

Beobachtungen über das Verhalten des Gerbstoffes in den Pflanzen.

Von

Dr. M. Büsgen,

Privatdozent der Botanik an der Universität Jena.

Es giebt kaum Pflanzenstoffe, über deren Funktion im Organismus die Meinungen der Botaniker trotz eifrigsten Studiums derselben so auseinander gehen, wie über die Gerbstoffe und die Rolle, welche sie im Leben der Pflanze zu spielen haben. Die reiche Litteratur des Gegenstandes ist in verschiedenen, in den letzten Jahren erschienenen Dissertationen zusammengestellt (z. B. E. WAGNER, Über das Vorkommen und die Verteilung des Gerbstoffs bei den Crassulaceen. Inaug.-Diss. Göttingen 1887), und hat erst kürzlich von G. KRAUS (Grundlinien zu einer Physiologie des Gerbstoffs. Leipzig 1889) eine zusammenfassende Besprechung gefunden, so daß hier näher auf sie nicht eingegangen zu werden braucht. Die 1862 in der botanischen Zeitung veröffentlichten Arbeiten von WIEGAND (Einige Sätze über die physiologische Bedeutung des Gerbstoffs und der Pflanzenfarbe) und SACHS (Keimungsgeschichte der Dattel) bezeichnen bereits die Gegensätze, zwischen welchen sich bis auf den heutigen Tag die Ansichten über die oben berührte Frage bewegen. Nach WIEGAND (l. c. p. 122) ist der Gerbstoff ein „wesentlicher Faktor im chemischen Prozesse des Pflanzenlebens“ als Glied in der Reihe der Kohlehydrate, auf deren Bildung und Umbildung vorzugsweise der Lebensprozeß der Pflanze beruht.

SACHS (l. c. p. 246 und 251) findet in ihm, wenigstens da, wo er bei dem Keimungsprozeß auftritt, eine Substanz, welche, einmal ausgeschieden, keine weitere Rolle im Stoffwechsel der Pflanze zu spielen hat, ohne indes über seine etwaigen Leistungen bei anderen Gelegenheiten etwas präjudizieren zu wollen.

Das Bestreben der späteren Gerbstoffforscher geht, soweit sie sich WIEGAND anschließen, dahin, die Art der Beteiligung des Gerbstoffs am Stoffwechsel festzustellen; bald soll er Respirationsmaterial sein (OSER, Sitzungsber. der Wiener Akad. math. naturw. Klasse. Bd. 72. II. 1875. p. 171), bald Baustoff, ähnlich der Stärke, bald endlich in enger Beziehung zur Eiweißbildung stehen (WESTERMAIER, Sitzber. der Kgl. preuß. Akad. T. XLIX. 1885. p. 1124).

Andererseits erkannte WARMING (Bot. Centralbl. 1883. Bd. XVI. p. 350), indem er dem Gerbstoff eine Bedeutung für die Verhinderung oder Verzögerung des Austrocknens von Pflanzenteilen zusprach, ihm eine Funktion zu, die sich mit seiner Exkretnatur vereinigen ließ. Häufig wurden auch die in ihrem Auftreten oder chemisch verschiedenen Gerbstoffe für verschiedene Leistungen in Anspruch genommen. So besonders nachdrücklich von KUTSCHER (Über die Verwendung der Gerbsäure im Stoffwechsel der Pflanze. Flora 66. Jahrg. 1883. p. 33). Er betrachtet die in bestimmten Absonderungszellen gebildete, meist eisenbläuende Gerbsäure als Exkret, welches höchstens bei der Bildung von Farbstoffen sich beteiligt und sonst mit seinen Behältern unverbraucht zu Grunde geht, während er die in den Zellen eines Meristems mehr gleichmäßig auftretenden Gerbstoffe als Glieder des Stoffwechsels, vielleicht Respirationsmaterial, ansieht.

Eine in eigentümlicher Weise vermittelnde Hypothese vertritt MÖLLER (Mitt. des naturw. Vereins für Neu-Vorpommern und Rügen in Greifswald. 1887), bis jetzt freilich ohne ausreichende Begründung, indem er wohl an den von PFEFFER (Über Aufnahme der Anilinfarben in lebende Zellen. p. 311 und 312, Unters. a. d. bot. Institut z. Tübingen. Bd. II. 2. 1886) geäußerten Gedanken anknüpft, daß die Gerbstoffe zum Teil in ihrer Eigenschaft als leicht zersetzbare Glykoside Speichermittel für Zucker in den assimilierenden Geweben und den Wanderungsbahnen der assimilierten Stoffe darstellen möchten. Nach ihm sollen die Kohlehydrate als Gerbstoffglykoside wandern, in welchen sich auf ihrer ganzen Bahn der Gerbstoff durch Reagentien nachweisen läßt. Die Hauptstütze für diese Annahme ist vorläufig die auch noch näher zu beweisende Angabe, daß der Gerbstoff nur dann und in den Zellkomplexen nachzuweisen sei, in welchen zur Zeit Kohlehydrate wandern.

Zum ersten Male tritt der Frage nach der Funktion des Gerbstoffs mit einem großen, durch makrochemische Analyse gewonnenen Thatsachenmaterial KRAUS (l. c.) gegenüber. Er kommt zu dem

Resultat, daß der Gerbstoff nach seiner Entstehung zwar wandern könne, aber nicht wieder aktiv am Stoffwechsel sich beteilige, sondern, von eventuellen Spaltungen, die er in Rinde und Holz z. B. bei der Bildung der Phlobaphene erleidet, abgesehen, als ein Endprodukt derselben liegen bleibe. Dieses Ergebnis gewinnt an Bedeutung durch die biologischen Experimente, welche STAHL vor dem Erscheinen des KRAUS'schen Werkes veröffentlichte. In seinem Buche über Pflanzen und Schnecken (Jena 1888) thut er durch Fütterungsversuche dar, daß der Gerbstoff eine ganz hervorragende Bedeutung als geradezu unentbehrliches Schutzmittel der Pflanzen gegen Thierfraß besitze und somit auch eine selbst massenhafte Produktion desselben als Exkret vollkommen verständlich sei.

Bezüglich der Entstehung unterscheidet KRAUS den nur am Lichte gebildeten, wanderungsfähigen Gerbstoff als primären von dem secundären oder autochthonen, ruhenden Gerbstoff, dessen Bildung vom Lichte unabhängig geschieht.

Die Entstehungsbedingungen des ersteren koincidieren mit denen der Kohlensäureassimilation, d. h. sein Auftreten ist an die Gegenwart von Chlorophyll und Kohlensäure geknüpft; doch kann die Kohlensäureassimilation unabhängig von der Gerbstoffproduktion stattfinden. Den autochthonen Gerbstoff konstatiert KRAUS in Vegetationspunkten und jungen Blattanlagen, in den Gerbstoffschläuchen und, vermuthungsweise, den pathologischen Produkten des Pflanzenkörpers, wie den Galläpfeln.

Die hier mitzuteilenden Untersuchungen sind meist im Sommer 1888 ausgeführt worden. Sie beschäftigen sich in der Hauptsache mit denselben Fragen, wie das KRAUS'sche Buch und hatten in manchen Punkten schon zu denselben Resultaten geführt. Trotzdem halte ich auch nach dem Erscheinen desselben ihre Veröffentlichung nicht für ganz überflüssig und zwar gerade, weil ich mich der von KRAUS in den Grundlinien so sehr verurteilten anatomischen Methode bedient habe. Außerdem sind neuerdings von REINITZER (Ber. d. deutschen bot. Ges. 1889. Bd. VII. p. 187) gegen das Verfahren von KRAUS chemische Bedenken geltend gemacht worden. Gewöhnlich injizierte ich meine Objekte unter der Luftpumpe mit Kaliumbichromat, ließ sie darin absterben und untersuchte sie dann nach sorgfältigem Auswaschen sofort, oder nach längerer Aufbewahrung in Alkohol mit dem Mikroskop.

Der Mängel dieses Verfahrens zur Gerbstoffbestimmung gegenüber der von KRAUS durchgehends angewandten makrochemischen

Analyse bin ich mir wohl bewußt. Es erlaubt nur allzu häufig keine zuverlässige, vergleichende quantitative Abschätzung von Gerbstoffmengen. Für die unten behandelten Fragen kommt jener Nachteil indes kaum in Betracht, da nur ganz handgreifliche Unterschiede in den Gerbstoffmengen berücksichtigt zu werden brauchten. Andererseits gestattet die anatomische Untersuchung manchen Fragen näher zu treten, deren Behandlung der makrochemischen Analyse sich entzieht.

Vielleicht ist es nicht überflüssig, hervorzuheben, daß mit dem Ausdruck Gerbstoff hier alles bezeichnet ist, was die bekannte Reaktion mit Kaliumbichromat giebt. Nicht in allen Fällen wurde Eisenchlorid zur Kontrolle angewandt. Die bei der erstgenannten Reaktion erhaltenen Farbtöne zeigen nicht nur die Unterschiede, welche augenscheinlich durch Verschiedenheiten in der Konzentration der fraglichen Gerbstofflösungen bedingt sind. Mitunter kam eine rötlich-violette oder gelbe Färbung zum Vorschein. Solche Fälle sind unten kenntlich gemacht. Sie weisen wieder auf die genügend bekannte Thatsache hin, daß das Wort Gerbstoff eine ganze Gruppe von Substanzen bezeichnet, deren scharfe Unterscheidung vorläufig kaum thunlich ist und für die hier verfolgten Zwecke auch einstweilen entbehrt werden kann. Es muß der Zukunft vorbehalten bleiben, zu entscheiden, wie weit die Unterschiede im physiologischen Verhalten der Gerbstoffe durch ihre chemischen Verschiedenheiten bedingt sein mögen. Der Ausgangspunkt meiner Arbeit war die Frage, ob der Gerbstoff irgendwo in der Pflanze verschwindet. Ihre Entscheidung muß allen theoretischen Betrachtungen über die Funktion desselben vorausgehen. Daran knüpften sich Beobachtungen über die Entstehung des Gerbstoffs, sein Verhältnis zur Assimilation und seine Wanderung.

I. Der sekundäre Gerbstoff in Dunkelpflanzen und dem Lichte wenig oder nicht ausgesetzten Pflanzenteilen.

Da es bis jetzt unmöglich ist, den sekundären und primären Gerbstoff chemisch oder morphologisch zu unterscheiden, so kann nur das Studium im Finstern entwickelter Pflanzen oder Pflanzenteile Aufschluß über die Entstehungsbedingungen und das weitere Verhalten des ersteren geben. An Lichtpflanzen wird es z. B. nicht immer möglich sein, einen eventuellen Verbrauch des sekundären Gerbstoffs nachzuweisen, da Hand in Hand mit einem

solchen fortwährender Ersatz durch primären Gerbstoff gehen kann.

1. Keimpflanzen. Die Untersuchung von Keimlingen ergab große Unterschiede in der Menge des sekundär sich bildenden Gerbstoffs; nur geringe Quantitäten desselben erzeugen Keimlinge von *Cucurbita pepo*, *Triticum vulgare*, *Senecio aegyptiaca* und anderen später zu erwähnenden Pflanzen, während bei der oft untersuchten *Vicia Faba* alle Teile des jungen Gewächses sich mit reichlichen Gerbstoffmengen erfüllen.

Keimlinge von *Senecio aegyptiaca* erreichten im Dunkeln eine Höhe von 1—2 cm, breiteten ihre Kotyledonen aus und stellten dann ihr Wachstum ein. Bei Behandlung der verschiedenen Altersstadien mit Kaliumbichromat ergab sich folgendes:

Bereits im Samen zeigen die Zellen der Epidermis der Kotyledonen schwachen Gerbstoffgehalt. Das im ersten Keimungsstadium aus der Samenschale hervortretende Stück des Keimlings färbt sich mit dem Reagenz anfangs ziemlich gleichmäßig hellbraun; sehr bald aber nimmt die Färbung an der Spitze des Würzelchens einerseits, an dem ganzen in der Bildung begriffenen hypokotylen Gliede andererseits etwas an Intensität zu, während die in Streckung begriffenen älteren Wurzelteile fast farblos werden. Das kurze, braune Keimstengelstück ist in diesem Stadium gegen die hellgelbe obere Partie der Wurzel scharf abgesetzt. Nun beginnt das erstere ebenfalls sich zu strecken und bald sind seine unteren Teile ebenso schwach gefärbt wie die Wurzelbasis. Weiterhin zeigen immer nur die Wurzelspitze und die den Kotyledonen angrenzende Stelle des Hypokotyls starke Gerbstoffreaktion.

Unter dem Mikroskop stellt sich heraus, daß diese Erscheinung daher rührt, daß die Epidermiszellen an den beiden dunkel gefärbten Stellen ziemlich dunkelbraune Gerbstoffniederschläge enthalten, während anderwärts ihr Inhalt kaum blaßgelbe Färbung erkennen läßt. Die Gerbstofflösung ist mit der Streckung der Zellen verdünnter geworden. Diese Verdünnung kann ihren Grund in einer Abnahme des absoluten Gerbstoffgehalts der einzelnen Zellen haben, sie kann aber auch dadurch herbeigeführt sein, daß bei der Volumzunahme der Zellen durch Wassereintritt der relative Gerbstoffgehalt der in ihnen vorhandenen Lösungen sinkt, ohne daß sie selbst Gerbstoff verlieren. Jene Volumzunahme, welche bekanntlich ganz besonders den Vakuolen zu gute kommt, ist in der That bedeutend genug, um auch eine sehr beträchtliche Abschwächung der Reaktion auf diese Weise erklären zu lassen. Beispielsweise zeigten junge

cylindrische Wurzelzellen der *Senecio* mit braunem Niederschlag Höhe und Querdurchmesser von 4 Skalenteilen eines Okularmikrometers, während ältere mit sehr schwacher Reaktion bei 5 Skalenteilen Durchmesser 57 Teile hoch waren, was ungefähr einem Volumverhältnisse von 1 : 22 entspricht. Einige Versuche mit gerbstoffdurchtränkten Fließpapierstreifen zeigten, daß schon viel geringere Verdünnungen bedeutende Intensitätsunterschiede der Kaliumbichromatreaktion ergeben. Die großen Färbungsdifferenzen zwischen den Wurzelspitzen und den älteren Wurzelteilen, welche sich dem bloßen Auge darbieten, können übrigens leicht zu einer Überschätzung der thatsächlich vorhandenen Unterschiede im Gerbstoffgehalt der einzelnen Zellen verleiten. Es ist indes hier wie in anderen Fällen zu beachten, daß bei makroskopisch starker Braunfärbung eines Pflanzenteils die Gerbstoffreaktion seiner einzelnen Zellen doch nur ganz schwach zu sein braucht, was namentlich bei Vegetationspunkten und den Epidermen junger Kotyledonen oft mit großer Deutlichkeit hervortritt.

Einen zwingenderen Beweis dafür, daß in den *Senecio*-Wurzeln höchstens sehr geringe Gerbstoffmengen verbraucht werden, liefert das Verhalten bei schwachem diffusen Licht gewachsener Wurzeln in einer Lösung von 2 Teilen Methylenblau in 500 000 Teilen Wasser. Nach zwölfstündigem Verweilen in der Flüssigkeit in diffusum Licht waren in den dicht hinter der Wurzelspitze gelegenen oberflächlichen Meristemzellen blaue Körnchen von gerbsaurem Methylenblau aufgetreten, wie sie KLERCKER (Studien über die Gerbstoffvakuolen p. 50. Bihang till K. svenska Vet. Akad. Handlingar. Band 13. Afd. III.) für die von ihm untersuchten Wurzeln beschreibt. Dieselben nehmen später noch etwas zu und bilden kurz nachdem die Streckung begonnen hat, tief blaue Aggregate, welche anfangs oft um den Zellkern gehäuft sind. Da wo die Wurzelhaarbildung beginnt, sind sie besonders auffallend, in älteren Teilen erscheinen sie blasser gefärbt, aber immer noch so, daß eine bedeutende Gerbstoffabnahme nicht stattgefunden haben kann. In den Zellen der Wurzelhaube bleibt der Gerbstoff ebenfalls erhalten. Sie zeigen nach dem Abschülfern dieselbe Reaktion mit dem Methylenblau wie vorher: blaue Vakuolen nebst einigen blauen Körnchen.

Die beschriebenen Verhältnisse blieben, soweit die Kaliumbichromatreaktion erkennen ließ, dieselben auch nachdem die Keimlinge tagelang nach Sistierung ihres Wachstums im Dunkel verweilt hatten. Weder in Wurzel und Hypokotyl noch in den

Kotyledonen war eine Gerbstoffabnahme erkennbar, welche etwa durch einen Gerbstoffverbrauch hätte können herbeigeführt worden sein.

Dasselbe Verhalten gegen Kaliumbichromat wie *Senecio* zeigten Dunkelkeimlinge von *Alchemilla arvensis* Scop., nur daß bei dieser Pflanze der Samen frei von Gerbstoff ist. Bei der Keimung tritt er bereits, wenn die Kotyledonen noch in der Samenschale stecken, in der Epidermis und Gefäßbündelscheide auf, um sich weiterhin wie bei *Senecio* zu verhalten.

Ziemlich viel Gerbstoff führen bereits im trocknen Samen *Cynoglossum officinale* L., *Asperugo procumbens* L. und *Anchusa officinalis* L. Er befindet sich hier in den Aleuronkörnern, welche sich mit Eisenchlorid blaugrün, mit Kaliumbichromat braun färben. Dieses Vorkommen kann nicht überraschen, wenn man sich daran erinnert, daß die Aleuronkörner nach den Untersuchungen von WAKKER (Bot. Zentralblatt Bd. 33. Nr. 12), und WERMINSKI (Ber. d. deutschen bot. Ges. Bd. 6. p. 199) aus den Vakuolen auskrystallisieren. Ganz naturgemäß bleibt dabei der ebenfalls in den Vakuolen vorhandene Gerbstoff mit dem Eingehen der letzteren in Verbindung mit jenen. Von den letztgenannten drei Pflanzen giebt SCHELL (Bot. Jahresbericht 1875, p. 872) an, daß ihr Gerbstoff bei der Keimung verbraucht werde; in Wirklichkeit aber verschwindet er wenigstens aus den Kotyledonen der Dunkelkeimlinge derselben ebenso wenig wie bei *Senecio* und *Alchemilla*. Lichtpflanzen verhalten sich, wie ich später zeigen werde, etwas anders. Nachdem beim Wachstum des Dunkelkeimlings Öl und Aleuron verschwunden sind, fällt Kaliumbichromat in den Zellen der Kotyledonen eine homogene, nur von einigen Vakuolen durchsetzte Masse (KLERCKER's Gerbstoffblasen) neben welcher ein grobkörniger, brauner Niederschlag auftreten kann. Auch Hypokotyl und Wurzel zeigen ähnliche Erscheinungen, wie die früher beschriebenen Pflanzen. Die Wurzelspitzen färben sich mit dem Salz tief braun, während die älteren Teile nur sehr schwach oder gar nicht reagieren. Starke Reaktion besitzen die Anlagen der Nebenwurzeln. Schon ihre ersten Anfänge werden durch Kaliumbichromat in dem sonst fast farblosen Hypokotyl als braune Punkte sichtbar gemacht. In späteren Stadien verhalten sie sich wie die Hauptwurzeln. Ob im Hypokotyl und den Wurzeln Gerbstoff verschwindet war durch die genannte Reaktion nicht sicher zu entscheiden. Ich ließ daher in Erde gewachsene junge Pflanzen von *Cynoglossum officinale* in Methylenblaulösung neue Wurzeln bilden.

Die Zellen der Wurzelhaube und der äußeren Schichten des Wurzelgewebes am Vegetationspunkt speicherten den Farbstoff; ebenso die oberflächlichen Zellen der älteren Wurzelpartien, während eine zwischenliegende Zone sich gerbstofffrei zeigte. Sie reichte von eben in die Streckung eingetretenen Zellen bis zu denen, welche die Wurzelhaarbildung begonnen hatten. Hier macht sich also ein Unterschied gegenüber den Verhältnissen in den *Senecio*-keimlingen geltend. Ähnliches findet nach einer kurzen Angabe von PFEFFER (l. c. p. 193) bei den Wurzeln von *Cucurbita pepo* L., *Triticum vulgare* VILL. und *Zea mays* L. statt. Ich habe Keimlingswurzeln von *Triticum vulgare* untersucht und kann für diese PFEFFER's Mitteilung bestätigen. Die Zellen der Wurzelspitzen der genannten Pflanze nehmen mit citrönsaurem Eisenoxydanmoniak eine schwärzlich-grüne, mit Kaliumbichromat eine bräunliche Färbung an und scheiden in sehr verdünnter Methylenblaulösung in ihren Vakuolen einen körnigen blauen Niederschlag aus, welcher nach dem vorhergehenden als Gerbstoffverbindung angesprochen werden muß. Dieser Niederschlag verschwindet sehr bald hinter dem Vegetationspunkt und noch ehe die Zellen eine bedeutendere Streckung erfahren haben. Es findet demnach hier jedenfalls eine Veränderung des Gerbstoffs statt, die seine Verbindung mit dem Methylenblau aufhebt. Ungewiß bleibt nur, ob diese Veränderung darauf hinausläuft, daß der Gerbstoff an Ort und Stelle irgendwie im Stoffwechsel verwandelt wird oder nur die Vorbedingung zu einem Transport desselben in eine jüngere Zelle bildet.

In der Wurzel von *Cucurbita pepo* tritt die Verbindung von Methylenblau mit Gerbstoff nach PFEFFER im Urmeristem und dann, durch eine farblose Zone von diesem getrennt, in bestimmten Zellen der noch wachsenden und ausgewachsenen Regionen auf, ein Verhalten, welches sich dem für *Cynoglossum* oben angegebenen anschließt. Hier würde der eventuelle Gerbstoffkonsum also in jener Intermediärzone stattfinden.

Das Wachstum der Wurzeln erfährt durch die Bindung des Gerbstoffs ihrer Spitze an das Methylenblau keine Störung. Bei allen untersuchten Pflanzen, *Senecio aegyptiaca*, *Cynoglossum officinale*, *Triticum vulgare* und *Vicia Faba* entwickelten sie sich in Farbstofflösung tagelang normal weiter, bis der Versuch abgebrochen wurde. Bei *Vicia Faba* speziell ward beobachtet, daß Bakterien sich massenhaft um die abgestossenen Wurzelhaubenzellen ansiedelten, ohne der Wurzel selbst einen erkennbaren Schaden zuzufügen. Die Pflanze demonstrierte damit, daß sie den Gerb-

stoff nicht als antiseptischen Schutz ihrer Oberflächenzellen nötig hat.

Vicia Faba zeichnet sich, wie schon oben bemerkt, durch eine auffallend reichliche Gerbstoffbildung bei der Keimung aus. Im Dunkeln ließen sich mehrere Dezimeter lange Pflanzen erziehen, welche sich mit Kaliumbichromat durchweg dunkelbraun färbten. Eine etwa vier Wochen alte Pflanze, welche eben am Gipfel abzusterben anfang, ergab in einer Achselknospe etwas unterhalb des Vegetationspunktes in der Epidermis und ihren Haaren, sowie im hypodermalen Parenchym lebhaft braunfärbung, die sich zentripetal bis zum Gefäßbündelring erstreckte. Im Mark waren nur die Zellkerne gefärbt, welche, wie schon KLERCKER (l. c. p. 16) bemerkt, gerade bei dieser Pflanze besonders gerne beim Absterben Gerbstoff speichern. In einem älteren Internodium, welches eben aus der Endknospe hervorgetreten war, fanden sich die Epidermis, die subepidermale Schicht und die Parenchymzone, welche die Gefäßbündel einschließt, stark gerbstoffhaltig. Am stärksten, schwarzbraun, färbten sich mit dem Reagens die Epidermis und die vor den Gefäßbündeln gelegenen Zellgruppen, welche später zu Bastfaserbündeln werden; im Rindenparenchym sind meist nur die Zellkerne stärker gefärbt, doch hat auch der wandständige Plasmaschlauch einen gelbbraunen Farbenton angenommen, und an den Kanten des Stengels, wo besonders starke Gefäßbündel sich finden, heben sich stärker gerbstoffhaltige Zellbrücken zwischen den braunschwarzen Hartbastinitialen und der subepidermalen Schicht hervor.

Das nächst ältere Internodium war etwa doppelt so lang und etwas über dreimal so dick als das eben besprochene, wobei die Dickenzunahme hauptsächlich auf Rechnung der Rindenzellen kommt, deren Volumina sich gegen die des jüngeren Internodiums wie 12 : 1 verhalten. Dieselben zeigen die nämliche oder noch schwächere Gerbstoffreaktion wie die des vorhergehenden Stengelgliedes, was wiederum durch die Annahme einer Verdünnung der intracellulären Lösungen bei der Zellvergrößerung erklärt werden könnte, wenn nicht auch einzelne kleiner gebliebene Rindenzellen dieselbe Reaktion wie ihre Nachbarn ergäben. Indess läßt sich nicht mit Sicherheit ein Verschwinden von Gerbstoff nachweisen und wenn ein solches vorläge, bliebe immer noch der Zweifel bestehen, ob der verschwundene Gerbstoff an Ort und Stelle verbraucht worden oder, vielleicht unter temporärer Umwandlung, in die weiter wachsende Stengelspitze gewandert sei. Demselben

Zweifel unterliegt die Deutung des Verschwindens des Gerbstoffes bei der Ausbildung der Gefäße aus den diese konstituierenden Zellen. Wir kommen darauf später zurück.

Am wenigsten merklich ist die Verminderung des Gerbstoffgehaltes der einzelnen Zellen in der Epidermis und den Hartbast-initialen. In diesen Elementen, welche von Anfang an am meisten Gerbstoff führten, war auch in dem fertig gestreckten Internodium die Reaktion so stark, daß man, für die Epidermis wenigstens, annehmen muß, daß noch während des Wachstums eine Vermehrung des Gerbstoffes stattgefunden habe. Ihre Zellen waren in dem älteren Internodium doppelt so groß als in dem jüngeren und würden noch größer gewesen sein, wenn nicht Teilungen eingetreten wären; die Intensität der Kaliumbichromatreaktion aber hat nicht in demselben Verhältnis abgenommen.

Die Hauptwurzel eines Dunkelkeimlings färbte sich mit dem Reagens vollständig dunkelbraun mit Ausnahme des noch von der Wurzelhaube bedeckten Teiles ihrer Spitze. Unter dem Mikroskop zeigt sich die ganze Wurzelrinde in jungen und alten Teilen gerbstoffreich, der Zentralcyylinder fast gerbstofffrei. Nur im Bast führt er wenig Gerbstoff. Ältere Wurzeln führen in der ganzen Rinde Gerbstoff, während derselbe im Phloem nur in geringer Menge in einigen Weichbastzellen erscheint.

Die Anlagen der Nebenwurzeln erschienen besonders gerbstoffreich und zwar müssen sie auch hier als Bildungsstätten des Gerbstoffes angesehen werden. Das sie umgebende Parenchym der Hauptwurzel zeigte keine Verminderung seines Gerbstoffgehaltes, welche etwa auf eine Auswanderung dieser Substanz aus seinen Zellen in die der Nebenwurzeln hinwies. Im Gegenteil erfährt die Umgebung der Austrittsstelle der letzteren eine Anreicherung an Gerbstoff, was wohl mit dem Zuströmen von Baustoffen in diese Gegend zusammenhängt.

Eine Ergänzung des hier mitgeteilten bieten einige Analysen von Dunkelkeimlingen unserer Pflanze, welche RULF ausgeführt hat (Über das Verhalten der Gerbsäure bei der Keimung der Pflanzen. Inaug.-Diss. Halle a. S. 1884).

RULF bestimmte den Gerbstoff der aufeinander folgenden Internodien eines 40 cm langen, im Dunkeln erwachsenen Stengels nach der LÖWENTHAL'schen maßanalytischen Methode mittelst der Reduktion von Chamäleonlösung und fand dabei folgendes: (das älteste Internodium ist mit I bezeichnet):

	I.	II.	III a.	III b.	IV a.	IV b.	IV c.	V.
Länge der Internodien . .	6 cm	7 cm	7 cm	5 cm	5 cm	5 cm	3 cm	2 cm in Streckung
Frischgewicht	0.48	0.47	0.58	0.43	0.43	0.38	0.3	0.15
Reduzierte Chamäleonlösung in Kubikcentimetern . .	2.5	2.2	2	1.5	1.1	0.9	1.2	1.1
Reduzierte Chamäleonlösung auf 1 g Frischgewicht . .	5.2	4.68	3.45	3.49	2.5	2.3	4.0	7.33

RULF schließt aus der untersten der angeführten Zahlenreihen, daß die Gerbsäure in den einzelnen Internodien mit deren Wachstum eine Verringerung erfahre; es ist aber klar, daß, wenn es sich darum handelt, festzustellen, ob Gerbstoff verschwindet, nicht die auf 1 g Frischgewicht bezogenen Chamäleonmengen berücksichtigt werden dürfen, sondern Zahlen, welche die absoluten Chamäleonquantitäten angeben. Diese zeigen im Gegenteil fast überall mehr Gerbstoff in den jedesmal älteren Internodien, ein Faktum, welches sich allerdings auf die einfachste Weise daraus erklärt, daß in den später gebildeten Stengelteilen mit der stetig geringer werdenden Zufuhr von Reservestoffen aus den Kotyledonen auch weniger Gerbstoff gebildet wird.

Eine andere Analysenreihe RULF's ist an einer jüngeren Pflanze mit einer Stengellänge von nur 2,5 cm ausgeführt. Sie ergab für den epicotylen Teil des Stengels einen Verbrauch von 5,2 ccm Chamäleonlösung. Diese Zahl gegen die 2,5 ccm Chamäleonverbrauch des ältesten Internodiums der anderen Pflanze gehalten, würde allerdings eine starke Gerbstoffverminderung anzeigen. Sie ist indes nicht beweiskräftig, da jedenfalls die ganze sehr gerbstoffreiche Endknospe mit analysiert und über die Schwankungen des Gerbstoffgehaltes von Individuum zu Individuum nichts bekannt ist.

Das Resultat der vorliegenden Beobachtungen über die Dunkelkeimlinge von *Vicia Faba* kann nach allem dahin zusammengefaßt werden, daß außer bei der Ausbildung der Gefäßbündelelemente ein Verschwinden des sekundären Gerbstoffes in Stengel und Wurzel mit Sicherheit nicht nachgewiesen werden konnte. Wir werden p. 53 u. ff. sehen, dass die im Rindenparenchym und Mark wahrgenommene Abschwächung der Gerbstoffreaktion nicht nur auf Verdünnung der in den Zellen enthaltenen Lösungen durch Wassereintritt beruht. Es findet thatsächlich ein Verschwinden von Gerb-

stoff statt, welches aber zu der Verdunkelung der Pflanze in keiner Beziehung steht.

2. Etiolierte Teile älterer Pflanzen. Beobachtungen über das Verhalten des Gerbstoffes in etiolierten Stengeln älterer, mehrjähriger Pflanzen ergaben bezüglich der Entstehung des Gerbstoffes dasselbe Resultat wie *Vicia Faba*. In allen untersuchten Fällen waren die Vegetationspunkte der terminalen oder Seitenknospen der Sitz der autochthonen Gerbstoffbildung. Allgemein blieben die allerjüngsten Zellschichten gerbstofffrei; im übrigen wechselte das Verhalten der Objekte, wie die folgenden Beispiele darthun. In keinem Falle war eine Bewegung oder ein Verschwinden des Gerbstoffes sicher nachweisbar.

Ein junger Sproß von *Cynanchum vincetoxicum* ward durch zwei übereinandergestülpte Blumentöpfe verdunkelt, als er eben die Erdoberfläche erreicht hatte. Er bildete in den jungen Blättern der Terminalknospe nur in den Epidermen, Pallisaden und dem der unteren Epidermis angrenzenden Lückenparenchym etwas Gerbstoff, der sich bei dem geringen stattfindenden Wachstum weder vermehrte noch verminderte. Etwas Gerbstoff führten auch einige ihrer ruhenden Achselknospen. Im Stengel färbten sich mit Kaliumbichromat die Milchröhren gelb, die Epidermis mit ihren Haaren ganz schwach hellbraun. In der Terminalknospe fanden sich Blütenanlagen, deren Blättchen eigentümlicherweise an ihren Spitzen Gerbstoffreaktion zeigten, die hier vielleicht dem Einflusse der anfänglichen Beleuchtung zuzuschreiben ist.

Es liegt umsoweniger Grund vor, anzunehmen, daß die erwähnten Gerbstoffmengen nicht an Ort und Stelle gebildet, sondern etwa aus dem Rhizom herbeigeleitet seien, als in dem Gewebe, welchem man die Funktion der Stoffleitung besonders gern zuschiebt, der „Leitscheide“, nur ganz schwache Gerbstoffspuren vorhanden sind.

Sicher nicht herbeigeleitet ist der sekundäre Gerbstoff etiolierter Sprosse von *Viola silvestris*, der in Epidermis, Rindenparenchym und Gefäßbündelscheide in vereinzelt, oft langgestreckten Zellen oder Zellgruppen auftritt, welche untereinander nicht in ununterbrochenem Zusammenhange stehen. Er erscheint bereits nahe am Vegetationspunkt und nimmt mit dem Wachstum der betreffenden Zellen zu. Die jüngsten derselben liefern mit dem Kaliumbichromat homogene, von einzelnen farblosen Vakuolen gleichsam angefressene braune Niederschläge, während in älteren wandständige braun gefärbte Schläuche erscheinen, die

oft von bräunlichen körnigen Bildungen begleitet sind, welche die ganzen Zelllumina opak erfüllen können.

Am vorjährigen Trieb unter Verdunkelung ausgetriebene Sprosse von *Lonicera tatarica* zeigten in dem eben in die Streckung eintretenden Sproßmeristem und den in der Entwicklung begriffenen Blättern geringe, mit dem Reagenz durch Gelb- bis Hellbraunfärbung nachweisbare Gerbstoffmengen. In älteren Teilen waren im Stengel schwach gerbstoffhaltig die Epidermis und die auf der Außenseite der Gefäßbündel verlaufenden langgestreckten weitleumigen Zellen. Im Gefäßbündelring selbst fand sich etwas Gerbstoff in den Initialzellen und parenchymatischen Elementen des Holzes. Der Befund läßt sich erklären durch die Annahme von geringer Gerbstoffneubildung im Urmeristem, im Cambium, den erwähnten extrafascikularen Schläuchen und vielleicht der Epidermis, während im übrigen Gewebe mit dem Wachstum der Gerbstoff sich verteilt, so daß er in den einzelnen Zellen nicht mehr sicher nachzuweisen ist, bei der Ausbildung der Gefäße mit dem Plasma ihrer Konstituenten verschwindet.

Etiolierte Sprosse von *Convolvulus arvensis* ließen annähernd dasselbe Verhalten erkennen, nur enthielten sie etwas mehr Gerbstoff in den jungen Epidermiszellen und den vorbezeichneten Teilen der Gefäßbündel.

3. Blätter von *Fragaria vesca* und *Potentilla alpina*, welche sich unter Lichtabschluß am Stocke entwickelt hatten, besaßen auffallend große Mengen sekundären Gerbstoffs.

Die Dunkelblätter der letztgenannten Pflanze hatten lange Stiele und Blättchen, welche, namentlich nach der Blattspitze zu, sehr klein geblieben waren. Alle färbten sich mit Kaliumbichromat tief braun, während der Stiel eine hellere, graubraune bis gelbliche Färbung annahm. Unter dem Mikroskop zeigte sich, daß die Epidermis und die darunter befindliche Zellschicht große Gerbstoffmengen enthielten. Außerdem fand er sich in Längsreihen, welche aus drei- bis viermal längeren als breiten Zellen bestehend, ohne auf dem Querschnitt regelmäßig angeordnet zu sein, die die Gefäßbündel einschließende Parenchymzone durchziehen. Ihre Glieder unterscheiden sich gestaltlich nicht von denen benachbarter gerbstofffreier Zellzüge. Weiter tritt Gerbstoff auf im Bast, den Holzzellen und endlich den Parenchymzylindern, welche innerhalb der Stärkescheiden die einzelnen Gefäßbündel umhüllen. In den Blättchen verursacht das Reagenz in beiden Epidermen und den Gefäßbündelscheiden schwarzbraune Niederschläge. Das

Mesophyll enthält bei den jüngsten, wo seine Zellen noch ganz gleichartig sind und lückenlos aneinanderschließen, keinen Gerbstoff, während ältere Blätter in zerstreuten Zellen starke, in der Pallisadenschicht geringe Reaktion zeigen.

WESTERMAIER (Sitzber. d. Kgl. preuss. Akad. 1887. I. p. 130) fand dieselben Verhältnisse bei etioliierten Blättern von *Poterium Sanguisorba* L. und äußerte darauf hin, daß die hellere Farbe der Gerbstoffreaktion im Blattstiel daher rühre, daß während dessen Längsstreckung Gerbstoff in ihm verbraucht worden sei. Tatsächlich liegen indes für eine derartige Annahme ernstliche Gründe nicht vor. Im Parenchym eines sehr jungen, etwa 1 cm langen Blattstieles zeigen die gerbstoffführenden Zellen nach Behandlung mit Kaliumbichromat, wie die früher beschriebenen Gerbstoffzellen von *Viola silvestris*, an Stelle des Plasmaschlauches eine spröde hellbraune Masse, die wie Glas mit scharfen Zacken bricht. Ihr können innen bis zu mehr oder weniger vollständiger Erfüllung des Zelllumens bräunliche Körneraggregate aufgelagert sein, oder ersteres wird von einem sehr feinen gelben Gerinsel eingenommen. Auch Körneraggregate ohne jene spröde wandständige Masse kommen nicht selten vor, besonders in den Zellen der Gefäßbündelscheide und des Holzes.

Auf die vielfache Länge der vorigen im Dunkeln erwachsene Blattstiele besitzen im Innern ungefähr dieselbe Verteilung und relative Menge des Gerbstoffs in den einzelnen Zellen, trotz beträchtlicher Volumzunahme der letzteren. In ihnen hat also eher Gerbstoffzunahme als Abnahme stattgehabt. Nur die Epidermis erscheint heller gefärbt, als an dem jüngeren Blattstiele. Ihre Zellen haben aber auch mindestens ums Doppelte zugenommen und die in ihnen enthaltenen Niederschlagsgerinnsel sind dementsprechend weniger dicht geworden; selbst ohne das würde das Auseinanderrücken der Zellgrenzen mit den wandständigen Niederschlagsmassen die Färbung der älteren Epidermis heller erscheinen lassen als die der jüngeren. Nichts berechtigt uns somit, von einem Gerbstoffverbrauch während des Wachstums der in Rede stehenden Blattstiele zu reden.

In frühester Jugend verdunkelte Blätter von *Fragaria vesca* brachten gut entwickelte, wenn auch kleine und nicht völlig entfaltete Spreiten hervor, welche einen reichlichen Gerbstoffgehalt in beiden Epidermen, ein- bis zweischichtigen Gefäßbündelscheiden und zerstreuten Zellen des übrigen Parenchyms in der Umgebung der Gefäßbündel zeigten. Im Inneren der letzteren erwiesen sich

viele parenchymatische Elemente des Bastes und Holzes gerbstoffhaltig. Das Mesophyll führte, abgesehen von den erwähnten Scheiden, keinen deutlich nachweisbaren Gerbstoff; auch die wenig ausgezeichneten Pallisaden waren gerbstoffleer.

Hervorzuheben ist, daß in der Epidermis nicht alle Zellen Gerbstoff führten, sondern nur ein- oder mehrzählige Zellgruppen, welche oft zu längeren Zickzackreihen angeordnet waren. In den zwischen ihnen liegenden Zellen trat Gerbstoff erst unter Einwirkung des Lichtes auf.

4. Weitere Angaben über das Auftreten sekundären Gerbstoffs bei etiolierten Pflanzen machen KUTSCHER (Flora 1883. Nr. 3 und 4), WESTERMAIER (Sitzber. d. Kgl. preuß. Akad. 1887. I. p. 127) und KRAUS (l. c. p. 58).

Der erstgenannte konstatiert, daß bei *Ricinus sanguineus* und *Phaseolus multiflorus* in den besonderen Zellreihen, welche hier den Gerbstoff führen, derselbe im Dunkeln sich ebenso bildet wie im Licht und während des Wachstums nicht abnimmt. Zu diesen Fällen, welche sich dem oben über *Viola silvestris* und *Potentilla alpina* mitgeteilten anschließen, gehört die Beobachtung von KRAUS, daß bei völlig etioliertem *Philodendron hastaeifolium* in allen Schläuchen der Gefäßbündel Gerbstoff vorhanden war.

Nach demselben Forscher findet sich in völlig etiolierten Blättern von *Quercus spec.* und *Gloxinia spec.* in dem unvollkommen ausgebildeten Pallisaden- und Schwammparenchym Gerbstoff und wird am etiolierten Materiale das im Dunkel erwachsene Mark und primäre Rindenparenchym gerbstoffhaltig.

WESTERMAIER (l. c.) fand, daß im Dunkeln ausgetriebene Knospen eines Zweiges von *Mespilus germanica* nur schwache Gerbstoffreaktion in beiden Epidermen, den Scheiden und der Umgebung der Gefäßbündel zeigten; im Pallisadengewebe teils spärliche teils gar keine. Die Nerven färbten sich mit Kaliumbichromat braun, das zwischenliegende Gewebe gelb.

5. Den bisher mitgeteilten Beobachtungen über die Bildung sekundären Gerbstoffs in den Wurzeln von Dunkelkeimlingen können andere auf Teile nicht verdunkelter Pflanzen bezügliche angeschlossen werden, bei welchen mit Sicherheit oder größter Wahrscheinlichkeit sich annehmen läßt, daß der in Frage kommende Gerbstoff autochthon sei. Das ist z. B. der Fall für Rhizom und Wurzeln von *Rumex spec.*, welche von allen Teilen der Pflanze allein beträchtliche Mengen von Gerbstoff führen, der außerdem fast nur noch in den Blüten, speziell den Antheren, vorkommt.

Der Stengel besitzt nur sehr wenig Gerbstoff in einem Ring von Zellen, der sich durch den Weichbast zieht und das interfascikuläre Parenchym durchsetzt; die Blätter sind gerbstofffrei.

Ferner gehören hierher die von KRAUS (l. c.) angeführten Beispiele, nach welchen in Rhizomen beim Erwachen der Vegetation im Frühjahr der Gerbstoff zunimmt.

Sodann dürfen herangezogen werden die von HORN an einigen Compositen gemachten Beobachtungen (Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungs- und Lebensgeschichte des Plasmakörpers einiger Compositen. Inaug.-Diss. Göttingen 1888), als Beispiele für das Auftreten des sekundären Gerbstoffs an Stengelvegetationspunkten. Die von mir bestätigten und erweiterten Untersuchungen sind meist an Seitenknospen ausgeführt, welche durch ihre Deckblätter und ihre eigenen Blätter vor Lichtzutritt genügend geschützt waren. Sie ergaben allgemein im Stengel ein Auftreten von Gerbstoff etwas hinter dem Vegetationspunkt in den noch nicht gestreckten und differenzierten Zellen des ganzen Querschnitts. Die Gefäßbündelinitialen durchziehen entweder von Anfang an gerbstofffrei diese Zellschicht oder ihre innerhalb der letzteren gelegene Partie bildet sich aus unter einem Verschwinden des Gerbstoffs aus vorher gerbstoffhaltigen Zellen. Den letzteren Vorgang konnte ich leicht an Blättern von *Chondrilla juncea* beobachten. Dieselben haben lanzettliche Gestalt und sind von einem starken Mittelnerv mit diesem fast parallelen schwächeren Seitenerven durchzogen. Der Querschnitt der jüngsten Blätter ist fast halbmondförmig. Erst nachdem die Ausbildung des Mittelnerves schon ziemlich weit gediehen ist, entstehen zu dessen beiden Seiten die weiteren Spreitenteile, welche auf dem Querschnitt zwischen den beiden Epidermen senkrecht zu diesen gestreckte gerbstoffreiche Zellen und die Querschnitte verschieden alter Gefäßbündel zeigen. Die Anlagen der letzteren erscheinen in den Präparaten als gefächerte Parenchymzellen. Anfangs führen alle Fächer Gerbstoff; dann verschwindet derselbe in dem Teil des jungen Bündels, welcher die Bastinitialen enthält. Später, mit der weiteren Ausbildung schwindet er auch aus den gefäßbildenden Xylempartien. Die Gerbstoffverteilung, welche sich in größerer Entfernung vom Vegetationspunkte herausbildet, wird später besprochen werden.

Bei den HORN'schen Pflanzen ist eine Zuleitung des Gerbstoffes aus älteren Pflanzenteilen nach den Vegetationspunkten immerhin nicht mit Sicherheit auszuschließen, da von diesen zu

jenen zusammenhängende gerbstoffführende Zellzüge verlaufen; wohl aber ist dies der Fall bei *Rosa* und Crassulaceen. Bei diesen Pflanzen tritt der Gerbstoff am Vegetationspunkt wie bei *Viola silvestris* (s. o.) in isolierten Zellen oder Zellgruppen auf. Dasselbe gilt nach PETZOLD (Verteilung des Gerbstoffs in den Zweigen und Blättern unserer Holzgewächse. Inaug.-Diss. Halle a. S. 1876) für *Mespilus oxyacantha* und *Cornus sanguinea*.

Auch der Gerbstoff der jugendlichen Blättchen und der von ihnen erzeugten Haare darf als primärer angesprochen werden. Namentlich die letzteren lassen oft deutlich erkennen, daß er jedenfalls nicht als solcher von außen zugeführt wird, da er nicht selten in ihren Köpfchenzellen zuerst oder ausschließlich auftritt. In den jüngsten Blättchen im Dunkeln getriebener Sprosse von *Ribes alpinum* L. erschien er in Zellen der Umgebung des späteren Mittelnerven, besonders in der Nähe des Blattgrundes. Gleichzeitig aber kam er auch an anderen Stellen der Blattoberfläche in untereinander isolierten Zellen und Zellgruppen zum Vorschein.

WESTERMAIER (l. c. 1887. I. p. 131) fand die jugendlichen (meristematischen) Blattanlagen von *Ribes nigrum* L. in ihren oberen Teilen frei von Gerbstoff, während in ihren basalen Partien gerbstoffarme Zellen sich befanden, die ihrerseits schließlich in die tanninreichen Gewebe des Stammes hineinführten. Er deutet diese Erscheinung dahin, daß der Gerbstoff den jungen Blattanlagen zuströme und dort verbraucht werde. Nach dem Vorhergehenden aber ist diese Deutung gewiß die am wenigsten berechnigte, wenn gleich gegenwärtig kein sicherer Beweis gegen sie erbracht werden kann.

Anhangsweise mag hier noch des pathologischen Gerbstoffs gedacht werden. Über die näheren Bedingungen seiner Entstehung liegen meines Wissens besondere Untersuchungen nicht vor. KRAUS hält ihn für sekundär.

Als allgemeinstes Resultat des Vorstehenden können folgende Sätze hingestellt werden. Die Bildung sekundären Gerbstoffs in größeren oder kleineren Quantitäten findet bei Vertretern der verschiedensten Pflanzenfamilien, bei einjährigen und mehrjährigen Gewächsen statt. Die Entstehung desselben beginnt in meristematischen Geweben (Urmeristem und Cambium) und kann entweder fort dauern bis die betreffenden Zellen ihr Wachstum einstellen (*Vicia Faba* p. 10) oder schon früher aufhören. Im letzteren

Fälle tritt in den Zellen mit dem fortschreitenden Wachstum eine Verdünnung der in ihnen enthaltenen Gerbstofflösungen durch Wasseraufnahme ein: So z. B. in den Wurzeln von *Senecio aegyptiaca*. Ein Verschwinden unzweifelhaft als sekundär nachgewiesenen Gerbstoffs ist sicher beobachtet hinter den Vegetationspunkten andrer Wurzeln und in den Initialzellen von Gefäßbündeln. Andere Fälle werden später noch mitgeteilt werden. In Zellen, deren ursprünglicher Gerbstoff während des Wachstums verschwunden ist, kann neuer sekundärer Gerbstoff auftreten (*Cynoglossum*). Bewegungen des sekundären Gerbstoffs sind bisher nicht konstatiert.

II. Auftreten des primären Gerbstoffs.

Dem sekundären Gerbstoff, welcher ohne Einwirkung des Lichtes entsteht, ist von KRAUS der unter dem Einfluß des Lichtes sich bildende als primärer Gerbstoff gegenübergestellt worden¹⁾. Es versteht sich von selbst, daß mit dieser Unterscheidung keine chemischen Differenzen zwischen beiden Gerbstoffen behauptet werden sollen.

Das Vorkommen des primären Gerbstoffs ist von dem des sekundären insofern verschieden, als er in Zellen auftreten kann, welche keinen sekundären Gerbstoff bilden. Im übrigen schließen sich beide durchaus nicht aus. Der primäre Gerbstoff erscheint meist in Zellen, welche schon sekundären besitzen, ihren Gesamtgehalt an Gerbstoff steigend.

1. Dies ist z. B. der Fall in den gerbstoffführenden Zellen von *Viola silvestris*. In etiolierten Sprossen geben dieselben mit Kaliumbichromat hellbraune, in Lichtsprossen tiefbraune Reaktion. In etiolierten Blättern kann ebenfalls, wie auch KRAUS (l. c. p. 58) angiebt, z. B. in den Pallisaden sekundärer Gerbstoff vorhanden sein, wo später im Lichte neuer primärer hinzugebildet wird.

Bekannt genug ist, daß der Gerbstoff vieler Epidermen sehr deutlich vom Lichte abhängt. Darauf hin weist schon die Rotfärbung vieler Äste auf der Lichtseite, welche mit stärkerem Gerb-

1) KRAUS hat die Ausdrücke sekundär und primär leider in anderem Sinne gebraucht als SCHIMPER in seiner Arbeit über das Kalkoxalat. SCHIMPER nennt bekanntlich das in den noch in der Entwicklung begriffenen Blättern unabhängig vom Licht gebildete Kalkoxalat primär, das im ausgewachsenen Blatte am Lichte entstehende sekundär. Ich folge dem Sprachgebrauche von KRAUS, um in der Terminologie des Gerbstoffs selbst wenigstens die Gleichmäßigkeit zu wahren.

stoffgehalt verknüpft ist. Ferner sind bei Keimlingen die Epidermen des hypocotylen Gliedes häufig farblos und gerbstofffrei oder gerbstoffarm, soweit sie unter der Erde im Dunkel gesteckt haben, während ihr oberirdischer, dem Lichte ausgesetzter Teil sich rötet und reichlich Gerbstoff enthält.

Aber auch der Gerbstoffgehalt tieferer Gewebsschichten wird vom Lichte beeinflusst. Ein Keimling von *Galeopsis ochroleuca* führt unter normalen Verhältnissen ziemlich viel Gerbstoff in der Epidermis und Gefäßbündelscheide der oberirdischen Partie seines hypocotylen Gliedes. Einige Tage verdunkelt, während welcher Zeit sich die ersten Laubblättchen entfalteten, gab er nur in der am Lichte gewachsenen Strecke des Hypocotyls starke Gerbstoffreaktion; sowohl der untere von Erde bedeckte Teil desselben als sein während der Verdunkelung oben neu entwickeltes Stück waren sowohl in der Epidermis als der Leitscheide fast gerbstofffrei. Dieser Befund ist von weitergehender Bedeutung. Er lehrt, daß in der Gefäßbündelscheide Gerbstoff vorhanden sein kann, der sich weder nach unten noch oben verschiebt und bei Wachstum im Dunkeln nicht verbraucht wird, d. h. sich wie ein Exkret verhält. Das so verbreitete Vorkommen des Gerbstoffs in der Leitscheide war ein wesentlicher Grund dafür, ihm eine wichtige Rolle im Stoffwechsel der Pflanze zuzuschreiben, da man sich sagte, daß die wichtigste Bahn der Stoffwanderung kein passender Ort für die massenhafte Ablagerung eines Exkrets sein könne. Auf Grund der obigen Beobachtung muß indes als feststehend angenommen werden, daß jene Scheide, unbeschadet sonstiger Funktionen, eine Speicherungsstätte ruhenden Gerbstoffs sein könne. Auch die Stärke der Gefäßbündelscheiden befindet sich, häufig wenigstens, nicht auf der Wanderung, sondern ist dort als Reservestoff abgelagert, um später bei der Ausbildung des Gefäßbündels an Ort und Stelle Verwendung zu finden (vgl. HEINE, Berichte d. deutschen bot. Ges. III. 1885. p. 189). Eine derartige Verwendung ist für den Gerbstoff freilich nicht erwiesen, aber er könnte z. B., wenn es erlaubt ist, eine unerwiesene Vermutung zu äußern, auch an dem in Rede stehenden Platze die Rolle eines Schutzsekretes spielen, wie der epidermale Gerbstoff. Unter dieser Voraussetzung würde die Pflanze mit einem doppelten Schutzwall umgeben sein. Nach Vernichtung des äußeren, der gerbstoffführenden Epidermis- und Rindenparenchymzellen, bliebe den Angreifern immer noch der die einzelnen Gefäßbündel umgebende, eine chemische Schutzscheide, zu nehmen, ehe der über der verletzten Stelle befindliche

Teil der betreffenden Pflanze dem Verderben anheimfiele. Bei aller sonstigen Schädigung könnte sie so wenigstens Zeit behalten, ihre Samen zu reifen.

Keimlinge, welche den erwähnten Unterschied im Gerbstoffgehalt des oberirdischen und dem des unterirdischen Teiles des hypocotylen Gliedes zeigen (*Galeopsis*, *Fumaria*), sprechen auch gegen die früher angeführte Hypothese MÖLLER's, wonach die Gerbstoffe als Vehikel der Kohlehydrate dienen. In den Keimlingen findet sicher ein Wandern der Assimilate aus den Kotyledonen in die Wurzeln statt, wobei die gerbstoffarme Stelle des Hypocotyls passiert werden muß. Wenn aber die Kohlehydrate als Gerbstoffverbindungen wanderten, wäre nicht einzusehen, warum an den bezeichneten Stellen die auf der Wanderung begriffene Substanz plötzlich eine andere sein soll.

Den mitgeteilten Beobachtungen an Keimlingen schließen sich solche an etioliierten älteren Sprossen an.

Unter Verdunkelung am Stock bis zu ca. 1,5 dem Länge herangewachsene Triebe von *Lonicera tatarica* L. wurden an mehreren Stellen mit ungefähr 1 cm breiten, undurchsichtigen Papierringen umwickelt, abgeschnitten und in Wassergläsern an ein sonniges Fenster gestellt. Nach einigen Tagen waren die nicht umwickelten Teile ergrünt und an der dem Fenster zugewandten Seite rot geworden. Sie enthielten in Epidermis, Rindenparenchym und Cambium Gerbstoff, der sich mit Eisenchlorid tief schwarz färbt.

In den umwickelten Teilen trat kein Gerbstoff auf.

Erwähnenswert ist, daß auch der Gerbstoffgehalt der auf dem Querschnitt besonders in die Augen fallenden weithumigen Elemente auf der Außenseite der Gefäßbündel — es sind lange Schläuche und zu Längsreihen angeordnete kürzere Zellen — vom Lichte abhängt. Sie liefern in Lichtsprossen heller bis dunkler braun gefärbte homogene Niederschläge, in etioliierten Trieben nur sehr schwache Reaktion. In einem Falle waren sie auch bei dem Ergrünen noch gerbstoffarm oder leer geblieben, als die übrigen der Speicherung fähigen Zellen sich bereits gefüllt hatten.

Bei *Cynanchum vincetoxicum* R. Br. wird Gerbstoff im Licht in denselben Zellen gebildet, in welchen er im Dunkel sekundär auftritt. Lichtsprosse unterscheiden sich daher von etioliierten dadurch, daß bei jenen auch alle die Zellen reichliche Gerbstoffreaktion zeigen, welche bei den letzteren nur schwache Reaktion

mit Kaliumbichromat geben. Es sind das hier die Epidermis mit den subepidermalen Schichten des Rindenparenchyms und die Haare.

Dasselbe gilt für *Convolvulus arvensis* L. Auffallend ist das Verhalten in der Sonne und im tiefen Schatten im Innern eines Brennesselbusches gewachsener Sprosse von *Cuscuta europaea* L. Die letzteren zeigen mit Kaliumbichromat folgende Reaktionen: am Vegetationspunkt färbt sich das Dermatogen homogen gelb. Drei bis vier darunter liegende Schichten führen keinen oder nur sehr wenig Gerbstoff. Die weiter folgenden zentralen Zellschichten sind gerbstoffreich. Sehr bald treten in ihnen neben homogener Gelbfärbung anfangs kleinere, dann größere tiefbraune Kugeln auf. Weiter abwärts im Stengel weist die zentrale gerbstoffreiche Zellmasse farblose Ausbuchtungen auf, in welchen sich die ersten Gefäße bilden. Gleichzeitig erscheinen, zu einem extrafascicularen Ring geordnet, die sehr gerbstoffreichen Milchschaftschläuche, in welchen der Niederschlag wesentlich in Kugelaggregaten oder auch größeren, dunkelbraunen, kompakten Massen auftritt. Die in dieser Region nicht unbedeutende Reaktion des Rindenparenchyms nimmt abwärts im Stengel etwas ab. Seine Zellen wachsen stark und besitzen schließlich nur noch einen dünnen plasmatischen Wandbeleg, der sich mit dem Reagens gelb färbt. Eine mittlere Zone desselben stirbt ganz ab und wird zusammengepreßt. Lebhaftere Gerbstoffreaktion besitzt im älteren Stengel nur die Epidermis und das Mark, letzteres als diffuse helle Braunfärbung mit tiefer gefärbten Kugelaggregaten. Die Gefäßbündel sind mit Ausnahme des schwach gerbstoffhaltigen Weichbasts gerbstofffrei ¹⁾. Ein anderes, vielleicht stärker beschattet gewesenes Stengelstück enthielt überall viel weniger Gerbstoff.

Ein Sonnensproß gab überall viel bedeutendere Gerbstoffreaktion als beide Schattensprosse, namentlich auch im Mark; doch war auch bei ihm das ältere Rindenparenchym mit Ausnahme der subepidermalen Schicht fast oder ganz gerbstofffrei. Auch bei anderen Pflanzen zeigen die mittleren Rindenparenchymschichten in ihrem Verhalten Analogien mit dem Mark. Beide können ihren plasmatischen Inhalt bis auf Spuren verlieren und selbst absterben, während das subepidermale Parenchym und das der unmittelbaren Umgebung der Gefäßbündel lebendig bleiben.

1) In einem Gefäßteil zeigten die Membranen schwache Gerbstoffreaktion, eine Erscheinung, die wohl auf Verschiebung des Gerbstoffs beim Absterben der Zelle zurückzuführen ist.

2. Blätter. Sehr deutlich ist die Bildung des primären Gerbstoffs in Laubblättern. Beispiele dafür sind von WESTERMAIER und KRAUS aufgeführt worden, denen ich die folgenden anreihe.

Blätter der Pyramideneiche zeigten sich in den Epidermen ziemlich gerbstoffarm. Nur die länglichen, über den Nerven hinziehenden Zellen enthielten größere Gerbstoffmengen. Reicher fand ich die Zellen des Holzteils der Nerven, den Weichbast, zerstreute Elemente des Hartbasts und besonders die Grenzzone zwischen Holz und Bast. Die größte Menge dieses Gerbstoffs scheint sekundär zu sein; bezüglich ihrer ergab sich kein merklicher Unterschied zwischen Sonnen- und Schattenblättern. Ein solcher trat dagegen hervor in dem chlorophyllhaltigen Blattgewebe. Während im Schattenblatt die chlorophyllführenden Zellen teils gerbstofffrei waren, teils geringe Gerbstoffmengen führten, lieferten die Pallisaden des Sonnenblatts namentlich an ihrem oberen Ende bei Behandlung mit dem Reagens einen feinkörnigen, braunen Niederschlag, und auch das übrige Mesophyll enthielt bedeutend mehr Gerbstoff als das des Schattenblatts. Die geringste Gerbstoffzunahme ließ die am wenigsten intensiv beleuchtete, der unteren Epidermis angrenzende Lückenparenchymschicht erkennen.

Sonnenblätter und Schattenblätter von *Cynanchum vincetoxicum* R. Br. zeigen untereinander übereinstimmende Gerbstoffverteilung, aber ebenfalls bedeutende quantitative Unterschiede. Sie führen den Gerbstoff fast nur in den beiden Epidermen und den brückenartig die Blattoberseite mit dem Mittelnerv verbindenden Zellen. Die Epidermis der Blattoberseite der Sonnenblätter färbt sich dunkler als die der Unterseite. Ihre Zellinhalte werden homogen braun und enthalten noch außerdem körnige, braune Massen. Die sehr langgestreckten Pallisaden, Lückenparenchym und Gefäßbündelscheide erwiesen sich als nahezu gerbstofffrei. Die erstgenannten zeigen höchstens an ihrem oberen Ende schwache Spuren einer Gerbstoffreaktion. Im Gefäßbündel finden sich nur einzelne etwas Gerbstoff führende Elemente. Die erwähnten Gerbstoffbrücken zwischen Epidermis und Gefäßbündel des Mittelnervs können nicht wohl als Wege der Querleitung des Gerbstoffs aus ersterer in letzteres angesehen werden, denn wenn dem so wäre, so sollte man erwarten, im Gefäßbündel selbst eine der in der „Brücke“ enthaltenen einigermaßen entsprechende Gerbstoffmenge zu finden, was hier nicht der Fall ist. Außerdem leiten die Brückenzellen nicht zu den gerbstoffführenden Zellen des Gefäß-

bündels und seiner Umgebung hin. Die letzteren erscheinen auf dem Querschnitt ganz isoliert inmitten gerbstofffreier Elemente.

Auch Schattenblätter von *Forsythia suspensa* und *Sambucus nigra* enthielten viel weniger Gerbstoff als Sonnenblätter. Das grüne Blattgewebe zeigte sich bei *Sambucus* nur im Sonnenblatte gerbstoffhaltig und auch da nicht besonders stark (helle Braunfärbung), während die Epidermis des Sonnenblattes rotbraun, die des Schattenblattes kaum bräunlich wurde.

Die oben citierten Angaben von KRAUS beziehen sich auf etwa ein Dutzend den verschiedensten Familien angehörige Dicotylen, bei welchen die makrochemische Analyse in Sonnenblättern zweibis viermal so viel Gerbstoff als in Schattenblättern ergab.

III. Über den Zusammenhang der primären Gerbstoffbildung mit dem Chlorophyll.

KRAUS sprach 1884 (Abh. d. naturw. Ges. in Halle) den Satz aus, daß die Erzeugung des Gerbstoffs mit dem Licht in näherer Beziehung stehe, daß sie aber mit dem Chlorophyll direkt nichts zu thun habe. 1887 führte WESTERMAIER gegen diese Ansicht die Beobachtung auf, daß bei panachierten Blättern von Hortensien und Fuchsien die Pallisadenzellen der lebhaft grünen Blattstellen mehr Gerbstoff führten als die der weißen Partien, worauf 1888 KRAUS in den Grundlinien genauer nachwies, daß die Bedingungen der Entstehung des primären Gerbstoffs mit denen der Kohlenstoffassimilation in vielen Punkten übereinstimmten, aber doch nicht völlig mit ihnen zusammenfielen. Er fand, daß nicht grüne Blätter an sich ärmer an Gerbstoff sind als grüne und auch keinen primären Gerbstoff zu erzeugen vermögen. Weiter stellte er fest, daß in kohlensäurefreier Luft mit der Bildung der Kohlehydrate auch die des Gerbstoffs unterbleibt. Andererseits aber konnte er auch zeigen, daß Kohlenstoffassimilation ohne Gerbstoffbildung statthaben könne, und zwar bei Pflanzen, welche sonst primärer Gerbstoffbildung fähig sind. Isolierte Blätter von Eichen, *Megasea ciliata*, *Rhododendron*, *Vitis* u. a. können bei mäßiger Beleuchtung an Trockengewicht zunehmen, ohne daß ihr Gerbstoffgehalt steigt. Endlich kommt KRAUS zu dem Schlusse, daß die Gerbstoffbildung im Blatte mit einem Prozeß zusammenhänge, der neben der Kohlenstoffassimilation hergehe und vielleicht auf dem Wege zur Bildung der Eiweißstoffe zu suchen sei.

Meine eignen Beobachtungen sind geeignet, diese Ergebnisse

zu erweitern, weisen aber auf einen anderen Zusammenhang der Gerbstoffbildung mit der Kohlenstoffassimilation hin.

1. Bildung des Gerbstoffs aus Traubenzucker. Ich ging von der Ansicht aus, daß jener Zusammenhang vielleicht derart sein möchte, daß die Kohlenstoffassimilation die Substanzen liefere, aus welchen der Gerbstoff gebildet werde. Um diese Meinung zu stützen, mußte zuerst nachgewiesen werden, daß die Pflanze imstande sei, aus Kohlehydraten Gerbstoff zu erzeugen. Ein solcher Vorgang ist mit großer Wahrscheinlichkeit da anzunehmen, wo bei der Keimung stärkereicher Samen große Gerbstoffmengen gebildet werden, wie bei *Vicia Faba*, und ich hoffte hier an Keimpflanzen anatomische Belege dafür zu finden. An den Übergangsstellen zwischen noch stärkereichen und schon entleerten Zellen an der Basis der Kotyledonen waren indes keine Bilder zu finden, welche einen direkten Zusammenhang zwischen Stärkekörnern und Gerbstofflösung demonstriert hätten. Das ziemlich plötzliche Auftreten großer Gerbstofftropfen ohne räumliche Beziehung zu ersteren weist vielmehr darauf hin, daß die aus der Stärke entstandene Zuckerlösung die Muttersubstanz des Gerbstoffs sei.

Auch die von MÖLLER (Mitt. des naturw. Vereins f. Neu-Vorpommern und Rügen in Greifswald. 1887) mitgeteilten Beobachtungen an Blättern von *Ampelopsis hederacea* zeigen eine Bildung von Gerbstoff aus Zucker. Möglichst gleiche Blätter oder verschiedene Teilblättchen desselben Blattes wurden von ihm am Abend abgeschnitten und gleich, resp. am nächsten Morgen oder nach mehrtägigem Stehen in Wasser bei dem normalen Wechsel von Licht und Dunkel, resp. im Dunkelkasten untersucht. Die am Abend sofort untersuchten Objekte und die bei normaler Beleuchtung gehaltenen zeigten einen geringeren Gerbstoff- und gleichzeitig größeren Zucker- und Stärkegehalt als die am Morgen nach dem Abschneiden, resp. nach mehrtägigem Aufenthalt im Dunkelkasten geprüften. Durch derartige Beobachtungen war die Entstehung des Gerbstoffs aus Zucker indirekt dargethan. Trotzdem blieb bei der Komplikation der in der Pflanze sich abspielenden Prozesse ein direkter Beweis wünschenswert, und einen solchen suchte ich in ähnlicher Weise zu führen, wie er früher für die Bildung der Stärke aus Zucker geführt worden ist (J. BOEHM, Über Stärkebildung aus Zucker. Bot. Ztg. 1883. p. 33. A. MEYER, ib. 1886).

Leider ist es nicht möglich, von gerbstoffbildenden Pflanzen

ebenso leicht Blätter gerbstofffrei zu machen, wie man sich stärkerfreie Blätter verschaffen kann. Durch Verdunkelung ließ sich keine anatomisch mit genügender Sicherheit nachweisbare Gerbstoffabnahme in Blättern der verschiedensten Pflanzen erzielen, dagegen erwiesen sich Schattenblätter als passende Objekte für die anzustellenden Versuche. Die Gerbstoffzunahme, deren sie unter geeigneten Umständen fähig sind, ist groß genug, um sich optisch nachweisen zu lassen.

Teile von Schattenblättern verschiedener Pflanzen wurden mit der Oberseite auf eine 10 %-ige Traubenzuckerlösung gelegt, nachdem die Hauptnerven an verschiedenen Stellen durchschnitten und größere schmale Stücke der Blattränder abgetrennt worden waren, um der Lösung das Eindringen zu erleichtern. Stücke derselben Blätter kamen gleichzeitig in der nämlichen Weise auf Wasser zu liegen, um später als Kontrolle zu dienen. Diese Vorsichtsmaßregel war nötig, weil manche Blätter nach dem Abschneiden noch im Dunkeln ihren Gerbstoffgehalt etwas vergrößern können (vgl. MÖLLER, l. c.). Das Ergebnis der Versuche war bei vier- bis sechstägigem Aufenthalt der Blätter auf den Flüssigkeiten — es versteht sich von selbst, daß diese im dunklen Raume standen — eine starke Zunahme des Gerbstoffgehalts besonders im Parenchym der Hauptnerven und ihrer Umgebung und im grünen Blattgewebe. Mitunter war, namentlich wenn die betreffenden Blattstücke gegen das Licht gehalten wurden, zu sehen, wie die stärkere Reaktion sich von den Nerven und den Schnittflächen aus nach den zwischenliegenden Blattteilen verbreitete. Daß es sich hier nicht etwa um eine Bildung von pathologischen Produkten handelte, wie bei den unten zu besprechenden Ringelungsversuchen, geht daraus hervor, daß die Schnittflächen der auf Wasser gelegenen Blattstücke keine stärkere Reaktion zeigten als andere Partien, und daß die fraglichen Zellen keinerlei Krankheitserscheinungen aufwiesen. Stellen, an welchen die Membranen gefärbt und die Gefäße mit braunen Substanzen erfüllt waren, wurden nicht zur Beurteilung verwandt. Jene Verstärkung der Reaktion an den bezeichneten Stellen zeigt die Wege an, auf welchen die Traubenzuckerlösung eingedrungen ist und die stärkste Gerbstoffbildung veranlaßt hat.

Darstellung der Versuchsergebnisse im einzelnen.

Spiraea opulifolia L.

Stücke von vier Schattenblättern lagen vom 20.—28. Juni auf Wasser resp. Traubenzuckerlösung. Die ersteren Stücke färbten sich

nach Beendigung des Versuchs mit Kaliumbichromatlösung gleichmäßig hellbraun, im durchfallenden Licht grünlich. Die Inhalte der Epidermiszellen, der zwischen den Gefäßplatten verlaufenden Elemente des Gefäßteils des Hauptnerven, viele Zellen des Siebteils und des den Nerven umgebenden Parenchyms färben sich hellbraun. In den oberen Enden der Pallisaden und in den übrigen Mesophyllzellen finden sich kleine braune Körnchen einzeln oder in weniggliedrigen Aggregaten.

Die auf Traubenzucker gelegenen Blattstücke werden im allgemeinen dunkler gefärbt. Sehr dunkelbraune Färbung an den Schnittstellen und entlang den Hauptnerven. Beide von dunkelbraunen Bändern umgeben, welche sich in das zwischenliegende Parenchym verlieren. Letzteres zeigt stellenweise ungefähr dieselbe Reaktion wie das Parenchym der auf Wasser gelegenen Blätter. Unter dem Mikroskop erscheint die Epidermis wenig oder nicht stärker gefärbt als bei den Wasser-Blattstücken. Die Elemente des Gefäßbündels des Hauptnerven aber und seiner Umgebung sind weit stärker gerbstoffhaltig als die entsprechenden Partien jener; die Gerbstoffzellen des Siebteils fast schwarzbraun. Auch Pallisaden und sonstiges Mesophyll enthalten bedeutend größere Niederschlagsmassen.

Forsythia suspensa.

Stücke von drei Blättern auf Wasser resp. Traubenzucker vom 20.—28. Juni, wie *Spiraea*. Maximum der Bräunung durch das Reagens an den Schnittstellen und entlang den Nerven. Die Epidermiszellen der Stücke auf Wasser und auf Traubenzucker mit etwa gleicher Reaktion: homogen hellbraun mit einigen kleinen, dunkleren Kugeln. Ähnliche Reaktion im Gefäß- und Siebteil der Nerven und dem grünen Blattgewebe. In den Blattstücken vom Traubenzucker sind die dunkelbraunen Kugeln im Gefäßbündel und den Pallisaden viel größer als in den Kontrollabschnitten. Ihr Durchmesser beträgt das 2—4fache von dem der in den letzteren enthaltenen.

Sambucus nigra L.

Dauer des Versuchs vom 16.—20. Mai. Die Zellen des Hauptnerven und seiner Umgebung färben sich bei den auf Traubenzucker gelegenen Blattstücken braun, in den Blattstücken vom Wasser viel heller. In den Epidermen Unterschiede im Gerbstoffgehalt nicht sicher konstatierbar.

Dem Versuch unterworfenen Blätter der Pyramiden-eiche und von *Ribes alpinum* L. ließen keine Gerbstoffzunahme auf Traubenzuckerlösung erkennen; doch kann das an zu kurzer Versuchsdauer oder dem versäumten Anschneiden gelegen haben, wie es bei einem unentschieden gebliebenen Versuche mit *Sambucus nigra* und *Forsythia suspensa* der Fall war.

Vielleicht aus demselben Grunde hatte ein Versuch mit weißen Blättern einer panachierten *Sambucus*- und einer ebensolchen *Hedera Helix*-Pflanze keinen entschiedenen Erfolg.

Angesichts vorstehender Versuche muß die Bildung von Gerbstoff aus Traubenzucker im Blatte als bewiesen angesehen werden. Wie dieselbe erfolgt, durch welche Zwischenstufen oder unter Mitwirkung welcher im Blatte vorhandener Verbindungen, mag dahingestellt sein. Auch die selbstverständlich offen zu haltende Möglichkeit, daß der Gerbstoff auch aus anderen Substanzen entstehen könne, muß unerörtert bleiben. Jedenfalls aber ist die Verknüpfung der Gerbstoffbildung mit den Kohlehydraten die einzige, welche bisher das Resultat eines Experimentes für sich hat.

2. Gerbstoffbildung im kohlenstofffreien Raum. In den Grundlinien teilt KRAUS (p. 87) eine Reihe von Versuchen mit, aus welchen hervorgehen soll, daß im kohlenstofffreien Raume kein sekundärer Gerbstoff gebildet wird bei Blättern von *Saxifraga crassifolia*, *Megasea ciliata*, *Hamamelis virginica*, *Quercus macranthera*, *Vitis vinifera* und *Nymphaea alba*.

Bei Crassulaceen (*Echeveria*, *Sempervivum*) hatte KRAUS früher Gerbstoffbildung bei Kohlensäureabschluß wahrgenommen, und auch ich konnte eine solche bei *Cynanchum vincetoxicum* konstatieren. Eine Glasglocke ward mit ihrem abgeschliffenen Rand luftdicht auf eine Glasplatte aufgesetzt, durch welche mittelst einer kleinen centralen Oeffnung ein etiolierter Sproß von *Cynanchum vincetoxicum* vom Topfe aus in ihren Innenraum geleitet wurde. In letzterem befand sich eine Glasschale mit Kalilauge. Einen anderen etiolierten Sproß bedeckte ich nur mit einer Glasglocke, welche auf dem Topfrand ruhte, und so kamen die beiden Pflanzen in die Julisonne zu stehen. Nach einigen Tagen war die Gipfelknospe des Sprosses in der kohlenstofffreien Atmosphäre ergrünt und hatte einige Blättchen entfaltet. Die Gipfelknospe des Controlsprosses war abgeschnitten worden und erhielt Ersatz durch einen Achselsproß, der ebenfalls frisch grün ward und zwei kleine Blättchen bildete. Mit Kaliumbichromat färbten sich nun die grünen Blätter beider

Sprosse braun und zeigten in den Epidermen und dem Pallisadenparenchym Gerbstoff in gleichen Mengen. Stärke fand sich in den Blättern aus der kohlensäurefreien Atmosphäre nur spärlich in den Nervenscheiden und den Spaltöffnungsschließzellen, während in einem Blatte des anderen Sprosses das ganze Mesophyll stärkeerfüllt war.

Im Dunkeln erwachsene *Cynanchum*-Blätter und -Sprosse enthielten kaum Spuren von Gerbstoff.

Das Verhalten der beiden Versuchspflanzen ist ein neuer Beleg dafür, daß die Erzeugung des primären Gerbstoffes nicht direkt von der Assimilation abhängt. Das Material zu seiner Bildung müssen im vorliegenden Falle aus dem Rhizom herbeigeleitete Stoffe geliefert haben, welche erst unter dem Einflusse des Lichtes in Aktion getreten sind.

3. Versuche über Gerbstoffbildung in verschiedenfarbigem Licht. Von Interesse wäre es, etwas über die Gerbstoffbildung unter dem Einflusse von Lichtstrahlen verschiedener Brechbarkeit zu wissen. Versuche mit Schattenblättern von Pyramideneichen, *Forsythia suspensa*, *Sambucus nigra*, *Syringa* sp. und *Spiraea opulifolia*, welche unter den bekannten kaliumbichromat- und kupferoxydammoniak- erfüllten doppelwandigen Glasglocken einen oder mehrere Tage dem Sonnenlichte ausgesetzt wurden, ergaben indes kein widerspruchsfreies Resultat. Die vor dem Versuche beim Abnehmen der Blätter von der Pflanze aus ihrer Spreite herausgeschnittenen und gleich in Kaliumbichromat gelegten Kontrollstücke zeigten zu geringe Unterschiede in der Reaktion gegenüber den dem verschiedenfarbigen Lichte exponierten Blattteilen, als daß ein sicherer Schluß sich ziehen ließe. Nur in einem Falle, bei der Pyramideneiche, ließ das dem gelben Lichte einen Tag lang ausgesetzte Blatt seinem Kontrollstück gegenüber eine stärkere Gerbstoffzunahme erkennen als dasjenige, welches im blauen Lichte verweilt hatte. Der Gerbstoff der Eichenblätter tritt nicht in der Epidermis, sondern in den Pallisaden am stärksten zu Tage, und die letzteren traf auch die eben erwähnte Gerbstoffzunahme im gelben Licht. In dem Kontrollstücke fast gerbstofffrei, gaben sie nach dem Versuche namentlich in ihren oberen Enden starke Reaktion. Sollte sich dies Resultat bei weiterer Ausdehnung der Versuche bestätigen, so würde es eine weitere Illustration der oben geäußerten Ansicht über den Zusammenhang der Gerbstoffbildung mit der Chlorophyllfunktion darstellen. Ein Blatt

kann im Lichte nur so lange Gerbstoff bilden, als es Material dafür, das ist Kohlehydrate, führt. Sind diese verbraucht, so wird die Gerbstoffbildung sistiert, daher die geringe Zunahme des Gerbstoffes im blauen Lichte. Geht die Stärkebildung weiter, wie im gelben Licht, so kann auch der Gerbstoff des Blattes eine weitere Zunahme erfahren.

4. Panachierte Blätter. Meine diesbezüglichen Beobachtungen bestätigen und ergänzen nur die von WESTERMAIER mitgeteilten. Sie lehren, daß die grünen Blattstellen in der That meist mehr Gerbstoff enthalten als die weißen. Wo Verschiebungen dieses Verhältnisses vorkommen, sind sie wohl auf das Verhältnis zwischen dem Gehalte des Blattes an sekundärem und primärem Gerbstoff zurückzuführen. Wo der erstere in größerer Menge auftritt, kann er den mikrochemischen Nachweis des Ausbleibens primärer Gerbstoffbildung unzuverlässig machen.

Evonymus radicans.

Der Gerbstoff findet sich in beiden Epidermen und ordnungslos dem grünen Blattgewebe eingestreuten Zellen. In ihnen giebt Kaliumbichromat dunkelbraune, homogene Niederschläge, welche die ganze Zelle erfüllen. Ebenfalls sehr dunkel gefärbte Niederschläge treten im Bast und der Umgebung der Nerven auf. Das chlorophyllhaltige Blattgewebe war gerbstofffrei. Nur wenig oder gar kein Gerbstoff zeigte sich in der chlorophyllfreien Zellschicht zwischen Epidermis und Pallisaden. Nur einzelne ihrer Glieder geben starke Reaktion. Die Epidermis der chlorophyllfreien Blattteile enthält bedeutend weniger Gerbstoff als die der grünen. Im übrigen ließen sich keine Unterschiede sicher nachweisen.

Hedera Helix L.

Ein bis auf wenige Linien vom Rande völlig grünes Blatt zeigt mit Kaliumbichromat intensive Braunfärbung der oberen, schwächere der unteren Epidermis. Unter der ersteren liegen zwei Schichten niedriger chlorophyllfreier Zellen, über der letzteren eine ebensolche. Beide geben schwache körnige Braunfärbung. Von den zwischen ihnen liegenden grünen Zellschichten, den Pallisaden und dem Lückenparenchym, lassen höchstens die ersteren eine Spur Gerbstoff erkennen. Der Mittelnerv zeigt nur in den zelligen Elementen des Holzteils schwache Braunfärbung. Die Zellen eines

ganz weißen Blattes besitzen den Gerbstoff in derselben Verteilung, aber viel verdünnter. Seine Epidermen färben sich nur sehr schwach mit Ausnahme der Spaltöffnungsschließzellen, welche etwas stärker, aber immer noch schwächer als die des grünen Blattes reagieren.

Der Blattstiel zeigt bei beiden Blättern in der Epidermis und drei bis vier darunter liegenden Zellschichten mit collenchymatischen Verdickungen starke Gerbstoffreaktion. Die Gefäßbündel und ihre Umgebung sind nahezu gerbstofffrei. Nur in den Bastteilen giebt Kaliumbichromat hier und da eine gelbliche Färbung.

Ziemlich bedeutenden Gerbstoffgehalt besitzen manchmal die Belegzellen der extrafasciculären Harzgänge und die Haare.

Fuchsia globosa.

Der nicht in sehr großer Menge vorhandene Gerbstoff findet sich in beiden Epidermen und dem chlorophyllführenden Mesophyll. Die farblosen Stellen enthalten an beiden Orten weniger Gerbstoff als die grünen.

Ilex aquifolium.

Die grünen Blattpartieen zeigen den nämlichen Gerbstoffgehalt wie die farblosen. Beide Epidermen und das mehrschichtige hypodermale Gewebe zeigen ansehnlichen Gerbstoffgehalt, zumal an der Blattoberseite. Das chlorophyllführende Parenchym enthält nur sehr geringe Gerbstoffmengen. Der Mittelnerv führt Gerbstoff in den zwischen den Gefäßplatten gelegenen Elementen, deren Fortsetzung im Siebteil und einem diesen umgebenden Zellenkranz.

Auch bei panachierten Blättern anderer Pflanzen, z. B. einer *Salvia sp.*, wiesen die weißen und die grünen Blattstellen keinen merkbaren Unterschied im Gerbstoffgehalt auf.

Acer Negundo L.

Das Verhalten panachierter Blätter erscheint etwas absonderlich. Dieselben besitzen unter der Epidermis ihrer Ober- und Unterseite je eine chlorophyllfreie Zellschicht. Zwischen diesen befinden sich in den grünen Teilen zwei bis drei Schichten mehr oder weniger senkrecht zur Blattfläche gestreckter Zellen mit reichlichem Chlorophyllgehalt, in den weißen Partieen ebenso viele Schichten farbloser Zellen mit isodiametrischem Querschnitt. Der Gerbstoff ist so verteilt, daß sich in der oberen Epidermis am

meisten findet, weniger in der unteren und in der oberen hypodermalen Schicht.

An allen diesen Stellen führen die chlorophyllfreien Blattteile bedeutend mehr Gerbstoff als die chlorophyllhaltigen, während der Gerbstoffgehalt der Pallisaden der letzteren nicht merklich von dem der entsprechenden Zellen der ersteren abweicht. Beide Gewebe färben sich mit dem Reagens nur schwach gelb. Auch die Züge gestreckter Epidermiszellen, welche über den Nerven hinlaufen, sind an den chlorophyllfreien Blattstellen gerbstoffreicher als an den chlorophyllhaltigen. Der ganze Befund ist somit der umgekehrte wie bei den übrigen untersuchten panachierten Blättern. Vermutlich findet er darin seine Erklärung, daß der Gerbstoff der chlorophyllfreien Blattstellen sekundärer Natur ist. Unter dieser Voraussetzung würde er nichts Überraschendes bieten.

IV. Wanderung des Gerbstoffs.

Es ist mir nur selten gelungen, durch mikrochemische Untersuchung ein Verschwinden von Gerbstoff aus Blättern bei selbst achttägiger Verdunkelung am Zweige nachzuweisen. Entweder glückte es mir überhaupt nicht sicher, einen Unterschied in der Gerbstoffreaktion zwischen den vor dem Versuche abgenommenen und den der Verdunkelung unterworfenen Blättern aufzufinden, oder die Kaliumbichromatniederschläge nahmen in den letzteren eine andere Gestalt an, welche es unmöglich machte, zu entscheiden, ob nur eine Veränderung oder selbst eine Vermehrung des Gerbstoffes stattgefunden habe, wie sie MÖLLER (l. c.) in abgeschnittenen Blättern von *Ampelopsis hederacea* bei Verdunkelung bemerkte. Übrigens lege ich für jetzt auf diese Beobachtungen kein Gewicht, da die Erscheinungen nicht auffallend genug waren, um gegen die bei der angewandten Methode möglichen Täuschungen zu sichern. KRAUS giebt an, daß bei mehrjährigen Pflanzen der Gerbstoff aus den Blättern in den Stamm gelangt und dort abwärts wandert. Dabei bleibt unentschieden, ob der Gerbstoff als solcher sich von Zelle zu Zelle bewegt oder, wie die Stärke, behufs der Wanderung eine chemische Umänderung erfährt. Diese Frage läßt sich vorläufig weder makro- noch mikrochemisch entscheiden. Die unten mitzuteilenden Untersuchungen bezwecken denn auch nicht mehr als eine Kritik der bisher in Sachen der Gerbstoffwanderung vorgebrachten anatomischen Argumente.

Ringelungsversuche.

Mehrdeutig sind zuerst die Angaben, welche WESTERMAIER (Sitzungsber. d. Kgl. preuß. Akad. z. Berlin 1887. I. p. 131) auf Grund von Ringelungsversuchen über Gerbstoffwanderung macht, da die mikroskopischen Bilder, auf welche er sich stützt, auch unter dem Einfluß der den Versuchspflanzen beigebrachten Verwundungen direkt zustande kommen können.

WESTERMAIER fand zum Beispiel bei einem geringelten Zweige von *Quercus pedunculata* an der Ringelungsstelle zwischen benachbarten Markstrahlen Querbinden von gerbstoffreichen Holzparenchymzellen, während jene Substanz in einem nicht geringelten Zweig in demselben Gewebe nur spärlich auftrat. Er schließt daraus, daß der sonst in der Rinde sich bewegende Gerbstoff bei Unterbrechung dieser Bahn durch die Ringelung in das Holzparenchym eingebogen sei, um in dessen Zellen die Ringelungsstelle zu passieren. Ich fand die gleichen Binden an einem im Mai geringelten, im Juli untersuchten Zweige der Pyramideneiche. Die äußerste Partie des Holzkörpers der Ringelungsstelle war gerbstoffleer und farblos, dann folgte eine ziemlich breite Zone, deren Membranen nach Einwirkung des Reagens und vielleicht auch schon vorher Gelbfärbung zeigten. Hieran schlossen sich centripetal die gerbstoffhaltigen Holzparenchymbinden. Daß wir in ihrem Inhalt ein pathologisches Produkt zu sehen haben, ergibt sich schon daraus, daß in derselben Gegend auch einige Gefäße mit den nämlichen braunen Massen sich erfüllt zeigten. Dieselben dürfen um so eher mit den von TEMME (Landwirtsch. Jahrb. XIV. p. 467) und PRAEL (PRINGSHEIM's Jahrb. f. wissensch. Botanik. XIX. 1888. p. 1) untersuchten Schutz- und Verschlusmaterialien identifiziert werden, als sie in derselben Weise, namentlich auch in Holzparenchymquerbinden, an abgestorbenen Zweigenden auftreten, wo doch von einer Wanderung des Gerbstoffes keine Rede sein kann. Möglicherweise spielt hier eine sekundäre Gerbstoffbildung mit, wie sie wohl auch wenigstens für einen Teil des im Kernholz erscheinenden Gerbstoffes anzunehmen ist, dessen Auftreten KRAUS beobachtet hat.

Selbstverständlich läßt sich aus der mitgeteilten Beobachtung kein strenger Beweis gegen WESTERMAIER's Ansicht über die Bedeutung der gerbstoffhaltigen Parenchymbinden an den Ringelungsstellen ableiten. Sie genügt aber, um seine Beobachtung als

Beweisgrund für die Gerbstoffwanderung zu entkräften. Besonders deutlich wird dies durch folgenden Versuch:

Im Frühjahr 1888 wurden zwei Zweige von *Corylus avellana* L., Gabeläste desselben Mutterzweiges, einige Centimeter über der Gabelungsstelle vor dem Austreiben der Knospen geringelt. Der eine von ihnen ward der Knospen beraubt, die bei dem anderen normal austrieben. Am 1. Juni wurden beide Zweige abgeschnitten und nach Behandlung mit Kaliumbichromat in Alkohol gesetzt. Bei der Untersuchung im vergangenen Winter fanden sich bei beiden Zweigen an der Ringelungsstelle die WESTERMAIER'schen Binden. Beide Zweige ergaben in den Markstrahlzellen, den äußersten und einigen inneren Zellen des Marks schwache Gerbstoffreaktion. Die sehr engen Zellen an der äußeren Grenze des vorletzten Jahrrings wiesen gelb gefärbte, einzelne auch braune Inhalte auf. Unter den centripetal folgenden Holzzellen zeigten ebenfalls nicht wenige braunen Inhalt, und diese bildeten stellenweise ganz WESTERMAIER's Abbildung entsprechende Querstreifen von Markstrahl zu Markstrahl. Ober- und unterhalb der Ringelstellen genommene Querschnitte zeigten die Gelb- und Braunfärbung jener engen Elemente und der hinter ihnen liegenden Holzzellen nicht. Ein Unterschied zwischen der Reaktion der Ringelstellen des belaubten und des knospenlosen Zweiges war mikroskopisch nicht mit Sicherheit festzustellen. Da in dem letzteren aber sicherlich keine Gerbstoffwanderung stattfand, so ergibt sich, daß jene Reaktion als Hinweis auf das Stattfinden einer Gerbstoffwanderung oder deren Weg nicht benutzt werden kann.

Nach Analysen von KRAUS findet indes ein Überschreiten von Ringelstellen durch den Gerbstoff überhaupt nicht oder nur beschränkt statt. Mit sehr verschiedenen Pflanzen, Roßkastanien, Apfelbäumchen, Robinien u. a. angestellte Versuche zeigten in geeigneter Jahreszeit stets ein Mehr an Gerbstoff oberhalb der Ringelstelle, welches bis fast aufs Doppelte des Gerbstoffgehalts unterhalb derselben steigen konnte. Die Erklärung hierfür wird darin gefunden, daß der von den Blättern kommende Gerbstoff an der Ringelstelle eine Stauung erfahren habe. Allerdings könnte eine solche auch durch nur partielle Unterbrechung der Ableitung, durch bloße Beschränkung, nicht völlige Aufhebung der Weiterwanderung bedingt sein. Trotzdem möchte ich auch folgenden von mir beobachteten Fall nicht für beweiskräftig im Sinne

WESTERMAIER's halten. Ein im Mai geringelter Zweig von *Aesculus pavia* zeigte über und unter der Wunde in Rinde und Bast Gerbstoff in großer Menge. Mark, Markstrahlen und Holz waren gerbstofffrei. Nur an der Ringelungsstelle selbst führten Gefäße, Holzparenchym und Markstrahlen einer nicht sehr tief unter der bloßgelegten Oberfläche befindlichen Zone eine Substanz, welche mit Eisenchlorid teilweise Gerbstoffreaktion gab, deren Untersuchung mit Kaliumbichromat aber daran scheiterte, daß sie zum Teil schon an dem eben abgeschnittenen Zweige Gelb- bis Braunfärbung zeigte. Was besonders dazu anlockt, der Erscheinung die WESTERMAIER'sche Deutung zu geben, ist der Umstand, daß die Gerbstoffzone der Ringelungsstelle über und unter der letzteren durch denselben Stoff führende Elemente mit den zahlreichen gerbstoffbeladenen Zellen des Callusgewebes und des Rindenparenchyms in Verbindung steht.

Verhalten des Gerbstoffs bei der Bildung von Adventivwurzeln.

Beobachtungen, welche ich im vergangenen Sommer anstellte, beziehen sich auf die angeblichen Wanderungen des Gerbstoffs bei der Bildung von Adventivwurzeln. WESTERMAIER untersuchte diesen Prozeß bei abgeschnittenen Zweigen von *Salix fragilis* und giebt als Resultat seiner Untersuchung folgendes an (l. c. p. 132): „Nach der Wurzelbildung dreijähriger Zweige konnte man nun mehrfach an denjenigen Querscheiben, an welchen die Wurzeln entsprungen, konstatieren, daß gerade an dem Radius, der von der Wurzelinsertion aus zum Mark läuft, im äußersten (dritten) Jahrring des Holzes deutlich Gerbstoff in manchen Markstrahlen sichtbar war, während der ganze dritte Jahrring vor der Bewurzelung sich frei von Tannin erwies. Bemerkenswert ist ferner, daß auf dem betreffenden Radius, in welchem im äußersten Jahrring nur Gerbstoff sich vorfand, derselbe jetzt im innersten Jahrring gelegentlich schwächer vertreten war als in dem übrigen Markstrahlengewebe desselben Jahrrings. Es hat hiernach eine Verschiebung des genannten Zellinhalts von innen nach außen stattgefunden.“ Meine Beobachtungen stimmen mit dieser Auffassung nicht überein. Ich fand auf dem Radius der Austrittsstelle der Adventivwurzel die Markstrahlzellen aller drei Jahresringe etwas gerbstoffreicher als die der übrigen Radien, und zwar war der Gerbstoffüberschuß im äußersten Jahresring nur ganz gering, in den beiden innersten

bedeutend stärker. Auch bei einem zweijährigen Zweige erwiesen sich an der Durchbruchsstelle einer Adventivwurzel die Markstrahlen des innersten Jahresringes gerbstoffreicher als die des äußeren. In keinem der beiden Fälle war von Translokation oder Verschwinden des Gerbstoffs etwas zu bemerken. Die Vermehrung desselben in den Markstrahlen des wurzelbildenden Radius darf wohl mit der Bildung sekundären Gerbstoffs an Vegetationspunkten und anderen Orten, wo Neubildungen stattfinden, in Beziehung gesetzt werden. An allen diesen Stellen geschieht die Gerbstoffherzeugung im Gefolge einer Anhäufung von Baustoffen, und nach den oben mitgeteilten Versuchen über die Bildung des Gerbstoffes aus Traubenzucker ist es nicht unwahrscheinlich, daß die letztere mit ersterer in ursächlichem Zusammenhange steht.

Auch in der Rinde des Mutterzweiges findet in der Nähe der Adventivwurzeln eine Gerbstoffanhäufung statt. Ohne daß die entfernteren Rindenteile deshalb eine Gerbstoffverminderung zeigten, ist die junge Wurzel von einem mehrschichtigen, dem Mutterzweige angehörigen Mantel besonders reicher Gerbstoffzellen umgeben. Auch die Zellen des an der Durchbruchsstelle gebildeten Callus sind gerbstoffreich. Sie wuchsen im feuchten Raume z. T. zu Haaren aus, welche mit Kaliumbichromat sich tief braun färbende Kugeln enthielten. Die jungen Wurzeln selbst führten im Rindenparenchym viele gerbstoffreiche Zellen, aber weniger als die Stammrinde. Ihr Gefäßbündel besaß ziemlich viel Gerbstoff in den zentralen dünnwandigen Elementen und einigen wenigen daran anschließenden Gliedern der Bastteile.

Auf die Angaben über Gerbstoffwanderung, welche in der früher citierten Arbeit von HORN enthalten sind, braucht hier nicht näher eingegangen zu werden. Der Verfasser wendet das Wort „Wanderung“ überall da an, wo er den Gerbstoffgehalt einer Zelle abnehmen, den einer anderen zunehmen zu sehen glaubt. Seine übrigens richtigen und genauen Beobachtungen haben für die uns hier beschäftigende Frage keine Bedeutung.

An die von KRAUS konstatierte Auswanderung des Gerbstoffs aus den Blättern während der Vegetationszeit erinnert die Gerbstoffentleerung vieler Blätter im Herbst vor dem Laubfall. Eine

solche ist von WESTERMAIER (l. c. 1885. XLIX. p. 177) und KRAUS (l. c. p. 29 u. p. 117) beobachtet worden. Beide fanden in keinem Falle ein annähernd vollständiges Verschwinden des Gerbstoffs aus herbstlich gefärbten Blättern, nicht selten aber doch eine beträchtliche Abnahme. Letztere fand ich optisch konstaterbar bei *Robinia pseudacacia* L. Während noch grüne Blätter im September tiefbraun reagierten, zeigten sie beim Beginn der Vergilbung diese Färbung nur noch in der Umgebung der Nerven oder sie wurden durchweg nur hellbraun. Im übrigen bieten meine Beobachtungen über diesen Punkt nichts Bemerkenswerthes. Die von WESTERMAIER beschriebene Gerbstoffansammlung und Rotfärbung bei *Ligustrum*-Blättern über Ringelungsstellen konnte ich noch im Oktober feststellen.

V. Verschwinden des Gerbstoffs.

Untersuchungen über die Rolle, welche der Gerbstoff im Leben der Pflanze spielt, haben sich vor allem mit der Frage zu befassen: Wird der Gerbstoff irgendwo und irgendwann in der lebendigen Pflanze verbraucht. Erst das Gelingen des Nachweises, daß eine Substanz während des Lebensprozesses eine chemische Veränderung erfährt, berechtigt dazu, sie als Glied, nicht als Abfallsprodukt des Stoffwechsels zu betrachten. Die Beantwortung der obigen Frage ist um so schwieriger, als ein Verschwinden des Gerbstoffs aus einer Zelle nicht notwendig einen Gerbstoffverbrauch bedeuten muß. A priori könnte dasselbe ebenso gut durch eine Auswanderung der Substanz an andere Orte des Pflanzenkörpers bedingt werden. Ferner ist die Feststellung des Verschwindens selbst nicht immer leicht. Wenn es sich nicht um ziemlich bedeutende Änderungen im Gerbstoffgehalt handelt, können die mikrochemischen Reaktionen täuschen, und doch muß ihnen häufig die Entscheidung überlassen bleiben.

Analysen vermögen wohl zu zeigen, daß der Gerbstoffgehalt einer ganzen Pflanze oder eines Pflanzenteiles sich verringert, sie beweisen jedoch nichts, wenn sie keine Abnahme des Gerbstoffs ergeben. Liegt doch die Möglichkeit vor, daß bei zwei benachbarten Zellen in der einen Gerbstoff verbraucht werde, während er in der anderen im selben Maße neu gebildet wird. In einem solchen Falle aber würde die makrochemische Analyse von einem Verschwinden des Gerbstoffs nichts anzuzeigen wissen. Auch

darüber, ob in einem bestimmten Falle Auswanderung oder Verbrauch des Gerbstoffs vorliegt, wird unter Umständen die mikroskopische Untersuchung besser Aufschluß geben können als die Analyse.

L i t t e r a t u r.

Die einfachsten und unzweideutigsten Objekte für das Studium des Verhaltens des Gerbstoffs bieten die gerbstoffhaltigen Algen. Der Gerbstoff tritt in ihren Zellen in kleinen Bläschen auf und verschwindet auch bei längerer Verdunkelung nicht. PFEFFER (Unters. a. d. botan. Institut zu Tübingen II. 2. p. 218) sah während eines zwölfzügigen Aufenthalts im Dunkeln die Gerbsäurebläschen von *Zygnema cruciatum* Ag. unverändert bleiben und Zellen von *Oedogonium* sp. nach siebzehntägiger Verdunkelung Methylenblau ebenso speichern wie vorher. Nach KLEBS (ib. III. p. 560) „scheint die Menge der Bläschen (der Zygnemen) bei langsamer Verhungerung etwas abzunehmen“. Ich selbst bemerkte bei *Mesocarpus* auch nach vieltägiger Verdunkelung keine Gerbstoffabnahme. Hiernach hindert nichts, den Algengerbstoff als Schutzsekret aufzufassen, welches für viele, bei ihrer sonstigen Wehrlosigkeit, von höchster Bedeutung sein muß. Um mit Sicherheit zu entscheiden, ob er nicht außerdem eine chemisch-physiologische Rolle zu spielen hat, müßten weitere Untersuchungen über sein Verhalten bei energischem Wachstum oder vielleicht zur Fruktifikationszeit vorliegen.

Bei den höheren Pflanzen ist es bisher fast nirgends möglich gewesen, einen Gerbstoffverbrauch mit Sicherheit darzuthun. KRAUS findet ein wirkliches, nicht auf Wanderung beruhendes Verschwinden des Gerbstoffs bei der Bildung der braunen Farbstoffe in vertrocknenden Blättern und älteren Stämmen und Rhizomen. Nur bei der Entstehung der Phlobaphene, welche die Chemie als Spaltungsprodukte des Gerbstoffes kennt, sowie bei dem Auftreten des Xylochroms oder der Kernstoffe, welche bei der Verkernung des Holzes eine Rolle spielen, soll Gerbstoff im Pflanzenkörper verbraucht werden.

Einen Fall von Verschwinden des Gerbstoffs, welches anscheinend nicht auf Verbrauch beruht, giebt KLERCKER an (l. c. p. 50). Er fand, daß der Gerbstoff der Wurzelhaare von *Salix caprea* in die Spitzen der jungen Haare wandert und dort verschwindet, und nimmt einen ähnlichen Vorgang auch für andere

Fälle an, in welchen der Gerbstoff der Oberhautzellen bei der Haarbildung unsichtbar wird. Als Baustoff wird dieser Gerbstoff jedenfalls nicht benutzt, denn Wurzeln von *Doronicum*, in deren Oberhautzellen der Gerbstoff durch Methylenblau fixiert worden war, bildeten gleichwohl normale Haare aus. KLERCKER vermag nur nicht zu entscheiden, ob eine irgendwie bewirkte Exosmose des Gerbstoffs vorliegt, oder ob der letztere in die Zellwand einwandert, etwa um ihre Permeabilität für Wasser und Nährsalze zu steigern. STAHL's (l. c. p. 120) Angaben über die Wurzelhaare von *Oxalis acetosella*, deren Spitze er außen mit einem von einer zarten Hülle umgebenen Gerbstofftropfen versehen fand, lassen vermuten, daß der Gerbstoff aus den Haaren austritt, um dort vielleicht irgendwie als Schutzmittel zu funktionieren.

Weitere in der Litteratur verzeichnete Angaben, nach welchen der Gerbstoff als Baustoff oder wenigstens zur Zuckerbildung verbraucht werden soll, bedürfen wohl noch der Bestätigung. So die in den Arbeiten von STADLER (Beiträge zur Kenntnis der Nectarien etc. Berlin 1886) und E. SCHULZ (Über Reservestoffe in immergrünen Blättern mit besonderer Berücksichtigung des Gerbstoffs. Flora 1888. p. 223 ff.) enthaltenen Mitteilungen.

STADLER fand in dem Gewebe vieler Nektarien Gerbstoff und giebt für *Saxifraga mutata* an, daß er dort mit dem Ende der Honigbildung zur Zeit des Welkens verschwunden sei. Da er in dem Nectariumgewebe derselben Pflanze nur wenig Stärke vorfand, so schließt er, daß jener Gerbstoff das Material zur Honigbildung geliefert habe. *Saxifraga mutata* stand mir nicht zu Gebote. Bei der Untersuchung junger und eben welkender Blüten anderer Arten, z. B. von *Saxifraga cordifolia*, fand ich indes keine Unterschiede im Gerbstoffgehalt. In jedem Falle also sind nähere Angaben erwünscht, als sie sich in dem STADLER'schen Werke finden.

E. SCHULZ ließ *Vinca*-Pflanzen in einem Topfe an einer wenig beleuchteten Stelle im Warmhause austreiben und beobachtete, daß bei der Entwicklung von Axillarsprossen in den älteren Blättern der Gerbstoffgehalt sich verminderte, namentlich aus dem Collenchym vollständig verschwand. Da er in den neuen Sprossen keinen Gerbstoff nachweisen konnte, so schließt er aus dieser Beobachtung, daß ein Verbrauch stattgefunden habe. Ich selbst untersuchte im Frühjahr im Schatten eines großen Haselstrauches wachsende Pflanzen von *Vinca minor*. Die alten Blätter führten namhafte

Gerbstoffmengen nur in der oberen Epidermis und dem über dem Hauptnerven liegenden Collenchym. Weder an diesen Stellen noch in dem gerbstoffarmen Mesophyll fand ich indes Unterschiede in dem Gerbstoffgehalte zwischen den Blättern ausgetriebener und noch ruhender Pflanzen. Neue Untersuchungen mögen entscheiden, ob E. SCHULZ durch individuelle Verschiedenheiten der von ihm untersuchten Blätter getäuscht worden ist, oder unter seinen Versuchsbedingungen wirklich ein Gerbstoffverbrauch stattfindet. Die übrigen Angaben von E. SCHULZ bringen kein hier zu berücksichtigendes Material. Sie liefern nur ein Bild der anatomischen Verteilung des Gerbstoffes in den untersuchten Objekten, und rein aus dieser wird seine Rolle abgeleitet. Der Verfasser sagt ausdrücklich: „Der Gerbstoff ist als gespeicherter Reservestoff anzusehen, wenn er sich während der Vegetationsruhe in Elementen des Mestoms findet, welche unter den Namen Amylom fallen“, und weiter: „in allen den Fällen, wo er während der Ruheperiode in Zellen, die zum Assimilationsgewebe gehören, anzutreffen ist, kann seine ernährungsphysiologische Funktion nicht in Frage kommen.“

Diese Sätze werden nicht etwa experimentell begründet, sondern als Axiome dem übrigen zu Grunde gelegt. Ein solches Verfahren ist aber für die Entscheidung der uns beschäftigenden Fragen vorläufig nicht zu verwerten. Die Hinweise, welche die anatomische Verteilung eines Stoffes für die Erkennung seiner Funktion an die Hand giebt, sind gewiß hoch anzuschlagen; aber sie besitzen doch nur heuristischen oder bestätigenden Wert. Beweise kann nur die Beobachtung des physiologischen Verhaltens, unterstützt durch den Versuch, liefern. Der einzige von SCHULZ angegebene Versuch ist aber der oben citierte mit einer *Vinca*-Art.

Die Angabe HABERLANDT's (Physiologische Pflanzenanatomie. p. 284), wonach in Epidermis und Assimilationsgewebe immer grüner Blätter (*Mahonia* u. a.) zur Winterszeit vorhandene beträchtliche Gerbstoffmengen bei dem Wiedererwachen der Vegetation wenigstens zum Teil wieder verschwinden, ist zu allgemein gehalten, um hier beweisend ins Gewicht zu fallen.

Ebenfalls nicht einwandfrei sind die in HORN's oben citierter Dissertation enthaltenen Angaben über ein Verschwinden des Gerbstoffs aus den spießförmigen Haaren der von ihm untersuchten Compositen. Ich fand die noch einzelligen jungen Spießhaare von *Achillea asplenifolia* sehr schwach gerbstoffhaltig. Nachdem sie

durch Querteilung mehrzellig geworden sind, beginnt ihre Endzelle stark zu wachsen, wobei ihre bereits anfangs höchst geringe Gerbstoffreaktion ganz verschwindet. Es mag dahingestellt bleiben, ob sie infolge der mit dem Wachstum verbundenen starken Verdünnung des Zellsaftes undeutlich wird, oder ob der Gerbstoff sich wirklich verliert; in keinem Falle kann die Rede davon sein, daß die starke Reaktion, welche gleichzeitig in den Basalzellen des Haares eintritt, auf einer basipetalen Wanderung des Gerbstoffs der Endzelle beruhe. In den Basalzellen ist Gerbstoff neu gebildet worden, der bis zum Tode des Haares erhalten bleibt.

Endlich mag hier noch an eine Angabe von RULF erinnert werden, nach welcher bei der Keimung von *Cynoglossum officinale* L. am Licht Gerbstoff in den Kotyledonen verbraucht werden soll. RULF (Inaug.-Dissert. Halle a. S. 1884. p. 29) hat in je zehn Pflanzen in verschiedenen Altersstadien den Gerbstoff nach der von KRAUS angewandten Methode durch Titration mit Chamäleonlösung bestimmt und folgendes gefunden:

I. Kotyledonen noch etioliert; Stengel 4 cm lang.

	Wurzel	Hypokotyl	Kotyledonen
Frischgewicht gr . . .	0,248	1,739	0,736
Chamäleon ccm . . .	0,2	0,3	4,5
„ „ auf 1 gr	0,8	0,2	6,1

II. Kotyledonen noch grün. Bl. 1 noch klein.

	Wurzel	Hypokotyl	Kotyledonen	Bl.
Frischgew. gr . .	0,476	0,401	1,111	0,071
Cham. ccm . . .	0,6	0,6	2,9	0,1
„ „ auf 1 gr	1,7	1,5	2,6	1,4

Die Kotyledonen zeigen eine starke Abnahme des Gerbstoffgehalts.

III. Erstes Blattpaar groß. Die Kotyledonen beginnen zu welken.

	Kotyledonen	Blattp. 1 alt	Blattp. 2 jung
Frischgew. gr . . .	1,118	0,352	0,045
Cham. ccm . . .	1,0	0,9	0,1

Der Gerbstoff ist zum größten Teil aus den Kotyledonen verschwunden.

Übereinstimmend mit diesen Analysenresultaten hatte ich, schon ehe mir dieselben bekannt wurden, eine Abnahme der Gerbstoffreaktion in den heranwachsenden Kotyledonen von *Cynoglossum* mikrochemisch nachgewiesen, welche sich nicht aus der mit dem

Wachstum erfolgenden Verdünnung der Zellsäfte erklären ließ. RULF folgert aus seinen Zahlen einen Verbrauch des Gerbstoffs, weil er keine Wanderung desselben in Stengel oder Wurzel annehmen zu dürfen glaubt, da er „in letzterer an der Vegetations-spitze stärker auftritt, um weiter hinauf nachzulassen“, und im Stengel keine erheblichen Gerbstoffmengen mehr zum Vorschein kommen. Da es sich überhaupt nur um geringe Gerbstoffmengen handelt, bedarf der letzte Punkt keiner weiteren Berücksichtigung. Gegen den ersten läßt sich geltend machen, daß Wanderung und Speicherung streng auseinanderzuhalten sind. In den Zellen einer Wanderungsbahn brauchen die wandernden Substanzen nur in geringen Mengen vorhanden zu sein, während sie an ihrem Ende sich häufen. Allem Anschein nach handelt es sich im vorliegenden Falle um eine Auswanderung eines Teiles des Gerbstoffs aus den bald welkenden Kotyledonen, welche der partiellen Entleerung der herbstlichen Blätter zu vergleichen ist.

Verschwinden des Gerbstoffs bei der Korkbildung.

Meine eignen Untersuchungen über ein eventuelles Verschwinden des Gerbstoffs aus der Zelle erstreckten sich zuerst auf das Phellogen verschiedener Pflanzen. Seit lange besteht die Angabe, daß bei der Korkbildung Gerbstoff verschwinde, meines Wissens ist aber der Vorgang niemals genauer verfolgt worden und so sind bisher die Fragen offen geblieben, ob die junge Korkzelle schon bei ihrer Entstehung sehr gerbstoffarm oder gerbstofffrei ist, ob sie bei der Teilung ihrer Mutterzelle keinen Gerbstoff mitbekommen hat, oder ob derselbe später aus ihr auswandert, oder endlich, ob er mit ihrem Protoplasma an Ort und Stelle verändert wird.

Pflanzen, deren Phellogen stark gerbstoffhaltig ist, während ihr Kork selbst keinen Gerbstoff führt, sind z. B. *Ulmus suberosa* EHRH., *Corylus Avellana* L., *Populus dilatata* AIT. und der Ahorn.

Die mikroskopische Untersuchung der Rinde einer *Acer*-Art im Juni zeigt, daß anfänglich die junge Korkzelle etwa ebensoviel Gerbstoff enthält wie ihre als Glied des Phellogens weiter lebende Schwesterzelle. Während sie heranwächst, wird ihre Gerbstoffreaktion, anfänglich wohl nur infolge von Wassereintritt in die Zelle, schwächer. Schließlich erscheint nur noch der wandständige körnige Plasmarest mit Kaliumbichromat braun oder bräunlich gefärbt und mit dessen Verschwinden hört auch die Gerbstoff-

reaktion meist auf. Aus dem Vorhandensein des Gerbstoffs in den absterbenden oder schon abgestorbenen Zellen darf geschlossen werden, daß er nicht, was sonst denkbar wäre, in die Phellogenzellen zurückwandert, sondern an Ort und Stelle in der jungen Korkzelle eine Veränderung erleidet. Worin diese besteht, darüber lassen sich nur Vermutungen aufstellen; ein zeitlicher Zusammenhang zwischen dem Eintreten der Verholzung und Verkorkung und dem Schwinden des Gerbstoffs ließ sich nicht nachweisen; auch zeigten die Membranen der verkorkenden und verkorkten Zellen keine Gerbstoffreaktion. So bleibt wohl die Annahme am wahrscheinlichsten, daß der Gerbstoff bei der Bildung der braunen Korkfarbe verwandt werde. Ein Ende März abgeschnittener und mit Kaliumbichromat behandelter Zweig von *Populus dilatata* ART. zeigte die Phellogenzellen neben Stärkekörnern ganz erfüllt von Aggregaten brauner Kugeln, an Stelle deren die jüngsten Korkzellen homogene, sie manchmal ganz erfüllende gelbe oder braune Massen enthielten. Im frischen Zweige waren diese letzteren gelblich-grün und stark glänzend und färbten sich mit Eisenchlorid schwarz. Sie dürften somit Gerbstoff oder eine verwandte Substanz repräsentieren. Dieselbe Substanz fand ich Ende Juli in den jüngsten Korkzellen, während die weiter nach außen gelegenen meist inhaltsleer waren. Da die Membranen der betreffenden Zellen bereits verkorkt waren, haben wir es hier jedenfalls mit einem Exkret zu thun, an dessen Bildung der Phellogengerbstoff allem Anschein nach in erster Linie beteiligt ist.

Bei der Pappel trat auch Gerbstoffreaktion der verkorkenden oder verkorkten Membranen auf. Die tertiären Verdickungsschichten, welche bekanntermaßen namentlich auf den inneren Tangentialwänden eine bedeutende Dicke erreichen, färbten sich mit Eisenchlorid dunkel, mit Kaliumbichromat braun, gaben aber auch mit Chlorzinkjod Cellulosereaction. Wenn auch der Verdacht vorliegt, daß sie erst beim Absterben Gerbstoff gespeichert haben, so darf doch das Vorkommnis gerade an der bezeichneten Stelle nicht verschwiegen werden.

In den Zellen der das Korkgewebe überziehenden Epidermis blieb in allen untersuchten Fällen der Gerbstoff unverändert liegen.

Verschwinden des Gerbstoffs aus Zellen mit sich verdickenden Membranen.

In ähnlicher Weise wie aus den Korkzellen verschwindet der

Gerbstoff aus in der Ausbildung begriffenen Gefäßen. Der Vorgang läßt sich bei *Silphium perfoliatum* und verwandten Pflanzen leicht beobachten und wird dort auch von Horn angegeben. Das Cambium führt hier ziemlich viel Gerbstoff, der auch nach der Verholzung der Gefäßmembranen noch eine Weile erhalten bleibt. Er verschwindet mit dem Verschwinden des lebenden Protoplasmas, nachdem zuletzt noch der der Gefäßwand angeschmiegte Plasmarest die Reaktion mit Kaliumbichromat gezeigt hat. In den zwischen den Gefäßen befindlichen lebenden Elementen bleibt der Gerbstoff auch weiterhin erhalten.

Hier anzuschließen ist das bereits p. 26 erwähnte Verschwinden des Gerbstoffs aus den Gefäßbündelinitialen von *Chondrilla juncea*. In beiden Fällen bleibt fraglich, ob Auswanderung des Gerbstoffs oder Verbrauch an Ort und Stelle vorliegt; besonders hervorzuheben ist, daß eine Beteiligung des Gerbstoffs bei der Verdickung oder Verholzung der Membranen sich bisher nicht hat beweisen lassen. Eine solche braucht auch nicht stattzufinden in den der Sklerose anheimfallenden Zellen, welche bei unseren Beispielen die peripherischen Partien des Marks und das zwischen den Gefäßbündeln gelegene Gewebe ausmachen. Aus diesen Elementen schwindet der Gerbstoff oft, wenn ihre Plasmakörper noch am Leben sind, die Verholzung aber schon eingetreten ist. Den Gedanken an ein Eintreten des Gerbstoffs in die Membran könnte höchstens der Umstand erwecken, daß der Kaliumbichromatniederschlag zuletzt häufig als wandständiger, braungelber Streif sichtbar ist.

Für Collenchym und Bastfasern gilt, daß der Gerbstoff in ihnen oft noch nach anscheinend vollendeter Membranverdickung vorhanden ist. Später kann er schwinden, wie aus dem übrigen Rindenparenchym.

Verschwinden des Gerbstoffs aus Zellen der Rinde und des Marks.

Schon oben (p. 26) wurde angegeben, daß bei den Compositen nahe an den Stengelvegetationspunkten alle Zellen des Querschnitts, mit Ausnahme etwa der Gefäßbündelinitialen mit Gerbstoff erfüllt sind. Später ändert sich dieser Zustand in der Regel dahin, daß nur noch die Epidermis mit den ihr angrenzenden Rindenparenchymschichten, die Gefäßbündelscheiden und etwa noch das Cambium mit einigen Elementen des Bastes und des Holzes beträchtlichere Gerbstoffreaktion zeigen; in den ältesten Internodien können

selbst die Epidermis und etwaige Idioblasten die einzigen Träger der Gerbstoffreaktion sein.

Die mikroskopische Untersuchung vermag wenigstens einige Anhaltspunkte für die Beurteilung des Verbleibs des Gerbstoffs der übrigen Gewebe zu geben, welche auch den p. 19 mitgeteilten Beobachtungen über *Vicia Faba* zu gute kommen.

Behandelt man verschieden alte Glieder eines diesjährigen Sprosses von *Sambucus nigra* mit Kaliumbichromat, so färben sich die Endknospe und die ersten, noch kaum gestreckten Internodien tief schwarzbraun, die folgenden successive weniger dunkel, bis endlich die ursprüngliche grüne Farbe erhalten bleibt. Die mikroskopische Untersuchung zeigt in den Epidermiszellen einer Partie, welche makroskopisch ganz dunkelbraun erscheint, ziemlich helle homogene Braunfärbung nebst einem spärlichen körnigen Niederschlag. In denen der grün gebliebenen Internodien sind die Körnchen nicht mehr zu finden und die Färbung ist ganz im Verhältnis der bis zum Drei- und Mehrfachen gehenden Vergrößerung der Zellen schwächer geworden. Ein Verschwinden von Gerbstoff ist hier nicht nachweisbar. Wenn ein solches stattgefunden hat, so müßte im selben Maße in den Epidermiszellen Gerbstoff neu gebildet worden sein.

Etwas anders verhält sich das Mark. Seine Zellen zeigen anfangs dieselbe Reaktion wie die Epidermis. Mit dem Wachstum nimmt auch hier die Intensität der Färbung ab, aber diese Abnahme geht weiter: In den meisten Zellen bleiben nur braune Gerinnsel und in vielen ist schließlich überhaupt kein Gerbstoff mehr nachzuweisen. Dieser Fall kann bereits in Zellen eintreten, für welche die unter dem Einfluß des Reagens stattgehabte Ablösung des schon sehr dünn gewordenen Plasmaschlauchs von der Membran beweist, daß sie noch der Plasmolyse fähig, also nicht abgestorben waren. Andererseits finden sich die erwähnten Gerinnsel noch in bereits abgestorbenen Zellen, in welchen nur mehr der Kern, welcher sich zuletzt in ein formloses Körnerhäufchen verwandelt, und die Plastiden deutlich zu erkennen sind.

Die in der Rinde und dem peripherischen Mark verlaufenden, stark gerbstoffhaltigen Schläuche lassen keine Verminderung ihres Gehaltes erkennen.

Besonders lehrreich war die Untersuchung eines Stengels von *Chondrilla juncea* zur Zeit der lebhaftesten Vegetation.

Nahe dem Vegetationspunkt erzeugte das Reagens in dem zentralen Teil des Grundgewebes homogene Braunfärbung, während

die peripherischen Partien fast farblos blieben. Die Intensität der Färbung nimmt weiter abwärts im Stengel anfänglich etwas zu, dann, mit der fortschreitenden Vergrößerung der Zellen, ab. In diesem Stadium, etwa $\frac{1}{8}$ Millimeter unter der Stengelspitze, treten in dem Zellinhalt dunkelbraune Kugeln auf, welche weiterhin sich in stumpfeckige, mehr grau-braune Körper verwandeln. Während die Zellen nun rasch in die Breite wachsen und transversale Teilungen erleiden, schwindet die homogene Färbung bis auf ein Minimum und auch jene Körper verändern sich, indem sie in kleine Körnchen zerfallen, die zum Teil noch braun zum Teil farblos erscheinen. Die Zellen sind um diese Zeit zwar inhaltsarm, aber kaum schon abgestorben. Eine Spur von Gelbfärbung zeigt ihr Lumen fortwährend und besonders auf den Transversalwänden finden sich noch lange Ansammlungen bräunlicher Körnchen.

Die beschriebenen Vorgänge spielen sich in einem etwa vier Millimeter langen Stengelstücke ab. Weiterhin schreitet die Entleerung der Zellen von Plasma und Gerbstoff fort, bis von beiden keine Spur mehr zu finden ist.

Es kann keinem Zweifel unterliegen, daß wir es im vorliegenden Falle mit einem wirklichen Verschwinden des Gerbstoffs zu thun haben; und zwar ist derselbe seiner Entstehung nach hier wohl teils primär, teils sekundär. Die braunen Kugeln und die aus ihnen hervorgehenden Körper zeigen das Vorhandensein des festweichen Gerbstoffs an, von welchem KLERCKER (l. c.) spricht. Zweifelhaft bleibt wieder, ob sein Verschwinden eine chemische Veränderung an Ort und Stelle — sei es zum Verbrauch, sei es behufs einer Auswanderung — bedeutet, oder ob er als Gerbstoff die Zelle verläßt. Ein Umstand, der für die erste Möglichkeit geltend gemacht werden könnte, ist das Auftreten farbloser Körnchen bei der Behandlung der den Gerbstoff verlierenden Zellen mit Kaliumbichromat an Stelle der typischen Reaktion. Indes sind die Vorgänge, welche sich bei dem Eintreten der letzteren abspielen, noch zu unklar, als daß ein solches Argument viel Gewicht haben könnte.

Dieselben Erscheinungen wie das Mark der *Chondrilla*-Stengel zeigt eine mittlere Partie des Rindenparenchyms z. B. bei *Silphium perfoliatum* und das dünnwandige Parenchym des Mittelnerven der lanzettlichen Blätter von *Chondrilla*. Diese Gewebspartien gleichen, wie die früher erwähnte Mittelrinde von *Cuscuta*,

auch darin dem Mark, daß sie ziemlich früh dem Absterben anheimfallen können.

Verhalten des Gerbstoffs in reifenden Früchten.

Mehr anhangsweise mögen noch wenige Beobachtungen an Früchten mitgeteilt werden, welche die Resultate einiger KRAUS'schen Analysen zu ergänzen geeignet sind. KRAUS (Grundlinien p. 19) fand bei verschiedenen alten Früchten von *Saxifraga cordifolia* und *S. crassifolia*, *Sarothamnus scoparius* und *Cynoglossum spec.* eine Zunahme des Gerbstoffgehalts während des Reifungsprozesses; bei *Saxifraga repanda* und *Heuchera caulescens* blieb bei Halb- und Vollreife der Gerbstoffgehalt sich gleich.

Meine Beobachtungen beziehen sich auf saftige Früchte, auf Zwetschen, Äpfel, Birnen und Weintrauben, bei welchen allen man im reifen Zustand keinen erheblichen Gerbstoffgehalt zu vermuten pflegt.

In einer reifen Zwetsche fanden sich die Gefäßbündel begleitet von Reihen langgestreckter Zellen, welche typische Gerbstoffniederschläge ergaben, und zwar teils in Form der bekannten homogenen braunen Massen mit eingesprengten farblosen Vakuolen, teils als braune und farblose Granulationen auf einer spröden hellbraunen Membran, welche fast die ganze Zelle auskleiden kann. Dieselbe stellt wohl die unter dem Einflusse des Reagens erstarrte Wand der gerbstoffhaltigen Vakuole dar. Von der nämlichen spröden Masse findet man viele der riesigen Fruchtfleischzellen ausgekleidet. In anderen Zellen macht sich vielfach eine grünliche Färbung bemerkbar, welche wohl auf eine Reduktion des chromsauren Salzes durch den Zucker der Frucht zurückzuführen ist.

Eine am 13. Juni geerntete Zwetsche enthielt eher weniger Gerbstoff als die reife denn mehr. Starke Reaktion trat nur in den parenchymatischen Elementen der Gefäßbündel auf. Diejenigen der Fruchtfleischzellen, welche überhaupt Gerbstoff führen, reagieren jedenfalls nicht stärker als die entsprechenden Zellen der reifen Zwetsche.

Eine junge Birne vom 13. Juni zeigte in den Parenchymzellen der Gefäßbündel und der Scheide der letzteren homogene Braunfärbung; ebenso in einzelnen, etwas vom Gefäßbündel entfernteren Zellen. Auch die zerstreuten Steinzellen enthalten z. T. tiefbraune Tropfen. Am ärmsten an Gerbstoff ist die dem Kerngehäuse angrenzende Fleischschicht. Eine am 1. August in Kaliumbichromat

gelegte Birne ergab bedeutend mehr Gerbstoff als das jüngere Exemplar. Viele ihrer Zellen erwiesen sich als vollgestopft mit der bekannten homogenen Masse oder mit braunem, körnigem Gerinnsel, während andere, namentlich in der Umgebung des Kerngehäuses gelegene, fast gerbstofffrei waren. Auch eine überreife, ganz weiche und sehr süße Birne vom Oktober ließ keine Gerbstoffabnahme erkennen. Bei ihr besonders zeigte sich die oben erwähnte Grünfärbung vieler Zellen.

Daß der Geschmack des Gerbstoffs in den reifen Früchten nicht hervortritt, hat nichts befremdendes, wenn man daran denkt, daß die Zahl der gerbstoffhaltigen Zellen des Fruchtfleisches doch bedeutend geringer ist als die der zuckerführenden. Außerdem ist das Vermögen des Zuckers, den Geschmack des Gerbstoffs zu verdecken, sehr groß. Etwa die vierfache Menge einer 50-prozentigen Rohrzuckerlösung reicht hin, um einer konzentrierten Gerbsäurelösung die Adstringenz fast ganz zu nehmen.

Ein anderes Verhalten als die bisher besprochenen Früchte zeigten Weinbeeren. Eine ganz junge, wenig über stecknadelkopfgroße Beere gab in der Epidermis nur schwache Gerbstoffreaktion, nämlich Gelbfärbung einer wandständigen Partie des Zellinhaltes. Dieselbe geringe Gerbstoffmenge wiesen zahlreiche Zellen des gesamten Fruchtfleisches auf, welche überall zwischen die gerbstofffreien Zellen eingestreut waren. Starke Gerbstoffreaktion erhielt ich nur in den übrigens auch von gerbstofffreien Zellen durchsetzten, der Epidermis benachbarten Parenchymteilen (opake Erfüllung mit braunen Körnern) und den Epidermen der Samen und Embryonen. Eine etwas ältere Beere, von etwa 5 mm Durchmesser, besaß in den äußeren Parenchymschichten denselben Gerbstoffgehalt, während in den sehr stark gewachsenen Zellen des Inneren nur mehr geringe Mengen jener Substanz zu finden waren. In einer fast reifen Beere endlich war Gerbstoff nur in den äußeren Schichten in anscheinend unveränderter oder eher vergrößerter Menge nachweisbar, und die Innenzellen gaben nur hier und da eine auf Gerbstoffspuren hindeutende Reaktion.

Diese Resultate stimmen mit den Ergebnissen der vorhandenen Analysen überein, welche ebenfalls eine Verminderung des Gerbstoffs beim Heranreifen der Trauben erkennen lassen.

Auch in diesem Falle braucht übrigens von einem Gerbstoffverbrauch nicht die Rede zu sein. Die verschwindende Menge ist

erstlich zu gering, um als Material für die Zuckerbildung angesprochen werden zu können, und dann ist auch hier mit einer eventuellen Wanderung des Gerbstoffs in die während des Heranwachsens ihren Gehalt vergrößernden Samen zu rechnen.

Zusammenfassung.

Als Resultat aller im Vorstehenden mitgeteilten Beobachtungen über das Verschwinden des Gerbstoffs im Leben der Pflanze ergibt sich, daß ein solches thatsächlich erfolgt, und zwar sowohl aus Zellen, welche einem baldigem Absterben entgegengehen, als aus solchen, welche eine längere Lebensdauer besitzen. Zu ersteren gehören die jungen Korkzellen, die Zellen des Marks, ein Teil des Rindenparenchyms, die Gefäßinitialen und viele sklerotisierende Zellen; zu letzteren die in meinem ersten Kapitel erwähnten Zellen der Wurzelspitzen von *Triticum* und anderen Pflanzen, und manches Rindenparenchym und Collenchym. Sekundärer und primärer Gerbstoff verhalten sich in Bezug auf die Möglichkeit eines Verschwindens nicht durchweg verschieden. Wesentlich nur in den Gerbstoffschläuchen und verwandten Gebilden geht das sekundäre Auftreten wenigstens eines Teils ihres Gerbstoffs mit seinem ruhenden Verhalten Hand in Hand. Sie entsprechen den Raphidenbehältern wie in der Funktion, so in der frühen Ausbildung. Beide dienen der Pflanze zum Schutze, beide werden schon in der Nähe der Vegetationspunkte ausgebildet und beide behalten den Inhaltsbestandteil, nach welchem sie benannt sind, bis zu ihrem Tode. Auch bezüglich der Entstehungsweise braucht zwischen sekundärem und primärem Gerbstoff kein Unterschied vorhanden zu sein. Die oben nachgewiesene Thatsache, daß Gerbstoff aus Traubenzucker entstehen kann, das zweite Hauptresultat der mitgeteilten Beobachtungen, setzt uns in Stand, auch in dieser Beziehung beide zu vereinigen.

Im allgemeinen entsteht der Gerbstoff, wenn er überhaupt auftritt, eben da, wo ausreichende Materialien zu seiner Bildung vorhanden sind; sei es in Blättern, wo am Lichte Baustoffe neu gebildet werden, sei es an Orten von Neubildungen, wo anderwärts gebildete Baustoffe zusammenströmen. In diesem und vielleicht in diesem einzigen Punkte verhält er sich wie die Stärke, welche sich an denselben Stellen findet wie er und ebenfalls stets dieselbe

ist, mag sie in Blättern am Lichte oder an Vegetationspunkten ausgeschieden werden. Namentlich an Vegetationspunkten stimmt das Auftreten des Gerbstoffs mit dem der transitorischen Stärke überein. Beide Substanzen entstehen ungefähr an der unteren Grenze des Urmeristems, da wo die Zufuhr von Kohlehydraten den Verbrauch übersteigt, und beide verschwinden wieder, während die Zellen in ihren definitiven Zustand übergehen. Hier hört aber die Analogie auf.

Anderwärts gemachte Erfahrungen berechtigen uns zu der Annahme, daß die Stärke bei ihrem Verschwinden wieder als Baustoff in den Stoffwechsel eintritt; für den Gerbstoff aber liegen derartige Erfahrungen bis jetzt nicht vor. Wir wissen, daß er Traubenzucker abspalten kann und von Schimmelpilzen als Nährmaterial benutzt wird, haben ihn aber bei grünen Pflanzen noch nirgends als Baustoff kennen gelernt. Die Angaben von KRAUS und die hier mitgeteilten Versuche mit Dunkelpflanzen und Pflanzen, deren Gerbstoff mit Methylenblau fixiert war, berechtigen eher zu der Behauptung, daß der Gerbstoff die Rolle eines Baustoffes nicht spielt. Er wird bei Neubildungsvorgängen auch im Dunkeln nicht verbraucht, und Wurzelhaare und Wurzelspitzen wachsen normal weiter, wenn man ihnen Gerbstoff durch Fixierung desselben mit Methylenblau entzieht.

Andererseits kann auch nicht als bewiesen angenommen werden, daß der Gerbstoff nur Exkret im Sinne von KRAUS (s. p. 13) sei. STAHL hat gezeigt, daß er häufig die Rolle eines Schutzmittels gegen Tierfraß spielt, und einer solchen Funktion würde es nicht widersprechen, wenn er von einem Orte, wo er in dieser Eigenschaft überflüssig geworden ist, weggeführt würde, um anderwärts wieder aufzutreten. Es wäre das ein Zug der Sparsamkeit der Pflanze, welche dem Physiologen ja oft genug entgegentritt. Warum sollte der die zarten Vegetationspunkte der Wurzel und Stengel schützende Gerbstoff nicht mit diesen vorwärts schreiten, indem er die älter werdenden Zellen verläßt, welche z. T. dem Absterben anheimfallen, z. T. andere Schutzmittel erwerben.

Vorläufig bleiben indes doch zu viele Details der Gerbstoffverteilung von diesem Gesichtspunkte aus unverständlich, als daß unter ihn jedes Gerbstoffvorkommen ohne weiteres subsumiert werden könnte. Ich erinnere nur an das erneute Auftreten von Gerbstoff in den älteren Teilen der Wurzeln von *Cynoglossum* und

Triticum in Zellen, welche der in der Spitze gebildete Gerbstoff verlassen hat. Ähnliches berichtet HORN (l. c.) von Compositenstengeln, bei welchen in den älteren Internodien in dem vorher sehr gerbstoffarm gewordenen Rindenparenchym wieder Gerbstoff auftritt, gleichzeitig mit dem Wiederbeginn von Zellteilungen.

Einstweilen wird man sich daher an dem Geständnis genügen lassen müssen, daß für unter den Kollektivnamen Gerbstoff fallende Körper eine wichtige biologische Funktion nachgewiesen ist, vermutlich vorhandene physiologische Leistungen solcher Körper aber noch ganz in Dunkel gehüllt sind. Der weitere Fortschritt wird vor allem von der genaueren chemischen Charakterisierung und Unterscheidung der hier behandelten Stoffe abhängen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jenaische Zeitschrift für Naturwissenschaft](#)

Jahr/Year: 1890

Band/Volume: [NF_17](#)

Autor(en)/Author(s): Büsgen Moritz

Artikel/Article: [Beobachtungen über das Verhalten des Gerbstoffes in den Pflanzen. 11-60](#)