

KARL HÖFLER zum siebzigsten Geburtstag

Von Bruno Huber, München.

Vortrag anlässlich der Geburtstagsfeier im Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien, am 11. Mai 1963.

Wenn mir die Ehre zuteil wird, das Lebenswerk des Jubilars zu würdigen, dann möchte ich — gewissermaßen als Legitimation — mit unserer ersten Begegnung vor etwa vierzig Jahren beginnen:

1920—25 war ich PORSCHs Assistent an der Hochschule für Bodenkultur in Wien und vollendete nebenbei meine in Innsbruck begonnene Dissertation bei MOLISCH. Seine Assistenten waren damals Gustav KLEIN, LIMBERGER, KISSER und Demonstrator BRUNSWIK. Nach MOLISCHs Rückkehr aus Japan tauchte — von den Nachwirkungen einer schweren Grippe genesen — HÖFLER auf und berichtete in MOLISCHs Kolloquium, das dieser „Fortschritte der Botanik“ nannte, über seine plasmometrischen Untersuchungen. Ich war tief beeindruckt. Ich hatte die fünf Wiener Jahre im ganzen gut genutzt, war im Pflanzenphysiologischen Institut ebenso zuhause wie im Botanischen und der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft, hatte u. a. von VIERHAPPER und DU RIETZ die neuen Aufnahmeverfahren der Pflanzensoziologie gelernt und einen kurzen pollenanalytischen Lehrgang RUDOLPHs mitgemacht. Aber hier gab es nun offenbar noch etwas zu lernen, was für meine Wasserhaushalt-Studien wichtig werden konnte. Ich bat daher HÖFLER, ob er mir vor meiner Übersiedlung nach Greifswald noch ein Privatissimum über seine Arbeitsmethoden gewähren würde; er lud mich daraufhin für den Sommer 1925 in die Ramsau ein.

Es mag sein, daß meine Erinnerung nach so langer Zeit manches perspektivisch verkürzt, glaube aber, daß HÖFLER dort schon am ersten Abend von seiner Absicht sprach, statt wie bisher die Permeabilität gegenüber gelösten Stoffen aus dem Plasmolyse-Rückgang zu messen, nun einmal umgekehrt aus der Geschwindigkeit des Plasmolyse-Eintritts die Wasserpermeabilität zu berechnen. Als er meine Begeisterung für diese Idee sah, trug er mir schon am nächsten Tag eine gemeinsame Bearbeitung des Themas an. In den folgenden fünf Jahren trafen wir uns in Wien und Freiburg, Ramsau und meinem Südtiroler Sommersitz Gufidaun, 1928 in Bonn, 1929 in Neapel und 1930 in Cambridge, um unsere Versuchsprogramme und Ergebnisse auf einander abzustimmen. Das Ergebnis ist die 200 Seiten starke Veröffentlichung über „Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas“ (Jahrb. wiss. Bot. 1930).

Wir hatten uns immer wieder gefragt, ob denn wirklich der Widerstand des Cytoplasmas für den Wasseraustritt begrenzend ist, wenn sich die Erreichung des plasmolytischen Gleichgewichtes vielfach über eine halbe Stunde und mehr hinauszögert, oder ob dafür nicht andere Widerstände,

etwa des Gewebeverbandes, besonders der Zellwände, verantwortlich sind. Unter den mancherlei Belegen, daß wir mit der Geschwindigkeit des Plasmolyse-Eintritts — und ähnlich des Plasmolyse-Rückgangs — wirklich die Wasserpermeabilität messen, kann hier nur ein besonders überzeugender erwähnt werden: Bei einer großzelligen Spirogyra (majuscula) zieht sich der Plasmolyse-Eintritt in Kalium-Chlorid-Lösung über eine halbe Stunde hin; plasmolysiert man aber mit Kalium-Jodid, so werden die äußeren Plasmaschichten, Plasmalemma und Mesoplasma, abgetötet und der überlebende Tonoplast kommt in weniger als einer Minute mit der Außenlösung ins osmotische Gleichgewicht. Das beweist zugleich, daß Permeationswiderstände nicht nur — wie oft angenommen — in den Hautschichten, sondern im gesamten Plasma liegen können. Erstaunlicherweise ist gegenüber unserer Beweisführung überhaupt keine Kritik laut, sondern nur bedauert worden, daß wir in der Auswertung unserer Befunde allzu zurückhaltend waren und nur für einen besonders günstigen Fall, die haarförmig zerteilten Wasserblätter des Schwimmpfarns *Salvinia*, die Permeabilitätswerte auf die Einheit von Oberfläche und Schichtdicke reduziert hatten. Das Ergebnis dieser Umrechnung war bemerkenswert: Während durch ein meterlanges Stück Laubholz unter dem Druck einer Atmosphäre axial stündlich eine Wassersäule von einem Meter Länge filtrierte, läßt das knapp ein tausendstel Millimeter dicke Cytoplasma von *Salvinia* unter den gleichen Bedingungen nur ein dreißigstel Millimeter passieren; das bedeutet einen Filtrationswiderstand, wie er erst von Poren der Größenordnung eines millionstel Millimeters zu erwarten ist. Damit wird die ursprüngliche Konzeption der Semipermeabilität, nämlich Undurchlässigkeit gegenüber dem Gelösten, freie Durchlässigkeit gegenüber dem Lösungsmittel Wasser von beiden Seiten her eingeschränkt: für die gelösten Stoffe je nach Molekülgröße und Lipoidlöslichkeit Durchlässigkeiten von stündlich einigen Promille bis Prozent, aber auch für Wasser keineswegs volle Bewegungsfreiheit, sondern ein Widerstand, der sich in manchen Fällen nur um eine Zehner-Potenz von der Harnstoffpermeabilität unterscheidet. Die Annahme dieser neuen, quantitativ verfeinerten Vorstellungen wurde der Fachwelt dadurch erleichtert, daß gleichzeitig und unabhängig LUCKÉ und McCUTCHEON an Seeigeleiern ganz ähnliche Werte für die Wasserpermeabilität bestimmten. Übersehen wir aber nicht, wie viel genauer sich die Längenänderungen an plasmolysierten Protoplasten messen lassen als die Durchmesseränderungen von Kugeln!

So aufschlußreich diese Untersuchungen der Wasserpermeabilität waren, für unseren Jubilar waren sie nur ein Baustein in einem viel größeren Gebäude, der Bestimmung sogenannter „Permeabilitätsreihen“ für möglichst viele verschiedene Stoffe und Objekte. Durch fast zwei Jahrzehnte stand diese Fragestellung im Vordergrund des Interesses und beschäftigte nicht nur HÖFLER und seine Schule, sondern Zellforscher aller Nationen. Auch dafür müssen zwei Beispiele genügen.

An die Wasserpermeabilität anknüpfend, wurde im Wiener Institut von ZEHETNER und neuerdings WERTH die Durchlässigkeit gegenüber Methylalkohol geprüft. Die Methode ist von bestrickender Einfachheit: Man plasmolysiert zunächst mit einer wässrigen Lösung, beispielsweise von Traubenzucker. Daneben hat man eine genau gleiche

Menge Traubenzucker in einem Meßkolben eingewogen, löst aber nicht in reinem Wasser, sondern setzt dem Lösungsmittel etwa ein Zehntel Methylalkohol zu. Übertragen wir nun die in der wässerigen Lösung vorplasmolytierten Objekte in die alkoholische Mischlösung, dann ändert sich am Zuckergleichgewicht gar nichts; nur das Wasser in den Protoplasten muß gegen eine der Außenkonzentration entsprechende Menge Alkohol ausgetauscht werden. Ist nun die Durchlässigkeit gegenüber Wasser größer als die für Alkohol, so wird ersteres vorseilen und sich der Protoplast vorübergehend verkleinern — wir sprechen dann von „Kontraktionstyp“ —, ist dagegen die Durchlässigkeit für Alkohol größer, so dringt dieser ein, ehe die entsprechende Wassermenge herauskommt und die Protoplasten dehnen sich aus („Expansionstyp“). Beide Typen kommen vor und können u. U. ineinander übergeführt werden.

HÖFLER interessiert nun besonders ein solcher Platzwechsel innerhalb der Permeabilitätsreihen. Schon 1921 hatte er mit STIEGLER als erstes Beispiel einen Fall rapider Harnstoffdurchlässigkeit in der roten Stengel-Epidermis von *Gentiana sturmiana* entdeckt und beschrieben. Während für gewöhnlich Harnstoff und Glycerin etwa gleich schnell eindringen, geht hier die Plasmolyse in der Harnstofflösung etwa zehnmal schneller zurück, was auf ungewöhnlich hohe Harnstoffdurchlässigkeit deutet. Daraus ergibt sich der wichtige, in aller Welt bestätigte Befund: *Es gibt nicht nur eine, allgemein gültige Permeabilitätsreihe, sondern mit Objekt und Bedingungen wechselnde Permeabilitätsreihen.*

In der theoretischen Deutung dieses Befundes ist es zu einer jahrelangen, heftigen Kontroverse zwischen der Wiener und der Leipziger Schule RUHLANDS gekommen, als deren Anwalt BOGEN (heute Braunschweig) immer mehr in den Vordergrund trat. Z. T. handelt es sich dabei m. E. um Mißverständnisse: Als Sohn unseres Wiener Ordinarius für Pädagogik philosophisch geschult, hatte Karl HÖFLER im Sinne der klassischen Philosophie dem allgemein gültigen „Generale“ das Besondere als „spezifisch“ gegenübergestellt und daher von spezifischen Permeabilitätsreihen gesprochen. Nun ist aber der Biologe seit LINNÉ gewohnt, dieses Begriffspaar in viel engerem Sinne für Gattung (genus) und Art (species) zu verwenden, und so konnte das Mißverständnis entstehen, HÖFLER halte die verschiedenen Permeabilitätsreihen für Artmerkmale. Wie wenig das gemeint war, geht schon daraus hervor, daß HÖFLER und STIEGLER bereits 1920 beim *Gentiana*-Fall darauf hingewiesen hatten, daß die hohe Harnstoffpermeabilität nur für die Epidermis gilt, während das Hypoderm dem Normalfall folgt.

Dem Kern der Kontroverse näher kommen wir, wenn wir einräumen, daß es HÖFLER besonders, aber keineswegs ausschließlich, um die Erfassung erblicher Unterschiede geht, während die Gegenseite die experimentelle Modifizierbarkeit in den Vordergrund stellt. Wir befinden uns also im unerschöpflich spannungsreichen Problemkreis nach dem Anteil von Erbgut und Umwelt, menschlich gesprochen: von Anlage und Erziehung. Dieser Problematik werden wir heute nicht mehr mit einem unverbindlichen Indifferentismus gerecht, jedes Lebewesen sei ein Produkt aus Anlage und Umwelteinflüssen. Es gilt heute vielmehr für jeden Einzelfall, also auch unsere

Permeabilitätsreihen, die Anteile beider Faktoren quantitativ abzugrenzen. Bei diesem Tauziehen hat die Ruhland-Schule in der experimentellen Modifizierbarkeit einige Erfolge errungen, welche von der Wiener Schule nachgeprüft und in wichtigen Punkten bestätigt wurden. Uns Zuschauern erscheint aber diese Modifikationsbreite doch sehr bescheiden gegenüber dem erblich Festgelegten: Kein Experiment kann aus einer Rose ein Veilchen machen; das gilt auch vom Plasma!

In dieser Phase der Permeabilitätsforschung hatte sich HÖFLERS 1918 beschriebene plasmometrische Methode glänzend bewährt und wurde auch von seinen Gegnern zunehmend angewandt, obwohl die Befunde auch der Nachprüfung mit anderen nicht plasmolytischen Verfahren, zuletzt der Isotopentechnik, standhielten. Dafür hörte man nun da und dort den Vorwurf methodischer Einseitigkeit. In diesem Vorwurf steckt insofern ein Körnchen Wahrheit, als HÖFLER als echter Klassiker zeitlebens dem gigantischen Problem der Protoplasmatik, der Erforschung der lebenden Substanz, verhaftet blieb, ähnlich wie unser großer Landsmann Karl von FRISCH der Bienenforschung. Wenn wir von der später noch zu erwähnenden Freilandforschung (der experimentellen Ökologie) absehen, ist unter HÖFLERS Leitung m. W. aus dem Institut keine Arbeit zur Makrophysiologie der höheren Pflanze, ihrem Stoff- und Formwechsel hervorgegangen. Es ist aber in unserem Zeitalter unausweichlicher Spezialisierung allzu billig, aufzuzählen, was ein Mensch nicht gemacht hat, maßgebend kann allein das Gewicht der positiven Leistungen sein.

Zu diesem Punkt ist zu sagen, daß Höfler im Rahmen der Protoplasmaforschung nicht nur selbst neue Methoden erdacht, sondern solche auch bereitwillig aufgegriffen hat, um sein Problem von neuen Seiten anzu packen: Schon in den Zwanziger Jahren bediente er sich des Mikromanipulators, der chirurgischen Eingriffe in einzelnen Zellen. Welch ein Erlebnis, wenn man aus der Oberfläche eines Protoplasten Fäden ausziehen und ihre Elastizität prüfen oder getrennte Protoplasten zur Vereinigung bringen konnte. Die weitere Bearbeitung dieses Gebietes überließ er seinem Mitarbeiter HOFMEISTER.

Als dann in den Dreißiger Jahren Freund STRUGGER, ein aus Friedl WEBERS Grazer Schule hervorgegangener Kärntner die Vitalfärbung besonders mit fluoreszierenden Farbstoffen (Fluorochromen) zur Meisterschaft entwickelte und HEIKERTINGER in den optischen Werken REICHERT die dafür erforderlichen Einrichtungen schuf, griff auch HÖFLER diese neuen Möglichkeiten freudig auf. Im Dienste vergleichender Protoplasmatik fesselten ihn besonders objektweise Unterschiede. Er entdeckte, daß manche Zellsäfte Vitalfarbstoffe begierig speichern, andere nicht. Er nannte erstere kurz „volle“, richtiger speicherfähige, letztere „leere“ (nicht speichernde) Zellsäfte. Im Vorjahr hat VOGEL in Mainz mit diesem Kriterium die Produktionsstätten der Blütendüfte zellphysiologisch lokalisieren können.

In jüngster Zeit gilt HÖFLERS wache Anteilnahme der ungeahnten Steigerung der optischen Auflösung durch das Elektronenmikroskop. Zwar hat die bedauerliche finanzielle Enge in der Ausstattung der österreichischen Hochschulen dem Pflanzenphysiologischen Institut noch kein

eigenes Elektronenmikroskop beschert — zu seiner Wartung gehört ja auch ein physikalisch geschultes Personal —. Dafür verfolgt er nicht nur neidlos, sondern mit vaterländischem Stolz, wie die Brüder SITTE in Innsbruck mit bescheidensten Mitteln ein leistungsfähiges elektronenoptisches Laboratorium schufen, das auch die Aufmerksamkeit des Auslandes erregte und zur Berufung der beiden nach Heidelberg führte. Unser Jubilar selbst besuchte im Anschluß an den Internationalen Botanischen Kongreß in Kanada das Mekka der biologischen Elektronenmikroskopie, das Rockefeller Institute in New York und schrieb über das dort Gesehene ein terminologisch wegweisendes Sammelreferat.

Auf die von HÖFLER inaugurierte, heute besonders von BIEBL gepflegte Resistenzforschung kann trotz ihrer hohen Aktualität — heuer findet über dieses Gebiet ein Internationales Symposium in Leningrad statt — wegen der Kürze der Zeit nur hingewiesen werden.

Erweist sich somit der Vorwurf methodischer Einseitigkeit als unbegründet, so dürfte HÖFLERS Vielseitigkeit in der Wahl der Objekte unter den heutigen Physiologen einzig dastehen. Hier kommt der wohl in jedem Mann steckende Wunsch nach romantischer Mannigfaltigkeit voll zum Durchbruch. Gewiß wurden auch hier anfangs plasmometrisch besonders günstige Objekte wie die roten Stengelhypodermiszellen des Maiblümchens *Majanthemum bifolium* bevorzugt. Aber schon längst nimmt HÖFLER seine Versuchsobjekte souverän aus allen Gruppen des Pflanzenreiches: In der Resistenzforschung bevorzugt er die in der Wahl ihrer Standorte von Bächen und Wasserfällen bis zu pannonischen Trockenrasen so mannigfachen Moose; den Pilzen und Mooralgen hat er auch soziologische Studien gewidmet; für die vergleichende Protoplasmatik liefern Rotalgen und Kieselalgen (Diatomeen) von der Norm weit abweichende Typen. Wo auf Exkursionen oder bei Stationsaufenthalten eine besonders seltene Pflanze gefunden wird, lockt es HÖFLER fast immer zu prüfen, ob sie nicht auch zellphysiologische Besonderheiten zeigt.

Zum Kapitel Vielseitigkeit gehört auch ein kurzer Blick auf die Gebietsabgrenzung gegenüber GEITLERS Lehrstuhl für systematische Botanik. Dazu möchte ich zunächst vor allem unsere jungen Kommilitonen darauf hinweisen, wie entscheidend es zu Wiens botanischer Weltgeltung beigetragen hat, daß hier schon seit hundert Jahren die Botanik in anregender Polarität von zwei Lehrstuhlinhabern vertreten wird: WIESNER und KERNER, MOLISCH und WETTSTEIN, FABER und KNOLL, HÖFLER und GEITLER. Dabei verlangte es früher einmal der Corpsgeist, daß man auf die eine Fahne schwur, die andere bekämpfte. Solcher Wettstreit hatte einst seine Berechtigung; heute gehört er wohl endgültig der Vergangenheit an, denn alle naturwissenschaftlichen Arbeitsgebiete haben sich so ausgeweitet, daß eher die Kräfte fehlen, alles Wünschenswerte zu bearbeiten, als daß es zu Reibungen kommt. Es ist aber für die persönlichen Neigungen der gegenwärtigen Lehrstuhlinhaber bezeichnend, daß HÖFLER die experimentelle Freilandforschung einschließlich Pflanzensoziologie unter seine Obhut genommen hat, während GEITLER in der Zellkernforschung, also streng genommen, einem Teilgebiet der Pflanzenanatomie,

besonders als Entdecker der Endopolyploidie und ihrer weiten Verbreitung bei der histologischen Spezialisierung bahnbrechend ist. Ich muß dabei an die ständige Mahnung meines einstigen Chefs PORSCH denken: „Überschreiten Sie ruhig die Lehrkanzelgrenzen, denn die Natur kennt keine solchen!“

Alles in allem hat HÖFLER mit vielseitiger Methodik und beharrlichem Fleiß an zahlreichen Objekten einen ungeheuren Schatz neuer Beobachtungen zusammengetragen. Es ist aber für HÖFLERS Art bezeichnend, daß er dabei nicht stehen bleibt, sondern immer wieder um die Synthese, die kritische begriffliche Verarbeitung des Beobachteten ringt. In dieser Hinsicht ist er am weitesten über das Vorbild seines geliebten Lehrers MOLISCH hinausgewachsen, der zeitlebens der Theorie mißtrauisch gegenüberstand. Bei HÖFLER aber entfaltet sich das philosophische Erbe seines Vaters.

Seine logischen Fähigkeiten traten schon 1920 in seinem „Schema über die osmotischen Zustandsgrößen der Pflanzenzelle“ zutage, das in fast alle botanischen Lehrbücher Eingang fand. Später hat er besonders die Tagungen der Deutschen Botanischen Gesellschaft immer wieder zu solchen programmatischen Überblicken benützt, Ich nenne nur die Vorträge über „Vergleichende Protoplasmatik“ (1932) und zum Hautschichtenproblem (1953 und 1961). Auch wo seine prägnanten Formulierungen zu Widerspruch reizten, ging von ihnen jedesmal ein starker Ansporn für die Forschung aus, gemäß dem Satze von Epiktet: *Ταράσσει οὐ τὰ πράγματα ἀλλὰ τὰ περὶ τῶν πραγμάτων δόγματα.*

Meinungsverschiedenheiten bestehen meist weniger über die Tatsachen als ihre Auslegung.

Nach solchen Vorarbeiten war HÖFLER berufen, sich auch an Gesamtdarstellungen seines Arbeitsgebietes zu versuchen. Seiner Neigung nach zweifellos in erster Linie Experimentator, hat er sich dazu nicht gedrängt, aber schließlich der auf ihn zukommenden Aufgabe nie entzogen: Nach drei Neuauflagen von MOLISCHS trefflicher kleiner „Pflanzenanatomie“, die er in Richtung Zellphysiologie erweiterte, übernahm er nach KÜSTERS Tod die dritte Auflage seiner „Pflanzenzelle“, unseres einschlägigen Standardwerkes. Galt es hier, das notwendige Neue in einen übernommenen Rahmen taktvoll einzubauen, so stellt die Darstellung „Protoplasma und Zelle“ von BANCHER und HÖFLER (Wien 1959) in seiner knappen Klarheit ein souveränes Werk aus einem Guß dar. Im Generalstab unseres Faches wirkt HÖFLER schließlich auch als Mitherausgeber der internationalen Zeitschrift „Protoplasma“, zu der ihn der Gründer Friedl WEBER-Graz, noch bei Lebzeiten herangezogen hatte und der nach dessen Tod HÖFLERS besondere Fürsorge gilt.

Zum Schluß noch ein paar Worte über HÖFLERS internationale Kontakte, die das Bild seiner romantischen Vielseitigkeit abrunden: Der Erfahrungsaustausch mit den engeren Fachgenossen, der Familie der Protoplasmatiker in aller Welt, ist ihm innerstes Bedürfnis; er hat ihn auf internationalen Kongressen, in persönlichen Begegnungen und gemeinsamen Veröffentlichungen schon zu einer Zeit gepflegt, wo das weniger selbstverständ-

lich war als heute. Er bedient sich bei solchen Gelegenheiten nicht nur der deutschen und englischen Sprache; es liegen von ihm auch Veröffentlichungen in den Publikationen der Zoologischen Station Neapel, den Comptes Rendues der Academie des Sciences Paris und — last no least — eine griechische Veröffentlichung vor, aus der ich gelernt habe, daß Wasserpermeabilität griechisch διαπερατότης πρὸς τὸ ὕδωρ heißt.

Ich habe versucht, unseren Jubilar nicht schönfärberisch, sondern als profilierte Persönlichkeit mit Licht und Schatten darzustellen. Wir brauchen ja nur seinen fälischen Schädel betrachten, um zu wissen, daß hier ein eigenwilliger Mann seinen Weg geht. Dazu gehört noch etwas: Wir wären schlechte Biologen, wenn wir die Gesetze der Reifung und Alterung leugnen würden; aber wenn ich die vierzig Jahre zurückdenke, so muß ich sagen, daß Freund HÖFLER in erstaunlichem Maße der gleiche geblieben ist. Selbst seine treue Gattin hat nicht versucht, seinen etwas eigenartigen Lebensrhythmus zu ändern, sondern sich damit begnügt, ihm bestmögliche Arbeitsbedingungen zu schaffen und Unnötiges von ihm fernzuhalten. Mir will scheinen, daß sich seine zähe, aber bedächtige Art weniger abnützt, als die hektischer Manager. Er hat nie aufgehört, sich selbst ans Mikroskop zu setzen, und diese ständige Verbindung mit den Quellen, nicht zuletzt auch die Zurückgezogenheit in der Ramsau und neuerdings dem DOERNHOEFFERschen Ahnensitz in Bayreuth sind seine Jungbrunnen. Darum dürfen wir erwarten, daß er uns auch im nahenden Ruhestand weiterhin mit reifen Früchten seiner Beobachtungsgabe erfreuen wird. In diesem Sinne begleiten ihn unsere besten Wünsche ins neue Jahrzehnt!