



LUND UNIVERSITY

Zur Physiologie und Biologie der wintergrünen Flora.

Lidforss, Bengt

Published in:
Botanisches Centralblatt

1896

[Link to publication](#)

Citation for published version (APA):

Lidforss, B. (1896). Zur Physiologie und Biologie der wintergrünen Flora. *Botanisches Centralblatt*, 17(68), 33-44. <http://www.biodiversitylibrary.org/item/23099#page/53/mode/1up>

Total number of authors:

1

General rights

Unless other specific re-use rights are stated the following general rights apply:

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal

Read more about Creative commons licenses: <https://creativecommons.org/licenses/>

Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

LUND UNIVERSITY

PO Box 117
221 00 Lund
+46 46-222 00 00

Botanisches Centralblatt.

REFERIRENDES ORGAN

für das Gesamtgebiet der Botanik des In- und Auslandes.

Herausgegeben

unter Mitwirkung zahlreicher Gelehrten

von

Dr. Oscar Uhlworm und Dr. F. G. Kohl

in Cassel.

in Marburg.

Zugleich Organ

des

Botanischen Vereins in München, der Botaniska Sällskapet i Stockholm, der Gesellschaft für Botanik zu Hamburg, der botanischen Section der Schlesischen Gesellschaft für vaterländische Cultur zu Breslau, der Botaniska Sektionen af Naturvetenskapliga Studentsällskapet i Upsala, der k. k. zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien, des Botanischen Vereins in Lund und der Societas pro Fauna et Flora Fennica in Helsingfors.

Nr. 41.

Abonnement für das halbe Jahr (2 Bände) mit 14 M.
durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

1896.

Die Herren Mitarbeiter werden dringend ersucht, die Manuscripte immer nur auf *einer* Seite zu beschreiben und für *jedes* Referat besondere Blätter benutzen zu wollen.
Die Redaction.

Wissenschaftliche Original-Mittheilungen.*)

Zur Physiologie und Biologie der wintergrünen Flora.

Vorläufige Mittheilung.

Von

Dr. Bengt Lidforss.

Die im Folgenden gemachten Mittheilungen bilden eine kurze Zusammenfassung einiger zur Zeit noch nicht abgeschlossenen Untersuchungen, die ich auf den Vorschlag des Herrn Professor Stahl während des vergangenen Winters im botanischen Institut zu Jena angefangen habe. Da ich für die Durchführung der Arbeit nach den geplanten Gesichtspunkten voraussichtlich noch

*) Für den Inhalt der Originalartikel sind die Herren Verfasser allein verantwortlich.
Red.

den Ablauf zweier Vegetationsperioden abwarten muss, erscheint es mir angemessen, schon jetzt einige der gewonnenen Resultate mitzuthemen. Ich benutze auch diese Gelegenheit, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. E. Stahl, für das freundliche und anregende Interesse, mit dem er meine wissenschaftlichen Arbeiten gefördert hat, meinen tiefgefühlten Dank auszusprechen.

Die Bezeichnung „die wintergrüne Flora“ bezieht sich im Folgenden nicht nur auf diejenigen Bäume und Sträucher, deren Blätter eine Lebenslänge von mehreren Vegetationsperioden besitzen, sondern auch auf alle diejenigen krautartigen Pflanzen, bei welchen in normalen, d. h. nicht abnorm kalten Wintern eine Anzahl der Assimilationsorgane ihre vitalen Eigenschaften behalten. In Deutschland und im südlichen Scandinavien sind bekanntlich derartige Pflanzen keineswegs eine Seltenheit. Viele *Crassulaceen* (*Sempervivum*-Arten, *Sedum reflexum*, *sexangulare*, *acre* u. s. w.), manche *Saxifraga*-Arten (*S. crassifolia*, *cordifolia*, *umbrosa*, *caespitosa*, *elatior* u. s. w.) und überhaupt manche Pflanzen mit rasig angeordneten Blättern, wie *Bellis perennis*, *Plantago*- und *Armeria*-Arten, gehören dieser Kategorie an. Auch andere Pflanzen, die im Frühling beblätterte Stengel hervorsprossen lassen, überwintern, wenigstens in Mitteldeutschland, mit einer assimilationskräftigen Blattrosette (*Lilium candidum*, *Cochlearia officinalis*, *Geranium lucidum*, *Ajuga reptans*, *Chelidonium majus*, *Dianthus deltoides* u. a.). Beispiele wintergrüner Kräuter mit aufrechten Stengeln sind *Equisetum hiemale* und *Senecio vulgaris*.

In normalen Wintern befinden sich die Blätter dieser Pflanzen in einem ebenso lebenskräftigen Zustande, wie die während mehrerer Vegetationsperioden ausdauernden Blätter von *Ilex*, *Buxus* und den wintergrünen *Coniferen*. Beim Eintritt des Frühlings fangen diese Blätter wieder an zu transpirieren und assimilieren, und behalten in vielen Fällen ihre vitalen Eigenschaften noch eine Zeit lang, nachdem die neue Blattgeneration zur Entwicklung gelangt ist. Auch wenn die Blätter, wie es z. B. bei *Saxifraga crassifolia* (und *cordifolia*) der Fall ist, während der kalten Jahreszeit schlaff an die Erde gedrückt liegen, richten sie sich beim Eintreten milderer Temperatur wieder auf und assimilieren noch eine Zeit lang, nachdem die neuen Blätter völlig ausgewachsen sind.

Eine nähere Untersuchung hat ergeben, dass alle diese wintergrünen Blätter, unabhängig von ihrer sonstigen Lebensdauer und unabhängig von ihrer systematischen Verwandtschaft, in physiologischer Hinsicht gewisse gemeinsame Eigenthümlichkeiten aufweisen. Im Ganzen bieten diese Eigenthümlichkeiten eine unverkennbare Analogie mit denjenigen physiologischen Prozessen, die sich, wie A. Fischer gezeigt hat, im Winter resp. Spätherbst und Vorfrühling in der Rinde der Holzgewächse abspielen. Obgleich, wie gesagt, die Analogie unverkennbar ist, bewirkt doch die Verschiedenheit des anatomischen Baues, dass die betreffenden Prozesse in den Blättern nicht ganz in derselben Weise wie in der Rinde der Holzgewächse verlaufen.

Der besseren Uebersicht wegen betrachten wir zuerst

Die Verhältnisse in den Schliesszellen der Blätter.

Bekanntlich führen die Schliesszellen der Spaltöffnungen stets Chloroplasten, die durch ihren constanten Stärkegehalt charakterisirt sind. Schon Sachs*) hat auf das merkwürdige Verhältniss hingewiesen, dass die Stärke der Schliesszellen, im Gegensatz zu derjenigen der Mesophyllzellen, nicht verschwindet, wenn das Blatt längere Zeit hindurch im Dunkeln aufbewahrt wird. Auch etiolirte Pflanzen, deren Blätter und Stengel vollkommen stärkefrei sind, führen in den Schliesszellen erhebliche Stärkemengen, und analoge Verhältnisse findet man auch bei den im Herbst abfallenden Blättern, deren Gewebe mit Ausnahme der Schliesszellen meistens stärkefrei sind.

Um so überraschender ist die Thatsache, dass die Schliesszellen der wintergrünen Blätter während der kalten Jahreszeit fast immer gänzlich stärkefrei sind. Auch mit den empfindlichsten Stärkereagentien — Meyer's Jod-Chloralhydrat und Jodjodkalium und Eau de Javelle — lassen sich während der Monate December und Januar in den Schliesszellen der wintergrünen Blätter nicht die geringsten Spuren von Stärke nachweisen, obgleich die betreffenden Schliesszellen im Sommer reichliche Stärkemengen führen.

Es mögen von den in dieser Hinsicht typischen Pflanzen folgende erwähnt werden:

<i>Armeria maritima</i>	<i>Cardamine trifoliata</i>
<i>Lysimachia Nummularia</i>	<i>Saxifraga crassifolia</i>
<i>Hedera Helix</i>	<i>Lilium candidum</i>
<i>Sedum album</i>	<i>Iris</i> sp.
„ <i>reflexum</i>	<i>Taxus baccata</i>
<i>Sempervivum tectorum</i>	<i>Scolopendrium officinale</i> .

Bei diesen Arten waren die Schliesszellen während der Monate December und Januar völlig stärkefrei, zeigten aber im Uebrigen keine Abnormitäten: der Chlorophyllapparat besass durchgängig ein völlig normales Aussehen und der Turgor war auffallend stark, so dass erst nach Behandlung mit 7—10-procentiger Salpeterlösung eine merkbare Plasmolyse eintrat.

Geringe, aber deutlich nachweisbare Stärkemengen fanden sich bei *Helleborus antiquorum* und *Geranium Robertianum*. Da indessen der Winter 1895/96 wenigstens in Mitteldeutschland ungewöhnlich mild war, erscheint es keineswegs ausgeschlossen, dass die Schliesszellen auch bei diesen Arten in normalem Winter ihre Stärke verlieren. Jedenfalls gilt es als allgemeine Regel, dass die Stärke in den Schliesszellen der wintergrünen Blätter schon im December völlig verschwunden ist.

*) Sachs, Botan. Zeit. Flora 1864. pag. 201.

Es fragt sich nun, was wird aus der verschwundenen Stärke. Am nächsten liegt die Annahme, dass die Stärke in Glucose verwandelt wird. Diese Vermuthung wird dadurch bestärkt, dass es in gewissen Fällen möglich ist, das Vorhandensein von Glucose in den Schliesszellen direct nachzuweisen. Bei *Saxifraga crassifolia* und *Sempervivum tectorum* ist die Lage der Schliesszellen eine derartige, dass man ohne Schwierigkeit Schnitte erhalten kann, in denen die den Schliesszellen anliegenden Epidermiszellen geöffnet sind, während dagegen die Schliesszellen selbst intact bleiben. Werden solche Schnitte in Wasser abgespült und dann mit Fehling'scher Lösung behandelt, so entsteht in den Schliesszellen ein ziemlich reichlicher Kupferoxydulniederschlag, der zum grössten Theile durch Glucose hervorgerufen wird.

Auch in denjenigen Fällen, wo ein directer Nachweiss der Glucose auf technische Schwierigkeiten stösst, ergiebt sich der Glucosegehalt der Schliesszellen aus der Thatsache, dass bei höherer Temperatur Stärke in den Schliesszellen rückgebildet wird. Bringt man gänzlich stärkefreie Winterblätter in ein geheiztes Zimmer, so kann man in vielen Fällen schon nach einer Stunde erhebliche Stärkemengen in den Schliesszellen nachweisen. Da die Stärkegeneration im Dunkeln ebenso schnell und ausgiebig stattfindet wie im Lichte, können die betreffenden Stärkemengen nicht durch Assimilation von Kohlensäure, sondern nur auf Kosten schon vorhandener Kohlehydrate entstanden sein.

Zu näherer Orientirung mag aus den Versuchsprotokollen Folgendes mitgetheilt werden:

Am 15. Januar wurden Blätter von *Saxifraga crassifolia*, *Sempervivum tectorum*, *Hedera Helix* und *Iris* sp., die im Freien bei einer Temperatur von $+ 2^{\circ}$ C gepflückt waren, in einen Thermostaten gebracht, dessen Temperatur auf $+ 33^{\circ}$ C eingestellt war. Vor dem Versuche waren die Schliesszellen durchgängig vollkommen stärkefrei.

Beginn des Versuches: 12,30 Nm.

1 Uhr Nm.: *Iris* sp. ziemlich viel Stärke in den meisten Schliesszellen.

Saxifraga crassifolia: in den meisten Schliesszellen erhebliche Stärkemengen.

Sempervivum tectorum: in den Schliesszellen äusserst geringe Stärkemengen.

Hedera Helix: gänzlich stärkefrei.

2 $\frac{1}{2}$ Uhr Nm.

Iris
Saxifraga
Sempervivum } viel Stärke in den Schliesszellen.

Hedera: in den Schliesszellen geringe Spuren von Stärke.

9¹/₂ Uhr:

<i>Iris</i>	}	viel Stärke in den Schliesszellen.
<i>Saxifraga</i>		
<i>Sempervivum</i>		

Hedera: Spuren von Stärke in den Schliesszellen.

16. Januar, 10 Uhr Vm.

<i>Iris</i>	}	sehr viel Stärke in den Schliesszellen.
<i>Saxifraga</i>		
<i>Sempervivum</i>		

Hedera: ziemlich viel Stärke in den meisten Schliesszellen.

Eine geringe, aber merkbare Stärkevermehrung fand bei *Hedera* noch am 17. Januar statt, bei den anderen drei Arten waren die Schliesszellen schon am 16. Januar gänzlich von Stärkekörnern ausgefüllt. Als die Blätter am 20. Januar aus dem Thermostaten entfernt wurden, war der Befund noch derselbe.

Abgesehen von wenigen Ausnahmen (*Ilex*, *Buxus*, *Mahonia*), habe ich bei allen untersuchten Arten eine derartige Stärkeregeneration constatiren können. Die für die Regeneration nöthige Zeit ist in bestimmten Fällen eine verschiedene, das Endresultat aber immer dasselbe: Oft hat man sogar den Eindruck, dass die in dieser Weise regenerirten Stärkemengen bedeutend grösser sind als diejenigen Stärkequantitäten, die im Sommer normaler Weise in den Schliesszellen vorhanden sind.

Das Nichtvorhandensein der Stärke während der Wintermonate und ihre Regeneration bei eintretender Temperaturerhöhung sind Erscheinungen, die sich nicht auf die Schliesszellen der Blätter beschränken, sondern wie durch A. Fischer's Untersuchungen*) festgestellt worden ist, sich auch im Rindenparenchym der Holzgewächse abspielen. Auch hier wird im Spätherbst die Stärke aufgelöst, um beim Eintreten höherer Temperatur — im Freien gewöhnlich Ende Februar oder Anfang März — wieder regenerirt zu werden. In dem milden Winter 1895/96 wurde bei *Saxifraga crassifolia* und *Sempervivum tectorum* die Stärke der Schliesszellen schon am 10. Februar (Temperatur in der Sonne + 10° C) regenerirt.

Die Verhältnisse in den Mesophyll- und den normalen Epidermis-Zellen.

Als allgemeine Regel gilt es, dass alle grüne Pflanzenzellen während der Wintermonate völlig stärkefrei sind.

Bei sämtlichen untersuchten Arten konnten in den Mesophyllzellen der winterlichen Blätter auch mit den empfindlichsten Reagentien nicht die geringsten Spuren von Stärke nachgewiesen werden. Dabei waren die Chloroplasten meistens völlig intact, und die Turgescensverhältnisse der Zellen völlig normal. Auch die Epidermiszellen waren bei normalem Turgor gänzlich stärkefrei.

*) A. Fischer, Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. (Pringsh. Jahrb. Bd. XXII. Heft 1. p. 73—160.)

Es wäre ja naheliegend anzunehmen, dass die Stärke in Glucose verwandelt, aus dem Blatte ausgewandert und in die Rhizome wieder als Stärke abgelagert wäre. Diese Vermuthung erhält eine scheinbare Bestätigung durch die Thatsache, dass die Mesophyllzellen wintergrüner Blätter, die während 2—3 Tage einer Temperatur von $+15-30^{\circ}$ C ausgesetzt waren, keine Stärke regeneriren, während dagegen in dieser Zeit die Schliesszellen der betreffenden Blätter sich mit Stärke gefüllt hatten. Beispiele:

<i>Hedera Helix</i>	<i>Hepatica angulosa</i>
<i>Ilex Aquifolium</i>	<i>Cardamine trifoliata</i>
<i>Andromeda axillaris</i>	<i>Saxifraga crassifolia</i>
<i>Ajuga reptans</i>	„ <i>umbrosa</i>
„ <i>Genevensis</i>	<i>Carex</i> sp.

Die naheliegende Vermuthung, dass in diesen Fällen die Stärke als Glucose in das Rhizom resp. Stengel (*Hedera*) eingewandert wäre, wird aber durch die Thatsache widerlegt, dass diese Winterblätter sämmtlich äusserst zuckerreich sind. Nachdem das wässerige Extract durch geeignete Reagentien von eventuell reducirenden Gerbstoffen befreit ist, erhält man beim Kochen mit Fehling'scher Lösung einen sehr reichlichen Niederschlag von Kupferoxydul, der unter diesen Umständen nur durch glucoseartige Verbindungen hervorgerufen sein kann. Dieser Zuckerreichthum der Winterblätter ist so constant, dass ich hier auf ein Anführen besonderer Beispiele verzichten kann. Von den untersuchten Arten erwiesen sich als glucose arm nur *Ilex balerensis*, *Cochlearia officinalis* und *Mahonia Aquifolium*. Aber auch bei diesen Arten erhielt man nach vorheriger Behandlung mit Salzsäure einen reichlichen Kupferoxydulniederschlag, was auf das Vorhandensein von Rohrzucker hindeutet.

Die jetzt geschilderten Verhältnisse beweisen also mit Bestimmtheit, dass die Nichtregeneration der Stärke in den Mesophyllzellen keineswegs auf Mangel an Kohlehydraten beruht. Die Ursache ist eine ganz andere, und zwar ist sie in dem Umstande zu suchen, dass den Mesophyllzellen der wintergrünen Blätter die für eine solche Stofftransformation nöthigen Mengen Sauerstoff im Winter nicht zu Gebote stehen.

Durch die Untersuchungen von Stahl*) ist unsere Auffassung über die Bedeutung der Cuticula und des Spaltöffnungsapparates für den gesammten Stoffwechsel des Blattes wesentlich vertieft und erweitert worden. Stahl hat gezeigt, dass in Blättern mit geschlossenen oder durch Cacaobutter zugestopften Schliesszellen nicht nur die Transpiration, sondern auch die Assimilation zum Stillstand gebracht wird, ja dass in solchen Blättern auch die Auswanderung der Stärke wesentlich gehemmt wird. Die Ursache der letztgenannten Erscheinung kann, wie Stahl hervorhebt, nur in dem Umstande gesucht werden, dass die für einen ausgiebigen

*) E. Stahl, Einige Versuche über Transpiration und Assimilation. Bot. Zeitung. 1894. Heft VI. (VII.)

Stoffwechsel nothwendigen Sauerstoffmengen den betreffenden Mesophyllzellen fehlen.

Es ist ferner von Schwendener, Leitgeb und ganz besonders von Stahl*) darauf hingewiesen worden, dass die Spaltöffnungen der immergrünen Blätter während des ganzen Winters geschlossen sind. Mit der von Stahl eingeführten Kobeltprobe lässt sich leicht zeigen, dass während der Wintermonate sämtliche grüne Blätter hermetisch geschlossene Spaltöffnungen besitzen. Werden solche Blätter (oder ganze Zweige) im warmen Zimmer der Isolation ausgesetzt, dauert es noch Tage, ja Wochen, ehe die Schliesszellen auseinander weichen. Stahl fand z. B., dass die Spalten bei *Taxus* und *Mahonia* erst nach einwöchigem Aufenthalt im geheizten Zimmer aufgingen, bei *Buxus* und *Hedera* sogar erst nach 10 Tagen;***) ähnliche Erfahrungen habe ich mit den untersuchten *Saxifraga*, *Iris*- und *Lilium*-Arten gemacht.

Unter solchen Umständen wird es begreiflich, warum die Mesophyllzellen die ihnen zu Gebote stehende Glucose nicht in Stärke verwandeln können: es fehlt ihnen der dazu nöthige Sauerstoff. Direct bewiesen wird dies durch die Thatsache, dass man durch Anbringen von Ritzen oder Darstellen von Schnittflächen locale Stärkebildung in den Winterblättern hervorrufen kann. Wird von einem im Freien vegetirenden Winterblatte ein ausgeschnittenes Stück in eine feuchte Dunkelkammer überführt, so kann man in vielen Fällen schon nach 1—3 Stunden eine erhebliche Stärkebildung constatiren, die sich mit von der Schnittfläche abnehmender Intensität über 20—50 Reihen Mesophyllzellen nach innen ausbildet. Auch fällt es auf, dass die Stärkebildung im lacunösen Schwammparenchym am stärksten auftritt, am schwächsten dagegen in der obersten Pallisadenschicht, wo sich die Stärkeregeneration oft nur auf die 4—5 der Wandfläche unmittelbar angrenzenden Zellreihen beschränkt.

Zur Illustration des Gesagten mögen aus den Versuchsprotokollen ein paar Einzelbeobachtungen angeführt werden:

Am 11. Februar vollkommen stärkefreie Blätter von *Andromeda axillaris*, *Ilex balerensis*, *Hepatica angulosa*, *Cardamine trifoliata*, *Potentilla micrantha*, *Geranium lucidum* in eine feuchte Dunkelkammer (Temp. + 30° C) eingeführt. Nach 10 Stunden zeigten sämtliche Blätter ausgiebige Stärkebildung, die sich von der Schnittfläche und nach innen zu allmählich verlor.

13. Februar. *Equisetum hiemale*: Stengel im Freien gepflückt, gänzlich stärkefrei. Nach 15 Stunden in den Pallisadenzellen reichliche Stärkebildung, von der Schnittfläche ungefähr 1 cm nach unten. Die Basis des durchschnittenen Internodiums stärkefrei.

Etwas abweichend gestalten sich bisweilen die Verhältnisse in solchen Blättern, die von sehr stark entwickelten Intercellularen

*) l. c. pag. 126.

***) l. c. pag. 126.

durchzogen wurden (*Empetrum nigrum*, *Thujaopsis dolabrata*, *Scolopendrium officinale*). Als Blätter von diesen Arten (im Februar) einer Temperatur von 10—15° C ausgesetzt wurden, zeigte sich, obgleich die Blätter völlig intakt waren, Stärke nicht nur in den Schliesszellen, sondern auch in den die Intercellularen auskleidenden Mesophyllzellen. Es ist dies wohl nur so zu erklären, dass im Laufe des Winters minimale Quantitäten Sauerstoff durch die Cuticula in die Intercellularen hinein diffundirt waren, wo sie sich bei der in Folge der niedrigen Temperatur unterdrückten Athmung anhäufen konnten, um bei plötzlich eintretender Temperatursteigerung wieder verbraucht zu werden.

Der auffallende Gegensatz zwischen den Zellen des Rindenparenchyms und den Mesophyllzellen der Blätter gegen Temperatursteigerung wird also völlig begreiflich, wenn man die anatomischen Verschiedenheiten dieser Gewebe berücksichtigt. Die Zellen des Rindenparenchyms stehen durch die Lenticellen in offener Communication mit der atmosphärischen Luft, so dass ein Sauerstoffmangel hier überhaupt nicht eintreten kann; die Zellen des Mesophylls sind dagegen, sobald der herbstliche Spaltenverschluss zu Stande gekommen ist, vollständig von der Aussenwelt abgesperrt, und Wärmezufuhr an und für sich genügt nicht, um sie aus ihrem Scheintode zu erwecken. Erst wenn die Schliesszellen auseinander weichen — und dazu gehört, wie schon hervorgehoben, neben Wärmezufuhr gewöhnlich eine ganz geraume Zeit — tritt die Stärkeregeneration, die dann von Transpiration und Assimilation begleitet wird, ein.

Etwas schwieriger ist es, das eigenthümliche Verhalten der Schliesszellen zu erklären. Indessen bleibt hier kaum ein anderer Ausweg offen, als die Annahme, dass die Cuticula der Schliesszellen den Sauerstoff leichter durchlässt, als die Cuticula der übrigen Epidermiszellen. Näheres hierüber wird in der ausführlichen Arbeit mitgetheilt werden.

Im Vorigen ist schon darauf hingewiesen worden, dass die normalen Epidermiszellen in Bezug auf die hier in Betracht kommenden Verhältnisse sich den Mesophyllzellen anschliessen. In den Epidermiszellen eines intacten Winterblattes findet gewöhnlich keine Stärkebildung statt, auch wenn das Blatt längere Zeit bei einer Temperatur von 10—30° C gehalten wird. Dagegen habe ich wiederholt constatirt, dass die Stärkeregeneration in verwundeten Blättern sich nicht auf das Mesophyll beschränkte, sondern dass auch vielfach in den an der Wunde befindlichen Epidermiszellen reichliche Stärkebildung stattfand. Hieraus ergibt sich, dass auch in den Epidermiszellen der Winterblätter beträchtliche Zuckermengen vorhanden sind, dass somit die Oberhautzellen der immergrünen Blätter im Winter vielfach als ein Speichergewebe für plastische Reservestoffe functioniren. F. Areschoug hat schon vor mehreren Jahren (in seinen Vorlesungen über die Biologie der Samenpflanzen) die Vermuthung ausgesprochen, dass der Epidermis der wintergrünen Blätter eine derartige Function zukomme — eine

Vermuthung, die durch die soeben mitgetheilten Beobachtungen ihre Bestätigung gefunden hat.

Die submersen Pflanzen.

Es schien mir lohnend, diese Untersuchungen auch auf die submersen Pflanzen auszudehnen, die bekanntlich in physiologischer Hinsicht mehrere interessante Eigenthümlichkeiten aufweisen. Das Untersuchungsmaterial wurde zum grössten Theile geholt aus einigen in der Nähe von Jena (Papiermühle) belegenen Quellen, die den ganzen Winter durch von einer lebhaft grünen Vegetation verschiedener Sumpfpflanzen gefüllt waren (*Myosotis palustris*, *Sium angustifolium*, *Veronica Beccabunga*, *Nasturtium officinale*, *Cardamine amara*, *Callitriche* sp.). Die Bezeichnung submers mag ja in Bezug auf diese Pflanzen streng genommen unstatthaft sein, für mich war es aber entscheidend, dass die untersuchten Winterblätter thatsächlich unterhalb der Wasseroberfläche vegetirten.

Im schroffen Gegensatz zu sämmtlichen untersuchten Landpflanzen, führten die Winterblätter dieser submersen Pflanzen äusserst reichliche Stärkemengen. Mesophyll, Schliesszellen und unter Umständen auch die Epidermiszellen strotzten förmlich von Stärke, so dass die Blätter nach Behandlung mit der Sachs'schen Jodprobe eine tief blauschwarze Farbe annahmen.

Dies Verhalten der untergetauchten Blätter erscheint beim ersten Anblicke ziemlich befremdend, ist aber in der That ohne Schwierigkeit zu erklären. Die Temperatur des Wassers in den betreffenden Quellen sinkt nämlich im Laufe des Winters kaum unter $+ 5^{\circ}$ C, und die darin vegetirenden Pflanzen befinden sich also unter ganz anderen Verhältnissen wie die Landpflanzen. Dass die submersen Lebensweise an sich nicht die Ursache der Nichtumwandlung der Stärke darstellt, ergibt sich daraus, dass Blätter einer *Myosotis palustris*, die einem im botanischen Garten befindlichen, jährlich zufrierenden Teiche entnommen waren, sich gänzlich stärkefrei (aber sehr glucosereich) erwiesen.

Recht interessant gestalten sich oft die Verhältnisse in solchen Blättern, die im Winter auf der Oberfläche des Quellwassers schwimmen. Ein derartiges Schwimmblatt von *Veronica Beccabunga* zeigte z. B. folgende Localisation der Stärke: obere Epidermis (nebst Schliesszellen!) stärkefrei; die oberen Mesophyllschichten stärkearm, untere Mesophyllschichten sowie untere Epidermis strotzend voll Stärke. Diese Localisation der Stärke wird leicht begreiflich, wenn man bedenkt, dass die Oberseite des Blattes der kalten Winterluft ausgesetzt war, während dagegen die untere Seite von dem relativ warmen Quellwasser bespült wurde.

Analoge Verhältnisse bei den Thallophyten.

Dieselben Stoffmetamorphosen, die sich beim Anbruch der kalten Jahreszeit in den grünen Geweben der höheren Pflanzen vollziehen, scheinen auch bei den Moosen stattzufinden. Im December und Januar waren z. B. die oberirdischen Theile von

Polytrichum commune, *Bryum roseum* und anderen Arten völlig stärkefrei, dagegen sehr reich an reducirenden Zuckerarten. In den Thermostaten übergeführt, bildeten beide Arten in kurzer Zeit reichlich Stärke.

Mangel an günstigem Material hat mich bis jetzt davon abgehalten, diese Untersuchungen auf die Algen auszudehnen. Dass eine in den oben erwähnten Quellen vegetirende *Cladophora*-Art im December reichliche Stärkemengen enthält, kann nach den obigen Mittheilungen nicht überraschend sein. Ebenso wenig war es befremdend, daselbst zur gleichen Zeit eine völlig stärkefreie *Vaucheria* zu finden, da bekanntlich die meisten *Vaucheria*-Arten auch im Sommer keine Stärke bilden.

Die biologische Bedeutung der Stärkeauflösung.

Die im Vorigen erwähnten Stoffwandelungen vollziehen sich normaler Weise in allen oberirdischen, peripher gelegenen Geweben, vor Allem in dem Assimilationsgewebe, das sich im Winter überall stärkefrei erweist. Dagegen haben schon Fischer's Untersuchungen gelehrt, dass die im Inneren des Baumkörpers gelegenen Partien in vielen Fällen ihre Stärke im Winter nicht verlieren (Fischer's Stärkebäume). Aehnliches lässt sich auch bei den Rhizomen mancher wintergrünen Pflanzen nachweisen, z. B. bei den Irisknollen, bei denen im Winter nur die periphere Schicht stärkefrei ist, während sich im Innern grosse Stärkemengen vorfinden.

Die Thatsache, dass beim Heranbrechen des Winters die peripher gelegenen Gewebe ihre Stärke verlieren, macht es schon a priori wahrscheinlich, dass die Stärkeauflösung mit der winterlichen Temperaturerniedrigung causal verknüpft ist. In der That ist es ja auch durch Müller-Thurgau's Untersuchungen bekannt, dass das Süsswerden der Kartoffeln, das ja nur auf partieller Ueberführung der Stärke in Glukose beruht, eine Wirkung von niederen Temperaturen von 0 bis $+6^{\circ}$ ist, wie es auch aus Fischer's und meinen Beobachtungen hervorgeht, dass niedrige Temperaturen jedenfalls eine unerlässliche Bedingung für die betreffende Stoffwandlung sind. Indem ich auf eine Discussion der mechanisch-physiologischen Ursachen der erwähnten Erscheinungen bei dieser Gelegenheit verzichte, mögen einige Bemerkungen über die biologische Bedeutung der winterlichen Stärkeauflösung hier Platz finden.

In dieser Hinsicht macht Fischer auf die bedeutungsvolle Thatsache aufmerksam, dass die sogen. Fettbäume (*Coniferen*, *Betula*, *Tilia*), bei denen die winterliche Stärkeauflösung sich am vollständigsten vollzieht, auch am weitesten in die nördlichen Gegenden vordringen. In welcher Weise die Steigerung der Resistenzfähigkeit gegen Kälte durch die Fettbildung erzielt wird, führt Fischer nicht näher aus, doch vermuthet er, dass das Plasma durch die Einlagerung von Fett und die damit zusammenhängende Verdrängung des Wassers aus demselben, unempfindlicher

gegen hohe Kältegrade gemacht wird. Auch weist Fischer auf die Möglichkeit hin, dass die Stärkekörner durch Kälte zerstört werden könnten und deshalb in Oel resp. Glukose überführt werden.

Was zuerst die Oelbildung betrifft, so kann ich Fischer nur beistimmen, wenn er in derselben ein Mittel zur Steigerung der Widerstandsfähigkeit gegen Kälte erblickt. Am ausgiebigsten tritt die Oelbildung in den typischen Fettbäumen auf, indessen fehlt sie auch dem Rindenparenchym der Stärkebäume nicht. Ebenso sind im Allgemeinen die Mesophyllzellen der wintergrünen Blätter im Winter merkbar fettreicher wie im Sommer. Dass ein fettreiches Plasma gegen Kälte widerstandsfähiger ist wie ein fettarmes, lässt sich kaum bezweifeln; ich erinnere nur an die hinlänglich bekannte Thatsache, dass das Erstarren erkaltenden Wassers durch Aufgiessen von Oel beträchtlich verzögert wird, dass Wassertropfen, die in einer Mischung von Mandelöl und Chloroform schwimmen, auf -20°C abgekühlt werden können, ohne zu erstarren*) u. s. w. Man dürfte wohl kaum fehl gehen, wenn man annimmt, dass durch die Fetteinlagerung nicht nur das Erstarren des Zellsaftes verzögert, sondern vor Allem die Eisbildung im Plasma selbst möglichst verhütet wird, was um so mehr in's Gewicht fällt, als das Eiweiss zu denjenigen Colloiden gehört, die beim Gefrieren ihrer wässerigen Lösungen coaguliren.

Zu diesen (den höheren oder echten) Colloiden, die beim Gefrieren ihrer wässerigen Lösungen in eine unlösliche Modification übergeführt werden, gehört nach Sabanijew auch die Stärke.***) Ob aber die Stärkekörner als solche durch Kälte in ihrem inneren Bau verändert werden, ist eine Frage, die ich nach meinen bisherigen Untersuchungen in negativem Sinne beantworten muss. Wenigstens konnten bei Stärkekörnern, die im feuchten Zustande mehrere Stunden einer Temperatur von -20°C ausgesetzt waren, keine sichtbaren Veränderungen constatirt werden.

Indessen scheint es mir sehr plausibel, dass auch die Umwandlung der Stärke in Glukose die Widerstandsfähigkeit gegen Kälte erhöhen kann. Bekanntlich spielt sich das Gefrieren der Pflanzentheile in der Weise ab, dass sich auf die äussere (an die Intercellularen grenzende) Oberfläche der Zellwände Eiskrystalle ansetzen, die dann als Anziehungscentren wirken und dem Plasma resp. dem Zellsafte Wasser entziehen. Durch die Uebertührung der Stärke in Glucose wird der Zellsaft um beträchtliche Quantitäten wasseranziehender Stoffe bereichert, das Wasser wird stärker festgehalten und die Eisbildung resp. das Anwachsen der Eiskrystalle auf den Aussenseiten der Zellwände wesentlich erschwert. Dass gesteigerter Zuckergehalt auch eine Gefrierpunktniedrigung des Zellsaftes herbeiführt, kann wohl kaum bezweifelt werden.

Zuletzt mag noch auf einen anderen Gesichtspunkt, über dessen Bedeutung nur weitere Experimente entscheiden können,

*) Müller-Pouillet, Lehrbuch der Physik und Meteorologie.

**) A. Sabanijew, Versuch einer Classification der löslichen Colloide. (Journal der Russ. phys.-chem. Ges. 1891. (I.) p. 80—83.)

hier hingewiesen werden. Beim Durchmustern der wintergrünen Blätter unter dem Mikroskope ist es mir wiederholt aufgefallen, dass neben den Stärkekörnern auch die Kalkoxalatkrystalle, die sonst in den grünen Geweben der Pflanzen reichlich vorhanden sind, in Mesophyll und der Epidermis fehlen. Es scheinen somit in diesen Geweben die festen Bestandtheile des Zellinhaltes im Winter aufgelöst zu werden, und man dürfte wohl kaum irren, wenn man hierin einen Vortheil für die Pflanze erblickt, insofern dadurch bewirkt wird, dass dem Wasser keine für die Eisbildung im Zellinneren günstigen Krystallisationspunkte geboten werden. Da der Plasmaschlauch durch den hohen Turgor stark an die Zellwand gepresst wird, stellt sich nothwendiger Weise die Eisbildung in erster Linie auf der Aussenseite der Zellwände ein, d. h. dort, wo die Eiskrystalle den geringsten Schaden anrichten.

Jena, Mai 1896.

Instrumente, Präparations- und Conservations- Methoden etc.

Suringar, Hugo, Untersuchungen über verschiedene Bestimmungsmethoden der Cellulose und über den Gehalt der Baumwolle an Pentosan. [Inaugural-Dissertation.] 8°. 57 pp. 1 Tafel. Göttingen 1896.

Die untersuchten Methoden entsprechen sämmtlich nicht den Anforderungen, welche man an eine gute Cellulose-Bestimmungsmethode stellen muss, nämlich der Forderung, dass alle in der Substanz enthaltene Cellulose rein und frei von Beimengungen geliefert wird, denn die Cellulosen der mannichfachen Verfahren enthielten, soweit Verf. sie näher prüfte, Furfurol gebende Substanz, also wohl Pentosan oder auch Oxycellulose, und ferner zeigte sich, dass die energischer wirkenden Methoden die Cellulose selbst nicht intakt lassen.

Besonders kommen von den Cellulose-Bestimmungen die Lange'sche Kali-Schmelzmethode und die Gabriel'sche Glycerin-Kali-Methode in Betracht. Die erstere giebt zwar ziemlich reine Cellulose, aber es sind erhebliche Verluste an Cellulose nicht zu vermeiden; bei der zweiten sind die Verluste zwar geringer, aber die Cellulose ist weniger rein.

Die Lange'sche und die Gabriel'sche Methode geben wenigstens bei Watte, Filtrirpapier, Holzcellulose, Filtrirpapier-cellulose geringere Zahlen als die Weender und Fr. Schulze'schen Methoden.

Die Cross und Bevan'sche Chlormethode liefert keineswegs reine Cellulose, sie möchte allenfalls als conventionelle Untersuchungs-Methode für Jute beizubehalten sein. Die Hönig'sche Glycerinmethode liefert recht wenig reine Cellulose, sie wird höchstens Resultate geben, welche der Weender Rohfaser-Methode