorsichtig sein muß.

#### IV. Ökologischer Teil.

Nachdem die physiologischen Untersuchungen zu dem Ergebnis geführt haben, daß die Funktion der Milchröhren als Leitungsorgane von Nährstoffen oder Reservestoffbehältern in den bisher geprüften Fällen keineswegs bewiesen, ja nicht einmal wahrscheinlich ist, liegt es nahe, zu untersuchen, inwieweit die Durchführung ökologischer Gesichtspunkte zum Ziele führt und nach Möglichkeit auch hier das Experiment zu Hilfe zu nehmen. Bei vorurteilsfreier Betrachtung der Tatsachen wird man nicht umhin können, zuzugeben, daß der außerordentlich hohe Gehalt des Milchsafts an Stoffen, die für den auf-

1) Haberlandt führt dafür zwei, Gaucher außerdem drei Fälle (alles *Euphorbia*-Arten) an.

bauenden Stoffwechsel bedeutungslos sind, nur auf biologischem Wege eine plausible Erklärung<sup>1)</sup> finden kann. So sehr die Darwin'schen Anschauungen Gemeingut der Systematiker geworden sind, so wenig haben sie sich bis jetzt in der allgemeinen Botanik Eingang zu verschaffen gewußt. Gerade die Milchröhren sind ein drastisches Beispiel dafür, wie man bei dem Versuche, die Bedeutung eines Organes oder Organsystems zu erklären, fast ausschließlich die physiologische Seite berücksichtigt und die biologische Betrachtungsweise höchstens ganz nebenbei gelten läßt.

In der Einleitung wurde schon hervorgehoben, daß die Milch-säfte nach de Vries' Meinung dem Wundschutze dienen.<sup>2)</sup> De Vries selbst hat seine Vermutungen nicht durch nähere Untersuchungen gestützt, sie mußten daher so lange eine unbewiesene Hypothese bleiben, als positive Belege, die zu ihren Gunsten sprechen, fehlten. Nun hat tatsächlich Tschirch<sup>3)</sup> für einzelne Umbelliferen (*Dorema*-Arten, *Ferula ovina*), die milchsaftführende Sekretbehälter besitzen, gezeigt, daß hier Verwundungen durch die im Milchsaft in großer Menge enthaltenen gummi- und harzähnlichen Substanzen schnell und dicht verschlossen werden und daß die Pflanzen keinen Wundkork bilden. Dehmel<sup>4)</sup> hat diese Versuche mit anderen Pflanzen wiederholt; allerdings erstrecken sie sich nur auf zwei Objekte. Er fand, daß dann, wenn die Wunde von eintrocknendem Milchsaft dicht verschlossen war, keine Wundkorkbildung eintrat; floß der Saft aber schnell ab, so daß die verletzte Fläche nur von ganz wenig bedeckt wurde, so teilten sich die der Verwundung zunächstgelegenen Zellen parallel zur Außenfläche und verkorkten nach einiger Zeit. Man sieht also schon hieraus, daß die Fähigkeit der Wundkorkbildung den milchsaftführenden Pflanzen nicht abgeht. So beobachtete auch ich an Keimlingen von *Euphorbia Lathyris*, deren hypokotyles Glied durch mehrere quere Einschnitte verletzt worden war, schon nach wenigen Tagen deutliche Wundkorkbildung. Der Milchsaft war abgetropft, so daß auf der Wunde selbst nur wenig zurückblieb. Dasselbe Verhalten zeigten Stengel von *Euphorbia Myrsinites*, die geköpft worden waren. Es scheint so, als ob die Wundkorkbildung dann unterbleibe, wenn der durch den Milchsaft geschaffene Verschluss luftdicht ist, eine Frage, die sich jedenfalls entscheiden

1) Erklärung ist hier natürlich nicht im kausalen Sinne zu verstehen.

2) de Vries a. a. O. pag. 709—713.

3) Tschirch a. a. O., Arch. d. Pharm., 3. Reihe, XXIV, 1886.

4) Dehmel, Beitr. z. Kenntnis d. Milchsaftbehälter d. Pfl. Diss. Erlangen 1889.

wird, wenn wir über die Bedingungen der Wundkorkbildung genauer unterrichtet sein werden.

Die andere Form der Wundheilung, die Callusbildung, wird durch den Milchsaft nicht verhindert. Ich hatte mehrfach Gelegenheit, denselben an geringelten Stecklingen von *Ficus Carica*, *elastica*, *australis*, *Euphorbia palustris* und *verrucosa* zu beobachten. Bekannt ist ja auch die sehr ausgiebige Callusbildung, die an der verletzten Wurzel von *Taraxacum officinale* auftritt;<sup>1)</sup> man sieht häufig, daß die dicke eingetrocknete Milchsaftschicht von dem aus der Wunde hervorstehenden Gewebe abgehoben wird.

Aus all dem geht also hervor, daß der Milchsaft als Ersatzmittel für die natürlichen Wundheilungsprozesse nicht wohl betrachtet werden kann. Damit ist indes noch nicht bewiesen, daß ihm die Funktion des Wundschutzes strikte abgesprochen werden müsse. Wir dürfen nicht vergessen, daß die immerhin langsam fortschreitende Wundkork- und Callusbildung gegen schnell eintretende Infektionen keineswegs hinreichenden Schutz gewähren. Nun ist ja seit den Untersuchungen von Frank<sup>2)</sup> und Temme<sup>3)</sup> die allgemeine Verbreitung der Schutzholzbildung bekannt, deren Wesen darin besteht, daß die lebensfähigen Zellen der Pflanze als Reaktion auf die stattgehabte Verwundung Gummi- oder Harz absondern, welcher die Membranen der in einer mehr oder weniger breiten Zone um den Wundrand gelegenen Gefäße durchdringt und deren Lamina verstopft, so daß nach außen ein luft- und wasserdichter Verschluss geschaffen ist. Da nun die Milchröhren bekanntlich im allgemeinen an Harz- und Gummistoffen sehr reich sind, so liegt es nahe, anzunehmen, daß sie für die Schutzholzbildung das Material liefern und die Gefahr der sofortigen Infektion bei Verwundungen beseitigen. Man wird somit der de Vries'schen Hypothese ein Anrecht auf Wahrscheinlichkeit nicht absprechen können. Doch würde man sicher zu weit gehen, wenn man im provisorischen Wundschutz die einzige Bedeutung des Milchsafts erblicken wollte. Dagegen spricht schon die Tatsache, daß sie nur einen Teil der im Milchsaft enthaltenen Stoffe

---

1) Nach Küster (Pathologische Pflanzenanatomie, 1903, pag. 167) bilden sich in diesem Callus sogar Milchröhren.

2) Frank, Über Gummibildung im Holze und deren physiologische Bedeutung. Ber. d. d. bot. Ges. 1884.

3) Temme, Über Schutz- und Kernholz. Landw. Jahrb. XIV, 1885. — Ferner Praël, Vgl. Unters. üb. Schutz- und Kernholz. Prgsh. Jahrb. XIX, 1888. — Frank, Pflanzenkrankh. I, 2. Aufl., pag. 31—59.

berücksichtigt, für das Vorhandensein der Alkaloide, Gerbstoffe etc. dagegen keine Erklärung zu geben imstande ist. Die Untersuchungen von Kny u. a. (vgl. pag. 134) über Milchsafthaare, die infolge des starken Turgors bei der leisesten Berührung verletzt werden und den Saft ausspritzen und somit die Pflanzenschädlinge abhalten, legten die Vermutung nahe, ob vielleicht in dieser Richtung dem Milchsafte eine allgemeinere Bedeutung zukomme, das um so mehr, als ja der hohe Turgor nicht nur in den Milchsafthaaren auftritt, sondern das ganze Milchröhrensystem auszeichnet. Zur näheren Begründung dieser an sich wohl wahrscheinlichen, bisher aber durch sehr wenige empirische Tatsachen gestützten Auffassung stellte ich eine große Anzahl von Versuchen an, die mich im allgemeinen zu übereinstimmenden Ergebnissen führten.

Um die spezifische Wirkungsweise des Milchsafte zu studieren zu können, handelte es sich naturgemäß zunächst darum, eine Methode zu finden, welche es gestattet, die Pflanzen unter sonst möglichst normalen Bedingungen milchsaftefrei zu machen. Dies wäre z. B. möglich gewesen, indem man die Pflanzen abgeschnitten, mehrfach verletzt und mit Hilfe einer Saugpumpe durch die Milchröhren einige Zeit Wasser gesaugt hätte. Eine andere Methode ist das von Andrews<sup>1)</sup> angewandte Centrifugieren. Allein ein viel einfacheres, für unsere Zwecke voll ausreichendes Mittel, welches zugleich erlaubt, die Pflanze an ihrem natürlichen Standort zu belassen, bot sich darin, daß die Pflanzen öfter in allen Teilen stark angezapft wurden. Ich bediente mich zu meinen ersten Versuchen hauptsächlich der Euphorbien. Ein- oder zweijährige Pflanzen von *Euphorbia Lathyris* wurden innerhalb 2—3 Tagen in annähernd regelmäßigen Zwischenräumen 2—4mal angezapft, indem die äußeren Spitzen der Blätter abgeschnitten und häufig noch kleine Einschnitte in den Stamm gemacht wurden. Von diesen Pflanzen waren einige verdunkelt worden, andere blieben unter gewöhnlichen Bedingungen; zur Kontrolle verdunkelte ich jedesmal einige nicht angezapfte Pflanzen und beobachtete andere unter normalen Verhältnissen. Durchschnittlich nach drei Tagen waren die verdunkelten, angezapften Pflanzen milchsaftefrei; es floß weder aus den Blättern noch aus dem Stengel bei Verletzungen etwas aus; bei den anderen Pflanzen dauerte dies begreiflicherweise etwas länger, jedoch war der Unterschied nur ein geringer. Die Pflanzen hatten ein durchaus normales Ansehen und schienen durch den Milchsafte-

1) Andrews, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 38: 1903.

mangel in keiner Weise geschädigt zu sein. War das Wetter nicht zu heiss und trocken, so zeigte sich die überraschende Erscheinung, dass an Stelle der milchsaftfreien Pflanzen nach einem oder zwei Tagen nur noch deren Stämme und die Mittelrippen der Blätter vorhanden waren. Es war fast immer die sehr häufige, omnivore Nacktschnecke *Limax agrestis*, welche die Blätter, oft auch Teile der Rinde — das Holz wird seiner Härte wegen meist gemieden — verzehrt hatte. In der Mehrzahl der Fälle fand ich sie, wenn ich die Pflanzen einige Zeit, nachdem sie zum letzten Male angezapft waren, kontrollierte, bei eifriger Arbeit. Die verdunkelten Vergleichspflanzen wurden ebenso wie die anderen, normalen Bedingungen ausgesetzten, niemals angefressen, obwohl sich sehr oft Kriechspuren der Schnecken auf ihnen nachweisen liessen. Diese ersten Ergebnisse veranlassten mich, die Versuche auf eine grössere Anzahl milchsaftführender Pflanzen auszudehnen. Von Euphorbien verwandte ich noch folgende: *Euphorbia helioscopia*, *Gerardiana*, *altissima*, *heterophylla*, *calendulacea*, *Peplus*, *Lagascae*. Die ersten vier Arten, mit denen ich wiederholt experimentierte, liessen mit derselben Deutlichkeit die beschriebene Wirkung erkennen. Kleine, milchsaftfrei gemachte Pflänzchen von *Euphorbia Gerardiana* werden sogar manchmal mit Stumpf und Stiel vertilgt, so dass ich sie am nächsten Morgen nicht wiederfinden konnte. Brachte ich künstlich Schnecken unter die der Verdunkelung dienenden Blumentöpfe, die die angezapften Pflanzen bedeckten, so ging die Verheerung, wie natürlich, noch weit schneller vor sich. Die Exaktheit dieser Versuche geht so weit, dass man den Schneckenfraß als eine untrügliche Probe auf Gehalt an Milchsaft verwenden kann. Fließen nur noch geringe Mengen beim Anzapfen aus, so wird die Pflanze von den Schnecken nicht angerührt, während sie begierig verzehrt wird, wenn keiner mehr darin enthalten ist.

Mit *Euphorbia calendulacea* und *Peplus* glückte das Experiment nicht in dieser Weise; auch die zahlreichen *Asclepiadeen*, *Apocynaceen*, *Papaveraceen* und *Cichoriaceen*, mit denen ich die gleichen Versuche machte, wurden nach oftmaligem Anzapfen nur selten von Schnecken angegriffen. Das kam jedoch einfach daher, dass diese Pflanzen auch durch mehrfach wiederholtes Anzapfen nicht milchsaftfrei gemacht werden können. Um das zu erreichen, wandte ich eine andere Methode an. Sie bestand darin, dass Blätter der betreffenden Pflanzen in Stücke geschnitten und in Wasser gelegt wurden. Da der Milchsaft auf diese Weise mit dem Wasser in offene Kommunikation tritt, muss infolge seines hohen osmotischen Drucks eine schnelle Diffusion

zwischen beiden Flüssigkeiten eintreten. Durch mehrfaches Erneuern des Wassers kann man so erreichen, daß die Blattstücke vollkommen milchsaftfrei sind. Zugleich überzeugte ich mich davon, daß sie noch lebendig waren, was sich durch eine heftige Plasmolyse der Mesenchymzellen in Glyzerin zu erkennen gab. Diese milchsaftfrei gemachten Pflanzenteile brachte ich nun mit anderen, der Pflanze direkt entnommenen, stark milchsafthaltigen in ein feuchtgehaltenes Glasgefäß, in dem sich einige Exemplare von *Limax agrestis* befanden. Es wurden folgende Pflanzen zu den Versuchen verwandt:

*Lactuca virosa*, *Lactuca perennis*, *Sonchus oleraceus*, *Sonchus paluster*, *Taraxacum officinale*, *Cichorium*, *Endivia*, *Podospermum laciniatum*. *Mulgedium macrophyllum*, *Chondrilla juncea*, *Hieracium speciosum*, *Tragopogon porrifolius*. — *Papaver somniferum*, *Papaver nudicaule*, *Chelidonium majus*. — *Euphorbia*, *Peplus*. — *Rhazya orientalis*, *Vinca major*.

Die beiden letzten Pflanzen ausgenommen, zeigte sich 12—24 Stunden nach Ansetzen des Versuchs, daß die milchsaftfreien Blattstücke ganz verschwunden oder nur noch Teile ihrer Mittel- und stärkeren Seitenrippen zu finden waren, während sich an den milchsafthaltigen nicht die geringsten Fressspuren nachweisen ließen. Zum Vergleich hatte ich in die Gefäße auch Blattstücke von anderen, mit chemischen oder mechanischen Schutzmitteln ausgerüsteten Pflanzen (vgl. Stahl a. a. O.) gebracht. Auch von diesen waren einige vorher in Wasser gelegt worden und wurden den Schnecken zugleich mit frischen Exemplaren geboten. Da das Wasser in diesem Falle die schützenden Stoffe, seien es Gerbstoffe, ätherische Öle, Bitterstoffe usw., nur aus den Teilen auslaugen kann, die gerade an den Schnittflächen liegen, aus den übrigen Zellen aber, während sie lebend sind, kein Austritt erfolgt, so mußten sich hier beide Arten von Blattstücken gleich verhalten, was die Versuche auch bestätigten. Entweder blieben sie ganz verschont oder es zeigten sich an beiden Arten geringe Fressspuren.

Die gewonnenen Resultate wurden noch durch eine dritte Versuchsmethode bestätigt. Sorgfältig gereinigte Objekträger wurden mit ungefähr gleichen Mengen Stärkekleister bestrichen und in Kristallisierschalen gebracht. Auf der Mehrzahl derselben wurde der Kleister mit einigen Tropfen Milchsaft verrieben, der den verschiedensten Pflanzen entnommen war; andere blieben zur Kontrolle milchsaftfrei. Die Versuche erstreckten sich auf folgende Pflanzen:

Euphorbia Cyparissias, Euphorbia Lathyris, Euphorbia palustris. — Lactuca virosa, Hypochaeris sp., Mulgedium alpinum. — Apocynum hypericifolium, Asclepias incarnata, Rhazya orientalis. — Platycodon grandiflorus, Wahlenbergia Roylei, Lobelia erinus. — Papaver somniferum, Chelidonium majus. — Humulus Lupulus. — Rhus toxicodendron.

Von Schnecken nahm ich gewöhnlich wieder *Limax agrestis*, weil dies die gefräsigste und folglich gefährlichste ist, aber auch *Helix pomatia*, *fruticum*, *hortensis*. Waren die Objektträger den Schnecken preisgegeben, so konnte man oft schon nach wenigen Stunden sehen, daß der nicht mit Milchsaft durchtränkte Stärkekleister bis auf den letzten Rest verzehrt war, während der andere in der großen Mehrzahl der Fälle unversehrt blieb. Ausnahmen bildeten nur *Rhus toxicodendron*, dessen Milchsaft auf die Schnecken weder unangenehm noch giftig zu wirken scheint. Da die Pflanze exotisch ist, kann das nicht weiter in Erstaunen setzen. Im allgemeinen verhielten sich alle vier Schneckenarten ziemlich gleich.

Da es auch von Interesse sein mußte zu sehen, wie sich der in seiner Bedeutung noch sehr rätselhafte Milchsaft gewisser Pilze (*Lactarius*) verhält, so habe ich auch hierüber einige Versuche angestellt. Ich sammelte im August 14 Arten dieser Pilzgattung (*Lactarius vellereus*, *piperatus*, *pallidus*, *torminosus*, *decipiens*, *ichoratus*, *obnubilis*, *mitissimus* var. *tabidus*, *azonites*, *controversus*, *pyrogalus*, *viridis*, *deliciosus*, *vietus*), ferner verschiedene Schnecken, die sich an denselben Standorten befanden [*Arion empiricorum* (omnivor), *subfuscus* (Spezialist), *Limax cereus* (Spezialist), *maximus* (Spezialist), *agrestis* (omnivor)]. Da die eingesammelten Pilze nicht lange genug lebensfrisch blieben, um Fressversuche anzustellen, untersuchte ich die Einwirkung des Milchsafts auf die Schnecken direkt. Brachte ich einen Tropfen Milchsaft von *L. viridis* in einem Uhrsälchen mit *Limax agrestis* in Berührung, so sonderte die Schnecke sofort unter krampfhaften Windungen eine große Menge Schleim ab. Ihr Körper wurde dadurch an der betreffenden Stelle fixiert und sie konnte trotz eifrigster Anstrengungen nicht entfliehen, kam vielmehr immer wieder mit dem Reizmittel in Berührung, dessen scharfe, ätzende Wirkung schon nach wenigen Minuten den Tod der Schnecke zur Folge hatte. Dasselbe gilt für die Milchsäfte von *L. pallidus*, *torminosus*, *decipiens*, *azonites*, *controversus* und *pyrogalus*, in etwas schwächerem Maße auch für *L. piperatus*. Man konnte sogar den Milchsaft stark mit Wasser ver-

dünnen, ohne daß er seine tötende Wirkung einbüßte. Diese zeigt sich auch, wenn man den Pilz schwach verletzt und die Schnecke mit den ausfließenden Milchsafttropfen in Berührung bringt. Es handelt sich nicht um eine durch Einbringen des Milchsafts in den Verdauungskanal herbeigeführte Vergiftung, sondern die schädliche Wirkung des Milchsafts betrifft hauptsächlich die sehr empfindliche Haut der Schnecke. So gelang es z. B. ein sehr großes Exemplar des omnivoren *Arion empiricorum* allein durch Betupfen mit dem Milchsaft einiger *Lactarius*-Arten nach mehreren Stunden zu töten. Von den anderen Schnecken verhielt sich *Arion subfuscus* ähnlich wie *Limax agrestis*, zeigte sich jedoch etwas widerstandsfähiger. Weniger empfindlich erwiesen sich *Limax maximus* und *cereus*, welche zwar auch in einigen Fällen einen unangenehmen Reiz empfanden, jedoch nicht durch den Milchsaft getötet wurden. Dies kann nicht wundernehmen, wenn man bedenkt, daß beide Arten spezifische Pilzschnecken sind.<sup>1)</sup> Dagegen gibt es aber einige *Lactarius*-Arten (*Lact. vellereus*, *obnubilis*), deren Milchsaft die untersuchten omnivoren Schnecken anscheinend nicht irritiert; wenigstens konnte ich es in meinen Versuchen nicht feststellen. Mit *L. deliciosus*, *vietus* und *ichoratus* haben mich die Versuche leider zu keinem abschließenden Resultat geführt, da mir zu wenig Material zur Verfügung stand. — Daß die *Lactarius*-Arten mehr als die anderen Pilze eines Schutzmittels bedürfen, könnte daher kommen, daß sie Substanzen enthalten, welche von den Schnecken besonders bevorzugt sind. Vielleicht erklärt sich auf diese Weise auch der Umstand, daß der Milchsaft einiger Arten keine Wirkung auf die Schnecken ausübt; sie würden dann derartige Stoffe nicht besitzen und somit auch des Schutzes nicht in dem Maße bedürfen. Die Vermutung, daß der Zucker die betreffende Substanz ist, bestätigte sich nicht. Ich muß also die Frage noch offen lassen. Erwähnt wurden diese Pilzversuche nur deshalb, weil sie vielleicht geeignet sind, die Experimente an milchsaftführenden Phanerogamen in einem oder dem anderen Punkte zu ergänzen. Da sie jedoch zu unvollständig und zu wenig vielseitig sind, als daß sich daraus weitere Konsequenzen ziehen ließen, sollen sie im folgenden keine weitere Berücksichtigung finden.

Fragen wir nun nach den Schlußfolgerungen, zu denen die angeführten Versuche mit milchsaftführenden Phanerogamen berechtigen.

1) Die Unterscheidung von Omnivoren und Spezialisten hat Stahl in seiner zitierten Arbeit (pag. 14 ff.) ausführlich begründet, worauf ich hier verweisen muß. Vgl. auch Detto, Über die Bedeutung der äther. Öle bei Xerophyten. *Flora* 1903 Bd. 92.

Gleichgiltig, welche theoretischen Erwägungen wir daran anknüpfen, so viel geht jedenfalls daraus mit Sicherheit hervor, daß der Milchsaft für die Pflanzen ein sehr wirksames Abwehrmittel gegen Tiere, insbesondere Schnecken ist. Man braucht sich nur vorzustellen, die Pflanzen würden plötzlich ihren Milchsaft verlieren, dann wären ein bis zwei feuchte Sommertage für die Schnecken genügend, um sie sämtlich zu vernichten. Das Vorhandensein von Milchsaft ist also eine ausschlaggebende Existenzbedingung und man kann mit gutem Rechte behaupten, daß die Pflanzen ohne denselben den Kampf ums Dasein nicht überstanden hätten. Die Möglichkeit der Annahme, daß die primäre Funktion des Milchsafts die des Schutzes ist und daß diese ökologische Bedeutung für die Erwerbung, Erhaltung und Vervollkommnung der Milchsaftbehälter bei der Selektion eine wichtige Rolle gespielt hat, ist damit außer Zweifel gestellt. Man wird auch bis zu einem gewissen Grade schon jetzt ihre Wahrscheinlichkeit zugeben müssen, für die ich im folgenden noch einige Belege beibringen möchte. Vorher jedoch möchte ich nicht verfehlen, ausdrücklich darauf hinzuweisen, daß es mir fern liegt, die Abwehr des Schneckenfrasses etwa als die ausschließliche Funktion des Milchsafts zu betrachten. Es wäre eine weitgehende Verkennung der ungeheuren Zahl der uns in ihrer Wirkung großenteils noch unbekanntem Außenbedingungen, welche für die Existenz der Organismen bestimmend sind, wollte man einen so einseitigen Standpunkt vertreten. Bei dem gegenwärtigen Stande unserer Kenntnisse müssen wir es uns zur Aufgabe machen, die Gesamtheit dieser Bedingungen zu analysieren, die Bedingungen selbst planmäßig, d. h. experimentell zu verändern, um ihre spezifische Wirkungsweise kennen zu lernen. Wir sahen schon oben, daß außer der eben näher besprochenen Bedeutung der Milchsaft möglicherweise noch als Verschlussmittel, welches verwundete Pflanzen vor Infektion und vor dem Eindringen von Luft und Wasser schützt, eine Rolle spielt. Es ist indessen nicht einmal nötig so weit zu gehen, sondern wir können zunächst bei der hier erörterten Frage des Schutzes gegen Tierfrass stehen bleiben. Schon a priori ist es sehr wahrscheinlich, daß die Schnecken bei weitem nicht die einzigen Tiere sind, deren schädigender Einfluß durch den Milchsaft von der Pflanze ferngehalten wird. Tatsächlich fehlt es nicht an Angaben in der Literatur, welche sich in diesem Sinne deuten lassen. So wissen, wie ich Warburg<sup>1)</sup> entnehme, die Kautschuksammler, daß man die

1) O. Warburg, Die Kautschukpflanzen und ihre Kultur. Berlin 1900.

Heveabäume nicht bis ins Holz anschneiden darf, da sie sonst eingehen. Der Grund dafür liegt nicht in einer durch die Verwundung herbeigeführten Schädigung der gesamten Pflanze, sondern darin, daß bei so tiefgehenden Verletzungen Bohrkäfer in das Holz eindringen, denen der Baum dann zum Opfer fällt (Angabe von Wickham; vgl. Warburg a. a. O. pag. 30). Nach einem Berichte von Koschny wurden in Centralamerika in den 70er Jahren des 19. Jahrhunderts ganze Wälder von *Castilloa elastica* dadurch vernichtet, daß man, um auf die Bäume klettern zu können, Stufen in die Stämme schlug. Die dadurch hervorgerufene Bloßlegung des Holzes gestattet den Bohrkäfern den Eintritt, welche dasselbe zerfressen. Die Bäume sterben dann ab, wenn sie nicht vorher schon vom Winde umgerissen werden. Gesunde Bäume werden nach demselben Autor weder von Bohrkäfern noch von Spechten angegriffen. Einen Analogiefall gibt Frank<sup>1)</sup> für das Harz der Coniferen an. Er sagt: „Nach den Erfahrungen der Forstleute soll das Harzen den mittelwüchsigen und älteren Fichten unschädlich sein, wenn man nur einen oder zwei Lachten macht; vermehrt man die Zahl derselben, so werden die Bäume kränklich, zeigen schlechten Zuwachs und Bräunung und Zersetzung des Holzes in der Nähe der Wunden; Borkenkäfer, Holzwespen und andere Insekten greifen solche Stämme besonders gern an. Junge Bäume sind noch empfindlicher.“ . . . „Das Holz solcher Bäume, die viele Jahre lang geharzt worden sind, wird am ganzen unteren Stammende gebräunt und zersetzt und von dort kann sich die Holzverderbnis sogar noch beträchtlich weiter in den Stamm hinaufziehen.“ Durch das starke Anzapfen wird dem Baum das normalerweise zur Tränkung des Kernholzes verwendete, konservierend und antiseptisch wirkende Harz entzogen, und er steht den schädlichen Einflüssen der Außenwelt viel wehrloser gegenüber. Wenngleich dieses Beispiel nur ein Analogiefall ist, so dürfte es doch für die hier zu behandelnde Frage von einigem Werte sein, zumal da die Harze ja ein sehr wesentlicher Bestandteil vieler Milchsäfte sind. Um beweisend zu sein, müßten allerdings die angeführten kurzen Angaben durch umfassende, auf dies spezielle Ziel gerichtete Untersuchungen bestätigt und durch Beibringung neuer, in gleichem Sinne zu deutender Tatsachen ergänzt werden. Einstweilen müssen wir uns mit diesen wenigen Notizen begnügen, nach denen es nicht ausgeschlossen ist, daß das reiche Vorkommen von Milchsaft in der Rinde den Zweck hat, das Eindringen

1) Frank, Pflanzenkrankheiten Bd. I 2. Aufl. 1895 pag. 138 ff.

schädlicher Tiere in den Holzkörper zu verhüten und damit die Pflanze vor der Vernichtung zu schützen.

Die Deutung der oben mitgeteilten Schneckenversuche müßte offenbar noch mehr an Wahrscheinlichkeit gewinnen, wenn sich zeigen ließe, daß die milchsaftführenden Pflanzen außer dem Milchsaft keine weiteren Schutzmittel gegen Schneckenfraß, wie Sekretbehälter, Gerbstoffschläuche etc., ferner mechanische Abwehrmittel wie Borstenhaare, verkalkte oder verkieselte Zellmembranen usw., über deren Rolle im Leben der Pflanzen uns Stahls Untersuchungen sehr wesentliche Aufklärungen verschafft haben, besitzen. Hierbei sind allerdings zwei Punkte nicht zu vergessen. Erstens ist es nicht sicher und auch nie behauptet worden, daß die von Stahl als Schutzmittel gegen Schneckenfraß angesprochenen Stoffe oder Gebilde keine andere Funktion für die Pflanze verrichten. In einzelnen Fällen liegen sogar Gründe zu dieser Annahme vor. Für den Milchsaft gilt natürlich, wie schon hervorgehoben wurde, dasselbe. Zweitens ist sehr wohl der Fall möglich und auch bekannt, daß mehrere heterogene Organe von derselben Funktion bei einer Pflanze vorkommen und sich in ihrer Tätigkeit gegenseitig unterstützen. Ein gleichzeitiges Vorkommen mehrerer Arten von Abwehrmitteln bei einer Pflanze spräche daher nicht ohne weiteres gegen die oben vertretene Auffassung. Immerhin wird es für die allgemeine Beurteilung der Frage von einigem Interesse sein zu verfolgen, ob derartige Korrelationen bestehen. Das gute Gelingen der Schneckenversuche mit Pflanzen, die ihres Milchsafts beraubt waren, macht dies in hohem Grade wahrscheinlich, denn offenbar würden die Schnecken die Pflanzen nicht gefressen haben, wenn darin beispielsweise Bitterstoffe, Gerbsäuren oder ätherische Öle in größerer Menge enthalten gewesen wären.

Betrachten wir zunächst die Kompositen, so zeigt sich hier ein sehr auffälliges Vikariieren. Wir sind über die einschlägigen Verhältnisse namentlich durch die eingehenden Untersuchungen Van Tieghems<sup>1)</sup> genauer unterrichtet. Bekanntlich ist es ein typisches Unterscheidungsmerkmal zwischen Cichoriaceen und Tubulifloren, daß erstere gegliederte Milchsaftgefäße und keine Harzgänge besitzen, während bei letzteren die Milchröhren fehlen, Harzgänge dagegen allgemein verbreitet sind. Was die anatomische Ausbildung und Anordnung dieser Behälter betrifft, so zeigen sich im primären und sekundären

1) Ph. Van Tieghem, Sur les canaux sécréteurs des plantes. Ann. sc. nat. 5<sup>e</sup> série bot. T. XVI 1872. Second mémoire. Ann. sc. nat. 7<sup>e</sup> série bot. T. I. 1885.

Gewebe wichtige morphologische Verschiedenheiten. Die Harzkanäle der Tubulifloren sind im primären Wurzel- und Stengelgewebe ausschließlich endodermalen Ursprungs und zwar in den allermeisten Fällen den Gefäßbündeln vorgelagert. Sie erfahren im Stengel noch dadurch eine höhere Differenzierung, daß sie von typischem Sekretions-epithel umgeben sind, was in der Wurzel nicht differenziert ist. Anatomisch anders verhält sich das sekundäre Gewebe. Kommen hier Sekretkanäle zur Ausbildung, so entstehen sie schizogen im sekundären Parenchym. Sehr vielen Tubulifloren fehlen dieselben aber; dann treten regelmäßig einzelne, langgestreckte, mit Harz gefüllte Zellen auf. Noch anders können sich die Blätter verhalten. Es gibt Fälle, in denen die Sekretkanäle des Stengels sich nicht in die Blätter fortsetzen, sondern an der Basis der Spreite plötzlich aufhören. Dann findet man gewöhnlich langgestreckte, von Epithel bekleidete Inter-cellularräume in den Hauptnerven. Außerdem können noch unter der Epidermis auf der Ober- oder Unterfläche und namentlich am Rande isolierte intercellulare Sekretbehälter zur Ausbildung kommen. Ähnlichen Verhältnissen begegnen wir bei den Cichoriaceen. Im primären Stengelgewebe finden sich die Milchröhren auch als äußere Bekleidung des Siebteils, sie entstehen jedoch nicht aus der Endodermis, sondern im Pericykel. Dagegen nehmen sie im sekundären Gewebe des Stengels und im Blatt aus dem Bastparenchym ihren Ursprung. Vom sekundären Wurzelgewebe gilt dasselbe wie vom Stengel, im primären bilden sich dagegen die Milchröhren in der inneren, dem Kambium anliegenden Zone des Siebteils.

Aus alledem geht zunächst hervor, daß die Sekret- und Milchsaftbehälter der Kompositen in morphologischer Hinsicht nichts weniger als homologe Gebilde sind. Auf der anderen Seite spricht die Tatsache, daß die Milchröhren nur da vorkommen, wo die Sekretbehälter fehlen, daß ferner im sekundären Gewebe der Tubulifloren Sekretidioblasten oder geschlossene Behälter dann auftreten, wenn die Sekretkanäle nicht zur Ausbildung gelangen, so deutliche Worte, daß an einer Vertretung der in Frage stehenden Behälter — ob im physiologischen oder biologischen Sinne, wird sich unten entscheiden — nicht gezweifelt werden kann.<sup>1)</sup> Einige Spezialfälle können dazu dienen,

1) Man wird hier vielleicht einwerfen, daß bei vielen Tubulifloren Sekretgänge bzw. -behälter nur in der Wurzel vorkommen, der Stengel und die Blätter dagegen davon frei sind. Bei diesen Pflanzen ist jedoch durch das Vorhandensein von Drüsenhaaren an den oberirdischen Organen für die fehlenden Ölgänge ein Ersatz geschaffen.

dies noch näher zu illustrieren. Während die Wurzelendodermis der Ligulifloren normalerweise einschichtig ist, finden wir sie bei *Lampisana communis* und *Cichorium Intybus* gegenüber den Gefäßbündeln durch tangentielle Teilung verdoppelt. *Tragopogon porrifolius* zeigt dieselbe Erscheinung mit der weiteren Modifikation, daß die Endodermiszellen nicht überall eng aneinanderschließen, sondern zwischen beiden Schichten luftführende Intercellularräume auftreten. Die Ähnlichkeit mit den Tubulifloren geht noch weiter bei *Scolymus grandiflorus* und *Scorzonera hispanica*; hier findet sich ein endodermales Harzkanalsystem, das in Bogenform die Gefäßbündel umgibt. Daneben treten natürlich bei all diesen Pflanzen die charakteristischen Milchsaftgefäße auf. Für die Tubulifloren lassen sich entsprechende Beispiele anführen. Die in Asien einheimische *Gundelia Tournefortii* führt Milchsaft, und zwar entstehen die Milchröhren im Pericykel, also genau an der Stelle wie bei den Cichoriaceen. Die den Tubulifloren sonst eigenen Harzbehälter fehlen bei dieser Pflanze. Auch *Cirsium arvense* und *Lappa grandiflora* zeigen bemerkenswerte Eigentümlichkeiten. Beide Pflanzen besitzen nämlich in der Wurzel und dem Stengel Harzbehälter, die Blätter sind davon frei. In diesen sowie in den oberen Teilen des Stammes finden wir nun ein reiches System typischer Milchsaftgefäße.

Man sieht also, daß zwischen Ligulifloren und Tubulifloren ganz allmähliche Übergänge bestehen. Vielleicht haben die Harzgänge ursprünglich eine allgemeine Verbreitung gehabt und sind dann durch das Auftreten der Milchröhren mehr und mehr verdrängt worden, so daß sich jetzt davon nur noch einzelne Reste bei einigen Vertretern der Gruppe der Cichoriaceen erhalten haben. Entsprechend erklärt sich dann vielleicht bei den erwähnten Tubulifloren das Fehlen der Harzbehälter da, wo Milchröhren vorkommen, indessen lassen sich über den Gang der phylogenetischen Entwicklung selbstverständlich nur vage Vermutungen äußern. Für die hier im Vordergrund stehende Frage ist es auch gleichgültig, ob dieselbe diesen oder jenen Verlauf genommen hat. Das Wesentliche ist die Feststellung der Tatsache, daß es sich bei den Kompositen um eine gegenseitige Vertretung der verschiedenen Arten von Sekretbehältern unter sich und dieser wieder mit den Milchröhren handelt. Es fragt sich nun weiter, wie wir uns das biologisch oder physiologisch zu erklären haben. Man hat darüber verschiedene Ansichten ausgesprochen, eine eingehendere Behandlung dieses Gegenstandes ist jedoch merkwürdigerweise niemals unternommen worden. Ich möchte zuerst auf die Deutung von

Haberlandt<sup>1)</sup> eingehen. Er sagt (a. a. O. pag. 460): „Fragen wir nach der physiologischen und biologischen Bedeutung der gangförmigen Sekretionsorgane, so sprechen zunächst verschiedene Tatsachen dafür, daß die Sekretgänge zur Ausscheidung nutzloser Endprodukte des Stoffwechsels bestimmt sind. Wie oben erwähnt wurde, treten diese Organe sehr häufig als Begleiter von Gefäßbündeln, namentlich der Leptomstränge, auf. Die Vereintläufigkeit setzt jedenfalls eine physiologische Beziehung zwischen den Sekretgängen und den Gefäßbündeln voraus, ebenso wie die Vereintläufigkeit von Bast und Mestom auf physiologischer Basis ruht. Es ist nun das Naheliegendste, diese Beziehung darin zu suchen, daß die Sekretgänge zur Ausscheidung jener nutzlosen Exkrete bestimmt sind, welche den Gefäßbündeln, vor allem den Leptomsträngen, von den in lebhafter Vegetation befindlichen Organen und Geweben zugeführt wurden. Überall, wo sich lebhaft Stoffwechselprozesse vollziehen, kommt es notwendig auch zur Bildung von wertlosen Endprodukten, welche so wie die plastischen Baustoffe zunächst in die stoffleitenden Gewebe gelangen. Das leitende Strangsystem der Pflanzen verhält sich in dieser Beziehung nicht anders wie das Blutgefäßssystem der Tiere. Wir können noch ein viel näher liegendes Organsystem zum Vergleiche heranziehen, nämlich die Milchröhren, welche wohl zweifellos neben den plastischen Baustoffen auch nutzlose Exkrete enthalten. Während aber die Milchröhren die zugeführten Exkrete, so viel uns bekannt, nicht wieder ausscheiden, entledigen sich die Gefäßbündel zahlreicher Pflanzen durch Vermittelung der sie begleitenden Sekretionsorgane jener Auswurfstoffe, gleichwie das Blut durch die Sekretion der Nieren von den in ihm enthaltenen Endprodukten des Stoffwechsels — sofern dieselben nicht gasförmig sind — befreit wird. Eine nicht unwichtige Stütze dieser Hypothese bildet die Tatsache, daß jene Pflanzen, welche Milchröhren aufweisen (die ja zugleich als Sekretbehälter fungieren), mit seltenen Ausnahmen (Scolymus) keine Sekretgänge besitzen.“

Ich kann aus verschiedenen Gründen dieser Ansicht nicht beistimmen. Ohne auf die von Haberlandt angeführte Analogie mit dem Blute der Tiere näher einzugehen, welche schon deshalb unstatthaft ist, weil das Nierensekret, der Harn, vorwiegend aus stickstoffhaltigen Abbauprodukten des Stoffwechsels besteht, die den in der Pflanze bei der Eiweißzersetzung entstehenden Amidokörpern, welche bekanntlich nicht ausgeschieden werden, entsprechen, während die

---

1) Haberlandt, Physiologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl., Leipzig 1904.

im Milchsaft und den Harzbehältern der Kompositen enthaltenen Sekrete stickstofffreie Substanzen von sehr hohem Kohlenstoffgehalt sind und jedenfalls nicht bei der Dissociation der Eiweissmoleküle entstehen, möchte ich zunächst bemerken, daß die Lagerung der Sekretkanäle durchaus nicht immer so enge Beziehungen zu dem Leitgewebe erkennen läßt, als es Haberlandt angibt. Oft liegen sogar, wie ich mich durch eigene Untersuchung von Tubulifloren überzeugen konnte, zwischen beiden mehrere Schichten großer Rindenzellen, so daß die „Abbauprodukte“ also einen ziemlich weiten Weg durchwandern müßten, um zum Orte ihrer Ablagerung zu gelangen. Weit mehr als das fällt jedoch gegen die Wahrscheinlichkeit der Haberlandt'schen Hypothese der Umstand ins Gewicht, daß die in den Sekretkanälen enthaltenen Stoffe in den Epithelzellen selbst erzeugt werden. Man findet die letzteren nämlich entweder sehr stärkereich oder sie enthalten eine Emulsion von stark lichtbrechenden, öligen Substanzen, welche mit den in den Harzkanälen enthaltenen Stoffen identisch sind oder Vorstufen derselben darstellen.<sup>1)</sup> Selbstverständlich ist nicht zu bezweifeln, daß die Epithelzellen ihrerseits das Material zur Harzbildung anderen Zellen entnehmen. So weit sich urteilen läßt, sind aber die zugeleiteten Substanzen stickstofffreie Nährstoffe, aus denen in den Epithelzellen die in den Sekretkanal ausgeschiedenen Harze resp. ätherischen Öle gebildet werden. Für die Coniferen kann es, wie schon in der Einleitung erwähnt, nach den Untersuchungen von Strasburger<sup>2)</sup> u. a. als sichergestellt gelten, daß zur Harzbildung die im Markparenchym sich anreichernde Stärke verwendet wird. Es liegt also sehr nahe, für die Kompositen, deren Sekretgänge ganz ähnlichen Bau aufweisen, ein analoges Verhalten anzunehmen, besonders da die direkte Beobachtung dies in jeder Beziehung unterstützt. Damit ist gezeigt, daß der Inhalt der Harzkanäle nicht aus „jenen nutzlosen Exkreten besteht, welche den Leptomsträngen von den in lebhafter Vegetation befindlichen Organen

---

1) Welche von beiden Ansichten für die Kompositen die zutreffende ist oder ob man hier mit Tschirch die Beteiligung einer „resinogenen“ Membranschicht bei der Entstehung des Exkrets annehmen muß, ist nicht entschieden. Es scheint nach den Angaben von Heller (Flora, Bd. 93, 1904, pag. 30) festzustehen, daß Harz im Epithel der Gänge vorkommen kann; dies müßte dann die Membran durchwandern. Übrigens ist diese spezielle Frage für die obigen Erörterungen, für die allein die Tatsache in Betracht kommt, daß das Harz aus zugeführtem, kohlenstoffreichen Nährmaterial entsteht, ziemlich belanglos.

2) Strasburger, Leitungsbahnen pag. 4. Vgl. besonders auch Tschirch, Harze und Harzbehälter. Leipzig 1900.

und Geweben zugeführt werden“, sondern daß sie von der Pflanze in bestimmt lokalisierten Behältern in regulatorischer Weise erzeugt werden. Gerade dieser letzte Punkt scheint mir von besonderer Wichtigkeit zu sein. Wir wissen, daß die Harzbehälter ebensowenig wie die Milchröhren in offener Verbindung mit der Außenwelt stehen. Enthielten sie nun tatsächlich nutzlose Produkte des Stoffwechsels, welche je nach der Intensität der Lebensvorgänge in der Pflanze in wechselnder Menge entstehen müßten, so wäre nichts natürlicher, als daß diese Stoffe aus der Pflanze ausgeschieden würden und nicht als unnützer Ballast aufbewahrt blieben.<sup>1)</sup>

Zu beachten ist ferner das sehr frühzeitige Erscheinen der Harzkanäle und Milchsaftbehälter im Vegetationspunkt. Bei *Tagetes patula* sind z. B. erstere schon in voller Ausbildung vorhanden und von stärke-reichen Parenchymzellen umgeben, noch ehe die Gefäßbündel sich entwickelt haben und in dem übrigen Gewebe Stärke nachzuweisen ist. — Diese Argumente dürften genügen um darzutun, daß die Haberlandt'sche Ansicht nicht aufrecht zu erhalten ist. Die sehr merkwürdige Analogisierung der Milchröhren, welche in ihrer vermeintlichen doppelten Funktion als Leitungsorgane plastischer Stoffe und Exkretbehälter bei den Ligulifloren nach Haberlandt die Rolle übernehmen, die bei den Tubulifloren zum Teil dem Leitungsgewebe des Leptoms, durch das die nutzlosen Sekrete zugeführt werden sollen, zum anderen Teil den Harzgängen zukommt, ist danach schwerlich noch haltbar. Viel näher liegt es, nachdem sich eine ernährungs-physiologische Bedeutung des Milchsafts als höchst zweifelhaft erwiesen hat, Milchröhren und Sekretbehälter selbst als Gebilde gleicher Funktion zu betrachten, und ich kann in diesem Sinne Van Tieghem<sup>2)</sup> beipflichten, der den Inhalt der Sekret- und Milchsaftbehälter als physiologisch gleichwertig betrachtet. Wenn er ihn jedoch als ein für das Leben der Pflanze unnützes Produkt bezeichnet, so muß ich dem aus mehreren Gründen widersprechen. Die anatomischen Befunde haben erstens gelehrt, daß die verschiedenen Arten von Sekretbehältern (Sekretröhren, -schläuche, -Idioblasten) und die Milchsaftgefäße vom entwicklungsgeschichtlichen, morphologischen Standpunkte aus ganz heterogene Gebilde sind, zweitens, daß sie sich im allgemeinen in ihrem Auftreten ersetzen. Eine so hochgradige Differenzierung, die namentlich in den sehr ausgesprochenen Korrelationen

1) Vgl. hierzu auch Schwendener, Einige Beobachtungen an Milchsaftgefäßen. Sitz.-Ber. d. Berliner Akad. 1885 Bd. I pag. 334.

2) Van Tieghem in Bull. bot. de France, Tome 31, 1884, pag. 116.

zum Ausdruck kommt, macht es nun sehr wahrscheinlich, daß hier die aktive Wirkung der natürlichen Zuchtwahl auf ein bestimmtes Ziel hingearbeitet hat. Diese Konsequenz schließt aber die Voraussetzung in sich, daß die in den Milchröhren und Sekretgängen enthaltenen Harze etc. der Pflanze wichtige Dienste leisten, sonst könnten sie im Kampfe ums Dasein keine ausschlaggebende Rolle gespielt haben.

Nach diesen Erwägungen können wir zusammenfassend für die Kompositen folgendes sagen: Die anatomischen Verhältnisse lassen deutlich ein Vikariieren der Sekret- und Milchsafthälter erkennen. Der Inhalt der ersteren besteht nicht aus zufällig entstehenden Abbauprodukten des Stoffwechsels, sondern wird von der Pflanze aus stickstofffreien Nährstoffen gebildet. Hieraus, sowie aus verschiedenen anderen, näher besprochenen Tatsachen läßt sich folgern, daß die Sekretbehälter eine bestimmte Funktion verrichten. Da nun diese eine physiologische nicht sein kann, weil die Sekrete nicht wieder in den Stoffwechsel gerissen werden, so bleibt nur die Möglichkeit einer ökologischen Bedeutung. Stahl hat nun gezeigt, daß die ätherischen Öle bzw. Harze ein sehr wirksames Abwehrmittel gegen Schnecken sind, was ich durch einige Versuche mit Tubulifloren bestätigen konnte.<sup>1)</sup> Ferner dienen diese Harze, wie wir oben sahen, höchstwahrscheinlich dem Wundverschluss. Man wird somit in dieser doppelten Richtung die Bedeutung der Sekretbehälter zu suchen haben. Andererseits folgt aus dem Vikariieren der Milchröhren mit den Sekretbehältern, daß sich beide gegenseitig in ihrer Funktion ersetzen. Ist sonach für die Sekretbehälter eine biologische Bedeutung die einzig mögliche, so läßt sich weiter schließen, daß dieselbe jedenfalls auch den Milchröhren zukommt. Die Wahrscheinlichkeit dieser hier auf rein theoretischem Wege abgeleiteten Folgerung erhält nun durch die oben mitgeteilten Versuche eine wichtige Stütze. Wenn man demnach eine zwecklose Materialvergeudung, für welche sich im Organismenreich keine Analogie finden ließe, nicht annehmen will, so bleibt nichts anderes übrig, als dem Milchsafte eine hervorragende ökologische Bedeutung tatsächlich zuzuerkennen.<sup>2)</sup>

---

1) Ich legte mit Äther und Benzol ausgelaugte Blätter von *Tanacetum vulgare*, *Solidago canadensis* und *Centaurea montana* nach völliger Lösung des Harzes resp. ätherischen Öles und Entfernung der Auslaugemittel den Schnecken zusammen mit frischen Pflanzenteilen vor. Die frischen wurden von den stark ausgehungerten Tieren vollkommen unberührt gelassen, während sie die ausgelaugten gern fraßen.

2) Es handelt sich hier nur um die Exkrete des Milchsafte, welche für seine Funktion bestimmend sind. Von den „Nährstoffen“ ist zunächst abgesehen.

Nach allem, was bisher besprochen wurde, ist es auch kaum noch zweifelhaft, daß es dieses Moment ist, welches im Existenzkampfe als bestimmender Faktor für die Auslese gewirkt hat. Wollte man hierfür die mutmaßlichen physiologischen Funktionen des Milchsafts heranziehen, welche selbstverständlich durch die genannten biologischen nicht ausgeschlossen sind, so könnte eine solche Auffassung erst dann zu Rechte bestehen, wenn wirkliche, positive Beweise dafür vorlägen. Einstweilen sprechen die Tatsachen nicht dafür und wenn wir selbst unter der Voraussetzung, daß die Milchröhren sich in geringem Maße an der Leitung plastischer Stoffe beteiligen, unsere gegenwärtigen Kenntnisse in Form einer Theorie zusammenfassen wollen, so kann diese nur so lauten, daß aller Wahrscheinlichkeit nach die primäre Funktion des Milchsafts auf biologischem Gebiete liegt.

Was für die Kompositen gilt, läßt sich zwar nicht ohne allen Vorbehalt auf die anderen milchsaftführenden Pflanzen übertragen, doch sind Gründe vorhanden, welche diesen Analogieschluss rechtfertigen. Einmal haben uns die Schneckenversuche mit Euphorbiaceen und Papaveraceen zu demselben Resultat wie die mit Cichoriaceen geführt; dessen Wahrscheinlichkeit wird noch dadurch erhöht, daß bei beiden Familien ebenfalls ein deutliches Vikariieren verschiedener Schutzmittel zu beobachten ist. Unter den Euphorbiaceen führen bekanntlich bei weitem nicht alle Genera Milchsaft. Neben ungegliederten Milchröhren finden sich in dieser Familie gegliederte Milchsaftgefäße, Milchsaftzellreihen, Gerbstoffschläuche, langgestreckte Sekretsschläuche, Sekretidioblasten und Sekretlakunen.<sup>1)</sup> Obgleich über die genauere Verteilung dieser Behälter innerhalb der Familie noch detaillierte Untersuchungen fehlen, so lassen sich doch die in der Literatur vorhandenen Angaben zur Feststellung interessanter Beziehungen verwerten. Ich begnüge mich auf die Aufzählung weniger Fälle. Die in dem System von Müller Argovensis zu dem Tribus der Acalypheen gerechneten Gattungen Aleurites, Joannesia, Macaranga und Pachystroma besitzen ungegliederte Milchröhren; dieselben fehlen den ebenfalls hierher gehörigen Gattungen Alchornea und Mallotus; sie haben als Ersatz typisch ausgebildete, lange Sekretsschläuche. Die mit der gegliederte Milchröhren führenden Hevea nahe verwandte Micrandra ist durch langgestreckte, weitlumige Milchsaftidioblasten ausgezeichnet; andere Arten von Sekretorganen kommen bei ihr nicht

1) Vgl. Solereder, Syst. Anatomie d. Dikotyl. 1899, und die Pax'sche Bearbeitung der Euphorbiaceen in Nat. Pflanzenfam.

vor. Der Gattung *Pachystroma* sehr nahestehend sind die Kautschukpflanzen der Gattung *Manihot*; sie führen jedoch gegliederte Milchsaftgefäße. Die Gruppe der Hipomaneen enthält sehr viele Vertreter, welche einzellige Milchröhren besitzen; Ausnahmen davon bilden die Gattungen *Givotia*, *Pausandra* und *Pogonophora*; bei ihnen treten Sekretschläuche auf. Interessant ist ferner die Gruppe der Crotoneen, deren vier Gattungen sämtlich durch sog. Ölzellen charakterisiert sind. Dieselben fehlen nur wenigen Crotonarten, und das sind gerade solche, die ungegliederte Milchröhren besitzen. Auch für das Auftreten von Gerbstoffidioblasten und Milchsaft- resp. Sekretbehältern läßt sich vielfach ein Vikariieren erkennen. Nach Frömbling<sup>1)</sup>, der hierüber einige Mitteilungen macht, treten Gerbstoffschläuche da an Menge zurück, wo ungegliederte Milchröhren reichlich vorhanden sind, sind jedoch überaus reichlich entwickelt, wo letztere schwach ausgebildet sind oder fehlen. Ausführlichere Angaben liegen leider hierüber nicht vor. Jedenfalls steht zu erwarten, daß von ökologischen Gesichtspunkten geleitete Untersuchungen in dieser Richtung noch manche interessante Tatsache ans Licht bringen werden. Dasselbe gilt für die Papaveraceen, über die hier nur einige allgemeine Bemerkungen Platz finden mögen. Auch bei ihnen findet sich der Milchsaft in morphologisch verschiedenartigen Behältern, indem bei einigen Gattungen gegliederte Milchsaftgefäße, bei anderen Milchsaftidioblasten auftreten. Beide schließen sich in ihrem Vorkommen gegenseitig aus, ein Beweis für ihre Ersetzbarkeit. Hervorzuheben ist noch, daß andere Sekretorgane fehlen und auch Drüsenhaare nicht vorkommen.

Es erübrigt nun noch, auf einige Pflanzenfamilien zurückzukommen, für die die biologischen Versuche zu negativen Ergebnissen geführt haben. Das betrifft in erster Linie die Apocynaceen und Asclepiadaceen. Zwar hat sich gezeigt, daß der mit dem Milchsaft einiger dieser Familien angehörigen Pflanzen durchtränkte Stärkekleister von den Schnecken gemieden wird, den milchsaftfreien Blättern von *Rhazya orientalis* und *Vinca major* gegenüber zeigten dagegen die Schnecken kein anderes Verhalten als gegenüber den milchsafthaltigen normalen. Sie wurden beide etwas angefressen. Berücksichtigt man, daß die große Mehrzahl der Apocynaceen und Asclepiadaceen bei uns nicht einheimisch ist, somit auch der deutschen Fauna nicht angepaßt sein kann, so ist das verständlich. Wenn sie hier trotzdem gedeihen, so

---

1) Frömbling, Anatomisch-systematische Untersuchung von Blatt und Achse der Crotoneen und Phyllantheen. Bot. Centralbl. 1896 I.

folgt daraus nur, daß sie zufällig eine Konstitution besitzen, welche sie gegen die in den ungewohnten Klimaten vorhandenen atmosphärischen Einflüsse und sonstigen Gefahren, unter denen die, welche von der Tierwelt ausgehen, keine zu unterschätzende Rolle spielen, widerstandsfähig macht.<sup>1)</sup> Speziell bei *Vinca* dürften die lederartigen Blätter einen Schutz bieten. Ist nun das Vorhandensein von Milchsaft für die bei uns kultivierten Apocynaceen und Asclepiadeen vielleicht keine Existenzbedingung, so ist er es jedenfalls in ihrer Heimat, in der an Stelle unserer Schnecken, Insekten etc. andere Tiere vorkommen, die durch andere Stoffe abgeschreckt werden. Hier versprechen namentlich in den Tropen angestellte Versuche interessante Ergebnisse, welche uns vielleicht auch über die noch ganz unbekanntede Bedeutung des Milchsafts der Kautschuk- und Guttaperchapflanzen Aufklärung verschaffen werden. Es ist für die Apocynaceen und Asclepiadaceen ebenfalls sehr wahrscheinlich, daß ihr Milchsaft gegen Tierfraß schützt, denn beide Familien entbehren sowohl ausgiebiger mechanischer Schutzmittel als auch anderer Sekretorgane. Auch Drüsenhaare fehlen im allgemeinen. Erwähnung verdient hier noch der Umstand, daß die mit den Asclepiadaceen verwandten *Gentianeen* keine Milchröhren besitzen, dafür aber sehr reich an Bitterstoffen sind. Ganz ähnliches gilt für die *Loganiaceen*, die an stark giftigen Alkaloiden reich sind.

In gewisser Beziehung eine Sonderstellung scheinen die *Campanulaceen* einzunehmen. Stahl<sup>2)</sup> vermutet, daß hier die ursprüngliche Bedeutung des Milchsafts, als Abwehrmittel gegen Tierfraß zu dienen, teilweise unter Ausbildung ergiebiger mechanischer Schutzmittel verloren gegangen ist. Er legte in einem Versuche mehreren Schnecken Blätter von *Campanula medium* und *persicifolia* vor; während die ersteren vertilgt wurden, blieben die anderen infolge des Besitzes von Kieselhöckern unberührt. In Anbetracht der gleich zu berührenden Frage der Relativität der Schutzmittel ist es nicht ganz ausgeschlossen, daß der Milchsaft auch von *Campanula medium* in der Natur als Abwehrmittel wirksam ist. In letzterem Falle könnten wir es dann mit einer Häufung von Schutzmitteln zu tun haben. Andererseits ist aber auch die Annahme eines nachträglichen Funktions-

1) Nach persönlicher Mitteilung des Herrn Professor Stahl ist der in unseren Gewächshäusern und Gärten im allgemeinen sehr gut gedeihende nordamerikanische Farn *Camptosorus rhizophyllus* Hk. nur dann kultivierbar, wenn man die Schnecken fernhält, die ihn sonst in kurzer Zeit verwüsten.

2) Pflanzen und Schnecken pag. 112 und 113.

wechsels wohl denkbar, zumal da nach Molisch<sup>1)</sup> der Milchsaft von *C. medium* eine sehr deutliche Eiweißreaktion zeigt und süßen Geschmack hat.

Um die Frage der Schutzmittelhäufung zu entscheiden, stellte ich mit mehreren behaarten *Campanula*-Arten einige Versuche an. So entfernte ich an Blättern von *C. glomerata* auf der einen Spreitenhälfte oben und unten die Haare, was durch Abstreichen mit dem Rasiermesser leicht möglich ist, und legte sie den Schnecken zusammen mit anderen Blättern vor, denen die Haare belassen, der Milchsaft aber durch öfteres heftiges Durchschütteln in Wasser (die Blätter wurden in Stücke geschnitten, so daß sie an allen Seiten freie Schnittflächen hatten) ausgelaugt war. Es zeigte sich, daß die milchsaftfreien Blätter vorgezogen wurden; die enthaarten Hälften der milchsafthaltigen Blätter wurden im allgemeinen erst nach diesen gefressen, während die normalen Blatthälften völlig unberührt blieben. *Campanula grandis* gegenüber zeigten die Schnecken dasselbe Verhalten. Von der normalerweise sehr stark behaarten *Campanula cervicaria* wurden die milchsaftfreien und enthaarten Blätter in gleicher Weise bevorzugt, die normalen ebenfalls unberührt gelassen. *Campanula rapunculoides*, deren Blätter keine Haarbekleidung haben, zeigte schon nach kurzer Zeit sehr deutliche Unterschiede: die milchsaftfreien Blätter waren nach einigen Stunden vollständig vertilgt, während die normalen ganz unversehrt blieben. Hier scheint der Milchsaft wirksamer zu sein, da ihm keine mechanischen Schutzmittel zu Hilfe kommen können. Zum gleichen Resultate führten auch Versuche, welche in oben (pag. 187) angegebener Weise mit in Wasser aufgeschlemmter Stärke ausgeführt wurden. Ich bestrich vier Objektträger mit Stärkebrei; derselbe wurde auf Nr. 1 mit einigen Tropfen des Milchsafts von *C. cervicaria* (stark behaart), auf Nr. 2 mit demjenigen von *C. glomerata* (behaart), auf Nr. 3 mit dem von *C. rapunculoides* (unbehaart) vermischt; auf Nr. 4 blieb reiner Stärkebrei. Die omnivoren Schnecken (*Limax agrestis*) verhielten sich folgendermaßen: Auf Nr. 4 war der Stärkebrei schon nach einem halben Tag völlig vertilgt, Nr. 1, 2 und 3 waren zu dieser Zeit noch unberührt. Einen Tag später war jedoch auf Nr. 1 und 2 der Brei stark angefressen. Nr. 3 blieb unversehrt. Hieraus erhellt also ebenfalls ganz deutlich, daß der Milchsaft von *Campanula rapunculoides* ein wirksameres Abwehrmittel ist. Es spricht also, wie gesagt, manches dafür, daß wir es bei den behaarten *Campanula*-Arten viel-

---

1) Molisch, Studien über den Milch- und Schleimsaft. Jena 1901.

fach mit einer Schutzmittelhäufung zu tun haben, die den Pflanzen gewiss noch in verschiedenen anderen Richtungen Nutzen bringt.

Natürlich sind die Verhältnisse, um die es sich hier handelt (und das gilt auch für die Versuche mit den anderen Milchsaftpflanzen), nur relative. Legt man den Schnecken haarlose, milchsafthaltige Blätter von *Campanula glomerata* neben normalen vor, so fressen sie erstere nicht deshalb, weil sie ihnen besonders angenehm sind, sondern sie wählen von beiden das geringere Übel. Würde man ihnen ausserdem einige Scheiben süfser Carotten vorsetzen, so würden sie auch die haarlosen und die milchsaftfreien Blätter verschmähen. Hieraus folgt, dafs es stets unerläfslich ist, bei derartigen Versuchen die Bedingungen genau zu berücksichtigen. Auch in der Natur kann es sich selbstverständlich nur um solche Relativitäten handeln. Je nach der Verbreitung der pflanzenschädlichen Tiere, dem Grade ihres Hungers, der Menge der vorhandenen Nahrung usw. werden die Pflanzen einer mehr oder weniger grossen Gefahr ausgesetzt sein und davon wird es auch abhängen, ob minder geschützte Exemplare stark unter dem Tierfrafs zu leiden haben oder nicht. Obwohl man also von Schutzmitteln im streng absoluten Sinne nicht reden kann, so geht doch deren Bedeutung so weit, dafs den Pflanzen durch ihr Vorhandensein die Existenz gewährleistet wird, vorausgesetzt natürlich, dafs nicht unvorhergesehene Verhältnisse plötzlich eintreten, denen die Pflanze durch Zuchtwahl selbstverständlich nicht angepafst sein kann. Handelt es sich um nicht zu komplizierte Fälle, so läfst sich, wie wir an den Freilandversuchen mit Euphorbien sahen, durch relativ einfache Versuche feststellen, wie ausschlaggebend die Rolle ist, die gewisse Schutzmittel für die Erhaltung des Lebens der Organismen spielen. Niemals ist jedoch zu vergessen, dafs auch da, wo wir die Tatsachen zu übersehen glauben, sicher noch eine grosse Anzahl äufserer Faktoren im Spiele ist, welche nur durch eine vom Experiment unterstützte genaue Naturbeobachtung unserem Verständnis wird näher gerückt werden können.

Speziell bei den behaarten Campanulaceen möchte ich noch am ehesten dazu neigen, dem Milchsafte eine gröfsere physiologische Bedeutung zuzusprechen. Sollten physiologische Versuche diese Vermutung bestätigen, so wäre damit zugleich das Auftreten der Schutzmittelhäufung plausibel gemacht, denn es ist wohl denkbar, dafs der Milchsafte, der an der Ernährung der Pflanze wesentlichen Anteil nimmt, in seiner Funktion als Schutzmittel etwas geschwächt wird, und dafs der Pflanze dafür ein Ersatz geboten werden mufs.

---

Zum Schlusse mögen die mitgeteilten Ergebnisse kurz zusammengefaßt werden. Es läßt sich danach über die Bedeutung des Milchsafts folgendes sagen: Die von vielen Autoren den Milchröhren zugeschriebene Funktion als wichtige Organe der Leitung oder Speicherung plastischer Substanzen läßt sich weder durch die anatomischen Befunde wahrscheinlich machen, noch sind bis jetzt physiologische Versuche bekannt, welche eine solche Annahme begründen könnten. Sowohl der Ausfall der Ringelungsversuche (*Ficus Carica*, *elastica*, *australis*, vgl. pag. 137 ff.) als derjenige der Hungerkulturen (im Dunkeln oder in kohlenstofffreier Atmosphäre, mit Keimpflanzen von *Euphorbien*, *Tragopogon*, *Vincetoxicum*, *Chelidonium*, siehe pag. 147 ff.) spricht vielmehr gegen eine erhebliche Beteiligung des Milchsafts an der Ernährung der Pflanze. Hiermit stehen auch die Tatsachen der Chemie in Einklang, nach welchen der Gehalt an unverwertbaren Stoffwechselprodukten (Gummi, Harze, Kautschuk, Alkaloide usw.) in den Milchsaften ein ungleich höherer ist als der an sog. Nährstoffen. Die ersteren sind keine notwendigen Abfallprodukte des Stoffwechsels, sondern sie werden unter großem Aufwand organischen Materials gebildet. Somit ist anzunehmen, daß sie von der Pflanze im Hinblick auf bestimmte Funktionen produziert werden. Es gibt nun in der Tat Belege für eine hervorragende ökologische Bedeutung des Milchsafts. So leistet er der Pflanze beim Verschließen von Wunden oft gute Dienste. Vor allem aber schützt er sie, wie experimentell gezeigt wurde, infolge des Gehaltes an giftigen, ätzenden und widrig schmeckenden Substanzen vor der Vernichtung durch Tierfraß. Die Tatsachen der vergleichenden Anatomie (Vikariieren von Sekretgängen mit Milchsaftbehältern bei den Kompositen, von Gerbstoffschläuchen, Sekrethschläuchen und Milchröhren bei den *Euphorbiaceen* u. v. a.) stehen mit dieser Auffassung in gutem Einklang (vgl. pag. 192—201). Auch dürfte der hohe Turgor in den Milchröhren, der bei den geringsten Verletzungen sofortiges Ausspritzen des Saftes bewirkt, als begünstigendes Moment in diesem Sinne mitwirken.

Es muß späteren Untersuchungen vorbehalten bleiben, die übrigen noch unbekannt Funktionen des Milchsafts, die sicher sehr mannigfaltig sind, genauer zu erforschen. Dabei werden sich vielleicht auch Anhaltspunkte dafür gewinnen lassen, wie man das Auftreten der Fermente in einigen Milchsaften zu verstehen hat. Bislang wissen wir nicht, ob diese für den Gesamtstoffwechsel der Pflanze von Bedeutung sind (womit den betreffenden Milchsaften eine physiologische Funktion zuzuschreiben wäre) oder ob ihre Wirkung auf die Milch-

röhren beschränkt ist, oder endlich, was auch nicht ganz unwahrscheinlich ist, ob sie erst in dem ausgetretenen, mit der Luft in Berührung gekommenen Milchsaft irgend welche chemische Veränderungen, die möglicherweise mit den Gerinnungserscheinungen zusammenhängen, hervorrufen. Gewiß werden sich noch viele biologisch interessante Tatsachen ergeben, aber auch die physiologische Seite der Frage ist keineswegs erschöpfend behandelt und bedarf, nachdem eine vervollkommnete Methodik einwandfreie Versuche gestatten wird, noch nach mancher Richtung einer Bearbeitung.

### Laboratoriumsnotizen.

#### ↳ Zur Demonstration positiv geotropischer Sprosse im Winter

eignet sich besonders *Bryophyllum crenatum*. Die Pflanze blüht hier meist gegen Mitte November, könnte aber durch Kultur bei niedriger Temperatur jedenfalls auch noch länger zurückgehalten werden. Im Winter stehen in botanischen Gärten zur Demonstration positiv geotropischer oberirdischer Sprosse wohl meist nur Blüten von *Cyclamen persicum* und anderen Arten zur Verfügung. Diese aber sind namentlich zur Demonstration im Hörsaal wenig geeignet. *Bryophyllum crenatum* bietet den Vorteil, daß das ganze obere Ende des vorher streng orthotropen beblätterten Sprosses sich umkrümmt, sobald die Bildung der terminalen Inflorescenz beginnt; schliesslich ist die Inflorescenz, wie die Abbildung pag. 206 zeigt, mit der Spitze gerade nach abwärts gerichtet. Durch Umlegen der Pflanze läßt sich leicht demonstrieren, daß es sich um positiven Geotropismus handelt; wenn die Blüten weiter entwickelt sind, tritt die zur Aufrichtung der Inflorescenz führende „Umstimmung“ ein.<sup>1)</sup>

1) Beiläufig bemerkt, wie verhält sich die Statolithentheorie zu solchen Fällen spontaner geotropischer Umstimmung? Sie könnte wohl verständlich machen, daß der positiv geotropische Sproß sich wieder aufrichtet, wenn dann in der Zelle nach unten sinkende Statolithen vorhanden sind. Aber wie wird er negativ geotropisch? Hilfhypothesen lassen sich auch hier geben, aber zunächst bedarf es wohl genauerer Untersuchung der Vorgänge selbst.

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1905

Band/Volume: [94](#)

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

Artikel/Article: [Über die Bedeutung des Milchsafte der Pflanzen 129-205](#)