

## **Jugendlichkeit, Vitalität und Resistenz bei höheren Pflanzen.**

Von Univ.-Prof. Dr. Kurt M o t h e s, Halle/Saale.

Vortrag, gehalten am 14. Dezember 1960.

Die Ursachen des Alterns und des physiologischen Todes pflanzlicher Individuen oder einzelner Organe dürften heterogener und komplexer Natur sein. Es verbietet sich damit, die hier zu behandelnden Erscheinungen für eine allgemeine Theorie des Alterns als ausreichend zu betrachten; vielmehr handelt es sich nur um Bausteine für eine solche allgemeine Theorie. Aber doch scheinen diese Materialien einige Gesetzmäßigkeiten offenbar werden zu lassen, die von allgemeiner Bedeutung für das Verständnis des Lebensablaufes der höheren Pflanzen sind.

Wir halten es für wahrscheinlich, daß nicht nur Protisten, sondern auch höhere Pflanzen prinzipiell unsterblich sind. Jedenfalls ist in zahlreichen Fällen eine vegetative Vermehrung höherer Pflanzen durch mehrere bzw. viele „Generationen“ hindurch ohne sichtbare Schwächung der Individuen möglich. Kulturen isolierter Wurzeln haben deren unbegrenzte Fähigkeit zur weiteren Entwicklung bewiesen.

Doch ist ein Individuum einer höheren Pflanzenart nicht in allen seinen Teilen gleich vital. Sie haben nicht alle die gleiche Lebenserwartung. Vielmehr kennen wir ganz charakteristische „Lebensabläufe“ einzelner Organe und Gewebe. Das herbstliche Fallen der Blätter, das Abstoßen toter Borkmassen, die Ausbildung toten Kernholzes ist allen bekannt. Beim höheren Tier schließen die große Spezialisierung und das „Auswachsen“ die Ursachen dafür ein, daß der Tod lebenswichtiger Organe zum Organismustod wird. Die Pflanze mit ihrer „offenen“ Organisation wächst nicht aus. Die undifferenzierten Meristeme behalten ihre Totipotenz. Sie können Organverluste durch Neubildungen ausgleichen. Zudem sind infolge geringer Spezialisierung viele Organe befähigt, andere Organe zu regenerieren. Viele Blätter bilden nach Isolation Wurzeln, isolierte Wurzeln aber Sprosse usw. Vom Teil kann das Ganze wieder hergestellt werden. Dauergewebe kann wieder meristematisch werden. Organtod bedeutet nicht Organismustod!

Trotzdem ist eine recht beschränkte Lebensdauer und ein natürlicher (Alters-) Tod charakteristisch für eine sehr große Zahl von Pflanzen. In den meisten Fällen hängt dieses Sterben mit dem Blühen zusammen. Die nur einmal fruchtenden (monokarpen) Gewächse beginnen meist mit dem Blühen ihren Stoffwechsel in eigentümlicher Weise einzuschränken. Die Wurzel nimmt wohl noch Was-

ser und auch einige Salze, aber keinen Stickstoff mehr aus dem Boden auf. Die Bedürfnisse der jungen, wachsenden, „vitalen“ Organe können dann nur noch auf Kosten bereits vorhandener Stoffe gestillt werden, also auf Kosten der Substanz der älteren, ausgewachsenen Organe. Diese werden ausgezehrt. Das äußere Zeichen dafür ist das Vergilben, das meist erst eine Folge starken Eiweißverlustes ist.

Für die monokarpen Gewächse ist also eine mit dem Blühen und Fruchten zusammenhängende Diskrepanz zwischen Stoffaufnahme und Stoffbedarf charakteristisch. Sie führt zu gewaltigen Stoffverlagerungen. Bei unseren Getreidearten wird der zum Aufbau und zur Reife der Ähren benötigte Stickstoff zu 60 bis 80% den ausgewachsenen Blättern entnommen (Abb. 1).

Diese Erscheinungen sind nicht auf einjährige Pflanzen von geringer Größe beschränkt, sondern sind gleichermaßen an monokarpen Bäumen (z. B. der Schattenpalme) zu beobachten, die oft 20 bis 40 Jahre alt werden und dann mit der Ausbildung der Fruchtstände völlig zusammenbrechen.

Natürlich dienen solche Stoffverlagerungen der Reife der Früchte und damit der Fortpflanzung. Aber die Erscheinung ist keineswegs in einfacher Weise von dorthier verständlich. Der männliche Hanf stirbt ab, wenn der Pollen ausgestaubt ist. Da besteht keinerlei Bedarf mehr nach dem Stick-

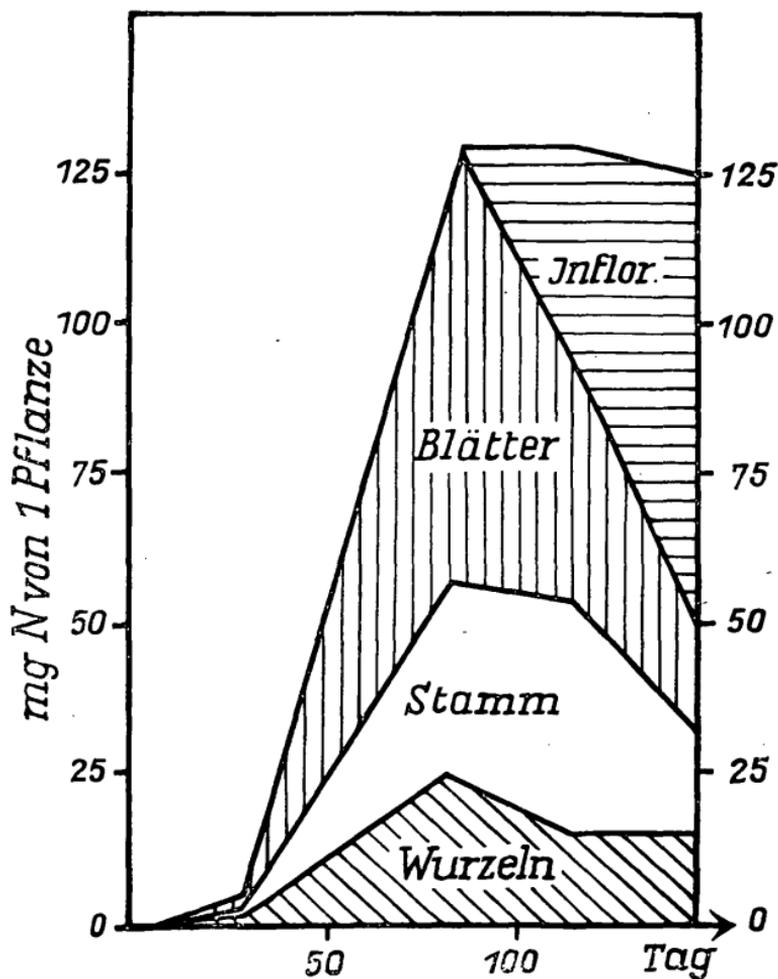


Abb. 1. Ontogenie des Stickstoffgehaltes einer Haferpflanze (nach Williams aus 1.).

stoff der Blätter. Und trotzdem werden die Eiweiße mobilisiert und der so entstehende lösliche, organische Stickstoff fließt ab, offenbar ohne „biologisches Ziel“ größtenteils in Stengel und Wurzeln und sogar zurück in die Lösung des Bodens: wahrscheinlich ein passiver Diffusionsprozeß. Da regeln nicht Bedürfnis und Nachfrage den Stoffwechsel des Individuums. Man hat den Eindruck, daß den Blättern des männlichen Hanfs nach seinem Blühen die Vitalität verloren geht, die offenbar Voraussetzung des Grünbleibens ist. Sie vermögen nicht mehr die löslichen Verbindungen zurückzuhalten, gleichsam als funktionierten die Abdichtungen der Protoplasten durch semipermeable Membranen nicht mehr.

Bei einer ersten und noch oberflächlichen Betrachtung dieser Phänomene kommt man also notwendigerweise zu einer Arbeitshypothese, daß erstens eine Konkurrenz um lebenswichtige Stoffe das Schicksal der Organe entscheidet. Junge, „vitale“ Organe erweisen sich den älteren „geschwächten“ gegenüber überlegen. Sie reißen die Stoffe an sich. Sie halten das Erworbene auch fest (Stoffretention). Schwindet diese Fähigkeit, so diffundieren die Stoffe aus den Organen ab.

Bringt man eine Tabakpflanze nach einiger Zeit normaler Ernährung bei Beginn der Ausbildung des Blütenstandes unter Stickstoffmangel, so wird die Auszehrung und damit das Vergilben und Ab-

trocknen der Blätter von unten nach oben viel schneller voranschreiten (Abb. 2 a). Besprüht man eines dieser unteren Blätter regelmäßig mit einer verdünnten Lösung von  $\text{NH}_4\text{NO}_3$ , so bleibt dieses

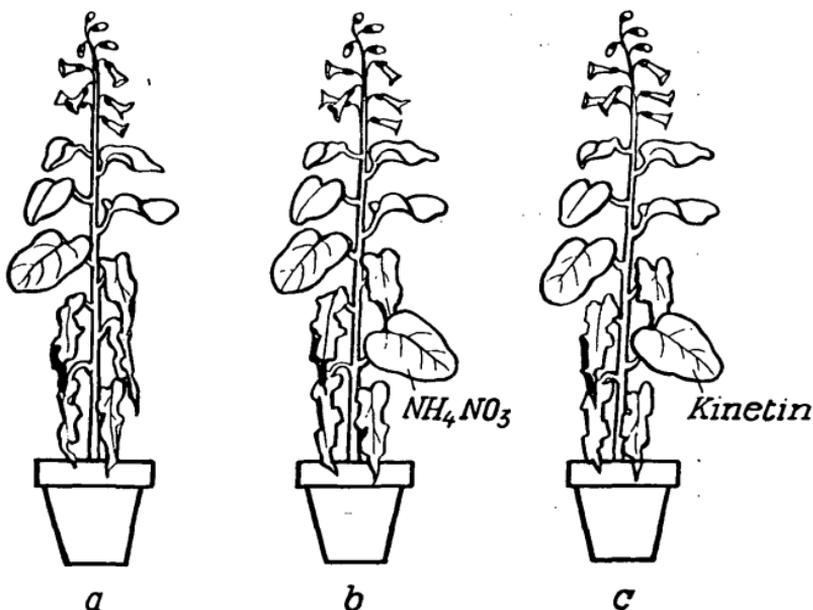


Abb. 2. Einfluß der Besprühung mit  $\text{NH}_4\text{NO}_3$  oder Kinetin auf das Überleben eines Tabakblattes.

Blatt grün und turgeszent (Abb. 2 b). Man kann also durch eine Besserstellung, durch eine Herausnahme eines Blattes aus der Konkurrenz um den lebenswichtigen Stickstoff seine Lebensdauer wesentlich verlängern.

Es ist möglich, bei einigen Pflanzen durch Wahl eines bestimmten Tag-Nacht-Verhältnisses die Blütenbildung zu fördern oder zu unterdrücken. *Nicotiana silvestris* ist eine Langtag-Pflanze, das soll heißen: Sie bedarf zur Ausbildung des Blütenstandes ein Tag- zu Nacht-Verhältnis von etwa 16<sup>h</sup> zu 8<sup>h</sup>. Im Kurztag (8<sup>h</sup>:16<sup>h</sup>) blüht sie nicht. Im Langtag wird mit dem Blühen die Stickstoffaufnahme reduziert. Die Blüten entwickeln sich auf Kosten der Blätter, diese vergilben und sterben allmählich ab (Abb. 3). Im Kurztag bleibt die Pflanze im Rosettenstadium. Die einzelnen Blätter haben eine bedeutend größere Lebensdauer. Stickstoff wird laufend aufgenommen. Die normalerweise „einjährige“ Pflanze wird viele Jahre alt, vielleicht ist sie unsterblich.

Man sollte meinen, daß die Ausschaltung des von den Blüten ausgehenden Impulses, dessen Natur noch keineswegs völlig geklärt ist, und die Ausschaltung jeglicher Konkurrenz am besten erreicht werden sollte, wenn man ein Laubblatt isoliert. In Wirklichkeit vergilben („altern“) isolierte Laubblätter ganz besonders schnell. Doch kann auch das verhindert werden, wenn man ein solches Blatt rechtzeitig bewurzelt („Blattsteckling“). Das Vorhandensein eines Wurzelsystems verlängert die Lebensdauer eines Blattes ganz bedeutend — auf das Vielfache der normalen Dauer! Dabei kann ein solches Blatt, selbst wenn es an

der Pflanze schon ausgewachsen war, erneut das Wachstum aufnehmen. Es kann jahrelang gleichmäßig weiterwachsen. Chibnall war geneigt, dem Wurzelsystem die Funktion eines Hormon-

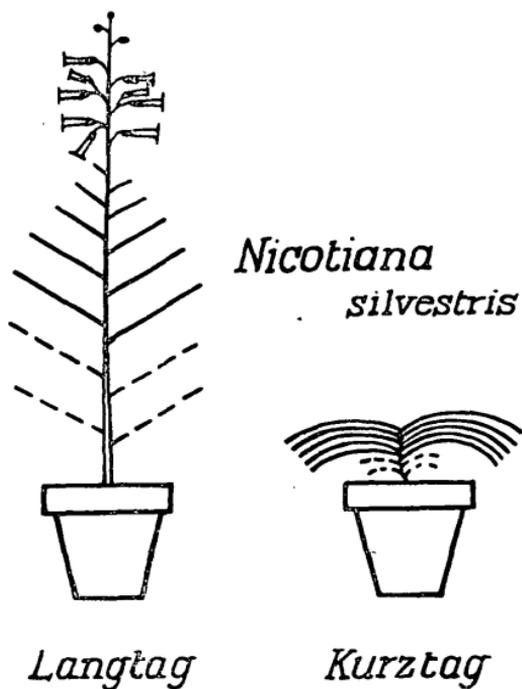


Abb. 3.

produzenten zuzuschreiben. Es sollte ein die Eiweißsynthese förderndes Hormon geben, ohne das das Blatt seine Eiweiß-Bilanz nicht aufrechterhalten kann. So etwas gibt es in der Organisation der

höheren Tiere. Das Wachstumshormon, das somatotrope Hormon, fördert wahrscheinlich die Eiweißsynthese und damit sekundär auch das Wachstum.

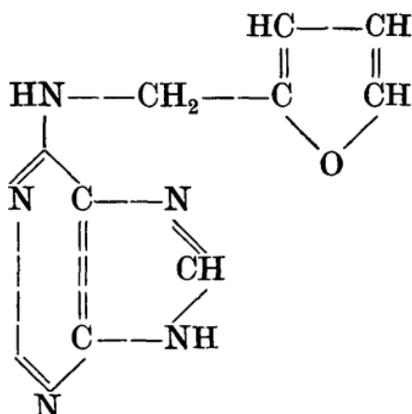
Es ist aber noch kein Mechanismus bekannt, über den ein hormonartiger Stoff in die Eiweiß-Synthese unmittelbar eingreift. Gibt es eine mittelbare Wirkung?

Zur Beurteilung solcher Fragen ist es unerlässlich, zwei wichtige Erkenntnisse der modernen Forschung zu beachten. Mit Hilfe der Isotopen-Markierung konnte eindeutig bewiesen werden, daß in jedem wasserversorgten Protoplasma auch dann auf- und abbauende Prozesse mit großer Geschwindigkeit nebeneinander herlaufen, wenn bilanzmäßig Stoffwechselruhe herrscht. Wenn also die Analysen ein Konstantbleiben des Eiweißgehaltes in einem grünen Blatt beweisen, so sagt das nur, daß Aufbau und Abbau einander die Waage halten. Wenn die im Abbau stetig anfallenden kleinmolekularen Stoffe die Zelle schnell verlassen, entweder weil sie ihr durch andere Zellen mit einer größeren attraktiven Kraft entzogen werden, oder weil die Zelle durch verringerte Fähigkeit zur Retention der Stoffe dem passiven Abwandern durch Diffusion keinen genügenden Widerstand mehr entgegenzusetzen vermag, dann ist eine Resynthese aus Mangel an Material und nicht aus

Mangel an synthetischer Kraft unmöglich. Das zweite Moment ist das, was wir heute „aktiven Transport“ nennen. Es entspricht durchaus dem, was Overton, Collander u. a. als adenoide Komponente der Stoffaufnahme bezeichnet haben. Sie beherrscht in jugendlichen, vitalen Organen den Stoffwechsel. Sie kann gegen einen Konzentrationsgradienten zu einer bedeutenden Akkumulation von löslichen Stoffen führen; sie ist abhängig von der Atmung bzw. ATP (Adenosin-triphosphat) liefernden Prozessen, die der Bereitstellung der notwendigen Energie dienen. Sie ermöglicht nicht nur Transportvorgänge im Zellmaßstab, sie richtet weiträumige Transportvorgänge aus. Sie bestimmt, ob ein Organ empfängt oder abgibt. Wachsende Organe oder sich auffüllende Reservestoffbehälter, sind durch eine hohe Kraft zur Akkumulation von Stoffen ausgezeichnet. Diese können dann auch in Synthesen eingehen.

Was wir Stoffretention nennen, ist nur ein besonderer Ausdruck des aktiven Transportes. Es ist ein Festhalten von löslichen Stoffen gegen einen Diffusionsgradienten. Das Wesen des aktiven Transports ist noch recht unklar.

Solche Vorgänge genauer zu studieren, gelang uns durch die Verwendung von Kinetin. Als ein Kunstprodukt des Nukleinsäureabbaus ist es chemisch 6-Aminofurfurylpurin



Kinetin

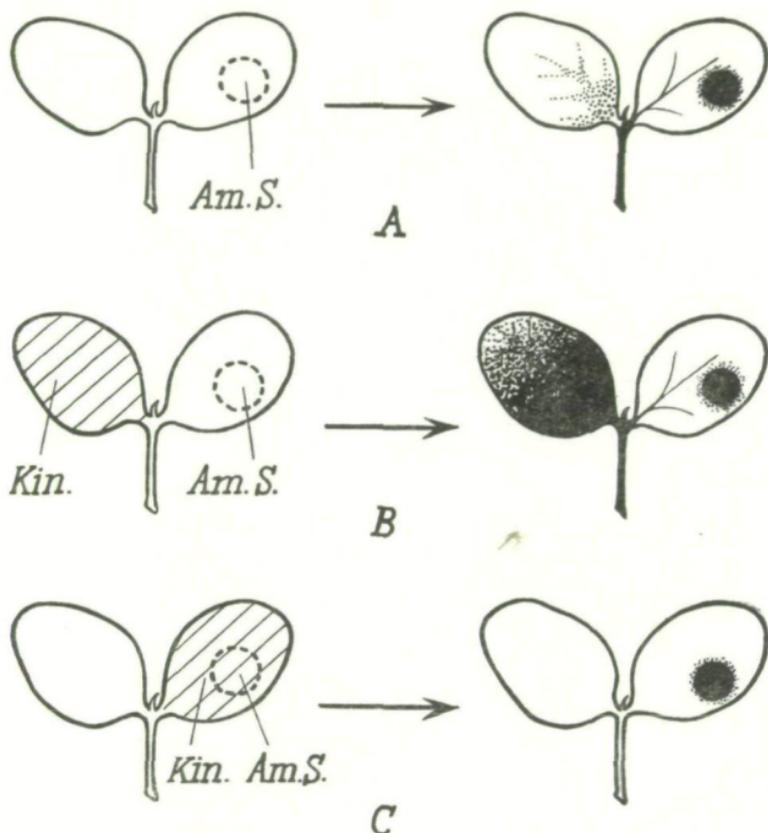
Es wurde von amerikanischen Autoren (Skog, Miller) entdeckt bei der Suche nach jenen Faktoren der Kokosnußmilch, die Wachstum und Zellteilung fördern. Man deklarierte es als Zellteilungshormon. Diese Auffassung ist überholt. Die hier zu beschreibenden Eigenschaften hat das Kinetin zum Teil mit dem Auxin bzw. Derivaten des Auxins und mit künstlichen Wuchsstoffen (Naphthyllessigsäure, 2,4-D, Benzimidazol usw.) gemeinsam, wenn auch jeder Stoff in verschiedenen Testpflanzen Besonderheiten zeigt.

Isolierte Blätter vergilben meist schnell, auch wenn sie genügend Licht und Nährstoffe haben. Besprüht man sie mit einer verdünnten Kinetinlösung (30 mg/l) so bleiben sie lange Zeit grün. Besprüht man nur einen Teil eines Blattes mit Kinetin, so bleibt nur dieser Teil grün, die ande-

ren Teile vergilben schneller als in einem gleichen Blatt, das Kinetin erhalten hat. Das Kinetin verzögert also Vorgänge, die bisher unter dem Begriff „Altern der Blätter“ beschrieben wurden (vergl. Abb. 2 c).

In Abb. 4 sind schematisch isolierte Blätter der Saubohne *Vicia faba* dargestellt. Tragen wir auf einen kreisförmig begrenzten Bezirk der rechten Fieder eine Lösung einer radioaktiv markierten Aminosäure auf (Abb. 4 A), so wandert diese an eine definierte Substanz gebundene Radioaktivität in die Nervatur ab und wird im Stiel akkumuliert. Sie geht nur in geringem Maße in die Gegenfieder, sie breitet sich nicht einmal in der behandelten Fieder aus. Ein isoliertes Blatt besitzt also in seiner Spreite nur eine geringe Fähigkeit zur Retention von Aminosäuren. Die im ständigen Abbau der Eiweiße anfallenden Aminosäuren diffundieren aus den Zellen und aus den Zellorten der Eiweißsynthese. Damit ist eine Resynthese der Eiweiße unmöglich. Das ist die Ursache des Vergilbens eines isolierten Blattes.

Sprühen wir aber auf dieselbe Fieder, die bereits Aminosäure erhalten hat, Kinetin (C), so wandert diese Aminosäure nicht ab. Die Retention ist erhöht. Diese Fieder bleibt grün, die andere vergilbt. Sie und der Stiel erhalten keine Aminosäuren. Auch das spricht dafür, daß Kinetin einem Blatt den Charakter der „Jugendlichkeit“ verleiht;



### Versuchsanordnung

### Radioautogramm nach 3 Tagen

Abb. 4. Ausbreitung der an eine Aminosäure gebundenen Radioaktivität in Abwesenheit und in Gegenwart von Kinetin bei isolierten Blättern von *Vicia faba*. Die rechten Abbildungen stellen schematisierte Skizzen dar von Röntgenfilmen, die zur Feststellung der Verteilung der Radioaktivität auf die Versuchsblätter gelegt und dann entwickelt worden sind. („schwarz“ oder „punktiert“ bedeutet Radioaktivität.)

denn ein junges Blatt gibt nur schwer und meist erst nach mehrtägiger Verdunklung an andere Blätter Aminosäuren ab.

Diese Fähigkeit, Stoffe zurückzubehalten, scheint auch die Ursache dafür zu sein, daß ein junges Blatt wie auch ein mit Kinetin besprühtes Blatt nur schwer zur Bildung von Adventivwurzeln zu bringen sind.

Kinetin kann also Stoffströme weitgehend unterbinden oder ihnen eine bestimmte Richtung aufzwingen. Damit erscheint auch die oft behandelte Polarität des Stofftransportes in einem neuen Licht. So ist für das natürliche Auxin bekannt, daß es sich vornehmlich basalwärts bewegt. Man kann mit Hilfe von Kinetin solche Auxinwanderungen umkehren.

Das Kinetin hat auch die Möglichkeit eröffnet, im Prinzip die Natur leichter und reversibler Schädigungen zu verstehen, die im natürlichen Lebensablauf eine große Rolle spielen und deren Summation das Altern und Absterben stark fördert. Solche Schädigungen beruhen z. B. im wiederholten, vorübergehenden Wassermangel, in vorübergehenden Temperatursteigerungen.

Viele Laubblätter sterben schnell ab, wenn sie auf eine Temperatur von 52° C und mehr für kurze Zeit erhitzt werden. Offenbar ist die obere Temperaturgrenze der Stabilität der Eiweiße oder

überhaupt der lebenswichtigen Strukturen überschritten. Der Schaden ist irreversibel.

Erhitzt man ein isoliertes Tabakblatt auf 49° C für nur eine Minute, so erkennt man unmittelbar danach keinerlei Schädigung. Das Blatt ist und bleibt turgeszent. Es bleibt auch wie ein nicht erhitztes Blatt noch längere Zeit grün. Trotzdem hat eine tiefgreifende Änderung stattgefunden, die sich nur in Konkurrenz mit einem nicht erhitzten Blatt zeigt. Das kann in einfachster Weise demonstriert werden, wenn man nur eine Spreitenhälfte eines isolierten Blattes auf 49° C erhitzt, die andere aber bei Zimmertemperatur läßt (Abb. 5). Das Blatt zeigt unmittelbar nach dem Erhitzen keine Unterschiede der Spreitenhälften. Aber schon nach wenigen Tagen vergilbt die erhitzte, aber immer noch turgeszente Spreitenhälfte. Die Eiweißspaltprodukte wandern schnell in die andere nicht erhitzte Hälfte. Diese bleibt länger grün („jung“) als bei einem gewöhnlichen isolierten Blatt. Sehr wahrscheinlich hat sich in dieser Hälfte selbst gar nichts geändert. Geändert hat sich nur das Verhältnis der Spreitenhälften zueinander. Die Erhitzung hat jene Einrichtungen in Mitleidenschaft gezogen, die für den aktiven Transport, für Akkumulation und Retention der Aminosäuren verantwortlich sind. Die nicht erhitzte Hälfte hat ihre akkumulative Kraft behalten. Das bedeutet gegenüber der anderen

*Versuchsanordnung*

*Versuchsergebnis  
nach 5 Tagen*

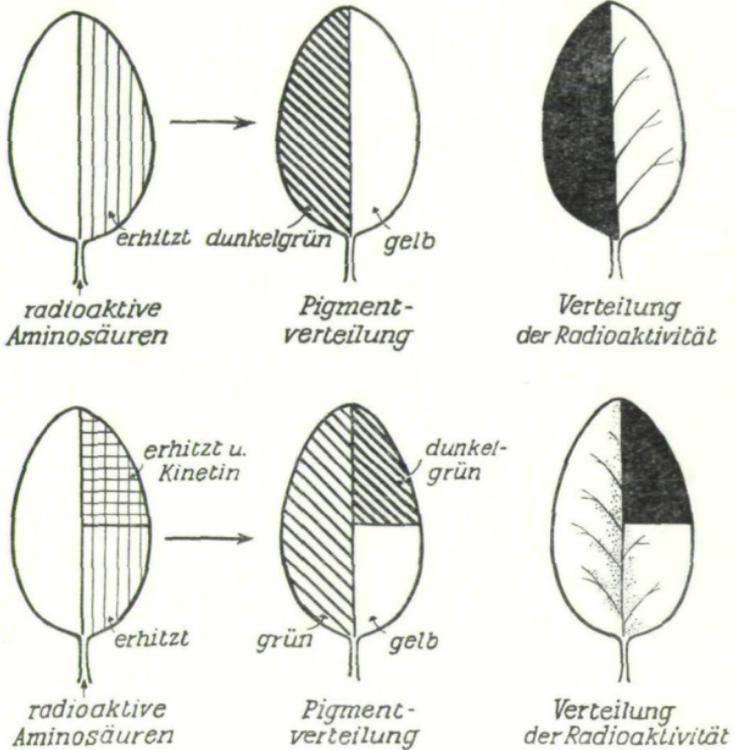


Abb. 5. Verteilung der Pigmentierung und der Radioaktivität bei Tabakblättern, deren rechte Spreitenhälfte auf 49° C erhitzt und denen über den Stiel radioaktiv ( $^{14}\text{C}$ ) markierte Aminosäure appliziert worden ist. Die untere Reihe unterscheidet sich von der oberen nur dadurch, daß zusätzlich rechts oben Kinetinlösung aufgesprüht worden ist. Dadurch werden Pigmentierung und  $^{14}\text{C}$ -Verteilung geradezu umgekehrt.

Hälfte einen großen Vorteil, eine Überlegenheit in der Konkurrenz um die löslichen Stoffe.

Der erhitzte Teil „altert“ und stirbt also in erster Linie schneller, weil er nicht mehr konkurrenzfähig ist. Ohne die Konkurrenz wird diese Schwächung durch Hitze nicht in solchem Maße effektiv.

Zwischen diesen beiden Blatteilen herrscht im Grunde dasselbe Verhältnis wie zwischen alten (unteren) und jungen (oberen) Blättern einer Tabakpflanze. Jene vergilben und gestatten durch Abgabe ihrer Bausteine das Wachstum der jüngeren.

Diese Beziehung wird noch deutlicher bei gleichzeitiger Applikation von Kinetin. Besprühen wir nur den rechten oberen Quadranten mit Kinetin und erhitzen wir die ganze rechte Spreitenhälfte auf 49° C (Abb. 5 unten), dann vergilbt nicht diese ganze rechte Spreitenhälfte zugunsten der linken, sondern nur der rechte untere Quadrant. Der Kinetin-Quadrant bleibt trotz Erhitzung grün. Er bleibt nicht nur länger grün als der erhitzte Nicht-Kinetin-Quadrant, er bleibt sogar länger grün als die nicht erhitzte linke Spreitenhälfte; d. h. aber wohl, daß Kinetin die Hitze-Schwächung aufzuheben vermag.

Das kann durch Verwendung radioaktiv markierter Aminosäuren aufs einfachste demonstriert

werden. Appliziert man einem solchen Blatt über den Stiel eine solche Aminosäure, so wird diese am stärksten in dem rechten oberen (mit Kinetin besprühten) Quadranten akkumuliert.

Was wir bisher Altern der Blätter nennen, ist also mindestens zu einem wesentlichen Teil kein irreversibler Prozeß, keine irreversible Folge einer gewissen Lebensdauer. Es ist vielmehr die Folge eines reversiblen Ungleichgewichtes zwischen verschiedenen Organen. Die konkurrenzfähigeren gewinnen bei der Verteilung der Stoffe. Die größere Konkurrenzfähigkeit kommt nicht nur den an Lebensalter jüngeren Organen zu. Es gibt Speicherparenchyme, die wiederholt aufgefüllt und entleert werden.

Nur in den selteneren Fällen wird die Stoffverlagerung bestimmt durch Synthesen, die fortlaufend die Konzentration der löslichen Bausteine senken und durch ständig erneuerte Konzentrationsgefälle Stoffe nachdiffundieren lassen. Vielmehr erfolgt der Transport meist zu Geweben mit bereits hoher Konzentration. Diese „aktiveren“ Gewebe sind zu enormen Akkumulationen befähigt. Sie machen den Eindruck eines „jungen“ Gewebes. Synthesen und Wachstum sind erst Folgen der Akkumulation. Akkumulation kann auch ohne Synthese stattfinden. Dafür sprechen nicht nur Analysen der verschiedenen Organe krautiger Pflanzen, sondern auch Versuche über die Auf-

nahme und Inkorporation in Proteine von radioaktiv markierten Aminosäuren.

So sehr die Entdeckung des Kinetins die Forschung gefördert hat, Kinetin selbst ist wahrscheinlich zellfremd; es ist nur ein Modell natürlicher „Kinine“. Es ist wahrscheinlich, daß ein Derivat der Indolylessigsäure (des Auxins) die Rolle des natürlichen Kinins spielt. Diese Vermutung stützt sich auf folgende Beobachtungen: Auch Auxin kann akkumulatorische Wirkungen haben. Wenn diese normalerweise nicht so deutlich sind, dann wohl in erster Linie deshalb, weil Auxin eine sehr bewegliche Substanz ist und leicht — meist polar abwärts — abwandert. Dagegen bleibt Kinetin ziemlich streng an das Gewebe fixiert, dem es appliziert worden ist. Auxin bewirkt auch wie Kinetin das Grünbleiben sonst vergilbender Laubblätter.

Wenn man radioaktiv markiertes Auxin Blättern appliziert, dann wird z. B. beim Tabak ein großer Teil in neue Substanzen eingebaut, bei denen es sich wahrscheinlich um peptidartige Verbindungen der Indolylessigsäure mit zweibasischen Aminosäuren handelt. Diese sind dem Kinetin wirkungsähnlicher. Damit ist die Richtung der weiteren Arbeit angedeutet.

*Literatur.*

Es werden hier nur einige zusammenfassende Darstellungen und neueste Arbeiten unseres Laboratoriums erwähnt, die eine weitere Orientierung gestatten.

1. Mothes, K.: Über das Altern der Blätter und die Möglichkeit ihrer Wiederverjüngung, Naturwissensch. 47, 337 (1960).
2. Mothes, K.: Der Beitrag der Kinetinforschung zum Verständnis pflanzlicher Korrelationen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 74 (24—41) 1961.
3. Mothes K.: Aktiver Transport als regulatives Prinzip für gerichtete Stoffverteilung in höheren Pflanzen. In „12. Mosbacher Kolloquium“ (Springer Verlag) Heidelberg 1961.
4. Engelbrecht, L. u. K. Conrad: Vergleichende Untersuchungen zur Wirkung von Kinetin und Auxin. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 74, (42—46) (1961).
5. Parthier, B. u. R. Wollgiehn: Über den Einfluß des Kinetins auf den Eiweiß- und Nukleinsäurestoffwechsel in isolierten Tabakblättern. Ber. Dtsch. Bot. Ges. 74, (47—51) (1961).

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

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien](#)

Jahr/Year: 1961

Band/Volume: [101](#)

Autor(en)/Author(s): Mothes Albin Kurt

Artikel/Article: [Jugendlichkeit, Vitalität und Resistenz bei höheren Pflanzen. 7-26](#)