

Über Stoffwanderung und Diffusionsströme in Pflanzenorganen.

Von

S. Rywosch.

Mit 4 Textfiguren.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

In das siebente Dezennium des vorigen Jahrhunderts fallen die Untersuchungen von M. Traube einerseits und J. Sachs andererseits, welche für die Erforschung und die Erkenntnis der physikalisch-chemischen Vorgänge in der lebenden Pflanze von grundlegender Bedeutung wurden. Traubes Arbeiten gaben die Anregung zu vielseitigem Studium der physikalischen Eigenschaften der Plasmahaut. Es folgten die bahnbrechenden Forschungen von Pfeffer, welche weit über das Gebiet der Botanik hinausgingen; auch die de Vries'schen Untersuchungen enthielten in sich schon die Keime weiterer Entdeckungen auf dem Gebiete der physikalischen Chemie überhaupt. Schließlich gingen die Erfolge so weit, daß wir heutzutage im Besitze der van't Hoff'schen Theorie sind. Wir sehen, wie bedeutend die Resultate sind, welche die Studien über die osmotischen Verhältnisse der Zelle gezeitigt haben.

Weniger Bearbeiter hat die Diffusionstheorie, welche von Sachs für die Stoffwanderung aufgestellt worden war, gefunden. In Kürze ließe sich dieselbe etwa folgenderweise zusammenfassen: Die Stoffe fließen bei ihrem Wandern nach den Orten der geringeren Konzentration. — In den weiteren Ausführungen werden wir Gelegenheit finden Sachs Vorstellung über diese Frage näher kennen zu lernen. Die meisten Physiologen haben sich wohl der Sachs'schen Ansicht angeschlossen, wir finden aber keine Untersuchungen, welche sich mit dieser Frage

näher beschäftigen. Nur hier und da stoßen wir auf eine Bemerkung, welche die Existenz der Diffusionsströme zu bekräftigen sucht.

Und faktisch bedarf auch die Theorie in der Fassung, wie sie uns von Sachs hinterlassen worden ist, immer neuer Bekräftigungen. Denn unsere neueren Erfahrungen auf anderen Gebieten sind wohl eher in der Lage ein gewisses Bedenken in uns wach werden zu lassen, ob tatsächlich die Unterschiede in der Konzentration an verschiedenen Stellen den Stoffen ihre Wanderungsbahn bestimmen. Besonders schwerwiegend ist die Tatsache, daß die Stoffwanderung durch eine bestimmte Strecke innerhalb der Pflanze in kürzerer Zeit erfolgt, als das nach den physikalischen Erfahrungen über Diffusion möglich erscheint — eine Tatsache, welche man in jeder Pflanzenphysiologie mit Bezugnahme auf die Untersuchungen von Stephan angeführt findet. Die durch diesen Umstand sich bietenden Schwierigkeiten glaubte de Vries durch Hinweis auf die Plasmaströmungen beseitigen zu können, an deren allgemeiner Verbreitung dieser Autor nicht zweifelte. Allein gegen diese Hypothese sind von verschiedener Seite Einwände gemacht worden. Vor allem soll die Verbreitung der Protoplasmaströmung bei weitem nicht so allgemein sein, wie sie von de Vries angenommen wird. Ich verweise auf eine in letzterer Zeit erschienene Arbeit von Bierberg, wo man die diese Frage betreffende Literatur findet. Ferner macht Pfeffer darauf aufmerksam (Physiologie, II. Aufl., Bd. II, 602—603), daß die Plasmaströmungen, eigentlich nur innerhalb der einzelnen Zelle in Betracht kommen könnten. Es sind also die sich durch den zu schnellen Transport bietenden Schwierigkeiten von de Vries nicht ganz beseitigt worden. Andererseits sind wir nach eingehenden Plasmahautstudien weit davon entfernt, die Verhältnisse des Stoffaustausches zwischen zwei benachbarten lebenden Zellen so einfach aufzufassen, wie zwischen künstlich zu osmotischen und Diffusionsstudien hergestellten Apparaten. Ich erwähne bloß die Eigenschaft der Speicherorgane, Stoffe an Wasser abzugeben, welche Abgabe bei einer gewissen Konzentration des Speicherorganes aber aufhört, trotz seines Verharrens in einer genügenden Wassermenge (Wächter). Aus alledem ist nicht schwer zu ersehen,

daß das Vorhandensein oder die Bildung eines Diffusionsgefälles in der Pflanze eigentlich noch nicht erwiesen ist.

Diese Erwägungen veranlaßten mich, die Frage über den Diffusionsstrom nach verschiedener Richtung hin zu studieren. Meine erste Mitteilung machte ich in der Bot. Ztg. 1908. Ich glaubte da auf die Bedeutung des Transpirationsstromes (des Wasserstromes also) für die Bildung eines Konzentrationsgefälles hinweisen zu können. Außerdem berücksichtigte ich in derselben Arbeit das Verhalten der Stärke bei der Bildung und Unterhaltung des Diffusionsstromes. Eine weitere Ausarbeitung über die Stärkebildung sollen die folgenden Zeilen enthalten. Wenn ich mich dabei auf das Verhalten der Stärke beschränke, so ist damit nicht gesagt, daß dieselben Gesetze nicht auch da herrschen, wo eine Stärkebildung fehlt. Vielmehr setze ich ein ähnliches Verhalten bei jeder Wanderung voraus, sowohl bei den Kohlenhydraten als auch bei den Eiweißverbindungen. Äußere Gründe veranlassen mich hier nur stärkebildende Organe zu berücksichtigen. Ich hoffe jedoch, nach einiger Zeit auch über die Bedeutung der gelösten Kohlenhydrate (besonders derjenigen mit größerem Molekül) für die Diffusion weitere Mitteilungen machen zu können.

1. Experimentelles über Stoffeinwanderung.

Meinen früheren Studien lag folgende Erwägung zugrunde: Bei der Entleerung des Chlorophyllgewebes im grünen Blatte müssen die Zellen, welche dem Bündel näher liegen, eher Stärke bilden als die peripherischen. Denn auf diese Weise wird die Konzentration in den peripherischen Zellen höher werden, als in der Umgebung des Leitbündels, und der Transport der organischen Substanzen in der Richtung zum Leitbündel stattfinden können. Einige Versuche mit entstärkten Blättern, welche in eine Zuckerlösung gebracht wurden, bestätigten diese Voraussetzungen, da die Stärke, welche sich dabei in den Blättern bildete, in bevorzugter Weise in den zentralgelegenen Zellen ausgeschieden wurde. Ich habe auch darauf hinweisen können, daß die Bündelscheide den Chlorophyllzellen in der Fähigkeit der Stärkebildung überlegen ist. Aus diesen Versuchen, welche mit

kleineren Blattstücken von *Erythronium japonica* und anderen Pflanzen ausgeführt wurden, konnte der Schluß gezogen werden, daß die Zellen, welche dem Leitbündel, dem natürlichen Bestimmungsorte der Assimilate, genähert sind, reichlicher Stärke bilden, als die entfernteren. —

Meine jetzigen Untersuchungen sollen vorläufig die Frage näher behandeln, ob die Pflanze in der Lage ist, regulatorisch beliebige Zellen zu einer besonders ergiebigen Stärkebildung zu veranlassen. Diese Möglichkeit war in solchen Fällen, wo durch die Bevorzugung der Stärkeausscheidung an einem bestimmten Orte unter den gegebenen Umständen dem eventuellen Diffusionsstrom gedient sein konnte, zu vermuten. Ich glaube durch folgende einfache Methode ein Organ, in unserem Experiment ein Blatt, in der Art zugerichtet zu haben, daß es zum Zwecke der besseren Stoffeinwanderung den Bildungsort der Stärke, falls ihm die genannte regulatorische Tätigkeit eigen ist, nach einer bestimmten Region verlegen muß.

Wird ein Blatt zerkleinert und in eine Zuckerlösung gebracht, so kann der Zucker an mehreren Stellen leicht in das Gewebe eintreten. Viel schwieriger wird der Zucker in ein heiles Blatt einwandern können, wenn man die Fläche, an welcher das Blatt abgeschnitten ist, außerhalb der Lösung läßt. Der Zuckeraufnahme wird in diesem Falle wohl die Cuticula besonders hinderlich sein. Streift man sie aber vorsichtig ab, so wird der Stoffverkehr bedeutend erleichtert. Streift man sie nur an gewissen Partien ab, so werden diese Stellen in der Stoffaufnahme ganz bedeutend begünstigt sein.

Ich wählte zu meinen Versuchen in erster Reihe ein *Pinus*-blatt. Es bestimmten mich dazu folgende Gründe. Erstens besitzen die Epidermiszellen sehr dicke und feste Membranen, so daß durch das vorsichtige Abreiben der Cuticula die Verletzung der Zellen sehr gering sein dürfte, andererseits bietet das Blatt dank dem Bau seines Leitbündelsystems in Form des bekannten Zentralzylinders eine sehr einfache Beziehung zwischen diesem und dem Chlorophyllgewebe. Zu unseren Versuchen konnten nur stärkefreie Blätter benutzt werden, da es auf die Neubildung der Stärke aus dem eingewanderten Zucker hauptsächlich ankam. Um solche stärkefreie Exemplare zu erhalten,

führte ich die Versuche im Winter aus, wo es in unserem Klima (Livland) im Freien entschieden zu keiner Stärkebildung kommt. Es wurden jedoch die Blätter zur Vorsicht noch vor den Versuchen auf ihren Stärkegehalt geprüft. Das geschah in der Weise, daß aus einer Scheide, welche bei *Pinus sylvestris* zwei Blätter enthält, das eine zur Vorprüfung, das andere zum Versuche gebraucht wurde. In der Längsrichtung dehnte sich die von der Cuticula bloßgelegte Stelle auf einige Millimeter aus, in der Querrichtung des Blattes suchte ich möglichst die ganze Ober- resp. Unterseite dieser Blattstelle von der Cuticula zu befreien. In der Weise präparierte Blätter legte ich in eine meist neunprozentige Rohrzuckerlösung. Das gewählte Blatt wurde zusammengebogen und in ein schmales Glasgefäß in der Weise gesteckt, daß die einander genäherten Basis und Spitze frei herausragten, während der größte Teil im Gefäße liegen blieb. Das Resultat der Versuche wurde durch die Lage der abgekrazten Stelle, ob sie nach oben oder nach unten in der Lösung zu liegen kam, in keiner Weise beeinflusst.

Wir wollen nun sehen, was uns solche Versuche ergeben haben. Man könnte ja vielleicht erwarten, daß sich Stärke in erster Linie an der Stelle bildet, wo Zucker eindringt, also an der Wunde; genau das Gegenteil trifft zu. Ein klares Bild der Stärkeverteilung erhalten wir, nachdem die Blätter in der genannten Lösung bei völligem Lichtabschluß etwa dreimal vierundzwanzig Stunden bei einer Temperatur von 15—16° C. gelassen waren.

Fig. 1 gibt ein Bild eines solchen *Pinus*blattes wieder. Es lag etwa 75 Stunden in einer 9⁰/₀ Rohrzuckerlösung.

Die Cuticula ist, wie es in der Abbildung zu sehen ist, an der Blattunterseite, abgestreift. Wir finden in den Chlorophyllzellen nicht unbedeutende Stärkemengen. Es fällt aber auf, daß auf der Oberseite mehr und merklich größere Stärkekörner gespeichert sind, als auf der Unterseite. Außer in den Chlorophyllzellen hat sich die Stärke auch in den anderen lebenden Elementen gebildet. So führt die Schutzscheide recht viel Stärke, und auch innerhalb dieser vermißt man in den lebenden Zellen des Zentralzylinders die Stärke nicht. Reichlich Stärke findet man auch in den Markstrahlen. Was von der Verteilung der Stärke im Chlorophyllgewebe gilt, läßt sich auch in den Schutz-

scheiden- und in den anderen stärkehaltigen Zellen feststellen. Auch hier sind die Zellen der Oberseite reichlicher mit Stärke angefüllt, als die der Unterseite.

Bevor wir zu den Betrachtungen über die Ursache der angeführten Verteilung der Stärke übergehen, sei noch darauf

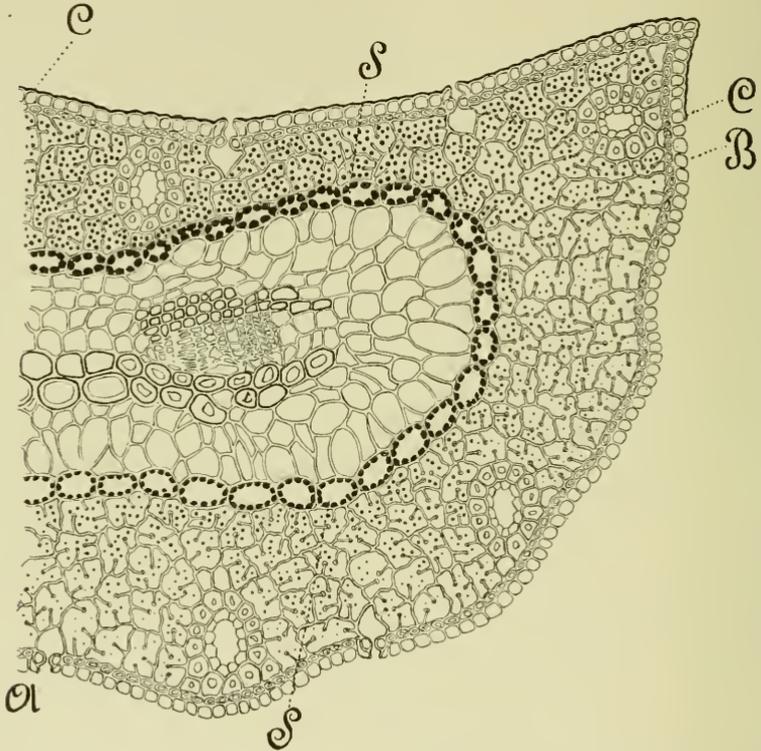


Fig. 1. Hälfte eines Blattquerschnittes von *Pinus sylvestris*. Vergrößert. *A—B* ist die von der Cuticula befreite Stelle. *C—C* = Cuticula. *S* = Schutzscheide. Die in den Chlorophyllzellen und der Schutzscheide eingezeichneten schwarzen Punkte stellen die Stärke dar. Im Zentralzylinder ist die Stärke weggelassen. (Das Zellnetz ist z. T. nach Abbildungen aus bekannten anatomischen Werken reproduziert.)

hingewiesen, daß nicht die Verletzung als solche diese Verteilung bedingt. Das ergibt sich aus folgendem Versuche. Reibt man in derselben Weise, oder noch etwas energischer, als wir es sonst in unseren Versuchen zu machen pflegen, die

Cuticula an einem *Pinus*blatte ab und läßt das stärkefreie Blatt, während seine Basis in Wasser steckt, im Zimmer bei Licht assimilieren, so findet man keineswegs weniger Stärke an der verwundeten Seite. Es war ja auch eigentlich schwer anzunehmen, daß eine Verwundung, und besonders eine so leichte, eine Herabsetzung des Stoffzuflusses nach sich ziehen könnte.

Außer den *Pinus*blättern untersuchte ich noch unter den angeführten Bedingungen *Hyacinthus*blätter. Sie sind bekanntlich stärkefrei, mit Ausnahme der Scheidenzellen, welche geringe Spuren von Stärke aufweisen. Man kann aber an diesen Blättern nicht gut die Cuticula abkratzen, ohne die Epidermiszellen und selbst die Chlorophyllzellen zu verletzen. Ich zog es vor, bei *Hyacinthus* die Epidermis, die sich leicht abheben läßt, ganz abzuziehen. Ein Blattstück, das an einer Seite so behandelt war, brachte ich in ein schmales Gefäß in ähnlicher Art, wie das *Pinus*blatt; die Enden wurden einander genähert, und das U-förmige Stück steckte ich in die Lösung, sodaß die Schnittflächen nicht eintauchten. Es war von Interesse zu sehen, ob diese stets stärkefreien Blätter in derselben Weise, wie die von *Pinus* ein Konzentrationsgefälle und mithin einen Diffusionsstrom nach einer bestimmten Richtung hin bilden können. Es haben sich in den *Hyacinthus*blättern tatsächlich ganz dieselben Erscheinungen beobachten lassen, wie im *Pinus*blatt: diejenige Seite, welche die Epidermiszellen mit ihrer Cuticula behalten hat, war bedeutend reicher an Stärke, als die blosgelegte. Und dieses Ergebnis war ebenso, wie bei *Pinus*, wo nur die Cuticula abgerieben wurde, unabhängig davon, ob an der morphologischen Unter- oder Oberseite die Epidermis entfernt worden war.

Wir wollen versuchen das hier Mitgeteilte vom Standpunkte der Diffusion zu beleuchten. Würde der Hauptherd der Stärkebildung an der der Zuckerlösung zunächst gelegenen Stelle sich befinden, so würde eben kein Diffusionsstrom und keine Füllung der hinteren Zellen mit Kohlenhydraten stattfinden können. Tritt aber der umgekehrte Fall ein, bildet sich nämlich der Stärkeherd, wie es in den *Pinus*- und *Hyacinthus*blättern tatsächlich bei unseren Versuchen zutrifft, auf der entgegen-

gesetzten Seite, so liegen die Verhältnisse ganz anders. Die durch den eingewanderten Zucker erhöhte Konzentration erhält sich hauptsächlich in dem Teile, welcher am leichtesten den Zucker durchläßt; denn es tritt nach der Zuckereinwanderung hier eine nur geringe Ausscheidung von Stärke ein. Auf der entgegengesetzten Seite aber wird die osmotisch unwirksame Stärke in bedeutend größeren Quantitäten gebildet; in diesem Teil wird also einer Konzentrationserhöhung, die sich mit dem zufließenden Zucker einstellen müßte, durch vermehrte Stärkebildung entgegengearbeitet. Es leuchtet ein, daß ein Strom in der Richtung von der höheren Konzentration zu der geringeren sich einstellen wird — in unserem Falle von der bloßgelegten Stelle zur unverletzten hin. Da aber der Zucker hauptsächlich durch die bloßgelegte Stelle eintritt, so wird er bei gegebener Richtung des Diffusionsstromes, also von dieser Stelle aus, immer und immer nachfließen, und auf diese Weise werden alle Zellen vom einströmenden Zucker erreicht, zugleich aber wird stets ein Gefälle unterhalten, dank welchem neue Zuckermoleküle aus der Lösung in das Blatt eindringen können. Wir glauben somit die von uns aufgeworfene Frage bejahend beantworten zu können. Ein Pflanzenorgan, wenigstens ein Blatt, ist imstande, regulatorisch Diffusionsströme zu bilden. Als Resultat dieser Versuche ergibt sich auch, von welcher Bedeutung die Diffusionsströme für die Pflanze werden können.

Wir haben die Bildung der Stärke unter den in den Versuchen gegebenen Verhältnissen nur in ihrer Haupterscheinung wiedergegeben. Durch meine früheren Untersuchungen wurde ich zur Annahme veranlaßt, daß in den Blättern die zentralwärts gelegenen Zellen in der Eigenschaft Stärke zu bilden den peripheren überlegen sind. Ganz besonders aber fand ich die Bündelscheiden mit dieser Eigenschaft versehen. So finden wir z. B. bei Blättern, deren Chlorophyllgewebe stärkefrei ist, in den Scheidenzellen Stärke. Auch die von mir früher angestellten Versuche haben solche Tatsachen bestätigt. Wir wollen nun sehen, wie sich die Scheidenzellen in unseren Versuchen verhielten.

Unsere Fig. 1 zeigt uns, daß in den Scheidenzellen sich auffallend mehr Stärke gebildet hat, als in den benachbarten Chlorophyllzellen, und die Stärkekörner in diesen bedeutend größer sind, als in den grünen Zellen. Betrachten wir die Unterseite des Blattes, so ergibt die Zunahme der Stärke in der Scheide, den Chlorophyllzellen gegenüber nichts Auffälliges, sie entspricht der Gesamterscheinung in unserem Versuche. Auch der große Reichtum an Stärke der Schutzscheidenzellen der Blattoberseite den unteren gegenüber wiederholt im kleinen das Gesamtbild der Stärkeverteilung. Eine Abweichung von dem Charakter der Stärkeverteilung bietet die Erscheinung, daß die Chlorophyllzellen der Oberseite, trotzdem sie weiter von der bloßgelegten Zelle liegen, dennoch weniger Stärke enthalten als die Scheidenzellen. Demnach ist die Stärkeverteilung in der Scheide ein Problem für sich: die Scheidenzellen haben, wie früher von mir gezeigt wurde, in besonders hohem Grade die Fähigkeit Stärke zu bilden, und so ist es verständlich, daß sie an der Unterseite und an der Oberseite mehr Stärke führen, als die benachbarten Chlorophyllzellen.

Unsere Versuche haben also einerseits ergeben, daß das Blatt die Stärkebildung nach einem bestimmten Orte verlegen kann, andererseits ist es von Interesse, daß neben dieser Erscheinung eine bevorzugte Stärkebildung der innersten Zellen (besonders der Scheidenzellen) deutlich zu Tage tritt. Wie ich das in einer früheren Mitteilung auseinandergesetzt habe, steht diese Eigenschaft im Dienste der Stoffwanderung, denn sie begünstigt die Ausscheidung von Stärke in den den Leitbündeln näher gelegenen Zellen, und somit wird ein Diffusionsstrom nach dieser Richtung hin hergestellt.

2. Über die Entleerung der Kotyledonen.

Im vorigen Kapitel haben wir die Konzentrationsunterschiede durch Bildung der Stärke entstehen sehen. Hier aber wollen wir eine andere Art der Erzeugung von Konzentrationsgefällen und zwar in einem Organ, bei welchem es auf eine gut funktionierende Stoffleitung in hohem Maße ankommt, kennen

lernen. Die Tatsachen, welche ich anführen werde, sind schon wiederholt beobachtet worden. Soviel mir aber bekannt ist, sind sie nie vom Gesichtspunkte der Diffusion beleuchtet worden. Wir wollen unsere Betrachtungen hauptsächlich an den Leguminosensamen anstellen.

Die Kotyledonen eines reifen Samens von *Pisum sativum* z. B. sind mit Stärke angefüllt. Läßt man einen Samen keimen, so beginnt eigentlich recht spät, zur Zeit wo die Keimung schon weit vorgeschritten ist (Sachs 1, S. 90) die Stärke sich merklich zu lösen. Die Auflösung beginnt nicht gleichmäßig im ganzen Parenchym. Vielmehr fängt der Prozeß in ganz bestimmten Zellreihen an, und zwar sind es diejenigen Zellen, welche näher der Epidermis des Samenlappens liegen. Von hier schreitet der Vorgang immer tiefer, näher zu den Leitbündeln hin. Es läßt sich also beobachten, wie die Entleerung von der Peripherie zu den Leitbündeln hin fortschreitet. Und gerade in der Nähe der letzteren findet man noch stärkereiche Zellen zu einer Zeit, wo die nach der Peripherie gelegenen schon ganz entleert sein können.

Im Ganzen ergibt sich etwa das Bild, welches in Figur 2 dargestellt ist. Man sieht, wie die Stärkemenge zur Peripherie hin allmählich, mehr oder weniger regelmäßig abnimmt. Ich habe hier die morphologische Unterseite abgebildet, weil in dieser der Prozeß schneller und somit klarer verläuft. Aber auch auf der anderen Blattseite läßt sich diese Art der Entleerung leicht feststellen.

Wie ich schon sagte, hat man mehrfach beobachtet, daß die Stoffauflösung in größter Entfernung vom Zentrum beginnt. Ich führe hier van Tieghem's Beobachtung beim *Ricinus*-endosperm, und Baranetzky's Hinweis (S. 58—59) auf Kartoffelknollen und *Aesculus*samen an, wo die Lösung ebenfalls von der Peripherie aus nach innen fortschreitet. Die biologische Bedeutung dieses Verhaltens ist meines Wissens überhaupt nicht berührt worden. Sachs will aus der angeführten Entleerungsweise der Leguminosensamen schließen, daß die Stoffe überhaupt nicht im Gefäßbündel weitergeführt werden, denn sonst »bliebe es ganz unbegreiflich, warum gerade in ihrer Nähe die Körner am längsten liegen bleiben« (Sachs I, S. 90).

Die physiologische Bedeutung dieser Erscheinung scheint aber vom Standpunkte der Diffusion nicht schwer zu erklären. Der Kotyledon ist während der Keimung, im Gegensatz zu den Blättern, kein Organ, in welchem Einwanderung oder Bildung von Stoffen stattfindet. Im Gegenteil, er ist ein Organ, das sich seines Inhaltes nur entleert. Durch eine bevorzugte Bildung von unlöslichen Stoffen kann mithin ein Konzentrationsunterschied nicht erreicht werden. Dieser wird aber auf eine andere Weise erzielt. Durch eine ausgiebigere Lösung von Stärke an einem bestimmten Orte stellt sich entschieden eine Konzentrationserhöhung ein. Da nun die Lösung an der Peripherie statthat, so stellt sich die Konzentrationserhöhung an diesem Orte ein.

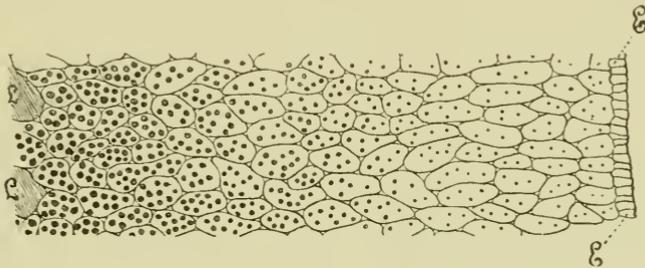


Fig. 2. Kotyledon von *Pisum sativum*. Querschnitt. Vergrößert. *E* = Epidermis. *L* = Leitbündel. Die eingezeichneten schwarzen Punkte stellen die Stärke dar.

Die zentralwärts gelegenen Zellen aber lösen ihre Stärke überhaupt noch nicht, resp. in ganz geringem Maße. Der Unterschied in den Konzentrationen ergibt aber den Diffusionsstrom. Die Richtung des Stromes wird von der Peripherie zum Zentrum, dem Orte der geringeren Konzentration, sein. Wir finden also den Ort der geringeren Konzentration wieder um die Leitbündel herum. Es werden wohl die Stoffe, welche zu der Stelle der geringeren Konzentration fließen müssen, zugleich ihrem Bestimmungsorte, den Leitbahnen, zuströmen können.

An der Hand der Leguminosensamen, speziell von *Pisum*, will ich die von Sachs aufgestellte Wanderungs- und Bildungsweise von Stärke mit einigen Worten erwähnen. Er hat seine

Auffassung ganz klar in der Experimentalphysiologie S. 395 ausgesprochen.

Nach Sachs soll die Stärke, welche aus einer Zelle in die nächste eingewandert ist, in der letzteren wieder als Stärke auftreten und wieder gelöst in die nächste wandern, um dort sich wieder niederzuschlagen usw. Er will die Ansicht hauptsächlich durch das Auftreten besonders kleiner Stärkekörner in den neu sich entwickelnden Geweben der keimenden Leguminosen und in anderen Pflanzenorganen erhärten. Ich glaube wohl, daß in einigen Fällen tatsächlich in den Parenchymzellen die aus den nächst gelegenen Zellen eintretenden Kohlenhydrate sich wenigstens zum Teil in Stärke umwandeln. So ist es durchaus für grüne assimilierende Zellen anzunehmen. Denn denken wir uns bei einem mehrere Zellen dicken Chlorophyllgewebe eines Blattes den Zucker aus einer Zelle in die nächste eintreten, wo durch Assimilation gebildete Kohlenhydrate zum Teil in Stärke umgewandelt werden, so ist es doch einleuchtend, daß auch die eingewanderten Kohlenhydrate ganz oder teilweise demselben Schicksal unterworfen werden — da einmal die Zelle bei der betreffenden Konzentration unter den gegebenen Umständen Stärke ausscheidet. Ob aber der Vorgang sich in der Weise und überall abspielen muß, wie ihn Sachs schildert, erscheint mir fraglich. Bei der Keimung von *Vicia* habe ich mich überzeugen können, daß eine solche Bildung und Lösung bei der Wanderung in den Kotyledonen nicht stattfindet. Stärkekörner, welche sich in der von Sachs (1859) richtig beschriebenen Weise auflösen, bilden sich nicht wieder in den Zellen, in welche die gelösten Stoffe eingewandert sind. Man überzeugt sich hiervon bei Kotyledonen, in welchen die Entleerung sehr weit vor sich gegangen ist. Da sieht man mehrere Zellen hintereinander in der Richtung von der Epidermis zum Leitbündel hin mit mehr oder weniger geringen Resten von zerbröckelten Stärkekörnern, und keine von diesen Zellen enthält intakte, also neu gebildete Stärkekörner, obgleich die Lösungsprodukte der peripheren die relativ zentralwärts gelegenen Zellen passieren müssen.

Wenn wir uns wohl darüber klar geworden sind, daß bei der Stoffwanderung ein Konzentrationsgefälle sich bildet und unterhalten wird, so haben wir auch sehen können, daß derselbe Effekt auf verschiedene Weise erzielt werden kann. Ich will nur einige mir bekannt gewordene Möglichkeiten aufzählen.

Ein Gefälle wird hergestellt:

1. durch Herabsetzung der Konzentration am Bestimmungsorte:
 - a) durch Verdünnung mittelst des stets eintretenden Wassers (siehe meine Mitteilung Bot. Ztg. 1908);
 - b) durch Stärkebildung.
2. Durch Steigerung der Konzentration an den vom Bestimmungsorte abgekehrten Partien: Auflösung der Stärke an der Peripherie eines Organes, z. B. eines Kotyledons.

3. Zur Keimungsgeschichte der Gräser.

Die hier mitzuteilenden Beobachtungen beziehen sich auf die Keimung der Gramineenfrüchte. Obgleich sie vielleicht schon in einem der früheren Kapitel besprochen werden konnten, zog ich es doch vor, sie ganz für sich zu behandeln. Ich wurde dazu veranlaßt, einerseits, weil dieses Thema wiederholt selbständig in der Literatur berührt wurde, andererseits, weil sich hier Einzelheiten finden, die tatsächlich eine für sich geschlossene Behandlung des ganzen Gegenstandes nötig machen. In den Untersuchungen über Keimung der Gramineenfrüchte sind hauptsächlich zwei Fragen durch die früheren Forscher in den Vordergrund gerückt worden: erstens das Verhalten des Scutellums und zweitens das Verhalten des Endosperms. Die neuere Zeit hat Forschungen zu Tage gefördert, welche besonders das Verhalten des Endosperms berücksichtigen (Pfeffer, Hansteen, Puriewitsch). Andererseits haben einige Forscher ihre Aufmerksamkeit einzelnen Teilen des Endosperms resp. des Scutellums zugewandt und zwar der Kleberschicht des ersteren, und dem Epithel des letzteren. Die erste eingehende Untersuchung über die Keimung der Gräser ist die von Sachs

Er hat schon die Einwanderung der Stoffe in das Scutellum und von letzterem in die anderen Teile des Keimlings richtig erkannt. Wie in allen seinen Keimungsgeschichten sucht Sachs auch hier hauptsächlich die Wanderung der Stoffe und ihr Auftreten an Stellen, welche weit vom Reservebehälter liegen, nachzuweisen. Er macht darauf aufmerksam, daß das vor der Keimung stärkefreie Schildchen sich während der Keimung mit Stärke füllt. Auf die quantitativen Unterschiede der Stärke, welche sich im Scutellum selbst in verschiedenen Zellagen finden, scheint er nicht geachtet zu haben. Er gibt nur an, daß im Gegensatz zum Parenchym des Schildchens sein Epithel nie, weder vor noch während der Keimung, Stärke aufweist. Diese Angabe von Sachs hat sich in der Literatur vollständig eingebürgert. So nennt Pfeffer dieses Verhalten des Epithels »eine unterbrochene Bahn« (S. 601), da eben einerseits das Endosperm, andererseits das Scutellumparenchym stärkehaltig sind, während die dazwischenliegenden Epithelzellen stärkefrei sind. Auch Brown und Morris betonen die Abwesenheit der Stärke in den Epithelzellen. Und ich glaube nicht sehr zu irren, wenn ich vermute, daß diese Tatsache die Autoren, und besonders die letztgenannten Forscher, veranlaßt hat, im Epithel des Scutellums ein physiologisch eigenartiges Gewebe zu suchen. Wir werden die Frage über die physiologische Bedeutung des Epithels vorläufig bei Seite lassen, um später auf dieselbe noch zurückzukommen.

Wir wollen uns zunächst die Keimung der Gräser in groben Zügen vergegenwärtigen. Zur vollkommenen Entwicklung des Keimlings gehört die Aufzehrung des Endosperms. Denn Keimlinge, welche des Endosperms beraubt worden sind, vermögen wohl etwas heranzuwachsen, gehen aber bald zugrunde. Die Stoffe, welche aus dem Endosperm in den Keimling gelangen sollen, müssen natürlich das Schildchen passieren. Mit der Keimung tritt im Scutellum Stärke auf, welche vor der Keimung hier fehlt. Das trifft z. B. immer bei *Triticum* zu. *Zea Mays* weicht insofern ab, als ich nur selten das Scutellum im ungekeimten Samen stärkefrei fand. Es finden sich hier sehr häufig auch vor der Keimung Spuren von Stärke. Vermutlich rühren sie daher, daß im Felde noch eine kleine Anregung zur Keimung

resp. zur Wanderung durch eventuelle Feuchtigkeit statthatte. Dies vermutet auch Harz (S. 1138) in dem Falle, wo er Stärke sogar im ganzen Embryo von *Zea* und der Rippenhirse fand. In der Regel beginnt aber die Stärkebildung im Scutellum erst während der Keimung. Die zuerst sehr geringen Stärkemengen werden bald recht ansehnlich. Die Stärke, welche im Endosperm aufgespeichert liegt, muß eben bei ihrer Bewegung zum Keimling hin das Scutellum durchwandern; sie muß natürlich zuvor in lösliche Substanzen übergeführt werden. Dasselbe geschieht auch, wenn die im Scutellum gebildete Stärke dem Keimling zugeführt wird. Wenn aus dem Endosperm die gelösten Stoffe in das Schildchen eintreten, so ist noch nicht gesagt, daß sie sofort wieder als Stärke niedergeschlagen werden müssen, und es ist wohl wahrscheinlicher, daß nur ein Teil in Stärke umgebildet wird, während das übrige gelöste Material als Zucker weiter wandert. Es bildet sich aber im Scutellum recht viel Stärke. Und wir wollen die Bildungsweise derselben etwas näher verfolgen.

Die Hauptfrage, die ich mir bei der Keimungsgeschichte der Gräser stellte, war die, ob im Scutellum die Stärke ganz zerstreut resp. gleichmäßig aufträte, oder aber ob nicht bestimmte Zellen eine bevorzugte Bildung derselben zeigen; und wenn eine solche Bevorzugung vorhanden ist, ob sie mit den uns früher bekannt gewordenen Prinzipien im Einklang stehe.

Die Stoffeinwanderung erfolgt nicht an allen Seiten des Scutellums, sondern nur an der mit dem Epithel versehenen freien Seite. Dieser Fläche sitzt das Endosperm auf. Wir hätten hier also ein Organ, dessen eine Seite in der Zuckeraufnahme ganz besonders begünstigt ist, während von einer Aufnahme an der anderen Seite nicht die Rede sein kann. Schon meine früheren Erfahrungen ließen mich eine ganz bestimmte Verteilung der Stärke erwarten. In Fig. 3 ist diese im Scutellum eines gekeimten Mayssamens bei einer Wurzellänge von etwa 2 cm wiedergegeben.

Wir sehen, daß die dem Epithel fernegelegenen Zellen merklich mehr Stärke gebildet haben als die dem Eintrittsorte benachbarten Zellen. Ich würde mich nur wiederholen müssen, wollte ich die physiologische Bedeutung solcher Bildungsweise

näher erklären. Denn alles, was im Kapitel 1 über die von der Cuticula befreiten Blätter gesagt wurde, trifft hier in vollem Maße zu. Durch die mit der Entfernung vom Eintrittsorte immer zunehmende Stärkebildung wird das Gefälle unterhalten, dank welchem das Schildchen mit Stärke angefüllt wird. Wenn ich in diesem Verhalten nichts Befremdendes finden konnte, so überraschte mich das Verhalten der Epithelzellen, obwohl es in mein Schema der Stärkebildung bei der Stoffwanderung sehr gut paßte. Diese Zellen hatten nämlich auch Stärke gebildet, aber in sehr geringer Menge, da sie der einströmenden Zuckerlösung am nächsten zu liegen kommen. Die gebildete Stärke war, wie gesagt, sehr gering,

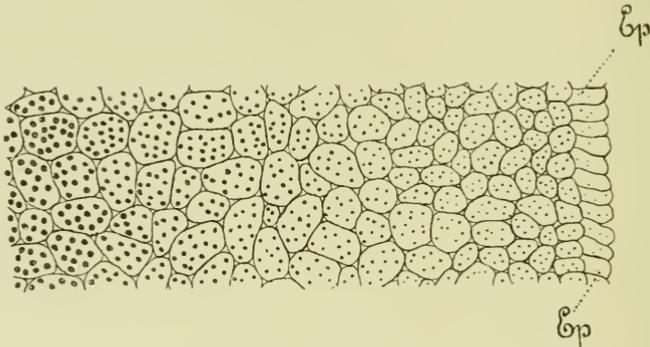


Fig. 3. Schildchen von *Triticum vulgare*. Radialer Längsschnitt. Vergrößert.
Ep = Epithel. Die eingezeichneten schwarzen Punkte stellen die Stärke dar.

jedoch noch leicht festzustellen, so daß ich mir nicht darüber klar geworden bin, warum die Stärke von den früheren Forschern nicht bemerkt worden ist. Vielleicht ist die Erklärung darin zu suchen, daß die Stärkekörner der anderen Zellen bedeutend größer sind als die im Epithel, so daß die letzteren aus diesem Grunde nicht genügend hervortreten und übersehen werden können. Erst später mit der allgemeinen Stärkezunahme im Schildchen finden wir auch im Epithel etwas größere Stärkemengen. Bis zu einem gewissen Stadium der Keimung hätten wir den einfachen Fall, daß sich ein Organ mit Stärke füllt, und zwar nimmt die Bildung derselben mit der Entfernung von der Eintrittsstelle des Zuckers stets zu. Diese Verteilung der

Stärke erfährt aber in den vorgerückteren Perioden der Keimung eine gewisse Verschiebung.

Zu einer Zeit nämlich, wo z. B. bei *Zea* die größte Wurzel etwa 8 cm lang geworden ist, findet sich im Schildchen weniger Stärke als in früheren Keimungsstadien, besonders in der dem Keimling näher gelegenen Seite. Die Tatsache der Stärkeabnahme erklärt sich, meiner Meinung nach, durch den größeren Stoffverbrauch des Keimlings. Es ist nicht unwahrscheinlich, daß in der allerersten Zeit der Keimling von den Stoffen, welche aus dem Endosperm rühren, überhaupt keinen Gebrauch macht. Denn bekanntlich können Keimlinge, welche man vom Endosperm abgetrennt hat, eine gewisse Zeit sich weiter entwickeln. Außerdem verbraucht ein ganz junger Keimling, wenn er schon aus den Endospermstoffen Nutzen zieht, weniger als ein älterer mit bedeutend größeren Zellkomplexen. Mit der weitergehenden Entwicklung nimmt auch die Ausbildung der Leitstränge bedeutend zu, so daß aus dem Scutellum in einer bestimmten Zeit viel mehr Stoffe weiter geschafft werden können.

Auch zu dieser Zeit trifft man manche Bilder, welche ein gewisses Interesse für unsere Fragen bieten. Die Stärke verteilt sich zur Zeit, wo das Scutellum an derselben schon ärmer geworden ist, häufig in folgender Weise. Die Seite des Schildchens, welche dem Keimling näher liegt, ist im ganzen ärmer an Stärke, als die vordere, d. h. diejenige, welche dem Endosperm zugekehrt ist. In diesem vorderen Teile ist die Stärke in einer ganz bestimmten Weise verteilt. Die größte Menge liegt in der Höhe der ersten (vom Epithel gezählt) oder einer weiteren Gefäßbündelreihe, sowohl in den Zellen direkt um dieselben herum, als auch in allen dazwischenliegenden Parenchymzellen, welche in gleicher Höhe mit den genannten Bündeln sich befinden. Die Erscheinung aber, daß die Leitbündel zum Hauptpunkt der Stärkeansammlung geworden sind, kann uns nicht befremden. Ich verweise auf das ähnliche Verhalten in den Blättern bei meinen früheren Versuchen (Bot. Ztg. 1908, S. 27). Besonders ist hier ebenso, wie dort hervorzuheben, daß bei der Füllung mit Stärke die seitliche Nähe des Leitbündels die Parenchymzellen weniger beeinflusst. — So weit reichen meine

Untersuchungen über die Keimung der Gräser in ihrer Beziehung zur Bildung des Diffusionsstromes.

Es gibt aber noch eine andere sehr wichtige und von vielen Forschern angeregte Frage in der Keimungsgeschichte der genannten Pflanzen. Wenn ich auch nichts wesentliches zur Entscheidung der Streitfragen beizutragen im stande bin, so halte ich es doch nicht für zwecklos, mit einigen Worten die bestehenden Kontroversen zu berühren. In erster Linie handelt es sich um den Hauptbildungsherd der Diastase. Pfeffer, Hansteen und Puriewitsch schreiben dem Endosperm in vollem Maße eine selbständige Entleerungsfähigkeit zu, d. h. sie nehmen an, daß es die zur Entleerung nötige Diastase produzieren kann. Brown und Morris suchen den Sitz der Diastase ausschließlich im Scutellum und zwar in seinem Epithel. Linz glaubt, daß bei der Entleerung des Endosperms entschieden nur die von ihm selbst produzierte Diastase an der Auflösung der Stärke sich beteilige. Haberlandt sieht die Hauptbildung der Diastase in der Aleuronschicht (1890), spricht aber den andern in Rede stehenden Geweben die Diastaseproduktion nicht ab (1904, S. 477). Alle Untersuchungen, welche mit isolierten Organen ausgeführt worden sind, zeigen natürlich nur, daß die betreffenden Organe Diastase produzieren können. Welches Organ bei der Keimung hauptsächlich das besorgt und besonders, ob das Endosperm mit der eignen Fermentbildung auskommt, läßt sich aus der angeführten Literatur nicht mit Bestimmtheit schließen. Ich will hier einen Ausspruch von Pfeffer, mit dem auch Haberlandt einverstanden zu sein scheint, zitieren: »Die Erfahrungen mit isolierten Organen kennzeichnen aber nur die potentiellen Fähigkeiten, die aber, was wohl zu beachten ist, in den intakten Pflanzen nicht oder doch nicht im vollen Umfang in Anspruch genommen werden und werden müssen« (S. 612). Wir sind in diesen Fragen doch nur auf Überlegungen angewiesen, umso mehr da eine Wanderung der Diastase aus einem Organ in in das andere noch nicht ganz nachgewiesene Tatsache ist. Sollten wir aber eine solche Wanderung der Diastase und eine Mithülfe eines anderen Organes an der Produktion derselben für möglich oder sogar wahrscheinlich halten, so würde ich wohl in

erster Reihe an die Aleuronschicht denken. Und es sind mehrere Gründe, welche mich dazu veranlassen könnten. So z. B. ihre Zugehörigkeit zum selben Gewebe, wie das Endosperm selbst, und ihre Fähigkeit Diastase zu produzieren. Letztere Tatsache, welche von Haberlandt nachgewiesen worden ist, ist eigentlich recht frühen Datums. Schon im Jahre 1853 machte M. Mouriès darauf aufmerksam, daß die Kleberzellen einen Stoff, welcher die Stärkeauflösung bewirkt, führen. Hauptsächlich aber ist ihre periphere Lage wohl die einzig geeignete bei einem Organe, welches seines Inhaltes sich entleeren muß. Und die Beobachtungen Haberlandts, daß an der Peripherie die Stärkelösung intensiver vor sich geht, hätte mithin eine ganz bestimmte Bedeutung. Linz's Erklärung der lebhafteren Lösung an der Peripherie ist wohl nicht genügend begründet. Linz macht sich folgende Vorstellung von der Abnahme der Lösungsintensität mit der Entfernung von der Peripherie: die Stoffe, welche ihrem Bestimmungsorte zuströmen, steigern die Konzentration der Zellen, welche sie durchwandern, vermindern mithin aber die Aktivität der Diastase. Diese Folgerung leuchtet mir nicht ein. Denn, wenn Stoffe von einem Punkte, in unserem Falle von der Peripherie, zu einem anderen hin wandern, so ist doch die Konzentration am ersten Punkt höher, und nicht niedriger als in den zentralwärts gelegenen Zellen. Wenn wir überhaupt die zentripetale Lösungsweise beim Endosperm als bewiesen annehmen, so ist sie physiologisch wohl mit den von uns im zweiten Kapitel geäußerten Ansichten in Übereinstimmung zu bringen. Bei einer Entleerung eines mit Nährstoffen gefüllten Organes kann der Strom ununterbrochen nur dann fließen, wenn zentralwärts weniger von osmotisch unwirksamen Stoffen in osmotisch wirksame umgewandelt wird, als an der Peripherie.

Aus diesen Erwägungen würde ich also eher der Aleuronschicht eine gewisse Funktion bei der Stärkelösung zuschreiben, als dem Schildchen.

Es erübrigt noch eine anatomische Tatsache über das Schildchen zu erwähnen, welche mich noch weniger veranlassen könnte, in demselben den Hauptsitz der Diastaseproduktion für das Endosperm zu suchen. Das Epithel

des Scutellums von *Zea Mays* zeigt eigentümliche Falten, welche als Vertiefungen in das Parenchym des Schildchens eingreifen. Diese Erscheinung ist meines Wissens zuerst von Harz gesehen und erwähnt worden (S. 1237, vergl. seine Figur 161). In letzterer Zeit haben zwei englische Forscher das Thema näher berührt. Es scheint aber, daß sie die Angaben von Harz nicht gekannt haben. Sie führen für *Zea* sehr tief und weniger tief in das Parenchym eingreifende Falten an. Bei den sehr tiefen sind die Epithelzellen mehr oder weniger isodiametrisch, während bei den mehr oberflächlichen Falten sie ihre gewöhnliche langgestreckte Form beibehalten. Der Beschreibung von Sargant und Robertson möchte ich noch hinzufügen, daß man auch verzweigte Faltengänge findet. Sargant und Robertson haben die genannten Spalten außer bei *Zea* noch bei *Coix* beobachten können. Ich fand sie aber auch bei *Triticum* und *Secale*. Da sie trotz den Angaben von Harz noch wenig bekannt sind, gebe ich hier in der Figur 4

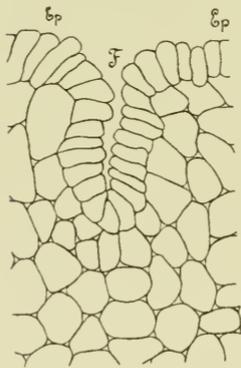


Fig. 4. Schildchen von *Triticum vulgare*. Querschnitt. 100 mal vergrößert. Ep = Epithel. F = Falte.

eine Darstellung einer solchen Falte von *Triticum*. Sachs hat dem Schildchen eine besondere Aufnahmefähigkeit zugeschrieben und es paßt in diese Auffassung, welche wohl von Haberlandt und Harz geteilt wird, daß durch die Falten eine Oberflächenvergrößerung erzielt wird.

Diese Eigenschaft des Epithels wird wohl keiner bestreiten wollen. Auf größere Schwierigkeiten stoßen wir aber, wenn man den Falten eine Drüsenfunktion zuschreiben will. Hauptsächlich hält uns von dieser Auffassung die Tatsache zurück, daß die Funktion des Epithels, die nötige Diastase für das Endosperm zu bilden und demselben zuzuführen, noch lange nicht als erwiesen betrachtet werden kann. Und gerade das letztere veranlaßte mich, diese Frage zu berühren, um darauf hinzuweisen, wie wenig wir vorläufig berechtigt sind, die genannten Falten »Glands«, also »Drüsen« zu heißen. (Sargant und Robertson.)

Literatur.

- Baranetzky, J., Die stärkeumbildenden Fermente in den Pflanzen (1878).
Bierberg, W., Flora (1908).
Boehm, J., Bot. Ztg. (1883).
Brown und Morris, Journal of the Chem. Society (1890).
Grüss, J., Jahrbücher für Wiss. Bot. (1897).
Haberlandt, G., ¹⁾ Ber. d. Deut. Bot. Gesell. (1890).
²⁾ Physiologische Pflanzenanatomie. 3. Aufl. (1904).

Hansteen, B., Flora (1894).
Harz, C. D., Landwirtschaftliche Samenkunde (1885).
Jost, L., Vorlesungen über Physiologie der Pflanzen. 2. Aufl. (1908).
Kirchner, Loew und Schroeter, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. 1. Bd., 2. Abt. Gramineae.
Linz, H., Beiträge zur Physiologie der Keimung des Mais. Jahrb. für wiss. Bot. (1896).
Meyer, Arth., Bot. Ztg. (1885).
M. Mouriès, Comptes Rendus. Bd. 37 (Paris 1853).
Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. 2. Aufl.
Puriewitsch, Jahrb. für wiss. Bot. 31 (1897).
Rywosch, S., Bot. Ztg. (1908).
Sachs, J., ¹⁾ Physiologische Untersuchungen über die Keimung der Schminkebohne. Sitzungsberichte der Wiener Akademie (1859).
²⁾ Zur Keimungsgeschichte der Gräser. Bot. Ztg. (1862).
³⁾ Physiologie der Pflanzen (1865).
E. Sargent and A. Robertson, Annals of Botany 19 (1905). (Ref. einer vorl. Mitteilung in Justs Jahresb. 1903, Bd. 32.)
Schimper, A. F. W., Bot. Ztg. (1885)
Tangl, E., Studien über das Endosperm einiger Gramineen. Sitzungsberichte der Wiener Akademie 92 (1885).
Van Tieghem, Annales des sciences naturelles. VI. Série, 4. Bd. (1876).
Wächter, W., Jahrb. für wiss. Bot. 41 (1905).
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Botanik](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): Rywosch Solom

Artikel/Article: [Über Stoffwanderung und Diffusionsströme in Pflanzenorganen. 571-591](#)