

Über die Quellbarkeit pflanzlicher Membranen

Von

Hildegard HÄRTEL

Mit 2 Textabbildungen

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien)

Eingelangt am 28. Juni 1950

Im allgemeinen wird die Rolle, die die Zellwand im Ablauf der Lebensprozesse der Pflanze spielt, als mehr passiver Natur angesehen. PRINGSHEIM 1923 stellte an *Fucus* fest, daß die wasserhaltende Kraft des Thallus nicht von einer besonderen Oberflächenbeschaffenheit oder von den osmotischen Verhältnissen der lebenden Zellen, sondern nur von der Quellbarkeit der Zellmembranen abhängt. Dieser ausschließlich von äußeren Faktoren abhängige Quellungszustand bestimmt nach STOCKER und HOLDHEIDE (1938) die Höhe der Assimilation und Atmung bei Algen der Gezeitenzone. Am deutlichsten vielleicht kommt die Passivität der Zellwand in Versuchen verschiedener Autoren an Flechten und Moosen zum Ausdruck; ihre Membranen funktionieren als reine Quellskörper, die Wasseraufnahme folgt einer Exponentialkurve, die Wasserabgabe geht ohne sonderliche Behinderung sehr rasch vor sich (STOCKER 1927, MÄGDEFRAU 1931 u. a.). Bei den Flechten ergeben sich Zusammenhänge zwischen ihrer Quellungskapazität und ihrem Wasserhaushalt (KOLUMBE 1927). Die Lebensfunktionen können bei den Flechten schon bei einem recht geringen Wassergehalt in Gang gebracht werden (STOCKER 1927). Dagegen spielt sich Atmung und Assimilation der Moose nur in einem engen Bereich maximaler Wassersättigung ab (MAYER und PLANTEFOL 1925). Zur vollen Wassersättigung reicht in vielen Fällen Wasserdampf allein nicht aus, es muß tropfbar flüssiges Wasser vorhanden sein. Unter den Farnen reihen sich die Hymenophyllaceen klar diesem poikilohydran Typ ein (RENNER 1933), auch sie sind in ihrer Wasserversorgung zu einem erheblichen Teile auf ihre oberirdischen Organe angewiesen. Die in auffälligem Gegensatz hiezu stehende schwere Plasmolysierbarkeit der Hymenophyllaceen läßt sich auf Membranwirkungen zurückführen (HÄRTEL 1940). Vorleben und Variation der Umweltbedingungen (Licht, Feuchtigkeit) ändert nicht nur den Zustand des Protoplasmas, sondern auch den der Zellwände, wobei ihre Porenweite und damit ihre Durchlässigkeit für Wasser und gelöste Farbstoffe geändert wird. Dabei ergeben sich Zusammenhänge mit dem Wasserhaushalt, insbesondere der Austrocknungsresistenz der Hautfarne. Auch an den Blütenpflanzen läßt sich ähnliches zeigen; die Quell-

barkeit getrockneter Blätter steht mit den Umweltbedingungen, unter denen die Pflanze aufgewachsen ist, in Zusammenhang. Diese Quellungsänderungen sind auch im Kulturversuch bei Aufzucht der Pflanzen in verschiedenem Lichtfeld reproduzierbar und stehen in Beziehung zur Kutikulartranspiration. Gleichsinniges Verhalten von Quellvermögen des trockenen Pflanzenmaterials und Färbbarkeit der lebenden wie fixierten Zellwände, namentlich der Lage des isoelektrischen Punktes, lassen auf kolloidchemische Veränderungen innerhalb der Zellwände unter dem Einfluß äußerer Faktoren schließen (HÄRTEL 1943).

Man darf demnach die durch Umweltseinflüsse hervorgerufenen Änderungen der Quellbarkeit pflanzlicher Zellwände als einen Maßstab für kolloidchemische Veränderungen, insbesondere der Ladungsverhältnisse, innerhalb der Zellwände ansehen. Es erscheint ferner durchaus denkbar, daß bei „Anpassungen“ an bestimmte Standortfaktoren nicht nur der Habitus, plasmatische Eigenschaften, Spaltöffnungsbewegungen usw., sondern auch physikalisch-chemische Zustandsänderungen der Membranen eine Rolle spielen. STRUGGER (1939) spricht die Erwartung aus, daß eine Regulation der submikroskopischen Porenweiten in der Kutikula im Zusammenhang mit dem Quellungszustand der Membran möglich sein könnte. Auch das innerer Membranentquellung zugeschriebene „incipient drying“ könnte von diesem Gesichtspunkt aus einer Klärung zugänglich werden.

Es ist aber nötig, noch weiteres Material über Größe und Veränderlichkeit der Quellbarkeit der pflanzlichen Membranen beizubringen. Was bei dem recht komplexen Faktor Höhenlage nachweisbar war, muß an anderen möglichst differenten Standorten und an verschiedenen Pflanzengruppen überprüft und erweitert werden. Ebenso ist der Einfluß verschiedenen Alters festzustellen. Schließlich soll versucht werden, Anhaltspunkte für die Ursachen der beobachteten Quellungserscheinungen zu gewinnen.

1. Methodik

Unter Quellbarkeit wird im Folgenden die durch die exsikkatortrockenen Pflanzen (bzw. deren Teile) aufgenommene Wassermenge verstanden; sie wurde nach dem Vorgehen von STOCKER, KOLUMBE, MÄGDEFRAU, HÄRTEL durch Aufnahme von Wasserdampf in der feuchten Kammer bestimmt und in Prozenten des Trockengewichts ausgedrückt. Eigentlich wäre ein solcherart erhaltener Wert als Hygroskopizität zu definieren. Die möglichst bald nach dem Einsammeln bei 105° C getrockneten Blätter, bzw. deren Pulver kamen in große, feuchte Kammern (Exsikkatoren), die zwecks Vermeidung von Kondenswasserbildung statt mit Wasser mit 8,75%iger Kochsalzlösung beschickt waren, wodurch sich eine relative Feuchtigkeit von 95% einstellte. Dabei mußte allerdings in Kauf genommen werden, daß die Aufsättigung nur bis zu wesentlich niedrigeren Gleichgewichtswassergehalten führte als dies über Wasser der Fall gewesen wäre. Da aber die Quellungskurve zwi-

schen 95 und 100% rel. F. außerordentlich steil verläuft (KATZ 1917/18), war das geschilderte Verfahren auch wegen der bedeutend höheren Konstanz der Endwerte vorzuziehen. Zur Kontrolle wurde bei jeder Versuchsserie ein Standardkörper, ein Thallus von *Lobaria pulmonaria*, mitgewogen, aus dessen Verhalten Abweichungen in der Aufsättigung, Störungen des Dampf-raumes durch eventuell unter ungünstigen Umständen (großen Temperaturschwankungen) doch auftretendes Kondenswasser usw. sofort erkannt und die betreffenden Serien ausgeschieden werden konnten. Die Wägungen erfolgten nach zwei und fünf Tagen; in die Tabellen wurde stets nur der letzte Wert aufgenommen. Jeder Versuch wurde in mindestens zwei, meist jedoch mehr (bis zehn) Parallelreihen angesetzt; der mittlere Fehler betrug $\pm 1,4\%$ des jeweiligen Quellungswertes. Die beobachteten Quellungsunterschiede zwischen den zu vergleichenden Proben waren meist größer als der dreifache mittlere Fehler.

Im Laufe der Versuche hat sich gezeigt, daß die Quellwerte der zerriebenen und pulverisierten Blätter im langfristigen Versuch im allgemeinen denen der ganzen Blätter entsprechen, jedenfalls änderte sich nie der Richtungssinn der beobachteten Quellungsunterschiede. Es konnte daher dazu übergegangen werden, ausschließlich mit zerkleinertem Material zu arbeiten, wodurch infolge des geringen Platzbedarfes ein wesentlich intensiveres Arbeiten möglich wurde.

Vor Besprechung der Versuche ist noch nachzuprüfen, ob die verschiedenen Quellwerte nicht etwa durch Unregelmäßigkeiten bei der Trocknung vorgetäuscht sind. Wurden Parallelproben bei 105^o, bzw. 45—50^o, also unterhalb der Koagulationstemperatur des Eiweißes, getrocknet, so traten im nachfolgenden Quellungsversuch keine, bzw. nur innerhalb der Fehlergrenze liegende Unterschiede auf. Nur die Flechten machten hierin eine Ausnahme, indem ihre Quellwerte nach Trocknung über 100^o gegenüber den bei 50^o getrockneten um etwa 20% niedriger waren. Ob die Zellwände der Flechten durch die Hitze verändert werden oder ob auch osmotische Kräfte mitspielen (STOCKER fand an Herbarmaterial Quellwerte die gegenüber lebenden Flechten nicht verändert waren), wurde nicht weiter verfolgt.

2. Quellbarkeit und Alter der Blätter

Das Altern stellt bekanntlich einen Entladungsvorgang von Biokolloiden dar, der bei Unterschreiten eines bestimmten Dispersitätsgrades zum Tode führt; es ist zu erwarten, daß sich dies auch in der Quellungskurve der betreffenden Organe und Gewebe ausprägt. Auch zunehmende Einlagerung von Stoffen in die Zellwand darf dabei nicht übersehen werden.

Zunächst sei das Verhalten von fünf sommergrünen Holzgewächsen während einer Vegetationsperiode (1944) wiedergegeben. Die ersten Proben wurden unmittelbar nach der Blattentfaltung entnommen, die weiteren in ungefähr monatlichen Zeitabständen. Die Blätter wurden unmittelbar nach der Einsammlung getrocknet und nach Abschluß der

Vegetationsperiode gemeinsam aufgearbeitet. Abb. 1 gibt die so erhaltenen Quellungskurven wieder.

Den Kurven lassen sich folgende gemeinsame Züge entnehmen. Im Frühjahr liegen die Quellungswerte im allgemeinen hoch, die Maximalwerte treten unmittelbar oder knapp nach Laubausbruch auf. Während der Monate Mai—Juni, z. T. auch noch Juli, sinkt die Quellbarkeit mehr oder weniger stark ab und steigt gegen den Herbst zu wieder an. Mit der herbstlichen Vergilbung (bei *Carpinus Betulus* knapp vorher, vgl. Kurve 5) wird ein zweiter Höchstwert der Quellbarkeit erreicht. Mit dem Vertrocknen der Blätter sinkt sie dann endgültig (punktierter Kurventeil). Dieser Jahresgang ist bei *Aesculus Hippocastanum* und *Tilia cordata* (Kurve 2 und 3) besonders deutlich ausgeprägt, auch *Acer*

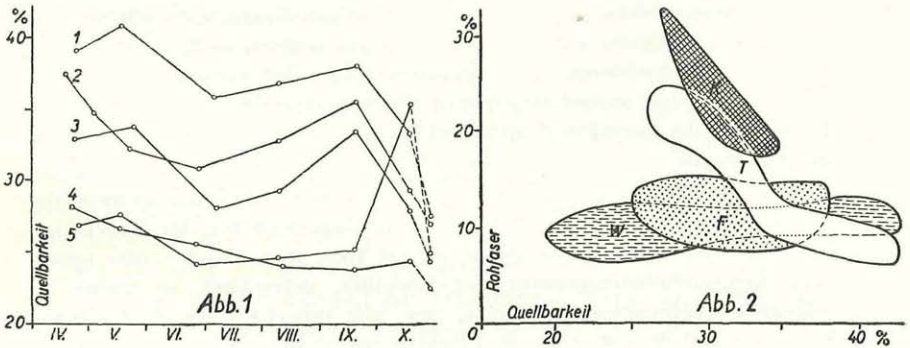


Abb. 1. Jahresgang der Quellbarkeit der Blätter sommergrüner Holzgewächse. 1 *Acer platanoides*, 2 *Aesculus Hippocastanum*, 3 *Tilia cordata*, 4 *Fagus sylvatica*, 5 *Carpinus Betulus*. Der mit gebrochener Linie dargestellte Kurventeil bezieht sich auf die Veränderung der Quellbarkeit beim Dürwerden der Blätter.

Abb. 2. Graphische Darstellung der Zusammenhänge zwischen Quellbarkeit und Rohfasergehalt bei verschiedenen Pflanzengruppen. (Erklärung s. S. 77).

platanoides läßt ihn gut erkennen (Kurve 1). Die *Fagus*-Kurve (4) dagegen verläuft sehr ausgeglichen mit einer das ganze Jahr über anhaltenden leicht fallenden Tendenz, das herbstliche Maximum ist nur schwach ausgeprägt. Auch bei *Parthenocissus quinquefolia* (in Abb. 1 nicht aufgenommen) liegt das deutliche Herbstmaximum knapp vor der leuchtendroten Verfärbung der Blätter, die folgende Vergilbung ist bereits von einer Quellungsabnahme begleitet.

Eine höhere Quellbarkeit junger Blätter konnte auch an Hartlaubgewächsen und an Koniferen gefunden werden, wofür nachstehende Tabelle einige Beispiele gibt.

Tabelle 1.

Quellbarkeit vor- und diesjähriger Blätter einiger Hartlaubgewächse und Koniferen.

Pflanze	Datum	diesjährige Bl.	vorjährige Bl.
<i>Bucus sempervirens</i>	4. 5. 44.	34,3%	26,9%
<i>Prunus Laurocerasus</i>	8. 6. 44.	29,5%	24,7%
<i>Rhododendron</i> (hybr. hort.)	1. 8. 44.	28,5%	27,1%
<i>Vinca minor</i>	4. 5. 44.	45,6%	39,7%
<i>Pinus Strobus</i>	19. 9. 44.	28,6%	26,2%
<i>Larix dahurica</i>	30. 4. 44.	37,5%	
	6. 9. 44.	31,3%	

Eine ähnliche höhere Quellbarkeit findet sich auch an *Hedera Helix* zu verschiedenen Jahreszeiten.

Tabelle 2.

Quellbarkeit vor- und diesjähriger Blätter von *Hedera Helix*. (%)

Datum	31. 1.	4. 5.	19. 5.	1. 8. 44.
diesjährig	28,2	28,1	27,0	26,6
vorjährig	—	—	29,5	30,1

Die Quellbarkeit der vorjährigen Blätter nimmt das ganze Jahr über ab, ähnlich wie bei den sommergrünen Holzgewächsen; die im Mai sich entwickelnden Blätter sind wesentlich stärker quellbar als die vorjährigen, wobei wiederum ein Quellungsanstieg nach der Blattentfaltung, allerdings auf einen längeren Zeitraum ausgedehnt, feststellbar ist.

3. Quellbarkeit und Umweltsbedingungen

Die oben angeführten Quellungsänderungen sind durch innere Faktoren bedingt; es fragt sich nun, ob auch äußere Umstände derartige Veränderungen hervorrufen können. Diese Frage wurde hinsichtlich des Einflusses der Höhenlage von HÄRTEL (1943) dahingehend beantwortet, daß optimale Standortsbedingungen auch maximale Quellungswerte zur Folge haben. Zur weiteren Klärung sollen im folgenden zunächst Sonnen- und Schattenblätter verglichen werden.

Tabelle 3.

Quellbarkeit von Sonnen- und Schattenexemplaren, bzw. -blättern.

	Sonne	Schatten
<i>Acer campestre</i>	29,4	30,7
<i>Carpinus Betulus</i>	26,0	27,9
<i>Quercus lanuginosa</i>	25,0	23,8
<i>Parthenocissus quinquefolia</i>	24,8	23,3
<i>Vaccinium Myrtillus</i> 400 m	22,7	21,6
<i>Vaccinium Myrtillus</i> 1800 m	19,4	21,1
<i>Dorycnium germanicum</i>	31,2	25,4
<i>Sanguisorba minor</i>	28,1	27,6
<i>Hieracium pilosella</i>	43,3	40,6
<i>Sempervivum tectorum</i>	42,8	47,8

Ist die Zahl der untersuchten Pflanzen auch noch zu gering, um Endgültiges über den Zusammenhang zwischen Lichtanspruch und Quellbarkeit aussagen zu können, so ergeben sich doch aus obiger Tabelle einige interessante Zusammenhänge. *Acer campestre* und *Carpinus Betulus* sind als Halbschattholzarten anzusprechen, die Quellbarkeit ihrer Schattenblätter liegt höher als die der Sonnenblätter, während für die ausgesprochene Lichtholzart *Quercus lanuginosa* und ebenso für den Wilden Wein das umgekehrte gilt (Sonnen- und Schattenblätter stammen in allen vier Fällen jeweils von der gleichen Pflanze). In tiefen Lagen sind die Blätter von *Vaccinium Myrtillus* freier sonniger Standorte stärker quellbar, in hohen Lagen dagegen die aus dem Waldschatten. Offenbar findet *Vaccinium* in hohen Lagen im Schatten günstigere Lebensbedingungen, in tiefen dagegen in der Sonne¹⁾. *Dorycnium germanicum* und *Sanguisorba minor* bevorzugen gleich *Hieracium pilosella* sonnige trockene Plätze, ihre Quellbarkeit ist an diesen Standorten höher als an schattigen.

Dabei muß allerdings berücksichtigt werden, daß die Bezeichnungen „Sonnen-“ und „Schattenstandorte“ keine genügend genauen ökologischen Angaben darstellen; die hievon abhängige Bodenfeuchtigkeit vermag in gleicher Richtung auf die Ausbildung hygro- oder xerophytischer Formen hinzuwirken wie das Licht, was gleichfalls zu Quellungsänderungen führen kann. So betrug die Quellbarkeit der Blätter einer an einem Wasserlauf stehenden *Salvia pratensis* 35,2%, an einem sonnigen sandigen Standort dagegen 40,7%; die Pflanze findet auch an trockenen Standorten günstige Lebensbedingungen. *Phragmites communis* wird bisweilen in kleinen Exemplaren auch auf trockenen Standorten wie Kiesflächen usw. gefunden; die Quellbarkeit der Blätter betrug in derartigen Fällen nur 33,2% gegenüber 38,5% von Pflanzen am typischen Standort. Die Überwasserblätter von *Nymphaea alba* sind weniger quellbar (29,0%) als die Schwimmblätter (30,7%), die jedenfalls als unter optimalen Lebensbedingungen stehend angesehen werden dürfen. Auffallenderweise unterschieden sich dagegen die Quellwerte einer an einem trockenen Standort (Garten) aufgewachsenen *Iris germanica* kaum von denen von *Iris Pseudacorus* aus einem Teich (41,6 bzw. 40,9%). Jede der beiden Pflanzen befindet sich in ihrem ökologischen Optimum und weist einen maximalen Quellwert auf; die Unterschiede zwischen „Feucht“- und „Trocken“-Standort werden sich also weitgehend verwischen.

Die zuletzt mitgeteilten Beobachtungen leiten zur Frage über, ob bei den einzelnen Vertretern verschiedener systematischer und ökologi-

¹⁾ Damit findet das früher (HÄRTEL 1943) festgestellte, von den übrigen Gebirgspflanzen abweichende Verhalten der Quellbarkeit von *Vaccinium Myrtillus* eine Bestätigung und Erklärung.

scher Pflanzengruppen aus möglichst unterschiedlichen Lebensräumen und Standorten ähnliche und gleichartige Veränderungen der Quellbarkeit auftreten. Zur Prüfung dieser Frage wurden die Quellungswerte von insgesamt 64 Pflanzen zu Gruppen zusammengefaßt; die Mittelwerte sowie die Extreme der Quellbarkeit innerhalb der einzelnen Gruppen sind in Tabelle 4 zusammengestellt. (Die ausführlichen Unterlagen können in den Pflanzenphysiologischen Instituten Wien und Graz eingesehen werden.)

Tabelle 4

Quellbarkeit von Pflanzen, nach ökologischen Gruppen geordnet

	Zahl der untersuchten Pflanzen	Quellbarkeit		
		Min.	Max.	Mittel
Flechten	5	32,0	38,3	35,1
Moose	10	22,6	41,2	29,3
Farne	8	29,7	38,0	34,1
Koniferen	6	24,6	35,5	30,0
Angiospermen				
Wasserpflanzen	9	19,0	43,2	30,2
„Feuchtpflanzen“	11	24,9	38,1	30,2
„Trockenpflanzen“	15	26,0	41,0	34,3

Die Quellungswerte bewegen sich also in einem Bereich zwischen 19,0—43,2%, die Schwankung beträgt über 100% des Minimalwertes. Trotz dieser breiten Amplitude besteht jedoch kein klarer Zusammenhang zwischen Quellbarkeit und ökologischen Standortansprüchen der einzelnen Pflanzen. Die Bereiche überschneiden sich bei Anordnung nach ökologischen wie nach systematischen Gesichtspunkten weitgehend. Die Mittelwerte der einzelnen Gruppen zeigen demnach trotz der durch die geringe Zahl der untersuchten Pflanzen bedingten Unsicherheit nur geringe Unterschiede, es ist als sicher anzunehmen, daß eine Vermehrung der Zahl der Einzelproben am Endergebnis nichts wesentliches mehr ändern würde. Alle untersuchten Pflanzen stammten aus ihren optimalen Lebensräumen, ihre Quellbarkeit wird daher im Durchschnitt, wie bereits an Einzelpflanzen gezeigt, nicht wesentlich schwanken.

Die Quellungswerte der Flechten (Baum- und Erdflechten) und der Farne (feuchte Talstrecke im Habachtal, Oberpinzgau) liegen innerhalb eines engen Bereiches, die Extremwerte schwanken um 19 bzw. 28% des Minimalwertes. Bei den anatomisch hochdifferenzierten Koniferen sowie den „Feuchtpflanzen“ (Pflanzen aus unmittelbarer Nähe der Krimmler Wasserfälle) und der „Trockenpflanzen“ (von xerothermen Kalkhängen südlich Wiens bzw. diluvialen Schottern vom Bodensee) beträgt die Amplitude etwa 50% des Minimalwertes, während die bei den einfach gebauten Moosen mit 86% und besonders bei den Wasserpflanzen mit 126% des Mindestwertes außerordentlich groß ist. Dies läßt den Schluß zu, daß bei einfacher gebauten Formen engere Beziehungen

zwischen Standort und Membranquellbarkeit bestehen, die mit zunehmender anatomischer Differenzierung immer mehr verwischt werden. Dies führt aber zur Frage, wodurch die Quellungsunterschiede überhaupt verursacht werden.

4. Über die Ursachen der verschiedenen Quellbarkeit

a) Der Einfluß des Protoplasmas. HÄRTEL (1940, 1943) konnte auf Grund des relativ geringen Anteils an protoplasmatischer Substanz wahrscheinlich machen, daß die Quellbarkeit getrockneten Pflanzenmaterials hauptsächlich durch dessen Membrananteil bestimmt wird. Auch bei den von uns untersuchten Pflanzen ergaben sich Stickstoffwerte (Mikrokjeldahl n. PARNAS-WAGNER), die etwa 10 bis 35 mg/g Trockengewicht Eiweiß entsprachen. Ist schon aus derart niedrigen Eiweißgehalten eine entscheidende Beeinflussung der Quellbarkeit unwahrscheinlich, so wird eine solche beim Vergleich der zeitlichen Veränderungen von Eiweißgehalt und Quellbarkeit eindeutig widerlegt. Zwei Beispiele sind in Tabelle 5 mitangeführt. Auf eine tabellarische Anführung der Werte sei aus Raumgründen verzichtet (sie können in den genannten Instituten eingesehen werden); aus den Quellwerten sommergrüner Holzgewächse und den gleichzeitig ermittelten Eiweißgehalten errechnet sich ein Korrelationskoeffizient $r = 0,26$, aus dem Vergleich vor- und diesjähriger Blätter Wintergrüner ein solcher von $r = 0,34$, woraus allein schon das Fehlen jeglichen ursächlichen Zusammenhanges zwischen den beiden Größen hervorgeht. Da der Eiweißgehalt wohl ohne weiteres Rückschlüsse auf die Veränderungen des protoplasmatischen Anteiles innerhalb der gleichen Pflanze erlaubt, darf auf Grund dieser Bestimmungen ein wesentlicher Einfluß des Protoplasmas auf die Quellung ausgeschlossen und die Hauptursache der Quellungsunterschiede in die Membran verlegt werden.

b) Chemismus der Zellwände. Es liegt nahe, Zusammenhänge mit Membraninkrusten, vor allem mit einem wechselnden Zellulose-Lignin-Verhältnis zu vermuten. Zur ersten Orientierung kann der Rohfasergehalt (bestimmt nach den Vorschriften des Verbandes der Landwirtschaftlichen Versuchsstationen) mit nachfolgender Abtrennung des Lignins + Kutins mittels 72%iger H_2SO_4 (OST und WILKENING) herangezogen werden. Die Differenz zwischen Rohfaser und Lignin + Kutin darf annähernd dem Zellulose- (einschl. Hemizellulose-)gehalt gleichgesetzt werden. Läßt sich z. B. die herbstliche Erhöhung der Quellbarkeit keinesfalls mit verschiedener Membraninkrustation erklären, so geht das Fehlen eines direkten Zusammenhanges aus nachfolgenden zwei Beispielen deutlich hervor.

Tabelle 5
 Quellbarkeit und Chemismus der Zellwände

Pflanze	Datum	Quellbar- keit %	Eiweiß mg/g	Roh- faser %	Lignin + Kutin %
<i>Acer platanoides</i>	25. 4. 44.	100	27,8	6,6	1,6
	16. 5.	106	23,0	—	—
	6. 7.	93	15,9	17,6	7,3
	18. 9.	100	—	19,6	8,5
<i>Tilia cordata</i>	24. 4.	100	32,2	10,6	2,2
	26. 5.	104	19,0	—	—
	6. 7.	87	14,1	16,4	6,8
	18. 9.	102	—	18,0	8,2

Der Rohfaser- bzw. der Ligningehalt verändert sich keineswegs so, wie man es auf Grund der Quellungswerte voraussetzen könnte. Ähnliches ergibt auch ein Vergleich vor- und diesjähriger Blätter von Hartlaubgewächsen und Koniferen. Bei *Buxus* und *Hedera* nimmt der Rohfaser- und der Lignin + Kutin-Gehalt mit der Quellbarkeit ab, bei *Pinus Strobus* und *Rhododendron* (hybr. hort.) bleibt der Anteil der beiden Fraktionen mit abnehmender Quellbarkeit unverändert, während sich bei *Prunus Laurocerasus* beide Größen in entgegengesetztem Sinne ändern.

Besteht nun auch bei Einzelpflanzen keine enge Beziehung zwischen Membraninkrustation und Quellbarkeit, so bleibt doch die Frage offen, ob nicht bei Vertretern verschiedener ökologischer oder systematischer Pflanzengruppen derartige Zusammenhänge auffindbar sind. Diese Frage läßt sich am besten an Hand eines Schaubildes beantworten. Jede Pflanze läßt sich innerhalb eines Koordinatensystems, auf dessen Abszisse die Quellbarkeit und auf dessen Ordinate die Rohfasergehalte aufgetragen sind, durch einen Punkt kennzeichnen. Die Zusammenfassung der Punkte von Pflanzen gleicher Gruppenzugehörigkeit ergibt dann Kennflächen, die in Abb. 2 auf S. 72 dargestellt sind. Bezüglich der Standorte vgl. das auf S. 75 Gesagte.

Auf den ersten Blick fällt die vom Rohfasergehalt unabhängige große Amplitude der Quellbarkeit der Wasserpflanzen (horizontal gestrichelte Kennfläche) auf. Dies stellt einen weiteren Beweis dafür dar, daß dem Rohfasergehalt allein noch kein entscheidender Einfluß auf die Quellbarkeit zukommt. Ähnliches gilt für die Moose; sie wurden aus Gründen der Übersichtlichkeit nicht in das Diagramm aufgenommen, ihre Kennfläche deckt sich weitgehend mit der der „Feuchtpflanzen“ (punktierte Fläche). Ist auch deren Amplitude wesentlich geringer, so liegt doch die Hauptachse der Kennfläche horizontal. Erst bei den „Trockenpflanzen“ (Kennfläche ohne Flächensignatur) ändert sich das Bild erheblich; man kann an der Kennfläche deutlich zwei Abschnitte unterscheiden: bei höherer Quellbarkeit verläuft die Hauptachse der

Kennfläche wie bei den „Feuchtpflanzen“ nahezu horizontal, bei niedrigen Quellwerten dagegen steigt sie stark an, was auf einen nunmehr stärkeren hemmenden Einfluß des Rohfaseranteils auf die Quellbarkeit schließen läßt. Diese Abhängigkeit ist bei den Koniferen am deutlichsten ausgeprägt. Ihre Kennfläche besteht nur aus einem ungefähr in gleicher Neigung wie bei den „Trockenpflanzen“ verlaufenden ansteigenden Flächenstück.

Der Verlauf der Kennflächen könnte zunächst die Deutung nahelegen, daß die leichter löslichen Membranteile für die Quellbarkeit maßgeblich sind. Gegen diese Deutung spricht aber folgender kleine Versuch. Isolierte Mittelrippen der Blätter und rippenfreie Blattpartien von *Zea Mays* und *Aesculus Hippocastanum* stimmen trotz stark unterschiedlichem Rohfasergehalt in ihrer Quellbarkeit nahezu überein. Wären Komponenten außer der Rohfaser wesentlich an der Quellung beteiligt, so müßte sich unbedingt ein geringerer Quellwert der Mittelrippe ergeben. Man kann dieses Ergebnis wohl nur so erklären, daß ein höherer

Tabelle 6
Quellbarkeit und Gerüstsubstanzen

		Quellbarkeit %	Rohfaser %	Lignin + Kutin %
<i>Aesculus</i>	{ Spreite	33,3	18,4	3,2
<i>Hippocastanum</i>	{ Mittelrippe	33,1	28,6	5,9
<i>Zea Mays</i>	{ Spreite	30,7	17,0	8,1
	{ Mittelrippe	29,5	31,4	11,6

Rohfasergehalt wohl eine stärkere Membranquellbarkeit bedingt, die aber durch die relativ stärkere Zunahme des Ligningehaltes wieder kompensiert wird. Dies spiegelt sich auch im Vergleich der Mittelwerte der einzelnen Pflanzengruppen von Abb. 2 wieder. Wenn man die Quellungs- und die dazugehörigen Rohfaser- und Ligninwerte der einzelnen Pflanzengruppen auf der rechten Hälfte der Figur 2, also der Quellwerte über 32% (dem Mittelwert sämtlicher Punkte) mittelt, so decken sich die so erhaltenen Mittelwerte aller drei Gruppen weitgehend, nur der Ligningehalt nimmt von den Wasser- zu den „Trockenpflanzen“ zu (Tabelle 7). Ein quellungshemmender Einfluß des Lignins kommt in Abb. 2 in einer etwas tieferen Lage der Kennfläche der „Trockenpflanzen“ zum Ausdruck. Bei niedrigeren Quellwerten, also nach Mit-

Tabelle 7
Mittelwerte von Quellbarkeit und Anteil an Gerüstsubstanzen

Quellbarkeit Mittelwerte der	unter 32%			über 32%		
	Quellbarkeit	Rohfaser	Lignin + Kutin	Quellbarkeit	Rohfaser	Lignin + Kutin
Wasserpflanzen	24,7	10,1	1,8	36,9	11,2	1,9
„Feuchtpflanzen“	28,5	11,8	2,5	37,2	11,6	2,5
„Trockenpflanzen“	29,8	18,7	5,5	36,8	12,2	4,4

telung der Punkte der linken Hälfte des Diagramms (Quellungswerte unter 32%) ändert sich der Rohfaser- wie der Lignin + Kutin-Gehalt beim Übergang von den „Feuchtpflanzen“ zu den „Trockenpflanzen“ in etwa dem gleichen Ausmaß; dagegen steigt der Rohfasergehalt beim Übergang von den „Feuchtpflanzen“ zu den „Trockenpflanzen“ sprunghaft an, während die Quellbarkeit kaum mehr wesentlich zunimmt. Ähnlich wie in dem in Tabelle 6 wiedergegebenen Versuch wird auch hier eine quellungsfördernde Wirkung des Rohfaseranteils durch den Anstieg des Ligningehaltes auf mehr als das Doppelte weitgehend kompensiert. Somit erweist sich der Rohfaseranteil bzw. wahrscheinlich die Zellulose selbst als Quellkörper oder Träger quellbarer Stoffe. Bei hohen Rohfasergehalten (bei den „Trockenpflanzen“) verlieren dagegen die Gewebe das Vermögen, entsprechend hohe Quellwerte zu erreichen. Nach SONNTAG (1901) sind verholzte Zellwände weniger quellbar, was mit einer irreversiblen Aufquellung infolge Lignineinlagerung (FREY-WYSSLING) zusammenhängt. Die Quellungsabnahme haben wir in solchen Fällen nicht mit einer Abnahme quellbarer Stoffe, sondern mit einer Behinderung des Quellvorganges durch weniger quellbare Inkrusten zu erklären.

c) Salzwirkungen. Mit der Erfassung des Anteils von Rohfaser und Membraninkrusten können wir lediglich Quellungsänderungen im Bereich niedriger Quellbarkeit erklären. Die bei hohen Quellwerten sich nahezu vollkommen deckenden Kennflächen (rechte Hälfte der Fig. 2) bzw. die große Amplitude der Wasserpflanzen lassen erkennen, daß neben den Gerüstsubstanzen noch andere quellungsregulierende Faktoren wirksam sein müssen. Als wesentliches Moment erwies sich hiebei der Salzgehalt der Proben. Kocht man Blattpulver mit reichlich Wasser auf, so sinkt die Quellbarkeit des wieder getrockneten Pulvers z. B. von *Carpinus Betulus* von 22,9 (unbehandelt) auf 17,5%; bei *Tilia cordata* betragen die entsprechenden Werte 39,8 und 24,5%, die Quellbarkeit von *Acer platanoides* nimmt bei dieser Behandlung von 36,5 auf 24,9% ab. Diese Abnahme ist reversibel. Engt man den braungefärbten Extrakt soweit ein, daß die Flüssigkeitsmenge vom Pulver kapillar quantitativ aufgenommen wird, so gelangt beim nachherigen Trocknen der größte Teil der Extraktstoffe wieder in das Pulver zurück. Eine neuerliche Quellungsbestimmung an diesem so vorbehandelten Material zeigt eine deutliche Annäherung an den ursprünglichen Wert vor der Auslaugung (bei *Carpinus* Wiederanstieg auf 20,5%).

Als quellungsregulierende Agentien kommen demnach lediglich wasserlösliche Stoffe in Betracht. Es ist sehr unwahrscheinlich, daß quellbare Stoffe selbst extrahiert werden könnten. Pektine (insbesondere die wandständigen) gehen beim Kochen kaum in Lösung, Phosphatide werden schon wegen der in Blättern überaus geringen Menge nicht in Frage kommen. Gerbstoffe wirken erst in hohen Konzentrationen

auf die Quellung ein und erniedrigen sie. Dagegen ist ein deutlicher Anstieg der Quellbarkeit bei Zugabe von Salzen zum Blattpulver schon bei niedrigen Konzentrationen zu reproduzieren.

Mit Wasser extrahiertes Pflanzenpulver wurde über Nacht in n/4-Lösungen verschiedener Salze stehen gelassen; hierauf wurde die überschüssige Lösung abgesaugt und nach neuerlichem Trocknen die Quellbarkeit des Pulvers bestimmt. Durch die n/4-Lösungen wurde unter Berücksichtigung der Quellungskapazität des Pulvers den extrahierten Proben ungefähr ebensoviel Salz zugeführt, als in ihnen vor der Wasserextraktion vorhanden war.

Tabelle 8
Salzeinfluß auf die Quellbarkeit von Pflanzenpulver

Pflanze	extra- hiziert	+ KJ	+ KBr	+ KCl	+ NaCl	+ LiCl
<i>Carpinus Betulus</i>	23,7	41,7	45,8	24,3	61,8	70,0
<i>Tilia cordata</i>	24,5	33,5	38,3	24,3	41,3	56,7
<i>Acer platanoides</i>	24,9	40,1	41,0	29,3	57,3	64,0

Die Kationen wirken gemäß der Reihe $K < Na < Li$ quellungsfördernd, die Anionen nach der Reihe $Cl < Br$; J liefert etwas zu niedrige Werte. Es resultieren also im wesentlichen die gleichen Reihen, wie sie von den HOFMEISTER'schen Ionenreihen her bekannt sind. Die Ionenwirkung entspricht der auf elektronegative lyophile Gele.

Auf Grund dieses Versuches darf nun wohl angenommen werden, daß die große Quellungsamplitude, z. B. der Wasserpflanzen, durch Salzwirkungen zustandekommt. Es ist nun interessant, zu untersuchen, wie sich Pflanzen von stark verschiedener Quellbarkeit nach Wasserextraktion verhalten. In untenstehender Tabelle 9 sind einige derartige Fälle zusammengestellt.

Tabelle 9
Einfluß des Salzgehaltes auf die Quellbarkeit

Pflanze	unbehandelt	extrahiert	extrahiert und mit n/4 NaCl behandelt
Wasserpflanzen:			
<i>Ranunculus trichophyllus</i>	33,1	26,2	33,1
<i>Nitella</i> sp.	42,0	20,7	37,5
<i>Alisma Plantago-aquatica</i>	37,1	20,8	46,7
<i>Polygonum amphibium</i>	22,0	19,0	31,8
Moose:			
<i>Fegatella conica</i>	35,5	24,3	52,1
<i>Hylocomium splendens</i>	27,5	27,3	43,3
Holzgewächse:			
<i>Tilia cordata</i>	grün	30,4	28,6
	dürr	25,2	38,2
<i>Carpinus Betulus</i>	grün	27,3	37,0
	dürr	22,0	47,6

Ein Vergleich gibt die überraschende Tatsache, daß Pflanzen von ursprünglich stark unterschiedlicher Quellbarkeit nach der Extraktion ziemlich übereinstimmende Werte zeigen. Besonders deutlich ist dies bei den Wasserpflanzen zu beobachten, wenn wir zunächst von *Ranunculus trichophyllus* absehen. Nachträgliche Salzimprägnation läßt die Quellbarkeit wieder ansteigen, z. T. sogar weit über den Anfangswert hinaus. Bemerkenswert ist, daß Kalkinkrustationen die Quellbarkeit nicht wesentlich beeinflussen. Eine stark mit Kalk inkrustierte Probe von *Potamogeton coloratus* erniedrigte die Quellbarkeit nach der Wasserextraktion von 30,4 auf 23,7; nachfolgende Behandlung mit 0,5%iger Salzsäure ergab nur mehr eine geringfügige weitere Abnahme auf 22,6%. Bei *Lemna minor* erfolgte überhaupt keine Abnahme der Quellbarkeit nach Salzsäurebehandlung.

Auch an Moosen läßt sich eine ähnliche Wirkung der Salze auf die Quellbarkeit reproduzieren. Das Ausbleiben des Auswaschungseffekts bei *Hylocomium splendens* dürfen wir wohl damit erklären, daß die Pflanzen im tropffeuchten Zustand gesammelt worden waren, sodaß die Auswaschung bereits in vivo stattgefunden hat und eine nachträgliche Extraktion ohne weiteren Erfolg bleiben mußte; der massigere Thallus des Lebermooses *Fegatella conica* ist dagegen vor Auswaschung besser geschützt. Analog hiezu wird durch die feine Zerschlitzung der Blätter bei *Ranunculus trichophyllus* eine wesentlich stärkere Auswaschung von Salzen vor sich gehen können, als dies bei den kompakteren Blättern der übrigen angeführten Wasserpflanzen der Fall ist, sodaß auch hier die nachträgliche Extraktion nur geringen Erfolg haben kann.

Wie bei der Besprechung des Jahresganges bereits betont, ist die Quellbarkeit der dünnen Blätter wesentlich niedriger als die der grünen. Auch diese Unterschiede gleichen sich nach Extraktion der Blätter nahezu vollkommen aus, wie Tabelle 9 zeigt. Der nur geringe Anfangswert der dünnen Blätter hängt offenbar mit einer vorausgegangenen Auswaschung durch Regen usw. zusammen; die nachfolgende Salzimprägnierung führt aber auch bei den Laubblättern zu einer starken Erhöhung der Quellwerte.

Z u s a m m e n f a s s u n g

1. Aufgabe der vorliegenden Arbeit ist es, die Quellfähigkeit pflanzlicher Zellwände an einem größeren Pflanzenmaterial von verschiedensten Standorten festzustellen und ihre Veränderungen mit inneren und äußeren Faktoren in Zusammenhang zu bringen.

2. Als Maß der Quellfähigkeit wird die Wasseraufnahme der bei 105° getrockneten Blätter, bzw. deren Pulver nach fünftägigem Aufenthalt in der feuchten Kammer über 8,75% NaCl (= 95% rel. F.) und Zimmertemperatur herangezogen.

3. Die Blätter sommergrüner Laubbäume zeigen ein erstes Quellungsmaximum während oder knapp nach dem Laubausbruch; die Quellbarkeit nimmt in der Folge mehrweniger gleichmäßig ab und steigt während des Vergilbens zu einem zweiten Maximum an. Mit dem Dürrenwerden nimmt sie endgültig ab. Überwinterete Blätter von Hartlaubgewächsen und Koniferen sind weniger quellbar als die diesjährigen.

4. Blätter von Pflanzen optimaler Standorte sind stärker quellbar.

5. Die Quellbarkeit wird zum weitaus überwiegenden Maße von den Membranen bestimmt, eine plasmatische Komponente tritt nicht merklich in Erscheinung.

6. Zusammenhänge zwischen dem Rohfaser-, bzw. dem Lignin + Cutin-Anteil und den Quellungsänderungen lassen sich bei der Einzelpflanze, z. B. beim jährlichen Gang, nicht nachweisen. Solche prägen sich erst bei statistischer Verarbeitung eines größeren Pflanzenmaterials verschiedenster ökologischer Gruppen aus. Eine entscheidende Rolle kommt hierbei offenbar dem Lignin zu, das die Quellbarkeit der Zellulose stark herabsetzt.

7. Die bei gleichem Rohfasergehalt außerordentlich stark streuenden Quellungswerte der Wasserpflanzen, der Moose und z. T. auch der Pflanzen sehr feuchter Standorte sind durch verschiedenen Salzgehalt bestimmt. Ionen beeinflussen die Quellbarkeit des Pflanzenpulvers wie ein negativ geladenes Kolloid. Stark differierende Quellungswerte können durch Auslaugen des Pulvers mit Wasser zur Deckung gebracht werden.

Schriftenverzeichnis

- FREY-WYSSLING A. 1935. Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate. Protoplasma-Monogr. 15. Berlin.
- HÄRTEL O. 1940 a. Physiologische Studien an Hymenophyllaceen. I. Zellphysiologische Untersuchungen. Protoplasma 34; 117.
- 1940 b. Desgl. II. Wasserhaushalt und Resistenz. Ebenda 34; 489.
- 1943. Quellungsstudien an Pflanzen verschiedener Höhenstufen. Ebenda 37; 350.
- HOFMANN K. 1936. Experimentell-ökologische Untersuchungen an Pflanzen auf dem Frauenstein bei Mödling mit besonderer Berücksichtigung der Transpiration. Beih. bot. Cbl. A, 55; 212.
- KATZ J. R. 1917/18. Die Gesetze der Quellung. I. Quellung in Wasser ohne Komplikationen. Kolloidchem. Beih. 9; 1.
- KLEIN G. 1931. Handbuch der Pflanzenanalyse. Berlin.
- KOLUMBE E. 1927. Untersuchungen über die Wasserdampfaufnahme der Flechten. Planta 3; 734.
- MAYER A. und PLANTEFOL L. 1925. Hydratation et respiration chez les mousses. Ann. physiol. et physico-chimie biol. 1; 239.
- MAGDEFRAU K. 1931. Untersuchungen über die Wasserdampfaufnahme der Pflanzen. Z. Bot. 24; 417.

- PRINGSHEIM E. G. 1923. Über die Transpiration bei *Fucus*. Jb. wiss. Bot. 62; 244.
- 1931. Die Bedeutung der Zellwände für den Wasserhaushalt der Pflanzen. Naturwiss. 19; 697.
- RENNER O. 1933. Zur Kenntnis des Wasserhaushaltes javanischer Klein-epiphyten. Planta 18; 215.
- ROMOSE V. 1940. Ökologische Untersuchungen über *Homalothecium sericeum*, seine Wachstumsperioden und seine Stoffproduktion. Kopenhagen.
- SONNTAG P. 1901. Verholzung und mechanische Eigenschaft der Zellwände. Ber. dtsh. bot. Ges. 19: 138.
- STOCKER O. 1927. Physiologische und ökologische Untersuchungen an Laub- und Strauchflechten. Flora 121; 334.
- STOCKER O. und HOLDHEIDE W. 1938. Die Assimilation Helgoländer Gezeitenalgen während der Ebbezeit. Z. Bot. 32; 1.
- STRUGGER S. 1939. Die luminiszenzmikroskopische Analyse des Transpirationsstromes im Parenchym. III. Untersuchungen an *Helvina Soleirolii* REQ. Biol. Zbl. 59; 409.
- 1943. Der aufsteigende Saftstrom in der Pflanze. II. Die Analyse der extrafaszikulären Komponente des Saftstroms. Naturwiss. 31; 181.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1951

Band/Volume: [3_1_2](#)

Autor(en)/Author(s): Härtel Hildegard

Artikel/Article: [Über die Quellbarkeit pflanzlicher Membranen. 69-83](#)