

9. A. Tröndle: Permeabilitätsänderung und osmotischer Druck in den assimilierenden Zellen des Laubblattes.

(Vorläufige Mitteilung.)

(Eingegangen am 16. Februar 1909.)

Veranlassung zur folgenden Mitteilung gab die vorläufige Mitteilung LEPESCHKINS¹⁾, die soeben in diesen Berichten erschienen ist und worin der Verfasser angibt, daß die Permeabilität der Plasmahäute in den Zellen der Gelenkpolster unter dem Einfluß des Lichtes sich ändert, im Hellen 1,2—1,5 mal so groß ist als im Dunkeln.

An einem anderen Objekte, dessen Untersuchung mich seit einiger Zeit beschäftigt, bin ich zu einem analogen Resultat gekommen. In den assimilierenden Zellen des Laubblattes verursacht nämlich eine Erhöhung der Belichtung eine Zunahme der Plasma-permeabilität, während eine Lichtabnahme entgegengesetzt wirkt.

Als Versuchsobjekte benutzte ich die Blätter von *Tilia cordata* und von *Buxus sempervirens rotundif.*, wobei bei der Linde Palisaden- und Schwammparenchymzellen, bei *Buxus* nur die Palisadenzellen in den Kreis der Untersuchung gezogen wurden.

Diese Zellen erwiesen sich in starkem Maße permeabel für Kochsalz, für Rohrzucker hingegen unpermeabel, oder doch nur in geringem Grade permeabel. Ein Beispiel möge dies erläutern.

Schnitte aus einem am 8. August 1908 morgens frisch gepflückten Blatt der Linde wurden 9²⁵ vormittags in NaCl 1 Mol gebracht und eine bestimmte Stelle des Präparates unter Mikroskop eingestellt. Während der ganzen Dauer der Beobachtung wurde fortwährend frische Kochsalzlösung gleicher Konzentration durch das Präparat gesaugt. 9³⁰ vormittags: Plasmolyse deutlich sichtbar, 9⁴⁰: Plasmolyse stärker, Palisadenzellen um schätzungsweise $\frac{1}{7}$ — $\frac{1}{6}$ verkürzt, 10¹⁵: in einer Parenchymzelle Plasmolyse völlig zurück, 10⁴⁰: in einer Palisaden- und in einer Parenchymzelle Plasmolyse zurück, 11⁰⁰: in den meisten der beobachteten Zellen Plasmolyse ganz, in den anderen fast ganz zurück. 11³⁰ vorm.:

1) LEPESCHKIN, W. W., Zur Kenntnis d. Mechanismus d. Variationsbewegungen. Ber. d. D. Bot. Ges. XXVla. S. 724. Heft 10 (ausgegeben 28. Januar 1909).

die Plasmolyse ist, von vereinzelt Ausnahmen abgesehen, im ganzen Schnitt völlig zurückgegangen.

Gleichzeitig mit diesem Versuch wurde ein zweiter angesetzt, in dem Schnitte von der gleichen Stelle desselben Blattes in eine Rohrzuckerlösung von der Konzentration 1,2 Mol¹⁾ kamen. Beginn 9²⁵ vorm. 9³⁰: eben sichtbares Abheben der Protoplasten, 9⁴⁰: Plasmolyse hat etwas zugenommen, ist aber immer noch sehr schwach, 10⁰⁰: Plasmolyse stärker, 10³⁰: Plasmolyse hat etwas zugenommen, 10⁴⁵: die Plasmolyse ist etwa so stark, wie in NaCl 1 Mol um 9⁴⁰. 11⁰⁰, 11³⁰, 12¹⁰: Plasmolyse unverändert.

Eine Anzahl in ähnlicher Weise angestellter Parallelversuche ergab das gleiche Resultat: In der Zeit, wo die Plasmolyse in NaCl schon ganz zurück war, war eine annähernd gleich starke Plasmolyse in Rohrzucker immer noch unverändert. Schwache Plasmolyse in Rohrzucker war nach 3—4 Stunden noch unverändert und hatte erst nach 17—20 Stunden etwas abgenommen, während schätzungsweise gleichstarke Plasmolyse in NaCl in 1½—3 Stunden völlig ausgeglichen war. Diese Versuche waren anfangs August ausgeführt worden.

*Buxus sempervirens rotundif.*²⁾ gab Ende Oktober und Anfang November 1908 analoge Resultate. Schwache Plasmolyse in NaCl ging im Mittel nach 1½ Stunden ganz zurück, während ähnliche Plasmolyse in Rohrzucker nach 4 Stunden noch unverändert war. Zu gleicher Zeit an Schnitten von der gleichen Stelle desselben Blattes vorgenommene Plasmolyse mit dem permeierenden Kochsalz und dem nicht permeierenden Rohrzucker gibt uns ein Mittel, die Größe der Permeabilität zu bestimmen.

Wir gehen dabei von folgenden Überlegungen aus³⁾. Legen wir einen Schnitt, in dessen Zellen der osmotische Druck P herrscht, in eine Kochsalzlösung, deren osmotischer Druck ebenfalls P ist, so tritt keine Plasmolyse ein, denn während der Versuchszeit dringt eine gewisse Menge NaCl in die Zellen ein, wodurch ein Teil des Außendruckes annulliert wird. Durch Ausprobieren finden wir eine osmotisch höherwertige NaCl-Lösung, in der eben Plasmolyse eintritt. Ihr Druck sei P'. Diese Lösung hält, da sie eben Plasmolyse bewirkt, dem Zelldruck P das Gleichgewicht, sie übt also nur den Druck P aus, trotzdem sie theoretisch den höheren Druck

1) Diese Konzentration wurde gewählt, weil darin annähernd gleich starke Plasmolyse eintrat wie in 1 Mol NaCl.

2) Die Blätter stammten von einem im Freien stehenden großen Strauch.

3) Man vergleiche hierzu die theoretischen Ausführungen bei LEPESCHKIN, Ber. d. D. Bot. Ges. XXVIa. S. 204 u. 205.

P' erzeugen müßte. Sie hat also gewissermaßen einen Druckverlust $P' - P$ erlitten.

Mit diesem Druckverlust, den die permeierende Lösung erleidet, können wir die Permeabilität messen, ein doppelt so hoher Druckverlust bedeutet eine doppelt so hohe Permeabilität.

Zu Vergleichszwecken können wir diesen, wenn man so will, absoluten Druckverlust nicht gebrauchen, denn der Druck P der Zellen ist ja nicht konstant, sondern wir müssen an dessen Stelle den relativen Druckverlust verwenden, den wir dadurch ausdrücken, daß wir angeben, den wievielten Teil ihres theoretischen Druckes die Kochsalzlösung verloren hat, also $P' - P = \mu P'$, worin P' der theoretische Druck der NaCl-Lösung, $P' - P$ ihr Druckverlust und μ der Druckverlustkoeffizient, oder, da wir die Permeabilität nach dem Druckverlust bemessen, der Permeabilitätskoeffizient ist. Für

die Berechnung von μ ergibt sich somit: $\mu = 1 - \frac{P}{P'}$ (1). Der Per-

meabilitätskoeffizient läßt sich noch auf andere Weise bestimmen. Wir ermitteln die plasmolytischen Grenzkonzentrationen des Rohrzuckers und des Kochsalzes. Da die beiden Konzentrationen isotonisch sind, so ist, wenn Kochsalz nicht permeiert, das Verhältnis der Konzentration des Rohrzuckers zu der Konzentration des Kochsalzes gleich dem Dissoziationsfaktor des Kochsalzes, also:

$\frac{\text{C-Rohrzucker}}{\text{C-NaCl}} = i$ (2), worin i der Dissoziationsfaktor des Kochsalzes ist.

Wenn nun das Plasma für NaCl permeabel ist, so erhalten wir mit der Konzentration C-NaCl keine Plasmolyse, sondern erst mit der höheren Konzentration C' -NaCl, d. h. die Konzentration C' -NaCl übt nicht ihren wirklichen Druck P' , sondern bloß den Druck P aus. Die Lösung von der Konzentration C' -NaCl hat also einen Druckverlust $\mu P'$, oder was auf dasselbe hinauskommt einen Konzentrationsverlust $\mu C'$ -NaCl erlitten, da der Druck der Konzentration proportional geht.

Daraus ergibt sich: $\text{C-NaCl} = C' \text{-NaCl} (1 - \mu)$. Setzen wir diesen Wert in (2) so erhalten wir:

$$\frac{\text{C-Rohrzucker}}{C' \text{-NaCl} (1 - \mu)} = i$$

Daraus:

$$\frac{\text{C-Rohrzucker}}{C' \text{-NaCl}} = i (1 - \mu) = i' \cdot (3)$$

d. h.: Ist die Plasmahaut für NaCl permeabel, so ist der aus den plasmolytischen Grenzkonzentrationen von Rohrzucker und Kochsalz

für das letztere ermittelte Dissoziationsfaktor i' gleich dem theoretischen Dissoziationsfaktor mal $1-\mu$.

Aus (3) ergibt sich für den Permeabilitätskoeffizienten der Wert:

$$\mu = 1 - \frac{i'}{i} \cdot (4)^1)$$

Diese Ableitung gilt streng genommen nur, wenn wir den Dissoziationsfaktor als konstant annehmen, also mit den isotonischen Koeffizienten rechnen, oder wenn die Schwankungen in der Konzentration des Kochsalzes sich nur innerhalb solcher Grenzen bewegen, daß dadurch der Wert für i nicht wesentlich geändert wird.

Sämtliche im folgenden angegebenen Werte für μ sind nach der Formel (4) berechnet, wobei $i = 1,70$ gesetzt wurde²⁾.

Die Plasmolyse wurde so vorgenommen, daß frisch hergestellte Schnitte während 25 Minuten in kleine Näpfe gelegt wurden, die einerseits mit Rohrzucker, andererseits mit Kochsalz gefüllt waren. Für jede Messung wurden die Näpfe frisch gefüllt. Der Konzentrationsunterschied der zur Messung verwendeten Lösungen betrug beim Rohrzucker 0,075 Mol, beim Kochsalz 0,044 Mol.

Eine beliebig herausgegriffene Messung sei als Beispiel mitgeteilt:

Buxus sempervirens

5. Dez. 08. Blatt abgeschnitten 11⁵⁰ vorm. Trübe, 1,5° C. Temperatur der verwendeten Lösungen: 17,5° C.

NaCl	Rohrzucker
Mol 0,75 keine Plasmolyse	Mol 1,05 keine Plasmolyse
„ 0,794 „ „	„ 1,125 „ „
„ 0,838 schwache „	„ 1,2 schwache „
„ 0,882 etwas stärkere Pl.	„ 1,275 etwas stärkere Pl.
Plasmolyt. Grenzkonzentrationen:	NaCl: 0,838; Zucker: 1,125.
$i' = 1,125 : 0,838 = 1,43.$	
$\mu = 1 - \frac{1,43}{1,70} = 1,59 = 1,60.$	

1) Man vergleiche LEPESCHKIN, Ber. d. D. Bot. Ges. XXVIa, S. 207. Die dort abgeleitete Formel $\mu_2 = 1 - \frac{K_2'}{K_2}$ ist natürlich mit der obigen identisch, da die isotonischen Koeffizienten den Dissoziationsfaktoren proportional gehen.

2) Die Konzentrationen des Kochsalzes schwankten in meinen Versuchen innerhalb 0,6—1,1 Mol. Nach der Formel von ARRHENIUS $i = 1 + (K - 1) a$ berechnet sich i für 0,5 Mol NaCl zu 1,742, für 1 Mol zu 1,681. Wenn wir statt dessen einen mittleren Wert von 1,70 nehmen, so ist das für physiologische Zwecke durchaus genügend.

Die auf diese Weise ermittelten Permeabilitätskoeffizienten des Kochsalzes werden kleiner, wenn auf sonniges Wetter trübes folgt, und größer, wenn nach trübem Wetter die Sonne wieder kommt. So war z. B. der Gang der Permeabilität an noch ganz frisch erscheinenden Lindenblättern, am 15. und 16. Sept. 1908 bestimmt, folgender:

15. Sept.	8,20	vorm.	schön, sonnig	. . .	$\mu = 0,34$
"	10,30	"	"	"	$\mu = 0,34$
"	2,00	nachm.	"	"	$\mu = 0,35$
"	4,30	"	"	"	$\mu = 0,36$
"	5,30	"	"	"	$\mu = 0,37$
16. Sept.	8,20	vorm.	trübe	. . .	$\mu = 0,27$
"	10,30	"	"	. . .	$\mu = 0,26$
"	2,00	nachm.	Sonne	. . .	$\mu = 0,32$
"	5,20	"	Sonne geht eben weg		$\mu = 0,32$

Bei anhaltend trübem Wetter nimmt die Permeabilität immer mehr ab:

Blätter der Linde.

22. Sept. 08	8,25	vorm.	trübe, bewölkt		$\mu = 0,28$
"	11,00	"	"	"	$\mu = 0,24$
"	1,35	nachm.	"	"	$\mu = 0,28$
"	3,30	"	"	"	$\mu = 0,28$
"	5,30	"	"	"	$\mu = 0,23$
23. Sept. 08	8,25	vorm.	"	"	$\mu = 0,22$
"	11,00	"	"	"	$\mu = 0,21$
"	1,35	nachm.	"	"	$\mu = 0,23$
"	5,00	"	"	"	$\mu = 0,23$
24. Sept. 08	8,30	vorm.	"	"	$\mu = 0,21$
"	1,55	nachm.	"	"	$\mu = 0,23$
"	5,05	"	"	"	$\mu = 0,23$
25. Sept. 08	8,30	vorm.	"	"	$\mu = 0,22$
"	2,00	nachm.	etwas Sonne		$\mu = 0,26$
"	5,00	"	trübe, bewölkt		$\mu = 0,18$
26. Sept. 08	8,30	vorm.	"	"	$\mu = 0,15$
"	11,00	"	"	"	$\mu = 0,12$

Als Mittelwerte für den Permeabilitätskoeffizienten der Linde, bezogen auf Kochsalz in der Zeit vom 8.—30. September 1908, ergaben sich:

Bei Sonnenschein: $\mu = 0,32$ (22 Messungen),
 bei trübem Wetter: $\mu = 0,24$ (28 ")

Es war also die Permeabilität im Sonnenschein im Mittel um 33 pCt. höher als bei trübem Wetter. LEPESCHKIN fand, wie bereits erwähnt, die Plasmapermeabilität der Gelenkpolster im Hellen 1,2—1,5 mal so groß als im Dunkeln, also eine Zunahme von 20—50 pCt.

Durch die Untersuchungen KRABBEs¹⁾ und vor allem VAN RYSELBERGHES²⁾ ist bekannt, daß die Permeabilität des Plasmas mit steigender Temperatur zunimmt. Beim Blatt aber kommt ursächlich vor allem das Licht in Frage und nicht die Temperatur. Einige Beispiele mögen dies erläutern:

Buxus sempervirens:

23.	Nov. 08	trübe	Temp. i. Mittel 7,5 ° C	μ i. Mittel ³⁾	0,18
24.	" "	"	" 5,4	"	0,15
25.	" "	Sonne	" 2,1	"	0,19
26.	" "	trübe, dannetwas aufgehellt	" 7,5	"	0,17
27.	" "	Sonne	" 5,5	"	0,18
28.	" "	"	" 3	"	0,20

Hier hat sich die Permeabilität gleichsinnig mit der Beleuchtung, aber, mit Ausnahme der zwei ersten Tage, gerade in entgegengesetztem Sinne mit der Temperatur geändert.

Für den 7., 8. und 9. Dezember 1908 wurden folgende Werte für Temperatur und Permeabilität gefunden:

7. Dez.	trübe,	Temperatur i. Mittel 7 °,	μ i. Mittel	0,17
8. "	" "	" 6,6 °,	"	0,17
9. "	Sonne,	" 6,1 °,	"	0,19

Bei annähernd gleicher Temperatur stieg die Permeabilität erst als die Beleuchtung erhöht wurde.

Die Untersuchung von *Buxus* (Blätter eines im Freien stehenden Exemplares) ergab das gleiche Resultat wie für die Linde, bei sonnigem Wetter höhere Permeabilität als bei trübem. Als Mittel für μ in der Zeit vom 19. November bis 9. Dezember 1908 erhielt ich

bei Sonnenschein $\mu = 0,20$,
bei fehlender Sonne $\mu = 0,17$.

1) KRABBE, G., Über den Einfluß der Temperatur auf die osmot. Prozesse lebender Zellen. Jahrb. f. w. Bot. XXIX, 1896. S. 441.

2) RYSELBERGHE, FR. VAN, Influence de la température sur la perméabilité du protoplasme vivant pour l'eau et les substances dissoutes. Recueil de l'institut botanique (Université de Bruxelles) Tome V. p. 207.

3) Aus 3—4 im Laufe des Tages ausgeführten Messungen.

Bei Sonnenschein war somit hier die Permeabilität um 17,6 pCt. größer, als wenn die Sonne nicht schien. Dieser gegenüber der Linde geringere Unterschied findet seine Erklärungen vielleicht in spezifischen Verschiedenheiten, oder was mir wahrscheinlicher ist, darin, daß die Intensität des Sonnenlichtes im November und Dezember beträchtlich geringer ist als im September.

Versuche, in denen die Blätter bei Sonnenschein an der Pflanze mit Stanniol verdunkelt wurden, gaben gleichsinnige Resultate. So wurde z. B. am 14. Dezember 1908 in einer Blatthälfte von *Buxus* 9,05 vorm. die Permeabilität 0,19 gefunden. Die zweite Blatthälfte ließ ich mit Stanniol umwickelt am Strauch stehen. Es war heller Sonnenschein und die Temperatur stieg während der Versuchsdauer von 5 auf 8 ° C. Trotzdem fand ich bei der um 11⁵⁵ vorm. vorgenommenen Untersuchung der verdunkelten Blatthälfte die Permeabilität nicht höher sondern geringer, nämlich 0,15. Eine Anzahl in dieser Weise ausgeführter Versuche bestätigten dieses Resultat.

Verdunkelte ich hingegen bei Sonnenschein die stehengelassene Blatthälfte nicht, so stieg die Permeabilität, auch wenn die Temperatur nur unwesentlich zunahm. So fand ich z. B. am 30. November 8⁵⁵ vorm. in einer Blatthälfte von *Buxus* $\mu = 0,16$. In der stehengelassenen Blatthälfte (Sonnenschein, Zunahme der Temperatur von — 1 auf 0 ° C) um 11⁰⁰ vorm. $\mu = 0,21$. Auch gaben eine Anzahl ähnlicher Versuche ein analoges Resultat.

Abgeschnittene Zweige verhielten sich gleich; bei Erhöhung der Beleuchtung wurde die Permeabilität größer, bei Verdunkelung geringer. So war z. B. in der einen Hälfte eines Lindenblattes am 28. September bei trübem Wetter und 20 ° C nachmittags 2 Uhr die Permeabilität = 0,21. Der Zweig wurde nun abgeschnitten, auf ein Fläschchen mit Wasser gesetzt und in der Dunkelkammer in 30 cm Entfernung von einer Auerlampe aufgestellt. Die Temperatur, neben dem Zweig gemessen, betrug 20 ° C, also soviel wie im Freien. Nach 2 Stunden fand ich in der stehengelassenen Blatthälfte eine Permeabilität = 0,26. Eine Anzahl ähnlicher Versuche gaben mir gleiche Resultate.

In einem Versuch mit andauernder Beleuchtung fand ich bei einem abgeschnittenen Zweig von *Buxus*, der im Dunkelzimmer in 50 cm Entfernung von einer elektrischen Lampe von 32 Kerzen aufgestellt wurde, für die ersten 3 Tage folgende Tagesmittel¹⁾ für μ :

18. Januar 1909 $\mu = 0,19$

1) Aus je 4 im Laufe des Tages vorgenommenen Messungen.

19. Januar 1909 $\mu = 0,24$

20. Januar 1909 $\mu = 0,24$

also eine Zunahme von 26 pCt. Während dieses Versuches schwankte die Temperatur zwischen 20,5—21,5° C, blieb also annähernd konstant.

Ein Versuch mit andauernder Verdunkelung hatte das entgegengesetzte Resultat zur Folge. Für einen abgeschnittenen Zweig von *Buxus* ergaben sich für die 3 ersten Tage folgende Permeabilitätsmittel¹⁾:

6. Januar 1909 $\mu = 0,22,$

7. Januar 1909 $\mu = 0,18,$

8. Januar 1909 $\mu = 0,13.$

Somit eine Abnahme um 45 pCt. Während des Versuches schwankte die Temperatur zwischen 19 und 21 ° C.

Aus diesen Versuchsergebnissen halte ich mich für berechtigt zu schließen, daß in den assimilierenden Zellen der Blätter von *Tilia cordata* und *Buxus sempervirens rotundifol.* die Permeabilität für Kochsalz und vermutlich auch für andere Elektrolyte mit steigender Beleuchtung zu-, mit fallender Beleuchtung abnimmt.

Nun noch einige Worte über den osmotischen Druck in den Blattzellen. Ich setze ihn gleich dem Druck der eben plasmolysierenden Rohrzuckerlösung, die ja nicht oder während der 25 Minuten dauernden Plasmolyse nur unwesentlich eindringt. Überraschend ist der hohe Wert dieses Druckes. Bei der Linde fand ich ihn im September zu 0,9—1,2 Mol Rohrzucker, also gleich etwa 20—26 Atmosphären. Bei *Buxus* waren die entsprechenden Werte im November—Dezember 1908 = 1—1,2 Mol Rohrzucker, also gleich etwa 22—26 Atmosphären.

DIXON hat für die Blätter von *Tilia* und *Cytisus* einen Druck von 26—30 Atm. angegeben. Seine Bestimmung ist aber, wie schon JOST²⁾ hervorhob, nicht einwandfrei. Ebenso wenig halte ich die Messungen EWARTS³⁾ für sicher, da KNO_3 vermutlich ebenso leicht, wenn nicht noch leichter in die Blattzellen eindringt als NaCl ⁴⁾.

Für die mit Rohrzucker plasmolytisch ermittelten Werte des osmot. Druckes dürften solche Einwände nicht zutreffen, da er, wie oben mitgeteilt, nicht oder nur unwesentlich permeiert.

Basel, Botan. Institut, den 14. Februar 1909.

1) Aus je 4 im Laufe des Tages vorgenommenen Messungen.

2) JOST, Vorlesung. über Pflanzenphys. I. Aufl., S. 81.

3) JOST, Vorlesung. über Pflanzenphys. II. Aufl., S. 78.

4) In der ausführlichen Arbeit soll hierauf näher eingegangen werden.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [27](#)

Autor(en)/Author(s): Tröndle Arthur

Artikel/Article: [Permeabilitätsänderung und osmotischer Druck in den assimilierenden Zellen des Laubblattes 71-78](#)