Ueber Etiolement.

(Vorläufige Mittheilung.)

Von **Dr. Erich Amelung.**

Aus dem botanischen Institut Würzburg.

In der physiologischen Litteratur finden wir ausser den grundlegenden Arbeiten von Sachs wenige Angaben über Etiolement. Im Gegensatz zu ihm haben sich Kraus und Godlewski mit Keimpflanzen beschäftigt, welche ganz im Finstern gewachsen waren und in Folge dessen nur den mitgebrachten Vorrath an Reservestoffen verbrauchen konnten, während Sachs schon vorher eine ganz neue Methode der Forschung dadurch eingeführt hatte, dass er Sprosse von kräftig wachsenden Pflanzen in einen finsteren Raum leitete und so eine weitere Ernährung der vorhandenen Organe und zugleich Neubildung von Organen im Finstern ermöglichte.

Auf Anregung von Herrn Geheimrath von Sachs habe ich im Sommer 1893 im Würzburger botanischen Garten eine Reihe derartiger Etiolirungsversuche angestellt, über welche ich in den folgenden Zeilen Mittheilung machen möchte.

Die Versuche wurden mit Cucurbita maxima gemacht und zwar mit kräftigen, im Freien gewachsenen Exemplaren. Die Pflanzen standen an sonnigen Stellen des Gartens, so dass die vorhandenen grünen Blätter in bester Weise assimiliren und den im Finstern befindlichen Sprossen Nahrung zuführen konnten. Bei den Versuchen hatten die Pflanzen theils 4—7 grüne kräftige assimilationsfähige Blätter, theils waren es ältere Pflanzen mit 20 und mehr Blättern ausserhalb der dunkeln Kästen.

Die zu den Versuchen gebrauchten Apparate sind Holzkästen in Schilderhausform (Grösse $200 \times 70 \times 70$ cm), innen schwarz angestrichen und auf der einen Seite mit einer Thür versehen. Das einzuführende Ende des Hauptsprosses wurde durch ein ca. 20 cm über

Universitätsbibliothek Regensburg

urn:nbn:de:bvb:355-ubr05164-0210-9

dem Boden befindliches Loch eingeführt, welches dann durch halbirten Kork oder Baumwolle lichtdicht verschlossen wurde. Nach dem Einführen des Hauptsprosses in den finsteren Raum wurden die Nebenknospen in den Blattachseln der im Licht befindlichen Blätter mit der grössten Sorgfalt entfernt, besonders aber diejenigen aus den Achseln der Cotyledonen. Es ist überraschend, zu sehen, mit welcher unglaublichen Kraft derartige Seitensprosse, die etwa beim Ausschneiden übersehen sind, in wenigen Tagen heranwachsen, d. h. dem in das Finstere eingeführten Gipfel die Nahrung entziehen. Auf diesen Punkt musste während der ganzen Versuchsdauer ein besonderes Augenmerk gerichtet werden, wenn das im Finsteren entwickelte Sprosssystem zu der ungeheuren Grösse heranwachsen soll, wie es bei den in Würzburg früher angestellten und meinen Versuchen geschehen ist. Jeder einigermaassen Urtheilsfähige, welchem man das in dem Kasten in 6—8 Wochen entwickelte etiolirte Sprosssystem zeigt, ist erstaunt über die merkwürdige Erscheinung.

A) Vegetative Organe im Finstern.

Die in das Finstere eingeführte Knospe hatte im Durchschnitt ein Gewicht von 2—4 g (Frischgewicht) und ca. 15—20 Blättchen und Blattanlagen, und dementsprechend in den Blattachseln ca. 15—20 männliche und weibliche Blüthen und Blüthenanlagen. Die grössten Blüthenknospen hatten eine ungefähre Länge von 3—4 mm und einen ungefähren Durchmesser von 2 mm, die dann in acropetaler Richtung bis zu einer dem blossen Auge eben noch sichtbaren Grösse herunterging.

Die in das Finstere eingeleitete Knospe zeigte in den ersten Tagen ein enormes Wachsthum bei gleichzeitiger Torsion der im Finstern gewachsenen Stengel und Blattstiele, so dass eine Verlängerung bis auf 70 oder 100 cm in den ersten drei Tagen nichts Seltenes war. Die Stärke und Schnelligkeit des Wachsthums nahm allmählich mit der Zunahme der im Finstern gebildeten Organe ab, jedoch hörte das Wachsthum erst viel später nach dem vollständigen Zugrundegehen der ernährenden Blätter auf.

Im Verhältniss der Entfernung von den ernährenden Blättern stand ebenso die Grösse der im Finstern gebildeten Blätter, indem die ersten 3—4 der letzteren die normale Grösse erreichten, welche dann langsam abnahm, ein Verhalten, welches ja bekanntlich Pflanzen, die ganz ins Finstere gestellt wurden, nicht zeigen, worauf Sachs in den Vorlesungen mit besonderen Nachdruck hingewiesen hat.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05164-0211-4

Das Verhalten des im Finsteren befindlichen Sprosses gibt zu interessanten physiologischen Erwägungen Anlass, zunächst nämlich, wie schon erwähnt, werden die völlig gelben ersten 3—4 Blätter ebenso gross, als die normalen grünen, am Lichte befindlichen.[1])

Diese Thatsachen beweisen, wie Sachs schon angegeben, dass das bekannte Kleinbleiben etiolirter Blätter, welches seit alter Zeit in der physiologischen Litteratur eine so grosse Rolle spielt, wesentlich eine Folge mangelhafter Ernährung ist, während man früher glaubte, es handele sich hier um eine ganz directe Beziehung des Lichtes zum Wachsthum der Zellen.[2])

Indessen muss bemerkt werden, dass, wenn die Zahl der im Finstern befindlichen Blätter eine sehr beträchtliche wird, dann nach und nach die Grösse der etiolirten Blätter abnimmt. Dies beruht offenbar auf 2 Ursachen, auf welche Sachs schon in seinen alten Untersuchungen hingewiesen hat, einerseits werden auch die Blätter eines Kürbissprosses, welcher bei voller Beleuchtung wächst, nach dem Gipfelende hin, d. h. zugleich gegen den Herbst hin, kleiner und zweitens kommt eine Thatsache hier in Betracht, auf deren grosse physiologische Bedeutung Sachs in seinen ersten Untersuchungen ebenfalls schon hingewiesen hat, und welche in der hier folgenden Abhandlung geradezu als prinzipielle Grundlage meiner Hauptergebnisse betrachtet werden muss; nämlich, dass der Weg, welchen die, in den grünen Blättern erzeugten, organbildenden Stoffe durchwandern müssen, um zur Knospe zu gelangen, immer länger wird und dieser Weg kann bei meinen Versuchen zuletzt bis zu 7 Metern betragen. Es leuchtet ein, dass bei der Länge des Weges, welchen die Bildungsstoffe aus den grünen belichteten Blättern bis zum Gipfel des etiolirten Sprosses hin durchwandern müssen, nicht nur beträchtliche Zeit erfordert, sondern dass auch Schwierigkeiten verschiedener Art in der Stoffbewegung überhaupt eintreten können.

Diese Gesichtspunkte wolle der Leser besonders im Auge behalten bei den späteren Angaben über Blüthen- und Fruchtbildung im finsteren Raume.

Ich führe hier einige Zahlen an, welche einen Begriff geben von der Ernährungsarbeit der am Licht befindlichen grünen Blätter, inso-

---

1) Derartige Blätter befinden sich in dem physiologischen Herbar von Sachs und in meinem eigenen Besitz.

2) Die ganze oben erwähnte Abhandlung von Godlewski geht von diesem unrichtigen Gesichtspunkt aus und ist daher völlig verfehlt.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05164-0212-0

fern als die Stoffmassen der im Finsteren entstandenen Organe eben in jenen erzeugt worden ist.[1])

No.	Dauer des Versuchs	□cm Assimilations-fläche	Frischgewicht der etiolirten Subst.	Trocken-gewicht	Länge des Haupt-sprosses
1.	12.VII. — 1.IX.	6010,0	1500,0	88,5 g = 5,9 %	310 cm
2.	4.VII. — 19.VII.	ca. 5000,0	1060,0	60,0 g = 5,66 %	690 cm
	19.VII. — 28.VIII.	2615,0			
3.	7.VII. — 19.VII.	7000,0 ca.	1520 g	53,65 g = 3,53 %	336 cm
	19.VII. — 4.VIII.	3582,0			
4.	5.VII — 15.VIII.	2307	1100 g	47,41 g = 4,31 %	440 cm
5.	17.VIII. — 28.X.	ca. 25 grosse Blätter	3425,0 + 4000,0 Kürbisfrucht	—	—

B) Blüthenbildung im Finstern.

Männliche sowohl wie weibliche Blüthen erhielt ich in grosser Anzahl. Im Allgemeinen waren die zuerst entwickelten Blüthen von normaler Form und Grösse; was aber von besonderem physiologischen Interesse ist, ist die Thatsache, dass die Blüthen, welche im finsteren Kasten sich entwickelt hatten, zu eben derselben Morgenstunde aufblühten, wie die Blüthen der im Freien wachsenden normalen Pflanzen, ebenso wie die Blüthezeit der im Finstern erzeugten Blüthen dieselbe war, wie diejenige der normalen im Licht befindlichen Blüthen.[2]) Diese zwei Thatsachen sind um so mehr hervorzuheben, als sich die betreffenden blattbildenden Sprosse schon wochenlang im Finstern befanden und dadurch für die Periodicität des Blühens mehr beweisen, als wenn man normale Pflanzen auf einige Tage in einen dunkeln Raum bringt.

Die bis jetzt beschriebenen Thatsachen sind nun mehr oder weniger eine Bestätigung der von Sachs schon beschriebenen Thatsachen; es war nun meine Hauptaufgabe, die morphologischen und physiologischen Verhältnisse der im Finstern entstandenen Blüthen und etwaige Abweichungen derselben zu untersuchen.

1) Diese Angaben hier nur vorläufig, da ich im nächsten Sommer die Versuche fortsetzen werde und dann eine genaue Beschreibung der ganzen Untersuchung geben werde.

2) Sachs, Abhandlungen, Band I, S. 256, Absatz 2.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05164-0213-6

Wie von vornherein anzunehmen war, waren die ersten der im Finstern entwickelten Blüthen völlig normal, da einerseits bei der Einführung in den dunkeln Raum die Knospen doch schon eine ziemliche Grösse hatten, also Pollen und Ovula wohl schon angelegt waren, und andererseits der Weg, welchen die blüthenbildenden Stoffe nehmen mussten, ein sehr kleiner war. Bei den ersten männlichen Blüthen war kaum eine Abänderung zu bemerken, jedoch proportional mit der Länge des Weges vom Licht bis zu den etiolirten Blüthen traten auch Abweichungen ein. Ich muss von vornherein bemerken, dass die Corolle stets schön gelb gefärbt und gross blieb, dass sich die Abweichungen speciell auf die eigentlichen Fortpflanzungsorgane, Pollen und Ovula beziehen.

Waren, wie schon gesagt, die ersten Blüthen regelmässig, so liessen sich die ersten Störungen in der Grösse des Pollens nachweisen. Die folgenden Messungen geben wohl am besten an, wie im Gegensatz zum normalen Pollen die Grösse des etiolirten Pollens schwankt! (Die Messungen mittels Ocularmikrometer ausgeführt: 40 Theilstriche sind gleich 1 mm). Durchmesser normaler Pollenkörner: 26. 26. 26. 27. 27. 27. 26. 27. 26. 26. Durchmesser etiolirter Pollenkörner: 28. 26. 27. 28. 28. 22. 29. 25. 27. 24. Es schwankt also der Durchmesser der normalen Pollenkörner nur zwischen 26 und 27 Mikrometertheilstrichen, während derjenige der etiolirten zwischen 22 und 29 Mikrometertheilstrichen differirt. Alle weiteren Störungen kann man am besten als Atrophie zusammenfassen. Waren bei den ersten Blüthen nur die Pollenkörner selbst angegriffen, so erstreckte sich der Schwund bei weiterem Fortschreiten auch auf die Antheren. Der länglich-walzenförmige oder rundliche Körper, welchen bekanntlich das zusammengewachsene Convolut der fünf Antheren bildet, wird immer kleiner und magerer; es kommen dann im weiteren Verlauf Blüthen, deren Antheren sich nicht mehr zu einem compacten Körper zusammenschliessen und als Schluss-Blüthen, an denen die Antheren ganz verschwunden sind und die Filamente nur als 1—2 mm lange Zapfen aus dem Torus hervorragen.

Auch die weiblichen Blüthen sind im Allgemeinen normal geformt und wohl nicht so sehr der Degeneration ausgesetzt als die männlichen. Doch fanden sich unter der grossen Zahl weiblicher Blüthen, welche ich im Verlaufe der verschiedenen Versuche erhielt, einige wirkliche Abnormitäten und offenbar muss die Hauptursache der Missbildung dem Etiolement zugeschrieben werden. Diese unten näher beschriebenen Missbildungen machen im Gegensatz zu den atrophischen

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05164-0214-2

männlichen Blüthen merkwürdigerweise den Eindruck hypertrophischer Abweichungen, während man doch eher einen Mangel in der Ernährung erwarten dürfte. Bei der einen dieser Blüthen bestand die Abnormität darin, dass auf der Aussenseite der sonst normalen drittheiligen Narbe ein neues gelbes Blumenblatt angewachsen war, welches sich bis zur Corolle fortsetzte, und auf der Innenseite der Narbe ein kleiner Wulst mit freien Ovulis hervorragte. Die Abnormität geht dann hinunter bis zum Fruchtknoten, indem genau unter dem abnormen Narbenlappen ein neues Karpellblatt in den Fruchtknoten eingeschoben war, welches ebenfalls an seinen Rändern Ovula trug.

Die zweite abnorme Blüthe hatte eine wohlausgebildete viertheilige Narbe und dementsprechend auch einen vierfächerigen Fruchtknoten, aber auf dem Blüthenboden zwischen Torus und Corolle war eine neue überzählige Blüthe in Form einer ca. 0,7 cm Durchmesser haltenden Halbkugel gebildet, auf deren Oberseite ebenfalls freie Ovula sassen, und deren Corolle und Narbe durch Wülste angedeutet waren, die sich über die Kugel hinzogen.

Viel wichtiger sind die Beobachtungen über die Functionsfähigkeit der im Finstern vollständig neu entstandenen männlichen und weiblichen Blüthen. Schon Sachs benutzte zur Bestäubung seiner im Finstern entstandenen weiblichen Blüthen normale im Licht erwachsene Pollen; das Resultat war dann eine ca. 1 Kilo schwere Frucht. Die Ergebnisse meiner in dieser Richtung angestellten Untersuchungen sind nun folgende:

Wurde der im Finstern entstandene Pollen am frühen Morgen auf eine im Freien entwickelte weibliche Blüthe übertragen und dieselbe vor weiteren Besuchen pollenbringender Insekte durch Ueberstülpen einer Glasglocke geschützt, so wurde in keinem Falle eine Befruchtung erzielt, die Narbe war vielmehr meistens am dritten Tage abgefallen und der Fruchtknoten schrumpfte allmählich zusammen und fiel zuletzt ab.

Wurden im Gegensatz hierzu im Finsteren entfaltete weibliche Blüthen mit normalem im Licht erwachsenen Pollen befruchtet, so trat, übereinstimmend mit der früheren Erfahrung von Sachs, Fruchtbildung ein, es wurden auf diese Weise Kürbisse erzielt, deren grösste ein Gewicht von 4 Kilo, 2,5 Kilo und 2 Kilo hatten. Es zeigt sich also, dass männliche Blüthen im Finstern degenerirt und functionsunfähig werden, während auf die weiblichen Blüthen, auch wenn sie im Finstern entstanden sind, der normale Pollen eine kräftige Wirkung ausübt. Durch dieses sehr wichtige Ergebniss wurde ich dann zu einer weiteren mikroskopischen Untersuchung veranlasst, deren Ergebnisse sich mit dem makroskopischen Befunde, wenigstens

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05164-0215-7

was den Pollen anlangt, decken. Die sehr verschiedene Grösse der Pollenkörner habe ich schon oben erwähnt, bei Dünnschnitten zeigte sich nun Folgendes. Die Exine und Intine waren gut entwickelt, das Nahrungsplasma füllte das ganze Innere des Pollenkornes aus, und zwar völlig homogen aus, dagegen waren die beiden Zellkerne entweder ganz verschwunden oder nur einer derselben noch vorhanden.[1]) Es ist dieses also eine Bestätigung der Thatsache, dass mit etiolirtem Pollen nie eine Befruchtung erzielt wurde, da ja bekanntlich die Kerne die Träger der Befruchtung sind.

Ich komme nun zum Schluss zu den im Finstern entstandenen Kürbissen und den in ihnen enthaltenen Samen. Die Früchte schienen auf den ersten Anblick gut entwickelt, festes Fruchtfleisch, welches nach innen zu ein faseriges Gefüge bekam, an welchem dann die einzelnen Samenkörner hingen. Hier allerdings war dann die weitere Ausbildung auf einer ganz bestimmten Stufe stehen geblieben. Die äussere Samenschale war ungefähr zu $^1/_4$—$^1/_3$ der Gesammtoberfläche ziemlich normal und zwar gerade an dem Spitzenende, in welchem sich der Embryo befindet, dann aber gänzlich in der Art degenerirt, dass sie in papierdünne Lamelle überging. Dementsprechend war auch der Inhalt der Samenkörner. In der leeren Höhlung sass ein winzig kleiner Embryo (mit blossem Auge nicht mehr zu erkennen), ein Beweis, dass der normale Pollen bis in die Eizelle eingedrungen und diese befruchtet hatte, es aber nachher der befruchteten Samenknospe an Kraft gefehlt hatte, sich weiter zu entwickeln. Es konnte dieses bei allen drei Kürbissen beobachtet werden, und zwar hatten bei den beiden kleineren Früchten die Embryonen eine eiförmige Gestalt, während bei dem grossen Kürbis die Kotyledonen in Form halbkreisförmiger Erhöhungen angedeutet waren.

Ich bleibe mit diesem Resultat meiner Untersuchungen hinter Sachs zurück, welcher einen Kürbis erhielt, dessen Samen zu $^1/_3$ keimfähig waren. Ob das Resultat meiner Untersuchungen auf unvollkommene Reife oder andere Ursachen zurückzuführen ist, muss die weitere Untersuchung lehren.

Würzburg, den 14. Februar 1894.

---

1) Die Färbung wurde mit Grenacher'schem Boraxcarmin ausgeführt und zur Controlle Dünnschnitte von normalen Pollenkörnern in derselben Flüssigkeit gefärbt. Bei den normalen Pollenkörnern traten die Zellkerne jedesmal deutlich hervor.

Universitätsbibliothek Regensburg
urn:nbn:de:bvb:355-ubr05164-0216-3

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1894

Band/Volume: 78

Autor(en)/Author(s): Amelung Erich

Artikel/Article: Ueber Etiolement. (Vorläufige Mittheilung.) 204-210