Zeitschrift: Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft = Actes de la Société Helvétique des Sciences Naturelles = Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 116 (1935)

Artikel: Unsere gegenwärtigen Kenntnisse über die osmotischen Zustandsgrössen der Pflanzenzelle

Autor: Ursprung, A.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-90403

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 14.07.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Unsere gegenwärtigen Kenntnisse über die osmotischen Zustandsgrössen der Pflanzenzelle

Von

Prof. Dr. A. Ursprung, Freiburg

(Der Vortrag war durch zahlreiche Tabellen und Kurven illustriert, die hier nicht wiedergegeben sind.)

Vor nunmehr achtzig Jahren veröffentlichte der geniale Carl Nägeli bei Schulthess in Zürich eine Abhandlung über die „Diosmose (Endosmose und Exosmose) der Pflanzenzelle". Damit war jene Forschungsrichtung eröffnet, deren gegenwärtigen Stand ich Ihnen kurz schildern möchte. Nägeli hielt die osmotischen Vorgänge in der Zelle für so kompliziert, dass, wie er sagt, „an eine quantitative Analyse wohl nie gedacht werden darf". Heute sind wir so weit, dass die osmotischen Zustandsgrössen gemessen und in Mol oder Atmosphären angegeben werden können. Diesen Fortschritt verdanken wir vornehmlich Pfeffer und de Vries. Pfeffer entdeckte 1873 beim Studium einiger Reizbewegungen hohe Turgordrucke, die vermutlich osmotischer Natur waren, und de Vries wies ihre weite Verbreitung nach. Im Jahre 1877 veröffentlichte Pfeffer, der damals Professor in Basel war, seine klassischen Versuche mit dem semipermeabeln Osmometer und erklärte damit das Zustandekommen der bisher rätselhaften osmotischen Zellkräfte. Die Bedeutung dieser „osmotischen Untersuchungen" Pfeffers und der 1884 erschienenen „Analyse der Turgorkraft" von de Vries beschränkte sich aber bekanntlich nicht auf die Physiologie, sondern erstreckte sich auch auf Physik und Chemie — man denke nur an van't Hoffs Theorie der Lösungen.

Neben den allgemein gewürdigten Verdiensten enthielten diese Arbeiten jedoch noch Anregungen, die leider unberücksichtigt blieben, und deren Nichtbeachtung die osmotischen Studien vielfach in eine

Sackgasse führte, aus welcher der Ausweg erst nach Jahrzehnten gefunden wurde. Die Ursachen dieser Latenzperiode festzustellen, soll unsere erste Aufgabe sein.

I.

Zu dem Zwecke betrachten wir eine lebende, genau untersuchte Markzelle von Impatiens Noli tangere im natürlichen, turgeszenten Zustand. Wir unterscheiden an unserer Zelle die Membran, den Protoplasten und den Zellsaft. Denken wir uns mit dem Zellsaft ein semipermeables Osmometer gefüllt, das in Wasser taucht, so besteht Gleichgewicht, wenn das Manometer 9,7 Atm. anzeigt. Der Zellsaft sucht also Wasser mit 9,7 Atm. einzusaugen; dasselbe gilt im Gleichgewichtszustand für den Protoplasten. Somit beträgt die „Saugkraft des Zellinhaltes“ 9,7 Atm. Die Wand unserer Zelle ist gedehnt, sucht sich zu kontrahieren und übt daher auf den Zellinhalt einen Druck aus, den „Wanddruck“, der zu 5,4 Atm. bestimmt wurde.

Die „Saugkraft der ganzen Zelle“ setzt sich zusammen aus der Saugkraft des Zellinhaltes, die Wasser einzusaugen sucht, und dem Wanddruck, der Wasser auszupressen strebt, und beträgt somit 9,7 — 5,4 = 4,3 Atm. Damit haben wir drei osmotische Zustandsgrössen kennengelernt, die begrifflich und numerisch verschieden sind und die an der isolierten Zelle in einer einfachen Beziehung stehen, die wir durch die Saugkraftgleichung ausdrücken können:

Saugkraft der Zelle = Saugkraft des Zellinhaltes — Wanddruck.

Zu Beginn dieses Jahrhunderts waren diese Verhältnisse nicht so klar. Damals setzte man die Zustandsgrössen, die wir soeben als verschieden erkannt haben, einander begrifflich und numerisch gleich. Ja noch mehr; man suchte diese Grössen mit einer Methode zu messen, die wieder eine andere Grösse ergab, nämlich die Saugkraft bei Grenzplasmolyse, die 10,5 Atm. beträgt.

Beispiel: Ein Autor studierte die Aufnahme des Wassers. Massgebend ist in diesem Falle die Saugkraft der Zelle, die bei unserer Impatiens 4,3 Atm. beträgt. Gemessen wurde aber die Saugkraft bei Grenzplasmolyse, die 10,5 Atm. ausmacht. Der Fehler ist somit grösser als der gesuchte Wert. Die gefundenen 10,5 Atm. wurden ferner als Turgordruck bezeichnet, womit eine weitere Konfusion verbunden war; denn der Turgordruck beträgt 5,4 Atm.

So müssen wir denn bei diesen älteren Arbeiten stets unterscheiden zwischen der Grösse, von welcher der Autor spricht, der Grösse, welche er zu messen glaubt, und der Grösse, die er tatsächlich misst. Dass diese Verwechslungen zahlreiche Missverständnisse zur Folge haben und den Fortschritt der Erkenntnis hemmen mussten, ist leicht einzusehen.

Wie aber war es möglich, dass ein solcher Zustand entstehen und jahrzehntelang bestehen konnte? Das erscheint um so rätselhafter, als de Vries die aus unserer Saugkraftgleichung sich ergebenden Beziehungen zwischen den einzelnen Zustandsgrössen schon vor einem halben Jahrhundert erkannt hatte. Die Erklärung liegt wohl darin, dass man damals den Wanddruck für unbedeutend hielt und dass man die Volumänderung der Zelle vernachlässigen zu können glaubte. Setzen wir den Wanddruck Null und die Saugkraft des Inhaltes gleich der Saugkraft bei Grenzplasmolyse, dann deckt sich allerdings die Saugkraft der Zelle mit der Saugkraft bei Grenzplasmolyse.

II.

Um aus der Sackgasse herauskommen zu können, war dreierlei nötig: klare Begriffe, eine eindeutige Terminologie und Messmethoden für die verschiedenen Zustandsgrössen.

Die begriffliche Klärung lag im Latenzzustande seit 1877 vor, war aber völlig in Vergessenheit geraten und musste wieder neu erarbeitet werden, was ungefähr gleichzeitig und unabhängig von mehreren Seiten geschah.

Welche Schwierigkeiten die Terminologie bereitete, sei an einem Beispiel erläutert. Früher bezeichnete man alle osmotischen Zustandsgrössen mit Vorliebe als „osmotischen Druck“: die 10,5 Atm. sowohl wie die 9,7 Atm., die 5,4 Atm. oder die 4,3 Atm. Dass dies zu Missverständnissen führen musste, ist natürlich. Wie soll man da Abhilfe schaffen?

Betrachten wir ein gewöhnliches, semipermeables Osmometer. Wir füllen es mit einer Rohrzuckerlösung von 0,355 Mol, die mit dem Inhalt unserer Impatienszelle isosmotisch ist. Tauchen wir das Osmometer in Wasser, so herrscht Gleichgewicht, wenn das Manometer einen Druck von 9,7 Atm. anzeigt; wir sagen daher, eine Rohrzuckerlösung von 0,355 Mol besitzt einen osmotischen Druck von 9,7 Atm. Nun geben wir dem Osmometer eine andere Gestalt,

indem wir das Manometer unter der semipermeablen Membran anbringen; jetzt zeigt unser Manometer an Stelle eines Druckes eine Saugung von 9,7 Atm. an. Wir können also mit gleichem Recht dem Zellinhalt einen osmotischen Druck oder eine osmotische Saugung von 9,7 Atm. zusprechen. Wir ändern das Osmometer nochmals ab und bringen an ihm zwei Manometer an, das eine oben, das andere unten. Zeigt das obere Manometer einen Druck von 5,4 Atm. an, so lesen wir am unteren Manometer eine Saugung von 4,3 Atm. ab; dies erklärt sich dadurch, dass von den 9,7 Atm. Gesamtsaugung 5,4 Atm. durch den Manometerdruck äquilibriert sind.[1]

Wie in dem letzten Osmometer, so besteht auch in unserer Impatienszelle gleichzeitig Druck und Saugung. Die 5,4 Atm. Manometerdruck entsprechen dem Wanddruck der Zelle, und nach dem Newtonschen Prinzip der Wechselwirkung muss bei Gleichgewicht dem Wanddruck ein gleich grosser, aber entgegengesetzt gerichteter Innendruck entgegenwirken, den man seit jeher Turgordruck nennt. Auf aussen befindliches Wasser übt unsere Zelle, gleich wie das Osmometer, eine Saugung von 4,3 Atm. aus.

Wie hoch ist nun der osmotische Druck? Will der Physiologe einen physikalischen Terminus gebrauchen, so hat dies naturgemäss im Sinne der Physik zu geschehen; unter osmotischem Druck kann somit nur der maximale Druck von 9,7 Atm. verstanden werden, den der Zellsaft im semipermeablen Osmometer zu entwickeln vermag. Der Turgordruck dagegen beträgt 5,4 Atm. Turgordruck und osmotischer Druck sind also zwei verschiedene Grössen und müssen daher auseinandergehalten werden. Das ist aber, wie eine jahrzehntelange Erfahrung gezeigt hat, nicht möglich, wenn man beide als „Druck“ bezeichnet. Diese Verwechslung kommt bei den besten Pflanzenphysiologen der älteren und neuesten Zeit vor und ist auch insofern wohl verständlich, als beide Drucke osmotischer Natur sind und daher im weiteren Sinne des Wortes osmotische Drucke darstellen. Diese Verwechslung hört aber sofort auf, wenn wir die 9,7 Atm. als Saugkraft des Zellinhaltes bezeichnen, was nach Angabe des Manometers zulässig ist. In unserer intakten Zelle nennen wir die 5,4 Atm. Turgor d r u c k, weil das Manometer wirk-

---

[1] Die zugehörigen Figuren können in Ztschr. f. Bot. 1930, *23*, 189 oder in Plant Physiol. 1935, *10*, 118 nachgesehen werden.

lich diesen Innendruck anzeigt, und entsprechend bezeichnen wir die 4,3 Atm. als Saugkraft der Zelle; denn das der intakten Zelle angesetzte Manometer weist diese Saugung auf. Es richtet sich also die Anwendung von „Druck“ nnd „Saugung“ nach den Angaben des Manometers, die objektiv sind und unabhängig von jeder hypothetischen Vorstellung über den Mechanismus der Osmose.

Ich schliesse diese Bemerkungen mit einem Zitat aus der vorletzten Auflage eines unserer besten Handbücher. Wir lesen dort, dass in den Zellen von Pilzen, die auf konzentrierten Lösungen kultiviert werden, „Drucke (gemeint sind osmotische Drucke) von 300 Atm. und mehr vorkommen können“. Jeder nicht besonders vorbereitete Leser wird hier unter „Druck“ einen in der Zelle herrschenden Innendruck, also den Turgordruck, verstehen. Tatsächlich liegt aber hier der Turgordruck in der Nähe von Null; die 300 Atm. stellen somit einen „Druck“ dar, der gar nicht drückt, sondern Wasser in die Zelle einzusaugen strebt und daher zweifellos besser als Saugkraft der Zelle bezeichnet wird.

III.

Wir kommen zum Hauptteil der neueren Untersuchungen, der Ausarbeitung und Anwendung geeigneter Messmethoden. Die begriffliche Klärung hätte nicht viel genützt, wenn es nicht möglich geworden wäre, die verschiedenen osmotischen Zustandsgrössen auch quantitativ zu bestimmen. Wir beginnen mit der ältesten Zustandsgrösse,

1. dem Grenzplasmolysewert, bzw. der Saugkraft bei Grenzplasmolyse. Um diese Grösse zu messen, legt man die Zelle in ein geeignetes Osmotikum von ausreichender Konzentration; der Zelle wird dann Wasser entzogen, bis die Wand völlig entspannt ist und das Plasma sich eben abzuheben beginnt. Die Grenzplasmolyse stellt zweifellos einen abnormalen Zustand der Zelle dar. Deshalb wurde diese Methode neuerdings gänzlich abgelehnt, nachdem man früher von ihr in allen osmotischen Zellfragen Aufschluss erwartet hatte. Beide Extreme gingen zu weit. Es war die Grenzplasmolyse, mit der de Vries im Jahre 1888 das damals unbekannte Molekulargewicht der Raffinose bestimmte und mit der er 1884 seine Studien über die isotonischen Koeffizienten ausführte, die auf die physikalische Chemie so befruchtend wirkten. Heute dient die Plasmolyse vornehmlich zur Erforschung der Per-

meabilität und der Osmoregulationen. Wenn wir z. B. in den Schliesszellen der Convallaria im Dunkeln eine Saugkraft bei Grenzplasmolyse von 11 Atm., nach Besonnung im feuchten Raum aber von 26 Atm. feststellen, so haben wir damit eine bedeutende Zunahme osmotisch wirksamer Stoffe nachgewiesen, deren weitere Analyse Sache der Biochemie ist.

Es hat aber hier wie überall die Messung nur dann einen Wert, wenn sie zuverlässig ist, und so haben wir denn auch die Fehlerquellen zu streifen. Unter ihnen spielt eine Hauptrolle das Plasmolytikum, das durch die Zellwand dringen muss, in das Protoplasma aber nicht permeieren darf. Als Beispiel mögen die Schliesszellen des Efeublattes dienen: Rohrzucker führt zu dem richtigen Wert von 18 Atm., Kalisalpeter dagegen führt ceteris paribus zu 50 Atm., einem Wert, der viel zu hoch liegt, weil Kalisalpeter permeiert. Auf andere Fehlerquellen einzugehen, ist hier nicht der Ort; es sollte nur darauf hingewiesen werden, dass selbst mit dieser bekanntesten und in jedem Praktikum geübten Methode ganz unrichtige Resultate erhalten werden können.

2. Die Saugkraft der Zelle. Sie gibt uns ein Mass für die Kraft pro Flächeneinheit, mit der die Zelle das Wasser einzusaugen strebt. Die Saugkraft der Zelle ist somit die für die Wasseraufnahme, Wasserabgabe und Wasserleitung massgebende Zustandsgrösse.

Die Messmethode ist im Prinzip sehr einfach: wir bestimmen jene Konzentration, z. B. einer Rohrzuckerlösung, in der das Zellvolumen konstant bleibt, während es in schwächeren Lösungen grösser, in stärkeren kleiner wird. Einige Messungsresultate mögen uns die physiologische Bedeutung der Saugkraft der Zelle näher bringen.

Wenn das Wasser in einer Pflanze von der Wurzel bis zur Sproßspitze emporsteigt, so sind dabei Widerstände zu überwinden; man vermutete daher eine Zunahme der Saugkraft in Richtung des Wassertransportes. Solange man jedoch der grenzplasmolytischen Methode sich bediente, war das erwartete Ansteigen nicht aufzufinden; es stellte sich aber in allen untersuchten Geweben ein, als man die richtige Grösse — die Saugkraft der Zelle — mass. Als weiteres Beispiel greifen wir in einem turgeszenten Efeublatte eine Palisadenreihe heraus, die von einem grossen Nerv in einen nervenarmen Raum hineinführt. Die Saugkraft stieg hier

von einem Minimum in der Nähe des Nervs bis zu dem Maximum von zirka 33 Atm. in der 210. Palisade; von hier an fiel die Saugkraft wieder, weil die Wasserversorgung nun von einem andern Nerv aus erfolgte. Die aufsteigende Saugkraftkurve zeigte ferner lokale Depressionen, die stets über schwachen Gefässbündeln lagen. So orientiert die Saugkraftverteilung über die Wege der Wasserversorgung; sie zeigt, dass die Speisung der Efeupalisaden in der Hauptsache seitlich aus den grossen Nerven erfolgt, dass aber auch die Nerven höherer Ordnung mitbeteiligt sind. Der Grenzplasmolysewert verhielt sich auch hier unregelmässig.

Besondere Beachtung verdient noch der Wurzelquerschnitt in der Absorptionszone. Das Wasser muss hier von der Epidermis bis in die Gefässe wandern. Der Grenzplasmolysewert liess keine Beziehung zum Wassertransport erkennen; die Saugkraft dagegen nahm in der Rinde von aussen nach innen zu. In der Endodermis jedoch fiel die Saugkraft wider alles Erwarten stark ab, obschon die Endodermis von der Rinde Wasser erhalten muss. Der Mechanismus wurde erst verständlich, als man auch Saugkraftdifferenzen zwischen verschiedenen Seiten einer Zelle zu messen lernte. Es zeigte sich, dass die Endodermis als Saugpumpe und Reduzierventil wirkt; auf der Rindenseite ist die Saugkraft der Endodermiszelle so gross, dass sie Wasser aufzunehmen vermag, auf der Perizykelseite aber ist die Endodermissaugkraft so klein, dass Wasser von dem Perizykel absorbiert werden kann. Noch auffallender war die polare Differenzierung der Saugkraft in dem an die Gefässe grenzenden Parenchym, das nach den vorliegenden Messungen als Saug- und Druckpumpe wirkt, indem es den Nachbarzellen Wasser entzieht und in die Gefässe hineinpresst. Damit war ein Einblick gewonnen in den Mechanismus des Blutens.

Aber diese Resultate sind in letzter Zeit mehrfach der Kritik unterzogen worden, so dass wir auf die Messmethode zurückkommen müssen.

Ihr Prinzip ist, wie schon erwähnt, einfach; es besteht in der Ermittlung jener Rohrzuckerkonzentration, in der das Zellvolumen konstant bleibt. Wären hierzu wirkliche Messungen des Volumens erforderlich gewesen, so hätte die Methode gleich anfangs an technischen Schwierigkeiten scheitern müssen, denn eine exakte Volumbestimmung ist bei den meist unregelmässig geformten Zellen nur in seltenen Fällen möglich. Nun kommt es aber glücklicherweise

gar nicht auf das Volumen selbst an, sondern nur auf den Sinn der Volumänderung, und diesen können wir in der Regel aus der Änderung der Zellfläche ableiten, die sich zeichnen und messen lässt. Aber dies gelingt nicht so leicht. Die Ursache liegt zum Teil beim Versuchsobjekt, zum Teil beim Autor. Es gibt tatsächlich Zellen, die in verschiedenen Rohrzuckerkonzentrationen so minimale Flächenänderungen zeigen, dass die Saugkraft auf diesem Wege unbestimmbar bleibt. Anderseits stellen aber brauchbare Flächenmessungen höhere Anforderungen an exaktes Arbeiten, als vielfach angenommen wird, so dass brauchbare Resultate mit grossen Opfern an Zeit und Geduld verbunden sind.

Diese technischen Schwierigkeiten, welche die Zellmethode nicht allen Experimentatoren zugänglich machen, waren die Veranlassung zur Ausarbeitung vereinfachter Verfahren; sie stellen geringere Anforderungen, sind aber auf die Einzelzelle nicht anwendbar, sondern geben nur Durchschnittswerte für Zellverbände. Bei der sogenannten Streifenmethode wird der Sinn der durchschnittlichen Volumänderung der Zellen aus der Längenänderung von Gewebestreifen entnommen, die diese in verschiedenen Konzentrationen des Osmotikums erleiden. Wegen seiner Einfachheit hat dieses Verfahren, das auch im Freien anwendbar ist, bereits eine ziemliche Verbreitung erhalten. Auf diesem Wege wurde zum Beispiel gefunden, dass die Saugkraft eines Organes deutliche periodische Schwankungen aufweist. So verlaufen die Tagesschwankungen der Saugkraft in der Zunge der Bellisblüte annähernd parallel dem Sättigungsdefizit der Luft. Diese Saugkraftänderungen weisen hin auf Änderungen der Wasserbilanz; der Saugkraftzunahme im Verlaufe des Vormittags entspricht steigende Unterbilanz, der Saugkraftabnahme Überbilanz. Es vermag also auch die gesunde, turgeszente Pflanze unter den normalen meteorologischen Verhältnissen eines schönen Sommertages ihre Wasserbilanz nicht konstant zu halten, obschon sie über Einrichtungen zur Regulation der Transpiration verfügt. Diese Störung des Bilanzgleichgewichtes löst in der Pflanze, zum Teil automatisch, Kräfte aus, welche auf die Wiederherstellung des Gleichgewichtes hinarbeiten; denn durch die Erhöhung der Saugkraft wird die Wasseraufnahme erleichtert. Auf die Abhängigkeit der Saugkraft von den Aussenfaktoren weist ferner sehr deutlich die Blattspreite von Satureia alpina hin; ein einziger Regen nach längerer Trocken-

periode genügte, um die Saugkraft von 34,5 auf 13,5 Atm. sinken zu lassen.

Und nun noch einige paradoxe Resultate. Wir sahen früher, dass in einem Stengel die Saugkraft von unten nach oben ansteigt. Bei Satureia alpina ergab aber die Streifenmethode im Blatt 13,5 Atm. und in der höher inserierten Krone nur 8,0 Atm. Der Widerspruch dürfte bloss scheinbar sein. Das früher konstatierte Ansteigen bezog sich auf ein bestimmtes Gewebe des Stengels, zum Beispiel das Hadromparenchym. Verbraucht nun die Krone weniger Wasser als das Blatt, so genügt in der Krone auch ein geringeres Saugkraftgefälle, das leicht zu einer niedrigeren Durchschnittssaugkraft führen kann. Dieselbe Überlegung ergibt, dass in einem Parasiten die Durchschnittssaugkraft tiefer liegen kann als im Wirt, obschon das Haustorium stärker saugen muss als das wasserabgebende Gewebe des Wirtes. Ein anderer merkwürdiger Befund bezieht sich auf die submersen Süsswasserpflanzen; sie sind rings umgeben von Wasser mit der Saugkraft Null; daher vermutete man vielfach auch in diesen Pflanzen die Saugkraft Null. Die Streifenmethode führte aber stets zu positiven Werten. Die genauere Analyse zeigte nun, dass die Organoberfläche, die allein mit dem Wasser in direkter Berührung steht, von Null nur wenig abweicht; die höheren Saugkräfte der tieferliegenden Zellschichten dürften durch den Wasserverbrauch der Submersen bedingt sein.

Aber nicht alle Objekte lassen sich mit dieser bequemen Streifenmethode messen; so zeigen zum Beispiel Streifen aus Pinusnadeln oder älteren Grasblättern keine Längenänderungen in verschiedenen Zuckerkonzentrationen, weil sie durch stark verdickte oder verkieselte Epidermen daran gehindert werden. Ist aber die Längsdimension eines Blattstreifens starr, so kann trotzdem die Blattdicke deutlich reagieren. Hierauf beruhen zwei weitere Methoden; die eine misst die Dickenänderung direkt mit dem Mikroskop, die andere nach vorausgehender Vergrösserung mit einem Hebelapparat und erreicht dadurch eine aussergewöhnliche Empfindlichkeit.

Noch andere Messverfahren sind ausgearbeitet worden; weder auf sie noch auf die Fehlerquellen, die natürlich jeder Methode anhaften, kann hier eingegangen werden. Dagegen soll wenigstens die schwierigste Aufgabe, die Bestimmung polarer Saugkraftdifferenzen, kurz erwähnt werden. Wir haben bereits gehört, dass auf

entgegengesetzten Seiten derselben Zelle die Saugkraft unter Umständen wesentlich differieren kann: zum Beispiel Endodermisaussenseite + 4,7 Atm., Endodermisinnenseite + 0,5 Atm. Wie sind bei der Kleinheit des Objektes solche Unterschiede messbar? Dadurch, dass man an glücklich geführten Schnitten die Endodermis so in Vaseline einbettet, dass das eine Mal nur die Innenseite, das andere Mal nur die Aussenseite frei liegt; an der freien Seite wird dann jeweils in üblicher Weise die Saugkraft bestimmt. Das Prinzip ist somit einfach; die Technik allerdings ein Geduldsspiel, womit die geringe Zahl derartiger Messungen zusammenhängt.

Bevor wir die Saugkraft der Zelle verlassen, sei noch auf die Saugarbeit und die Saugleistung hingewiesen, zwei Grössen, die für die Wasserversorgung von weit grösserer Bedeutung sind als die Saugkraft selbst. Soll Zelle a der Zelle b Wasser entziehen, so kommt es auf das Saugkraftgefälle a—b an; dieses muss grösser sein als der Filtrationswiderstand. Und soll die Bilanz nicht gestört werden, so muss Zelle a in der Zeiteinheit ebensoviel Wasser aufnehmen, als sie abgibt. Diese in der Zeiteinheit aufgenommene Wassermenge hängt ausser vom Saugkraftgefälle und vom Filtrationswiderstand auch noch von der Grösse der Berührungsfläche ab.

3. Die Saugkraft des Bodens. Das Substrat, aus dem die Pflanze ihren Wasserbedarf deckt, ist gewöhnlich der Boden. Dieser aber hält das Wasser ebenfalls mit einer gewissen Kraft fest, so dass die Pflanze dem Boden nur dann Wasser zu entziehen vermag, wenn ihre absorbierenden Teile stärker saugen als der Boden selbst. Die Saugkraft des Bodens spielt somit bei der Wasserversorgung der Pflanze eine wichtige Rolle, und es sind daher mehrfach Methoden ausgearbeitet worden, um diese Grösse zu messen.

Es handelt sich dabei gewöhnlich um Dampfdruckmethoden, welche von der annähernd richtigen Voraussetzung ausgehen, dass gleichem Dampfdruck auch gleiche Saugkraft entspricht. Diese Verfahren haben den Vorteil, dass sie auf die gesamte Bodensaugkraft sich erstrecken, gleichgültig auf welchem Wege sie zustande kommt. Bei einer dieser Methoden gelangt die Bodenprobe in ein hermetisch verschliessbares Gefäss aus Glas zusammen mit verschiedenen Vergleichslösungen von bekannter Saugkraft. Man kontrolliert mit dem Mikroskop bei möglichst konstanter Temperatur

die Volumänderung der Vergleichslösungen, die in Kapillaren eingeschlossen sind. Nimmt eine Kapillare Wasser auf, so saugt sie stärker als der Boden, gibt sie Wasser ab, so saugt sie schwächer; Volumkonstanz deutet auf Gleichheit der Saugkräfte hin. Dieses Verfahren hat den Vorteil, dass der tote Raum möglichst klein wird, dass der Gleichgewichtszustand nicht abgewartet werden muss, wodurch die Versuchsdauer auf ein Minimum reduziert ist, und dass die Kapillaren beliebig oft kontrolliert werden können, ohne dass das Gefäss geöffnet zu werden braucht. Allen Dampfdruckmethoden gemein ist die Empfindlichkeit gegen Temperaturschwankungen; doch lässt sich diese Fehlerquelle wirksam bekämpfen.

Diese Untersuchungen haben zu dem Resultat geführt, dass der Boden neben den Wurzelspitzen turgeszenter Pflanzen Saugkräfte von null bis zu 20 Atm. und darüber aufweisen kann, und dass gewisse Pilze selbst auf Lösungen von 300 bis schätzungsweise über 1000 Atm. Saugkraft noch zu existieren vermögen.

Wie stark müssen nun höhere Pflanzen, an die wir uns hier halten wollen, das Wasser ansaugen? Natürlich stärker als der Boden, denn sonst könnten sie ihm ja kein Wasser entziehen. In den Wurzelhaaren ist somit eine höhere Saugkraft zu erwarten als im angrenzenden Boden. Die jeweilige Höhe der Wurzelhaarsaugkraft einer normal sich entwickelnden Pflanze hängt von mehreren Faktorengruppen ab: vom Boden, vom Klima, und vor allem auch von der Pflanze selbst. So werden an das einzelne Wurzelhaar um so geringere Anforderungen gestellt, je grösser die Zahl der Wurzelhaare ist; je stärker die Pflanze transpiriert, um so mehr Wasser wird sie im allgemeinen in der Zeiteinheit auch aufnehmen müssen, doch können zwischengeschaltete Wasserspeicher und verschiedenartige Anpassungen an Dürre- und Austrocknungsresistenz in mannigfacher Weise regulierend eingreifen.

4. Die Saugkraft des Zellinhaltes. Sie wird gewöhnlich in der Weise bestimmt, dass man die Pflanze auspresst und den Saft kryoskopiert; natürlich können dabei nur Durchschnittswerte erhalten werden. Die zahlreichen Fehlerquellen, denen auch diese Methode unterworfen ist, beziehen sich zum Teil auf die Gewinnung des Preßsaftes, zum Teil auf die Ermittlung seiner Gefrierpunkterniedrigung; ausserdem erhalten wir auf diesem Wege nur Werte für den Gefrierpunkt und nicht für die Temperatur der lebenden Pflanze.

Hier, wie bei allen übrigen Zustandsgrössen, erfolgt die Prüfung eines Resultates am besten in der Weise, dass man erstens dieselbe Grösse mit verschiedenen Methoden zu messen sucht, und dass man zweitens für dasselbe Objekt mehrere Zustandsgrössen bestimmt und mit Hilfe der Saugkraftgleichung vergleicht.

Nicht minder bedenklich als unrichtige Zahlenwerte ist die fehlerhafte Deutung eines richtig gemessenen Wertes. Gerade bei dieser Grösse wurde wie beim Grenzplasmolysewert in älterer und neuester Zeit hierauf zu wenig geachtet.

Welche physiologische Bedeutung besitzt nun die Saugkraft des Zellinhaltes? Im Gleichgewichtszustand bildet die Saugkraft des Zellinhaltes ein Mass für die Saugkraft des Protoplasmas. Das Protoplasma aber ist die Lebenssubstanz und seine Saugkraft von Bedeutung für die Lebensfunktionen, obschon über die engeren Zusammenhänge noch wenig bekannt ist. Die Saugkraft des Zellinhaltes stellt ferner eine wichtige Komponente der Saugkraft der Zelle dar. Wenn zum Beispiel bei einer Topfpflanze der Boden mehr und mehr austrocknet, so steigt die Saugkraft der Pflanzenzellen immer höher an, zum Teil, weil die Saugkraft des Zellinhaltes zunimmt. Dies ist zunächst sicher nützlich, denn hierdurch wird die Wasseraufnahme erleichtert. Aber der Nutzen ist begrenzt; steigt nämlich die Saugkraft des Protoplasmas zu weit an, so stirbt die Zelle ab oder geht doch in einen latenten Zustand über. Die Kenntnis der Saugkraft des Zellinhaltes, selbst in der Form von Durchschnittswerten, wie sie der Preßsaft zu liefern vermag, kann somit zweifellos wertvoll sein. Der Umstand jedoch, dass sich fast aus allen Pflanzen Saft auspressen lässt, hat auch in neuester Zeit wieder dazu geführt, aus der Kryoskopie wie früher aus der Grenzplasmolyse das osmotische Mädchen für alles zu machen, und das ist natürlich verkehrt. Solche Experimentatoren gleichen einem Meteorologen, der mit einem Thermometer auch die relative Luftfeuchtigkeit und den Luftdruck messen zu können glaubt.

5. Der Wand- und Turgordruck. Denken wir uns einen aufgeblasenen Gummiball, auf den keine äussere Kraft einwirkt; bei Gleichgewicht ist der Wanddruck gleich dem Innendruck. Ebenso muss in einer isolierten Zelle im Gleichgewichtszustand der Wanddruck gleich dem Turgordruck sein. Wirkt dagegen auf

den Gummiball oder die Zelle noch eine äussere Druck- oder Zugkraft ein, so wird:

Turgordruck = Wanddruck ± Aussenkraft.

Durch das Zusammenwirken der einander entgegengesetzten Drucke erhält die zartwandige Zelle, gleich wie der Gummiball, eine gewisse Festigkeit. Diese Festigkeit ist an das Vorhandensein ausreichender Wassermengen gebunden und verschwindet daher beim Welken.

Ist in der turgeszenten Zelle kein Gleichgewicht vorhanden, so überwiegt entweder der Wanddruck oder der Turgordruck. Ist der Wanddruck stärker, so kann es zur Auspressung von Wasser oder Zellsaft aus der intakten Zelle kommen, wie wir dies bei der Guttation beobachten.

Überwiegt umgekehrt der Turgordruck, so kann die Zellwand gesprengt und der Inhalt fortgeschleudert werden; so schiesst Pilobolus sein Sporangium bis 1 m hoch in die Luft.

Unter den Turgorbewegungen wollen wir den wichtigsten Fall, die Bewegung der Schliesszellen im Spaltöffnungsapparat, herausgreifen. Die besonders auf der Unterseite der Blätter vorhandenen Spaltöffnungen besitzen bekanntlich die Fähigkeit, sich zu öffnen und zu schliessen, was für die Regulierung der Transpiration von grundlegender Bedeutung ist. Von Schwendener, einem St. Galler, der hauptsächlich in Berlin wirkte, wurde in einer trefflichen Arbeit gezeigt, wie bei dem eigenartigen Bau der Schliesszellen eine Turgorzunahme zur Erweiterung, eine Turgorabnahme zur Verengerung der Spalte führen kann.

Um nun den Turgordruck der Schliesszellen zu messen, können wir ausgehen von der Saugkraftgleichung. Gelingt es, die Saugkraft der Schliesszelle und die Saugkraft ihres Inhaltes zu bestimmen, so erhalten wir den gesuchten Turgordruck durch eine einfache Subtraktion. Wir können auch einen andern Weg einschlagen; in beiden Fällen ist die Technik mühsam und durch viele Fehlerquellen gefährdet, führt aber zu demselben Resultat. Wenn man nämlich die vielen individuellen Anomalien berücksichtigt, die hier das Studium des Mechanismus so erschweren, und sich auf Spalten beschränkt, die bei fehlendem Turgordruck sich schliessen, so ergibt sich tatsächlich die von Schwendener geforderte Beziehung: mit steigendem Turgordruck nimmt die Spaltweite zu.

Turgordruck und Wachstum. Eine andere viel diskutierte Bedeutung des Turgordruckes betrifft seine Beteiligung am Wachstum. Nach einer verbreiteten, auf Sachs und de Vries zurückgehenden Auffassung liefert der Turgordruck die Energie für die Volumvergrösserung der wachsenden Zelle. Man erwartete daher an der Stelle stärksten Wachstums auch den höchsten Turgordruck. Nach den vorliegenden Messungen trifft aber gerade das Gegenteil zu; mit dem stärksten Wachstum koinzidiert der schwächste Turgordruck. Dagegen fällt mit dem Wachstumsmaximum das Saugkraftmaximum der Zelle zusammen. Welche physiologische Bedeutung besitzt nun diese Verteilung der osmotischen Zustandsgrössen? Wir wollen beim Wachstum drei Prozesse ins Auge fassen: die Volumzunahme der Zelle, die bleibende Flächenvergrösserung der Wand und die Substanzvermehrung der Wand.

Beginnen wir mit der Volumzunahme der Zelle. Sie ist nur möglich bei entsprechender Wasseraufnahme: dadurch wird das Saugkraftmaximum im Streckungsmaximum verständlich. Kausalmechanisch ist die Erhöhung der Saugkraft der Zelle auf verschiedene Weise denkbar: durch Zunahme der Saugkraft des Zellinhaltes, durch Abnahme des Wanddruckes und durch Kombination beider Momente. Nach den an Wurzeln durchgeführten Messungen ändert sich die Saugkraft des Zellinhaltes nur wenig. Dagegen fällt der Wanddruck stark ab. Die lebende Zelle schlägt also in zweckmässiger Weise den Weg ein, der unter möglichst ökonomischer Verwendung der osmotisch wirksamen Stoffe zum Ziele führt. Die Volumzunahme der wachsenden Zelle erfolgt, wie wir eben sahen, unter Abnahme des Wanddruckes. Das ist bemerkenswert; denn in einem Gummiball oder in einer nicht wachsenden Zelle ist es umgekehrt, je grösser hier das Volumen wirkt, um so grösser wird auch der Wanddruck.

Die Abnahme des Wanddruckes ist beim Wachstum verbunden mit einer bleibenden Flächenvergrösserung der Zellwand. Die Energie für die Flächenvergrösserung wird von den einen, nach dem Vorgange von Sachs und de Vries, dem Turgordruck zugeschrieben; hiernach müsste mit dem Wachstum entweder der Turgordruck selbst entsprechend zunehmen oder aber die Dehnbarkeit der Wand. Die erste Eventualität ist, wie wir gesehen haben, nicht realisiert. Bei der Dehnbarkeit der Wand müssen wir unterscheiden, ob sie elastisch oder plastisch ist. Da die

Flächenvergrösserung bleibend sein muss, kann die elastische Wanddehnung nur in Verbindung mit Apposition oder Intussuszeption zum Ziele führen; zudem hat sich die vermutete Proportionalität zwischen elastischer Turgordehnung und Wachstum weder in Wurzeln noch in Stengeln nachweisen lassen. Diese Vorstellung ist heute in den Hintergrund getreten gegenüber der plastischen Dehnbarkeit der Wand. Mehrfach hat man durch Zugversuche eine plastische Dehnbarkeit der Wand gefunden und zeigen können, dass der wachsenden Wand höhere Plastizität zukommt. Damit ist aber noch nicht viel erreicht; denn dass bei jedem Objekt durch ausreichenden Zug die Elastizitätsgrenze überschritten wird, ist längst bekannt. Es handelt sich vielmehr darum, ob der Turgordruck in seiner natürlichen Grösse und bei natürlicher Einwirkungsdauer solche Überdehnungen in ausreichendem Masse zustande bringt. Es ist ferner zu untersuchen, ob dieser Parallelismus immer besteht, ob es sich also um eine notwendige Wachstumsbedingung handeln kann oder nur um eine mehr zufällige Begleiterscheinung.

Bei der von Nägeli-Schwendener-Pfeffer vertretenen Wachstumstheorie hat der Turgordruck geringere Bedeutung; die Wand wächst hier aktiv, durch Intussuszeption. Stets muss eine Verminderung der Wandkohäsion das Flächenwachstum begünstigen; das eine Mal wird der erforderliche Turgordruck auf ein Minimum reduziert, das andere Mal wird das „Auseinandertreiben der Zellhautpartikel durch die sich einkeilende Substanz“ (Pfeffer) erleichtert. Die Erhöhung der plastischen und elastischen Dehnbarkeit passt also zu verschiedenen Wachstumstheorien.

Ziehen wir endlich noch den dritten Punkt herbei, die Substanzvermehrung der Wand, so kommen wir in keinem Falle um jene komplizierten Vorgänge herum, die in der Bildung neuer Wandsubstanz und ihrer An- oder Einlagerung in die vorhandene Wand bestehen. In welcher Weise die verschiedenen Wuchsstoffe an den verschiedenen Wachstumsprozessen beteiligt sind, fällt ausserhalb des Rahmens dieses Vortrages. Gehen wir noch einen Schritt weiter und betrachten wir die Endprodukte des Wachstums, die unendliche Mannigfaltigkeit der Blätter und Blüten und der pflanzlichen Form überhaupt, so kommt uns wieder so recht zum Bewusstsein, wie weit wir, trotz der angestrengten Arbeit von Generationen, noch immer vom Ziele entfernt sind.

6. Die Natur der osmotisch wirksamen Stoffe. Nachdem wir uns über die Grösse und Bedeutung der osmotischen Zustandsgrössen orientiert haben, wollen wir zum Schlusse noch kurz auf die Frage eingehen, welches denn die chemische Natur der osmotisch wirksamen Substanzen ist. Die ersten grundlegenden Untersuchungen verdanken wir wiederum DE VRIES. Aus seinen Analysen war bereits zu entnehmen, dass in gewissen Fällen Rohrzucker die Hauptrolle spielt, in anderen Glukose, wieder in anderen Oxalsäure, Äpfelsäure oder Kochsalz, um nur einige der verbreitetsten Stoffe zu nennen. Diese Kenntnisse sind in neuerer Zeit erweitert und vertieft worden. Die Wirksamkeit dieser Substanzen ist eine ganz bedeutende; so beträgt der osmotische Druck oder die Saugkraft von 1 Mol Rohrzucker, d. h. von rund 342 g Rohrzucker, in 1 Liter Lösung bei 20° C zirka 35 Atm.; für konzentrierte Lösungen von NaCl werden über 350 Atm., für konzentrierte LiCl-Lösungen über 1000 Atmosphären angegeben. Die osmotische Leistung hängt vor allem ab von der Konzentration und der chemischen Zusammensetzung. Vergleichen wir zum Beispiel beim Rohrzucker die Drucke mit den zugehörigen Konzentrationen, so sehen wir, dass die anfänglich vermutete Proportionalität nicht besteht, was besonders bei höheren Konzentrationen deutlich wird: 0,1 Mol = zirka 2,7 Atm., 1 Mol = zirka 35 Atm., 2 Mol = zirka 117 Atm. Beim Vergleich verschiedener Nichtelektrolyte fiel DE VRIES auf, dass äquimolikulare Lösungen annähernd isosmotisch sind; ein Gesetz, das für Elektrolyte nicht stimmte und DE VRIES 1884 zur Aufstellung seiner isotonischen Koeffizienten veranlasste. Diese Befunde waren für die physikalische Chemie von hohem Interesse und wurden durch VAN'T HOFF und ARRHENIUS der Erklärung entgegengeführt.

Die Saugkraft einer Zelle ist nicht konstant, wie uns die Tages- und Jahreskurven gezeigt haben. Diese Schwankungen können auf verschiedene Weise entstehen; was uns hier besonders interessiert, das sind jene Prozesse, durch welche in der lebenden Zelle osmotische Substanz erzeugt oder zerstört wird. Einige Beispiele sind allbekannt; man denke an die Entstehung von Zucker aus CO_2 und H_2O, an die Umwandlung von Stärke in Maltose, die Spaltung der Disaccharide in Monosaccharide und die entgegengesetzten Vorgänge. In der Regel sind aber die Osmoregulationen noch wenig analysiert.

Wir sind am Ende. Blicken wir zurück bis zu Nägeli, so ist ein wesentlicher Fortschritt nicht zu verkennen. Blicken wir vorwärts, so sehen wir die Ziele, denen wir zustreben, aber auch die Hindernisse, die zu überwinden sind. Doch wir hoffen, dass die gegenseitige Befruchtung der verschiedenen naturwissenschaftlichen Disziplinen, die in der Vergangenheit so schöne Früchte reifen liess, andauere, und dass Physik und Chemie uns stets neue Waffen schenken werden, um tiefer in den Mechanismus der lebenden Zelle vorzudringen.