Physiologische Ungleichheit bei morphologischer Gleichheit.

Von **Friedl Weber** (Graz).

(Aus dem pflanzenphysiologischen Institut der Universität Graz.)

(Mit 1 Textabbildung.)

Die Verläßlichkeit und Exaktheit physiologischer Untersuchungen hängt in weitgehendem Maße ab von der Gleichartigkeit und Vergleichbarkeit der Reaktionsweise des Versuchsmaterials. Man ist daher stets bemüht, geno- sowie phänotypisch möglichst gleichwertiges Material zu verwenden. Insbesondere bei zellphysiologischen Untersuchungen wird es aber immer mehr klar, wie wenig morphologische Homogenität als Kriterium für physiologische Identität verläßlich ist. Úlehla und Morávek (1923) haben daher anläßlich ihrer Studien an *Basidiobolus ranarum* auf die dringliche Notwendigkeit hingewiesen, jeweilig ein „standard testing" zur Feststellung der physiologischen Identität des Versuchsmaterials vorzunehmen. Es erscheint mir wichtig, daß Einzelerfahrungen über Fälle von physiologischer Konstitutions- und Zustandsungleichheit bei morphologischer Gleichheit bekannt gegeben werden, weil dies zur Vermeidung von Irrtümern beitragen kann, die sich ergeben würden, wenn gleichaussehendes Zellmaterial ohne weitere Prüfung als physiologisch gleichwertig hingenommen wird.

Eine systematische Darstellung der Methoden, mit denen es versucht werden könnte, eine physiologische Identitätsprüfung vorzunehmen, liegt noch nicht vor; es werden sich auch kaum viele allgemein giltige Regeln aufstellen lassen. Man wird mit allen möglichen Mitteln versuchen müssen, physiologische Heterogenitäten aufzudecken. So konnte, um nur einige Beispiele namhaft zu machen, Burk (1923) durch Ermittlung des spezifischen Gewichtes eine Unterscheidung zwischen in ihren Größendimensionen identischen, physiologisch in ihrer Widerstandsfähigkeit aber heterogenen Hefezellen ermöglichen. Permeabilitätsprüfungen durch Krehan (1914) und durch Fitting (1915) haben erkennen lassen, daß die Epidermiszellen von *Rhoeo discolor* bei morphologisch gleichem Aussehen sich im Winter in einem ganz anderen physiologischen Zustand befinden als im Sommer. Ich habe bereits an anderer Stelle (Weber, 1925) kurz darauf hingewiesen, daß sich durch Bestimmung der Plasmaviskosität Zustandsunterschiede zwischen lebenden Zellen aufweisen lassen, die sich sonst in keinerlei Weise verraten. Besonders leicht gestattet die Beobachtung der Plasmolyseform die Unterscheidung differenter Zellzustände. So plasmolysieren die Zellen von *Spirogyra varians* in Rohrzucker im rein vegetativen Zustand konvex, dagegen

eckig im Zeitpunkt und Zustand, bevor sie zur Kopulation sich vorbereiten, wenn dies auch morphologisch noch nicht zu erkennen ist (Weber, 1925). Maige (1925) betrachtet die Unterschiede, die sich bei Kultur in Zuckerlösung in der „excitabilité amylogène" verschiedener Zellen und Gewebe zu erkennen geben, als Index der „différences plus ou moins profondes dans la physiologie propre de ces cellules."

Eine stark ausgeprägte jahreszeitliche Verschiedenheit kam mir durch Zentrifugierungsversuche bei *Elodea canadensis* zur Kenntnis. Im Winter ließen sich die Chloroplasten der Blattzellen durch Zentrifugierung relativ leicht verlagern; es genügt bei einer Tourenzahl von 2600 in der Minute und einem Achsenabstand von 16 cm eine Zentrifugierungsdauer von ca. 10 Minuten, um eine vollständige Verlagerung in das zentrifugale Zellende zu erzielen. Bei Zentrifugierungsversuchen im Mai und Juni dagegen war selbst bei einer Zentrifugierung von 15, ja von 20 Minuten die Chloroplastenverlagerung nur ganz unvollkommen. Dabei wurde das gleiche *Elodea*-Material, das im Grazer Leitungswasser in Kultur stand und sich im Aussehen von dem im Winter verwendeten nicht unterschied, verwendet. Wenn auch ein Beweis fehlt, daß dieser (vielleicht auf geänderten Viskositätsverhältnissen beruhende) Unterschied zwischen Winter- und Sommerzustand der *Elodea*-Zellen für ihren Lebenstrieb irgendwelche Bedeutung hat, so warnt der Befund doch jedenfalls davor, Zustand und Reaktionsweise der Zellen einfach auf Grund cytologischer Gleichartigkeit für identisch zu nehmen.

Auf dieselbe Weise, nämlich durch Zentrifugierung, konnte im Zellzustand mancher Pflanzen auch ein tageszeitlicher Unterschied festgestellt werden. In den Mesophyllzellen der sukkulenten Blätter von *Sempervivum tectorum, montanum, hirtum* und anderen Arten lassen sich in den Nachmittagsstunden oder gegen Abend die Chloroplasten leicht verlagern. Bei der im obigen charakterisierten Zentrifugierung genügt dazu eine Dauer von 30, ja oft von 20 Sekunden. Am Morgen oder Vormittag ist zur gleichen Chloroplastenverlagerung eine Zentrifugierungsdauer von 60—90 Sekunden, ja noch länger erforderlich. Bleiben die Blätter tagsüber verdunkelt, so genügt auch nachmittags eine Zentrifugierungsdauer von 40 Sekunden nicht, um auch nur die geringste Verlagerung zu bewirken. Es mag sein, daß ein Wechsel im spezifischen Gewicht der Chloroplasten (bedingt durch den verschiedenen Gehalt an autochthoner Stärke am Morgen und Abend) am Zustandekommen dieses auffallenden Unterschiedes beteiligt ist; es kann aber wohl auch sein, daß der Viskositätszustand des Protoplasten, entsprechend den Schwankungen des Säuregehaltes der sukkulenten Blätter, einem tagesperiodischen Wechsel unterworfen ist. Auf jeden Fall läßt sich

durch den Unterschied in der Verlagerbarkeit der Chloroplasten eine Differenz im Zellzustand am Morgen und Abend erkennen.

Weitere Beobachtungen an *Elodea canadensis* zeigen, daß verschiedene Partien ein und desselben Blattes, obwohl sie sich von den benachbarten mikroskopisch nicht unterscheiden, innerlich doch stark verschieden sein müssen:

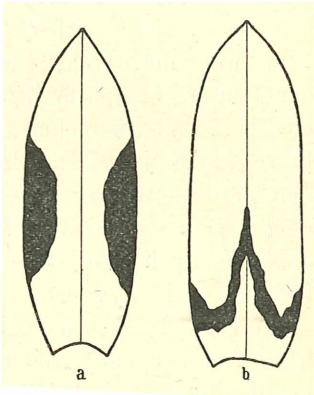
Pearsall und Hanby (1925) führen die Unterschiede in der Blattform von *Potamogeton perfoliatus* auf den *Ca*-, bzw. *K*-Überschuß des Standortswassers zurück und konnten auch durch Kultur in Wasser mit *Ca* im Überschuß die breite Blattform experimentell hervorrufen, in Wasser mit *K* im Überschuß die schmale Blattform. Der Habitus von *Elodea canadensis* verschiedener Standorte der Umgebung von Graz schien mir dafür zu sprechen, daß analoge Verhältnisse auch für diese Wasserpflanze, die in ihrer Blattform auffallend variiert, Geltung haben. Ich wollte daher Kulturversuche (analog denen der genannten Autoren mit *Potamogeton*) mit *Elodea* durchführen. Zunächst wurden Exemplare in Grazer Leitungswasser gebracht, in dem auf 1 Liter 5 Gramm Kalisalpeter gelöst war. Dabei ergab sich nun folgendes:

Nach 1—2 Wochen weisen die Blätter bestimmter Wirtel jedes Sprosses scharf begrenzte Stellen auf, an denen alle Zellen abgestorben sind, während die übrigen Blatteile (soweit sich erkennen läßt), vollkommen unbeschädigt bleiben; in jedem Blatt befinden sich zwei solche tote Herde; sie liegen symmetrisch gegenüber, einer am linken Rand des Blattes und einer am rechten; vom Rand her erstreckt sich die tote Partie in einer Ausdehnung von einem Viertel der Blattbreite, also bis ungefähr die halbe Entfernung zur Mittelrippe. In bezug auf die Längsachse des Blattes liegen diese Stellen ungefähr in der Mitte zwischen Spitze und Basis und nehmen $^1/_3$—$^1/_2$ der Blattlänge ein (Fig. *a*). Bei einzelnen Blättern tritt noch an der Spitze des Blattes in der ganzen Breite ein kleiner nekrotischer Herd auf.

Wie erwähnt, zeigten nicht alle Blätter eines Sprosses diese lokalen Absterbeerscheinungen, sondern nur die Blätter ganz bestimmter Wirtel. Und zwar waren es an jedem Sproß nur 4—6 Wirtel in der Nähe der Spitze, die Blätter der älteren Wirtel basalwärts sowie der allerjüngsten zeigten keinerlei nekrotische Herde, sondern waren durchaus gesund.

Diese Versuche ergaben also eine merkwürdige Verschiedenheit in der Empfindlichkeit von seiten verschiedener Blätter und verschiedener Teile ein und desselben Blattes, für die anatomisch keinerlei Anhaltspunkte namhaft gemacht werden könnten. Lokale Empfindlichkeits- oder Resistenzunterschiede gegenüber schädigenden Agentien wurden am *Elodea*-Blatt bereits einmal aufgefunden.

Seifriz (1923) berichtet über „the variability in sensitivity of cells both in the same leaf and in different leaves ..... The dead cells are usually grouped in patches, suggesting a common physological state before death in these regions. The less resistent cells may be grouped into two blocks situated in similar positions on each side of the leaf.“ Die Lage und Ausdehnung der von Seifriz als besonders empfindlich erkannten Zellgruppen entspricht im wesentlichen den hier von mir beschriebenen nekrotischen Flecken. Von besonderem Interesse bei dieser Übereinstimmung ist es, daß es sich in diesen beiden Fällen um eine besondere Empfindlichkeit einer bestimmten Gewebezone gegenüber ganz verschiedenen Agentien handelt: In den Versuchen von Seifriz starben diese Zellgruppen unter der Wirkung von 10% Aethylalkohol, bei meinen Versuchen in einer physiologisch nicht aequilibrierten Nährlösung unter der Wirkung eines *K*-Salzes. Es liegt nahe, anzunehmen, daß eine spezifisch erhöhte Permeabilität dieser Zellgruppen die Ursache ihrer gesteigerten Empfindlichkeit ist. Es könnten dies Stellen sein, die besonders zum Stoffdurchtritt prädestiniert sind, ähnlich wie dies für die Zellgruppen von Wasserpflanzen angenommen wurde, die Mayr als Hydropoten, Riede als hydromorphe Organe bezeichnet hat. Hier müßten diese Zellen allerdings sowohl für lipoid- als auch für wasserlösliche Stoffe besonders permeabel sein. Weitere Versuche mit anderen schädlichen Eingriffen auch physikalischer Art könnten die Entscheidung bringen.



a) Blatt von *Elodea canadensis*, 10 Tage in Leitungswasser, + 0·5% Kalisalpeter. Die schwarz gehaltenen Flecke sind abgestorben.

b) Blatt von *Elodea canadensis*, eine Woche in Kupferwasser; alle Zellen tot. Die schwarz gehaltenen Streifen sind in der Natur intensiv violettbraun verfärbt.

So viel kann jedenfalls schon gesagt werden, daß nicht unter der Einwirkung von allen giftigen Substanzen diese Blattflecken früher sterben als die übrigen Blattpartien. Legt man z. B. *Elodea*-Sprosse in Kupferwasser (d. i. Wasser, das durch einige Kupferdrahtstücke giftig gemacht wurde), so sterben (bis auf eine besonders resistente Stelle an der Basis der Blattmittelrippe und einen schmalen Streifen zu beiden Seiten davon) alle übrigen Teile des Blattes im wesentlichen gleichzeitig nach etwa zwei Tagen ab. Nach Eintritt dieses durch Kupfer bedingten Todes verrät sich im übrigen die Eigenart eines schmalen Gewebestreifens durch eine schon makroskopisch höchst auffallende violett-

braune Verfärbung; dieser Streifen erstreckt sich vom unteren Drittel des Mittelnervs nach der Basis zu, teilt sich bald und führt symmetrisch in zwei Bögen an den linken und rechten Blattrand, den diese Bögen in der Nähe des Blattgrundes erreichen (Fig. *b*). Auch in diesem Falle wird demnach postmortal die Eigenart einer Gewebezone sichtbar, von der in vivo nichts zu bemerken war.

Ungeklärt bleibt auch die Tatsache, warum die Blätter nur bestimmter Wirtel die Kali-Schädigung aufweisen. Es scheinen Beziehungen zum Alter der Blätter zu bestehen. Die ausgewachsenen Blätter werden nicht geschädigt, auch die ganz jungen nicht, sondern nur diejenigen, die sich gerade vor der Übertragung in das Kali-Wasser aus der Knospenlage durch epinastisches Wachstum zu entfalten beginnen.

Man muß wohl annehmen, daß in diesem Entwicklungsstadium der Blätter in diesen Zellen ganz bestimmte Vorgänge sich abspielen, die bei Kali-Überschuß im Außenmedium zu letalen Schädigungen führen; die jüngeren Blätter und Blattanlagen, die sich schon längere Zeit im Kali-Wasser befinden, bevor sie in dieses Stadium treten, vermögen sich — könnte man dann annehmen — soweit daran anzupassen, daß sie auch die spätere Entwicklung ohne Schaden durchmachen können. Plasmolyseform-Versuche lassen erkennen, daß bereits in den allerersten Tagen des Aufenthaltes im Kali-Wasser (bisweilen schon nach vier Stunden) Änderungen der protoplasmatischen Grenzschichten in allen Blattzellen sich einstellen. Während in den Zellen der im Grazer Leitungswasser kultivierten *Elodea* die Plasmolyse in 30% Rohrzucker konkav beginnt, der Protoplast in zahlreichen Plasmafäden und breiten Plasmabändern mit der Membran in Verbindung bleibt und sich nur sehr schwer und langsam von ihr loszulösen vermag, beginnt die Plasmolyse in den Kaliwasser-*Elodea*-Zellen (am zweiten Tag des Aufenthaltes in diesem abnormen Medium) typisch konvex und der Protoplast rundet sich ohne merkliche Fadenbildung rasch und leicht ab. Es scheint also durch das Kalisalz eine Verflüssigung der Protoplasmagrenzschichten eingetreten zu sein. Im Rahmen obiger Vorstellung müßte man also annehmen, daß diese Verflüssigung, bzw. die damit verbundene sonstige Änderung des Plasmazustandes, mit dem Leben der empfindlichen Zellen in der gekennzeichneten kritischen Entwicklungsphase nicht verträglich ist.

Es sei noch erwähnt, daß bereits nach vier Tagen Aufenthalt im Kali-Wasser die Zellen der empfindlichen Stellen so weit geschädigt sind, daß bei Plasmolyse in Rohrzucker die Chloroplastenanhäufung um den Kern, die Systrophe, nicht eintritt, während in den übrigen Blattpartien typische Systrophe in allen Zellen sich in kurzer Zeit einstellt. Das Unterbleiben der Systrophe scheint aber ganz allgemein ein Zeichen

von Schwächung oder Lähmung des Protoplasmas zu sein, wenigstens konnten Höfler und Weber (1925) das Unterbleiben von Systrophe im Narkosezustand feststellen. Nach sechs Tagen sieht man bisweilen in allen Zellen dieser Flecke lebhafteste Protoplasmaströmung, was, wie bekannt, nicht selten eine prämortale Erscheinung ist. In den Zellen der übrigen Blattpartien ist keine Plasmaströmung zu bemerken.

Die Tatsache, daß physiologische Unterschiede zwischen normalerweise identisch erscheinenden Individuen (seien es Zellen oder vielzellige Einheiten) unter ungünstigen Bedingungen besonders leicht manifest werden, ist schon länger bekannt. Paál (1914) hat darauf hingewiesen, daß die individuelle Variabilität um so stärker zutage tritt, je weiter sich die Lebensbedingungen vom Optimum entfernen. Für morphologisch-cytologische Veränderungen hat Hartmann (1918) die Giltigkeit dieser Regel an Spirogyren realisiert gefunden. Die Bedeutung dieser vielleicht allgemein geltenden Gesetzmäßigkeit für physiologische Untersuchungen wurde besonders von Paál hervorgehoben.

Auf Grund dieser Gesetzmäßigkeit wird man erwarten dürfen, physiologische Ungleichheiten am ehesten unter ungünstigen Bedingungen aufdecken zu können. Darin scheint mir ein methodischer Hinweis zu liegen für eine strenge physiologische Identitätsprüfung.

Graz, am 8. Juni 1925.

Literatur.

Fitting H., 1915. Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle. Jahrb. f. wissensch. Botan., **56**.

Hartmann O., 1918. Experimentelle Untersuchungen über den Einfluß höherer Temperatur auf Morphologie und Cytologie der Algen. Arch. Entwicklungsmech., **44**.

Höfler K. und Weber F., 1926. Wirkung der Äthernarkose auf die Harnstoffpermeabilität von Pflanzenzellen. Jahrb. f. wissensch. Botanik.

Krehan M., 1914. Beiträge zur Physiologie der Stoffaufnahme in die lebende Zelle. Zeitschr. f. physik.-chem. Biologie, **1**.

Maige A., 1925. Remarques au sujet de l'intérêt physiologique des variations du seuil de condensation amylogène dans les cellules végétales. C. R. Soc. Biol., **92**.

Paál Á. v., 1914. Individuelle Abweichungen in physiologischen Reaktionen. Mathem.-naturwissensch. Berichte aus Ungarn, **30**.

Pearsall W. H. and Hanby A. M., 1925. The variation of leaf form in *Potamogeton perfoliatus*. New phytologist, **24**.

Seifriz W., 1923. Observations on the reaction of protoplasm to some reagents. Annals of Botany, **37**.

Úlehla V. and Morávek V., 1923. On a new method of stating the physiological identity. Sborniku I. sjezdu cs. botan. Praha.

Weber F., 1925. Experimentelle Physiologie der Pflanzenzelle. Archiv f. experimentelle Zellforschung, **2**.

— — 1925. Plasmolyseform von *Spirogyra* vor der Kopulation. Zeitschrift f. wissensch. Mikroskopie, **42**.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Österreichische Botanische Zeitschrift = Plant Systematics and Evolution

Jahr/Year: 1925

Band/Volume: 074

Autor(en)/Author(s): Weber Friedl

Artikel/Article: Physiologische Ungleichheit bei morphologischer Gleichheit 256-261