

Zur Kenntnis des Mechanismus der aktiven Wasserausscheidung der Pflanzen.

Von

Dr. W. W. Lepeschkin,

St. Petersburg.

(Mit 4 Abbildungen im Text.)

Einleitung.

Der aktive Wasseraustritt aus verletzten Pflanzen gehört bekanntlich mit zu denjenigen Erscheinungen, welche die Aufmerksamkeit der allerfrühesten Pflanzenphysiologen auf sich gelenkt hatten, sodaß letztere diesem Vorgang die Mehrzahl ihrer Arbeiten widmeten. Später gewann diese Erscheinung um so mehr an Interesse, als sie zur Beantwortung der gesamten bisher noch rätselhaften Frage über die Wasserbewegung in der Pflanze in Anspruch genommen wurde. Trotz dieses Interesses aber und der Untersuchungen, die vielfach, um die Ursache der Erscheinung ins klare zu bringen, unternommen wurden, bleibt der Vorgang des Pflanzenblutens bisher immer noch rätselhaft.

Der Meinung der ersten Autoren nach sollte die wasser-austreibende Kraft in der Wurzel entstehen.¹⁾ Durch spätere Untersuchungen erfuhr jedoch diese Meinung keine Bestätigung: es erwies sich, daß der aktive Wasseraustrieb auch vom Stengel allein ohne eine Beteiligung der Wurzel hervorgerufen werden kann.²⁾ In den letzten Jahren wurde schließlich von mehreren Forschern festgestellt, daß das Wasserauspressen auch von den oberflächlich gelagerten Pflanzenorganen erzeugt werden kann.³⁾ Während die Zellen, welche beim Wasserauspressen durch die

1) Ray, Hoffmeister u. a.

2) Pitra, Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 11. 1877. p. 437. Kraus, Flora. 1882. p. 2.

Wieler, Beitr. z. Biol. d. Pflanz., herausg. v. F. Cohn. Bd. 6. 1893.

3) Haberlandt, Sitzungsab. d. kais. Akad. d. Wiss. z. Wien. 1894 — 1895. I. Abt. Bd. CIII u. CIV, II. Abt.

Nestler, Sitzungsab. d. kais. Akad. d. Wiss. z. Wien. Math. naturw. Kl. 1896—1899. Bd. CV, CVI, CVIII.

Treub, Annal. d. Jardin. bot. d. Buitenzorg. Bd. 2. p. 32. Molisch, Botan. Ztg. 1902.

letzteren die erforderliche Kraft entwickeln, in vielen Fällen bestimmt waren, blieben sie bekanntlich beim Wasseraustrieb aus den Stengeln und Wurzeln noch unerkannt. Dementsprechend blieb auch die Ursache dieser Erscheinung trotz den vielfach und verschiedentlich ausgesprochenen Hypothesen für die Mehrzahl der Botaniker eine terra incognita.

Bekanntlich versuchten schon Dutrochet (1837)¹⁾, Brücke (1844)²⁾ und hauptsächlich Hofmeister³⁾ die Erscheinung des Blutens durch die osmotischen Kräfte zu erklären; der letztere konstruierte auch einen Apparat, der das Bluten demonstrieren sollte, ohne jedoch ganz klar zu machen, auf welche Weise die Gewebespannung einen dauernden Wasserstrom in der Pflanze unterhalten könnte. Die Hofmeistersche Zelle wurde später von Sachs⁴⁾ vervollkommnet, indem der letztere zur Erklärung des einseitigen Wasserstroms die Hypothese der ungleichen Permeabilität der entgegengesetzten Wände in der Zelle vorschlug. Als durch die späteren Untersuchungen Pfeffers⁵⁾ festgestellt worden war, daß der osmotische Druck in der Zelle von der Plasmahaut geschaffen wird, fand sich Sachs genötigt, sich mit Pfeffer einverstanden zu erklären und die Ursache des einseitigen Wasserstroms aus den Zellenwänden in das Hyaloplasma zu übertragen.⁶⁾ Doch konnte auch die Sachs-Pfeffersche Hypothese keine vollständige Befriedigung der Bestrebungen nach einer physikalisch-chemischen Erklärung des Vorgangs leisten. Durch die Ergebnisse der Untersuchungen über den Einfluß von Sauerstoff und Giften auf das Bluten wurde die Möglichkeit, den kontinuierlichen Wasserstrom durch osmotische Kräfte zu erläutern, sehr zweifelhaft gemacht. Man mußte zu der Lebens-tätigkeit der Zellen zurückgreifen. Diese Notwendigkeit äußerte sich in späteren Hypothesen von Godlewsky und Wieler.

Der erstere dieser Forscher⁷⁾ sucht den kontinuierlichen Wasserstrom in der Pflanze durch das periodische aktive Zusammenziehen des Plasmaschlauchs der Wasser austreibenden Zellen einerseits und durch die periodische Veränderung im Stoffwechsel, die zum Schwanken der osmotischen Eigenschaften der im Zellsaft gelösten Stoffe führt, andererseits zu erklären. Wieler⁸⁾ zieht dagegen vor, der Lebens-tätigkeit der Zellen die notwendigen Unterschiede in den osmotischen Eigenschaften des Plasmas selbst besorgen zu lassen, indem er sich also dem zweiten Schema von Pfeffer⁹⁾ anschließt.

1) Memoires. Brüssel. 1837. p. 201.

2) Annal. d. Phys. u. Chemie. 1844.

3) Flora. 1862.

4) Experimentalphysiologie. 1865. p. 207. Lehrbuch d. Botanik. IV. Aufl. 1874. p. 6.

5) Osmotische Untersuchungen. 1877.

6) Vorlesungen üb. Pflanzenphysiologie. 1887. p. 259.

7) Godlewski, Jahrbüch. f. wiss. Botanik. Bd. 15. 1884. p. 604.

8) Wieler, Beitr. z. Biol. d. Pflanzen, herausg. v. F. Cohn. Bd. 6. 1893. p. 164 u. folg.

9) Osmotische Untersuchungen, p. 223.

Betrachten wir nun all die seit Jahren ausgesprochenen Hypothesen über die Ursache des aktiven Wasserauspressens aus der Pflanze, so kommen wir zum Schlusse, daß die Voraussetzungen niemals durch die direkten Beobachtungen bestätigt wurden, indem sie nur einige unbegreifliche Tatsachen, die beim Bluten gefunden waren, verständlich zu machen versuchten. Das Fehlen der direkten Prüfung der Hypothesen wird aber ganz begreiflich, wenn wir uns daran erinnern, daß der Ort der Kraftentwicklung beim Wasseraustrieb, wie gesagt, noch nicht gefunden war. Andererseits waren die einfachsten Fälle des Blutens (einzellige Pflanzen und Trichome der Laubblätter einiger Phanerogamen) inbezug auf die Ursache des Wasserauspressens sonderbarerweise fast gänzlich außer acht gelassen. Da aber der richtigste Weg zur Erklärung einer jeden Erscheinung von den einfachsten Tatsachen ausgehen muß, schien mir für die erfolgreiche Erläuterung des Blutens zunächst der Versuch notwendig zu sein, die Ursachen der Wasserausscheidung gerade in den genannten einfacheren Fällen festzustellen.

In der vorliegenden Arbeit möchte ich nun, gestützt auf Beobachtungen und Experimente, die an einzelligen Pflanzen und Trichomen der Phanerogamen angestellt wurden, eine scharfe Grenze zwischen den durch physikalisch-chemische Kräfte erklärlichen resp. nicht erklärlichen Tatsachen zu ziehen versuchen, um ein näheres Einsehen in den Mechanismus des Blutens in diesen Fällen zu gewinnen.

I. Die aktive Wasserausscheidung durch einzellige Pflanzen.

Jedem, der sich mit dem Studium der Schimmelpilze beschäftigte, ist das Auftreten von Wassertropfen an den in die Luft ragenden Mycelteilen, besonders aber an den Sporangien- und Konidienträgern sehr wohl bekannt. Diese Tatsache wurde noch um die Mitte des 18. Jahrhunderts von Schmitz¹⁾ beschrieben, blieb aber bis jetzt fast gar nicht untersucht.

Brefeld,²⁾ der eingehend die Morphologie der *Mucoraceae* studierte, sucht das Auftreten der Wassertropfen durch die „Konzentration des Protoplasmas“ während der Sporenbildung zu erklären. Wie man aus seinen Erörterungen schließen kann, wird der Wasserüberschuß, der die Bildung von wasserärmeren Sporen stören könnte, in Form von Tropfen aus der Zelle herausgetrieben. Zopf³⁾ spricht in seinem Lehrbuche die Meinung aus, daß die Tropfen — wenigstens bei *Pilobolus* — durch den

1) Linnea. 1843. Bd. 17. p. 472.

2) Über Schimmelpilze. 1881. H. 4. p. 68 u. H. 1, p. 12.

3) Die Pilze, p. 186.

osmotischen Druck, welcher sich zur Zeit der Sporenreife entwickelt, aus der Zelle herausgepreßt werden. Wilson¹⁾ meint dagegen, diese Erscheinung bei *Pilobolus* durch osmotisches Wasseranziehen der auf der Zellenoberfläche sich befindenden Stoffe erklären zu können, wie es beispielsweise in den Nektarien der Fall ist. Seine Meinung stützt der zuletzt genannte Forscher auf die Tatsache, daß, wie seine Versuche zeigen, die Wasserausscheidung an den mittelst eines Pinsels ausgewaschenen Sporangienträgern nur gering ist und oft aufhört. Wie es scheint, neigt auch Pfeffer²⁾ der Erklärung Wilsons zu, indem er es jedenfalls nicht für bewiesen hält, daß die Wassertropfen mittels osmotischen Druckes aus der Zelle herausgepreßt werden.

Mit dem Angeführten erschöpft sich das gesamte Literaturmaterial inbezug auf die Wasserausscheidung durch einzellige Pflanzen. Im nachstehenden sollen nun meine Beobachtungen und Versuche, die sich vorzugsweise auf *Pilobolus* beziehen, dargelegt werden:

1. Die Beschreibung der Wasserausscheidung bei *Pilobolus*.

Der gelbe sporogene Endfaden von *Pilobolus*, der aus dem Substrat herausragt, trägt gewöhnlich an der farblosen Spitze einen großen durchsichtigen Tropfen, welcher, nachdem man ihn mit einer Kapillarpipette entfernt hat, während der folgenden 30—50 Minuten durch einen neuen ersetzt wird. Mit dem weiteren Wachstum treten allmählich auch kleinere Tropfen auf der ganzen Strecke des Fadens auf, was übrigens bei einigen *Pilobolus*-Arten (z. B. *P. Oedipus*) erst nach der Absonderung und dem Anschwellen des Sporangiums bemerkbar wird. Nach der Abtrennung des letzteren durch eine Scheidewand vom übrigen Fadenteile hört entweder die Wasserausscheidung an der Spitze gänzlich auf oder schreitet nur sehr langsam vor.

Zum näheren Studium der Wasserausscheidung ist die Beobachtung der Erscheinung unter dem Mikroskop in einer Feuchtkammer zu empfehlen, deren Deckgläschen mit verdünntem Glycerin bestrichen ist. Die auftretenden Tropfen werden mit dem Okularmikrometer gemessen und mit einer vorher in die Feuchtkammer eingeführten Kapillarpipette abgezogen. Die derart gemachte Beobachtung zeigte, daß die Wasserausscheidung stets aus derselben Stelle der Oberfläche ununterbrochen und ganz regelmäßig stattfindet. In meinen Versuchen wurden die Tropfen von 0,2 mm Durchmesser 5—10 mal abgezogen und blieb die Zeit des Heranwachsens derselben an einer bestimmten Stelle sehr konstant (7—12 Minuten). An verschiedenen Stellen der Sporangienträger dagegen sind die

1) Unters. a. d. botanisch. Inst. zu Tübingen. 1881. p. 15.

2) Pflanzenphysiologie. 1897. p. 256.

Mengen des ausgeschiedenen Wassers in der Zeiteinheit ungleich. Am energischsten geht die Tropfenbildung an den direkt unter und über den oberen Erweiterungen gelagerten Zonen der reifen Sporangienträger vor sich, die bei einigen *Pilobolus*-Arten (z. B. *P. Kleinii*) durch ihre orangegelbe Farbe charakterisiert sind.

Bevor wir die vorhandenen Hypothesen über den aktiven Wasseraustritt aus Pflanzen zur Beurteilung der eben beschriebenen Sekretion bei *Pilobolus* anwenden, sollen hier zunächst die Tatsachen dargelegt werden, die uns einen näheren Einblick in den untersuchten Vorgang gestatten und zum richtigen Schluß verhelfen.

2. Einfluß der inneren und äußeren Faktoren auf die Wasserausscheidung bei *Pilobolus*.

Zur quantitativen Bestimmung der ausgeschiedenen Wassermenge wurden die Tropfen in den zu beschreibenden Versuchen mit einer graduierten Kapillarpipette (mit Hilfe eines Säulchen gefärbten Wassers graduiert) gesammelt, deren Teilungen ungefähr je 0,03 cmm groß waren. Das Volumen der von 10 Sporangienträgern während einer Stunde ausgeschiedenen Flüssigkeit, in Teilungen der Pipette ausgedrückt, soll im weiteren der Kürze halber als Wasserausscheidungsenergie bezeichnet werden.

a) Einfluß der Luftfeuchtigkeit und des Zellenturgors. In der trockenen Laboratoriumluft hört das Wachstum sowie auch die Wasserabsonderung bei *Pilobolus* trotz der reichlichen Wasserzufuhr zu den unteren Teilen der Sporangienträger gänzlich auf.

Nach dem Versetzen der Pilzrasen in die Laboratoriumluft fangen die Sporangienträger bald an zu vertrocknen und werden so schlaff, daß sie sich biegen und schließlich zugrunde gehen. Hand in Hand mit der Verminderung des Zellenturgors wird auch die Wasserausscheidungsenergie immer kleiner und bald hört das Tropfenaufreten gänzlich auf. Erst in sehr feuchter Luft (wenigstens 90 rel. Feuchtigkeit) werden die Sporangienträger wieder völlig turgeszent und die Wasserausscheidung beginnt aufs neue.

Die Verminderung des Zellenturgors kann auch durch die Übertragung der Pilzrasen auf Salzlösungen mit demselben Erfolge erzielt werden. Die Plasmolyse der reifen Sporangienträger von *Pilobolus* beginnt bei einem Gehalt von 1,4% NaCl in der plasmolisierenden Lösung. Dementsprechend hört die Wasserausscheidung auf, nachdem die Pilzrasen auf diese Lösung gebracht werden. Trotz der sehr großen Luftfeuchtigkeit hört sie aber schon bei einem Gehalt von 1% in der Lösung auf und wird sehr vermindert, wenn der Pilz auf die 0,5%ige NaCl-Lösung übertragen wird.

Es sei aber darauf aufmerksam gemacht, daß der Versuch leider nicht lange fortgesetzt werden kann, weil sich der Pilz an die konzentriertere Lösung sehr leicht akkommodiert und den Turgor seiner Zellen schon während einer Nacht wieder herstellt. Mit der Herstellung des Turgors aber beginnt auch die Tropfenausscheidung.¹⁾

b) Einfluß der übrigen Mycelteile auf die Wasserausscheidung aus den Sporangienträgern. Die abge sonderte sporogene Zelle mit den emporragenden Fäden kann abends ohne einen Nachteil für das weitere Wachstum vom übrigen Mycelium abgeschnitten werden. Wenn aus den derart separierten sporogenen Zellen die Sporangienträger am nächsten Morgen herangewachsen sind, bleiben die Wasserausscheidung und Sporenschleuderung derselben denjenigen des intakten Pilzes ganz gleich, vorausgesetzt, daß die Zellen mit einer genügenden Wassermenge versorgt werden. Das gesamte sich ausscheidende Wasser wird also von den Sporangienträgern aus dem die unteren Erweiterungen derselben umgebenden Substrat (Flüssigkeit) aufgenommen. Die Wasseraufnahme und Wasserabsonderung wird demnach bei *Pilobolus* durch dieselben Zellen ausgeführt.

c) Einfluß der Temperatur. Bekanntlich vergrößert sich das Blüten der Pflanzen mit der Temperatur sehr beträchtlich; dementsprechend könnte man erwarten, daß sich auch die Wasserausscheidungsenergie bei *Pilobolus* mit der Temperatur steigern würde. Das wurde in der Tat auch durch meine Beobachtungen bestätigt. Die in der nachstehenden Tabelle angeführten Zahlen, welche die Ausscheidungsenergie ausdrücken (siehe oben), wurden an den Sporangienträgern, die sich in mit Wasserdampf gesättigter Luft befanden, ermittelt. Um die Verdunstung, die während des Wasseraufnehmens mit der Pipette erfolgen könnte, zu vermeiden, wurden die Glasglöckchen, welche die Pilzräschen bedeckten, nur um so viel gelüftet, daß die Pipette hineingeführt werden konnte. Das Sammeln der Tropfen verlangte 2—3 Minuten.

Aus der umstehenden Tabelle ersieht man, daß die Wasserausscheidungsenergie fast proportional mit der Temperatur wächst. Bei 0° kommt es nur zur Entwicklung der kleinen sporogenen Fäden, die bei dieser Temperatur keine Sporangien und normalen Sporangienträger bilden können. Die Wasserabsonderung bleibt dabei gänzlich aus. Dieselbe ist dagegen bei 37° C. so groß, daß sie von der Wasseraufnahme durch die unteren Erweiterungen der Sporangienträger nicht gedeckt werden kann; daher vermindert sich bei dieser Temperatur der Zellenturgor sehr beträchtlich und hört das Wachstum auf.

¹⁾ Um die Versuchsdauer zu verlängern, ist anstatt NaCl-Lösungen die isosmotische Zuckerlösung zu empfehlen, weil die Akkommodation an NaCl hauptsächlich auf der leichten Durchdringlichkeit des Salzes in die Zellen beruht. (Das wurde später durch direkte Analyse des Zellsafts bewiesen.)

Die fertigen Sporangienträger können während des einige Stunden dauernden Verbleibens bei 35° C. so viel am Turgor

Tabelle.

Nr. der Versuche	Die Temperatur in Celsius	Der Versuch dauerte		in Stunden	Die Anzahl der Sporangienträger	Die Menge d. ausgeschied. Flüssigkeit. in Teilungen der Kapilarpipette	Wasserausscheidungsenergie	Anmerkung	
		von:	bis:						
1	0°	—	—	600	36	0	0	Bei dieser Temperatur geht das Pilzwachstum nur bis zur Bildung der sporogenen Fäden. Die Entwicklung der oberen Erweiterungen an den Sporangienträgern wurde niemals beobachtet.	
2	3-4°	11h 25m V. M.	3h nächst. Tages	27,5	44	18	0,2		
3	18°	5h N. M.	9h V. M. n. Tag	16	28	90	1,9	Mitte: 1,9	
4	"	9h 40m V. M.	12h 50m N. M.	3,2	35	21	2		
5	"	12h 50m V. M.	3h 30m N. M.	2,6	35	19	2,1		
6	"	9h N. M.	10h V. M. n. T.	13	24	58	1,8		
7	"	10h V. M.	1h N. M.	3	31	19	2		
8	25°	6h N. M.	10h V. M. n. T.	16	38	170	2,8	Mitte 2,8 Das Sporenschleudern beginnt bei dieser Temperatur durchschnittlich um 4 Stunden später, als es bei 18° stattfindet.	
9	"	10h V. M.	1h N. M.	3	35	27	2,6		
10	"	6h N. M.	10h V. M. n. T.	16	24	112	3,0		
11	30°	10h V. M.	1h N. M.	3	32	33	3,5	Mitte 3,6 Das Sporenschleudern erfährt eine Verspätung (ungefähr um eine Stunde).	
12	"	10h 15m V. M.	2h N. M.	3,7	26	33	3,4		
13	"	11h 15m V. M.	2h N. M.	2,7	30	32	3,9		
14	35°	8h 30m V. M.	10h V. M.	1,5	35	24	4,6	Mitte 4,5 Das Sporenschleudern erfolgt überhpt. nicht; nach einem lang. Verweilen d. Sporangienträger bei dieser Temperatur verlieren die Zellen ihre Turgeszenz gänzlich und biegen sich nieder. Die Mehrzahl der sporogen. Fäden entwickelt keine ober. Erweiterungen.	
15	"	11h 20m V. M.	12h 50m N. M.	1,5	28	17	4		
16	"	12h V. M.	1h N. M.	1	36	18	5		
		Sporangienträger d. Versuches 16 wurden nach der Einwirkung von 35° C. in die von 18° C. versetzt.							
17	18°	1h 10m N. M.	3h N. M.	2,8	36	5	0,5	Das Sporenschleudern findet statt, und zwar etwas verspätet.	

abnehmen, daß sie sich biegen und schließlich zu grunde gehen. Bei höherer Temperatur kommt das noch eher zustande, indem sich nämlich die Wasserausscheidungsenergie mit der Temperatur bis zum Tode des Pilzes steigert.

d) Einfluß der Sauerstoffatmung. Bekanntlich wurde durch die Untersuchungen von verschiedenen Forschern festgestellt, daß das Pflanzenbluten bei Abwesenheit von Sauerstoff allmählich aufhört. Demnach könnte man voraussetzen, daß auch die Tropfenausscheidung bei *Pilobolus* ohne Sauerstoff nicht stattfindet, eine Voraussetzung, welche durch meine Versuchsergebnisse jedoch nicht bestätigt wurde.

Eine Glasröhre, die ein Pilzräschen enthielt, wurde gewöhnlich durch zwei Kautschukröhren mit einer starken Wasserpumpe einerseits und einem Gasometer, das mit reinstem Stickstoff gefüllt war, andererseits verbunden. Indem man abwechselnd 8—12mal die Luft aus der Röhre auspumpfte und diese mit Stickstoff füllte, konnte man eine viel vollkommenere Entfernung von Sauerstoff aus der den Pilz umgebenden Atmosphäre erzielen, als es beispielsweise in den Versuchen Wieler's der Fall war, der die Luft aus dem Gefäße heraustrrieb, indem er Wasserstoff von oben hineintreten ließ.¹⁾ Trotz einer so vollständigen Entfernung von Sauerstoff aber dauerte die Wasserausscheidung an den Sporangienträgern von *Pilobolus* wie vorher fort.

Wenn am Abend die Pilzrasen mit den oben aus dem Substrat ausgewachsenen sporogenen Fäden in den sauerstofflosen Raum versetzt waren, konnte man am nächsten Morgen an den herangewachsenen Sporangienträgern nur einen Unterschied in schwächerer Pigmentation der Sporangien und etwas verlangsamter Sporenreife (im Vergleich zu den Kontrollrasen, die in der Luft blieben) bemerken. Das Wachstum und die Wasserausscheidung waren dagegen im sauerstofflosen Raum ganz normal. Die Höhe der Sporangienträger und die Breite der oberen Erweiterungen derselben blieben denjenigen des Pilzes, der sich in der Luft befand, ganz gleich. Der Turgor der Zellen war also nicht vermindert und auch die Wasserausscheidungsenergie blieb ungeändert.

e) Einfluß von anästhesierenden und giftigen Stoffen. In den Versuchen Wieler's hörte das Bluten nach dem Versetzen der Wurzel in Chloroformwasser auf. Meine Versuche an *Pilobolus* zeigten dagegen, daß der Vorgang in diesem Falle etwas komplizierter ist. Wenn der Inhalt von anästhesierenden Stoffen, Chloroform und Äther, in der den Pilz umgebenden Atmosphäre sehr langsam vergrößert wird und die ersten Mengen derselben klein genug genommen werden, so hört das Tropfenaufreten auf. Der Versuch ist am einfachsten in der Weise auszuführen, daß man an die Wand des den Pilzrasen überdeckenden Glasglöckchens einen Tropfen vom bestimmtem

¹⁾ l. c. p. 64.

Volumen aufbringt. Bei Chloroform muß der erste Tropfen so groß sein, daß nach dem Verdunsten desselben der Inhalt des anästhesierenden Stoffes in der Luft unter dem Glöckchen nicht größer als 0,01 g in 100 cc betragen würde; die neuen Tropfen werden hierauf alle 2—3 Minuten, bis ein Gehalt von 0,1 g in 100 cc der Luft erreicht wird, eingeführt. Dasselbe gilt auch für Äther.

Wenn die Bedingung der allmählichen Gehaltvergrößerung an Chloroform und Äther in der den Pilz umgebenden Luft dagegen nicht erfüllt wird, oder wenn die Dosen zu groß sind, tritt statt des Erlöschens der Wasserabsonderung eine Verstärkung derselben auf. Es erwies sich, daß Chloroform und Äther in diesem Falle mit gleichem Erfolge durch Dämpfe von Alkohol, Salzsäure, Ammoniak, Schwefelwasserstoff u. a. ersetzt werden können. Das verstärkte Tropfenaufreten kann auch durch die Übertragung der Pilzrasen auf die Lösungen der genannten Stoffe sowie auch auf Coffein in Wasser hervorgerufen werden. So findet eine ausgiebige Wasserausscheidung an den Sporangienträgern schon $\frac{1}{2}$ Minute nach dem Versetzen der Pilzrasen auf eine 0,5—1%ige Spirituslösung statt. Eine ziemlich starke Wirkung wird schon durch eine 0,05%ige Lösung von HCl erreicht, eine etwas schwächere durch $\frac{1}{2}$ 0/0 Coffein.

Die verstärkte Wasserabsonderung setzt sich eine Zeitlang auch nach der Entfernung der Reagentien, resp. nach dem Versetzen des Pilzes in von Giften freie Luft fort. Je größer die Giftmengen und je dauernder die Einwirkung derselben waren, desto länger ist diese Nachwirkung. Wenn die Pilzrasen zu lange der Giftwirkung unterworfen waren, kann die Menge des ausgeschiedenen Wassers nicht von der durch die unteren Erweiterungen aufgenommenen Wassermenge gedeckt werden; der Zellenturgor nimmt beträchtlich ab und kann, wie es bei der Einwirkung höherer Temperatur der Fall ist, so klein werden, daß die Sporangienträger knicken und schließlich zugrunde gehen.

Tabelle.

Einige Beispiele der Giftwirkung.

<i>Pilobolus longipes</i> . Mittlere Wasserausscheidungsenergie während der Nacht (22° C).	4,1
Der Pilz wurde der Einwirkung der Alkoholdämpfe ausgesetzt (5 Minuten); Wasserausscheidungsenergie . . .	250
Nach dem Entfernen aus der giftigen Atmosphäre; während 25 Minuten Wasserausscheidungsenergie	56
Nach Verlauf von 50 Minuten	10
<i>Pilobolus Kleinii</i> . Mittlere Wasserausscheidungsenergie während der Nacht (18° C).	2
Nach dem Versetzen der Pilzräschen auf eine 0,5%ige Coffeinelösung während 2 Min. Wasserausscheidungen.	42
Nach dem Übertragen auf destilliertes Wasser, während 10 Min.	25
Während der folgenden 10 Minuten	10
Nach Verlauf von einer Stunde	3

Bei der Einwirkung der giftigen Stoffe, sowie auch höherer Temperatur wird also die Verstärkung der Wasserausscheidung bei *Pilobolus* gemeinsam mit der Abnahme des Zellenturgors beobachtet. Im Gegensatz dazu wird, wie erwähnt, die Wasserausscheidungsenergie, sowie auch der Zellenturgor nach der Übertragung des Pilzes in die trockene Luft oder auf die Salzlösungen herabgesetzt. Indem ich auf diese eigentümlichen Verhältnisse hinweise, möchte ich auf die Erklärung derselben etwas später zurückkommen.

f) Einfluß der Beleuchtung. Das zerstreute Tageslicht übt, wie es scheint, keinen Einfluß auf die Wasserabsonderung bei *Pilobolus*; wenigstens war in meinen Versuchen die Wasserausscheidungsenergie im Dunkeln, von geringen Meßfehlern abgesehen, derjenigen im zerstreuten Lichte gleich. Bekanntlich bildet *Pilobolus microsporus* keine Sporangien im Dunkeln;¹⁾ trotzdem findet die Tropfenausscheidung auch an den enorm ausgestreckten sporogenen Fäden mit gleicher Energie wie im Licht statt. Wenn also der Einfluß zerstreuten Lichtes auf die Wassersekretion nicht beobachtet werden konnte, so gilt das nicht für das direkte Sonnenlicht, dessen Wirkung aus dem folgenden Versuche zu ersehen ist:

Um 8 Uhr morgens wurden gleichzeitig 4 Pilzräschen, gut begossen, mittels kleiner Glasglöckchen, von denen 2 mit Zinnfolie verdunkelt waren, mit nassem Fließpapier an den Wänden überdeckt und an das direkte Sonnenlicht gebracht. Nach Verlauf von 2 Stunden wurden von den 46 verdunkelten Sporangienträgern 28 Pipettenteilungen Flüssigkeit gesammelt, während an den belichteten Sporangienträgern kein Tropfen aufgetreten war. Danach wurden die belichteten Pilzräschen verdunkelt und die verdunkelten ins Sonnenlicht gebracht. Wie zu erwarten war, wurden nach 2 Stunden von den jetzt verdunkelten 40 Sporangienträgern 15 Pipettenteilungen Flüssigkeit gesammelt, während die belichteten trocken geblieben waren.²⁾

Der Einfluß direkten Sonnenlichts auf die Wasserausscheidung bei *Pilobolus* erwies sich also dem Einfluß kleiner Mengen von Chloroform und Äther identisch.

g) Einfluß des Zellenalters. Früher wurde schon erwähnt, daß die Wasserausscheidung hauptsächlich an der Spitze des sporogenen Fadens stattfindet, während sie an der ganzen Strecke desselben anfangs fehlt. Mit dem weiteren Wachstum des Fadens beginnt aber das Tropfenaufreten auch hier und verstärkt sich allmählich, bis die Wasserausscheidung einen konstanten Wert erreicht. 3—5 Stunden vor dem Platzen der Kolumella und dem Fortschnellen der Sporen vermindert sich aber die Wasserausscheidung an den reifen Sporangienträgern

1) Brefeld, Über Schimmelpilze. H. 4. p. 76 u. H. 8. p. 275.

2) Später wurde die Verdunkelung mittels eines berußten Glanzglöckchens erzielt und das Versuchsergebnis blieb dem eben beschriebenen gleich.

nach und nach, um bald aufzuhören. Der Zellenturgor¹⁾ ändert sich, wie meine Untersuchung zeigte, dabei fast gar nicht; das Aufhören der Wasserabsonderung bei der Sporangienreife kann demnach nur auf die Veränderung der inneren Verhältnisse (Konstellationen) in der Zelle zurückgeführt werden.

3. Die Anwendung der in der Literatur vorhandenen Hypothesen zur Erklärung der Wasserausscheidung bei *Pilobolus*.

Aus den im letzten Kapitel beschriebenen Tatsachen ersieht man, daß sich der Einfluß von verschiedenen äußeren Einwirkungen auf die Wassersekretion bei *Pilobolus* einerseits und das Bluten höherer Pflanzen andererseits sehr ähnlich äußert. Beide Sekretionen wachsen beispielsweise beträchtlich mit der Temperatur; so ist die Wasserausscheidungsenergie von *Pilobolus* bei 38° C. 8mal so groß, als die bei 8°; das ganz gleiche Verhältnis wurde auch von Wieler²⁾ für die Blutungsenergie von *Vitis* bei 8° und 38—40° C. gefunden. Chloroform unterdrückt die Blutung sowie auch die Tropfenausscheidung bei *Pilobolus*, während diese beiden Erscheinungen durch manche Gifte (z. B. Coffein) verstärkt werden. Bekanntlich hört das Bluten höherer Pflanzen nach dem Übertragen der Wurzel in die Salzlösungen auf; dieselbe Erscheinung wurde von mir auch für die Sekretion bei *Pilobolus* konstatiert.

Die beobachtete Ähnlichkeit des Einflusses der äußeren Einwirkungen auf die beiden Sekretionen veranlaßt uns, auch auf die Ähnlichkeit der Ursachen derselben zu schließen und bei der Erklärung des Mechanismus der Wasserausscheidung bei *Pilobolus* zunächst die Gültigkeit der schon früher zur Erklärung des Blutens vorgeschlagenen Hypothesen, die ja eigentlich nur den kontinuierlichen einseitigen Wasserstrom durch eine lebendige Zelle erläutern, zu prüfen.

Von Anfang an sehen wir uns genötigt, auf die Erklärung der Wassersekretion bei *Pilobolus* mit Hilfe der schon in der Einleitung erwähnten Hypothese Godlewski's zu verzichten, weil dieselbe einerseits eine ruckweise Tropfenausscheidung und andererseits ein periodisches Zusammenziehen des Plasma-schlauchs verlangt, was bei *Pilobolus* nie von mir beobachtet wurde. Die Wasserausscheidung findet hier, wie wir wissen, ganz ununterbrochen und regelmäßig statt.

Wir wenden uns also der Betrachtung der Pfefferschen Hypothesen zu³⁾:

Eine dieser Hypothesen, Schema III, die eine ungleiche Verteilung der osmotischen Stoffe in der Zellwand, und zwar die Anhäufung derselben in demjenigen Teil der Zellhaut, von welchem aus die Wasserausscheidung stattfindet, wurde, wie

1) Durch Plasmolyse gemessen.

2) l. c. p. 61.

3) Osmotische Untersuchungen. 1877 p. 223 u. folg.

schon erwähnt,¹⁾ von Wilson zur Erklärung der Sekretion bei *Pilobolus* angewandt. Doch konnte man schon aus der mikroskopischen Beobachtung der Erscheinung schließen, daß die Erläuterung Wilson's nicht zutreffen kann. Die Zeit des Heranwachsens der neuen Tropfen bleibt, wie wir wissen, an einer bestimmten Stelle der Sporangienträger ganz konstant. Wenn das Tropfenauftreten durch osmotisches Wasseranziehen der auf der Zellenoberfläche sich befindenden Stoffe bedingt wäre, so wären dieselben schon mit den ersten abgesogenen Tropfen zum größten Teil entfernt und würden neu auftretende Tropfen von gleichem Volumen durch den Überrest der Stoffe nicht in der gleichen Zeitdauer angezogen werden können.

Um die Unrichtigkeit der Annahme Wilson's zu beweisen, sollte man jedoch eine Wiederholung des Versuches dieses Forschers unternehmen; derselbe wurde von mir, allerdings in einer etwas modifizierten Form, ausgeführt, da sogar laut Wilson's eigener Angabe die Wasserausscheidung nach dem Abwaschen der Sporangienträger mittels eines Pinsels nicht immer aufhörte.

Die reifen Sporangienträger von *Pilobolus* werden beim Eintauchen in Wasser sehr leicht verletzt, weil sie sich beim Herausnehmen aus demselben biegen und am Substrat kleben. Deshalb wurde in meinen Versuchen nasses Fließpapier vorsichtig zwischen die Sporangienträger gelegt und dasselbe nach dem Herausnehmen der Pilzrasen aus dem Wasser mit einer Pinzette wieder entfernt. Um eine vollständige Berührung der Sporangienträger mit Wasser zu erzielen, wurden die beim Eintauchen an derselben sitzen bleibenden Luftbläschen stets mit einem Pinsel herausgetrieben. Nach dem Einbringen in feuchte Luft setzten die derart ausgewaschenen Sporangienträger die Wasserausscheidung wie vorher fort. Es sei jedoch darauf aufmerksam gemacht, daß der Versuch nur mit jüngeren Sporangienträgern spätestens 3—5 Stunden vor dem Platzen der Kolumella und dem Fortschnellen der Sporen ausgeführt werden muß, weil die Wasserausscheidung, wie erwähnt, mit der Reife der Sporangienträger nach und nach aufhört und das Versuchsergebnis infolge dessen mißdeutet werden kann.

Die Beobachtungen der Tropfenbildung unter dem Mikroskope stimmen bei *Pilobolus* also mit dem Resultat des eben beschriebenen Versuches vorzüglich überein. Daß sie aber mit den Angaben Wilson's im Widerspruch stehen, wird durch sein Versuchsverfahren erklärt. Derselbe wusch die Sporangienträger des Pilzes mittels eines Pinsels, wobei auch eine sehr dünne Fettschicht auf der Oberfläche derselben soweit entfernt wurde, daß das aufs neue ausgeschiedene Wasser nicht in Form von Kugeltropfen auftrat, sondern sofort niederfloß und sich dadurch der Beobachtung entzog. Daß sich die Wasserausscheidung auch in diesem Falle fortsetzt, kann

1) Seite 412.

man am leichtesten durch Lackmuspapier feststellen, da das Sekret alkalisch reagiert.

Wenn auch die obigen Beobachtungen das Fehlen eines wasseranziehenden Stoffes auf der Oberfläche der Sporangienträger beweisen, so könnte man doch vielleicht denken, daß ein Vorrat desselben in den Zellwänden in solcher Menge vorhanden sei, daß er beim Eintauchen der Pilzrasen in Wasser nicht ganz gelöst wird, oder daß osmotisch wirkende Stoffe durch die Tätigkeit des Protoplasmas aufs neue gebildet werden.

Die angeführten Einwendungen werden aber durch die chemische Analyse der sich ausscheidenden Flüssigkeit und des Zellsafts nicht bestätigt. Es erwies sich, daß die erstere 0,5% an mineralischen Salzen in Lösung enthält, und daß ihr im Gegensatz zu dem Zellsaft organische Verbindungen gänzlich fehlen.¹⁾

Wäre in der Zellwand ein größerer Vorrat der anorganischen, wasseranziehenden Stoffe vorhanden, so könnte er nur auf osmotischem Wege hierher gelangt und nicht aus der Wandsubstanz selbst in der Weise entstanden sein, wie es beispielsweise von manchen Forschern in den Nektarien angenommen wird. Demnach könnte auch der vorausgesetzte Vorrat nur in der Menge vorhanden sein, die in der die Zellwände imbibierte Lösung von der Konzentration des Zellsafts enthalten ist,²⁾ und würde derselbe schon durch die ersten ausgeschiedenen Tropfen herausgewaschen werden. Was nun die Tätigkeit des Protoplasmas anbelangt, so kann sie aus der Zellwandsubstanz nur organische Stoffe entstehen lassen.

Wir können also für bewiesen halten, daß die wasseraustreibende Kraft nicht von der Oberfläche der Sporangienträger von *Pilobolus*, sondern vom Innern der Zellen wirkt. Daß aber das ausgeschiedene Wasser nicht bei der Verdichtung vom Plasma während der Sporenbildung entsteht (Brefeld), erhellt schon daraus, daß die ausgiebigste Wasserabsonderung an den Sporangienträgern stattfindet, und daß dagegen dieselbe an den Sporangien, also den Stellen der Plasmaverdichtung, bei der Sporenenreife, nur gering ist, oder vollständig fehlt.

Das zweite Schema Pfeffer's verlangt bekanntlich eine ungleiche Verteilung der osmotisch wirkenden Stoffe im Plasma.

1) Die aus den Sporangienträgern von *Pilobolus longipes* ausgepreßte trübe Flüssigkeit wurde bei 60° C. eingetrocknet. Der Rückstand wurde mit kaltem Wasser behandelt, wobei nur zwei Drittel desselben in Lösung ging. Der lösliche Teil bestand aus 34,8% organischen Substanzen (Kohlehydrate fehlten), 20,5% K₂O und Na₂O (hauptsächlich K₂O), Al₂O₃ und Fe₂O₃ 19,3%, SO₃ 1,5%, P₂O₅ 14,5%, Cl. 4,2%, CO₂ 1,4% und schließlich unbedeutenden Mengen von SiO₂. Insgesamt enthielt der Zellsaft 1,2% unlösliche und 2,9% lösliche Substanzen. Die qualitative Zusammensetzung der ausscheidenden Flüssigkeit ist, mit Ausnahme von organischen Stoffen, derjenigen des Zellsafts ganz gleich. Die alkalische Reaktion wird durch K₂CO₃ bedingt.

2) Da die Wasserausscheidung und das Wachstum nur in der mit Wasserdampf gesättigten Luft stattfindet, ist die Verdunstung der Flüssigkeit nur sehr gering.

Der osmotische Druck ist in denjenigen Zellteilen größer, in welchen die Stoffe reichlicher angehäuft sind, und pflanzt sich nach Gesetzen der Hydrostatik nach der Seite der geringeren Anhäufung derselben fort. Von da aus wird unter dem Drucke, welcher die Differenz zwischen dem kleineren und größeren Drucke darstellt, das Wasser nach außen befördert. Um den kontinuierlichen Wasserstrom durch die Zelle zu unterhalten, muß also das Plasma stets für die Unterhaltung der Ungleichheit der Stoffverteilung Sorge tragen. Dies wird nun, nach der Meinung Wieler's,¹⁾ mit Hilfe der Sauerstoffatmung erzielt.

Die Sauerstoffatmung übt, wie wir sahen, keinen Einfluß auf die Wasserausscheidung bei *Pilobolus*. Doch könnte man deswegen nicht auf die Unbrauchbarkeit der Erklärung dieses Vorgangs nach dem zweiten Schema Pfeffer's schließen, weil die erforderliche Kraft auch von der intramolekularen Atmung geliefert werden könnte. Ganz unbegreiflich vom Standpunkt der betrachteten Hypothese aus ist dagegen das Aufhören der Sekretion während der Chloroform- und Äthernarkose, welche bekanntlich eine Verstärkung der Atmung bewirkt.²⁾ Andererseits gehört, wie wir wissen, die Hauptmenge der osmotischen Stoffe im Zellsaft der Sporangienträger zu den anorganischen Stoffen, und ist die ständige Neubildung derselben aus der Plasmasubstanz mit Hilfe der Atmung unmöglich.

Setzen wir nun voraus, daß der Wasserstrom durch die Zelle gerade von dem organischen, also kleineren Teile der Stoffe unterhalten wird,³⁾ die an einer beliebigen Stelle des Plasmas angehäuft und neu gebildet werden. Da die Hypothese die Fortpflanzung des Druckes durch die Zelle verlangt, muß sie auch die Diffusion der wirkenden Stoffe nach der Seite des kleineren Gehalts derselben im Plasma und Zellsaft voraussetzen. Die Konzentration des letzteren würde sich also immer vergrößern, während die Menge des ersteren immer geringer werden müßte. Die Untersuchung zeigte dagegen, daß die Konzentration des Zellsafts der Sporangienträger mit dem fortschreitenden Wachstum immer herabgesetzt wird. So werden beispielsweise die jungen sporogenen Fäden von *Pilobolus Kleinii* bei einem Gehalt von 3,7 % Salpeter in der plasmolysierenden Lösung plasmolysiert, während die reifen Sporangienträger schon bei 2,3 % die Plasmolyse erfahren. Andererseits würde man kaum voraussetzen können, daß das sich immer mehr erschöpfende Plasma stets größere Mengen von osmotischen Stoffen produzieren könnte.

Wir kommen also zum Schlusse, daß weder das dritte noch das zweite Schema Pfeffer's zur Erklärung der Wasserausscheidung bei *Pilobolus* taugt.

1) l. c. p. 164 u. folg.

2) Pfeffer, Pflanzenphysiologie. Bd. I. 1897. p. 575.

3) Diese Stoffe können nun, da sie ein großes Molekül haben, das, wie wir wissen, durch die Plasmahaut nicht diffundieren kann, einen kleinen osmotischen Druck ausüben.

Wenden wir uns jetzt zur Betrachtung des ersten Schema Pfeffers, das bekanntlich eine ungleiche Permeabilität der Plasmahaut, und zwar eine solche für gelöste Stoffe verlangt, weil der Unterschied in dem osmotischen Drucke zweier Membranen nur durch ihre verschiedenen Durchlässigkeiten für osmotische Stoffe bedingt wird.¹⁾ Die Möglichkeit der Anwendung dieses Schemas zur Erklärung der Sekretion bei *Pilobolus* würde man für bewiesen halten können, wenn es gelänge, auf experimentellem Wege zu zeigen, daß die unteren wasseraufsaugenden Teile der Sporangienträger einen größeren osmotischen Druck entwickeln können, als die oberen wasserausscheidenden Teile derselben.²⁾ Glücklicherweise haben wir es mit einer so großen Zelle zu tun, daß sich in der Tat ein Versuch in erwähnter Beziehung ausführen läßt. Wir lassen einfach die beiden Teile der Sporangienträger um die Höhe des von ihnen entwickelten Druckes in der Zelle wetteifern. Der folgende Versuch wird uns zeigen, daß die Beurteilung der Druckhöhe in der Zelle gemäß der Breite der oberen Erweiterungen der Sporangienträger erfolgen kann.

Um 9 Uhr abends wurden mehrere mit sporogenen Fäden bewachsene Pilzräschen auf Zuckerlösungen (in größeren mit Glasperlen gefüllten Gefäßen) von 18 %, 9 %, 4,5 %, sowie auch auf Wasser übertragen. Am nächsten Morgen wurde die Breite der oberen Erweiterungen der herangewachsenen Sporangienträger unter schwacher Vergrößerung mit dem Okularmikrometer gemessen.

Es erwies sich, daß diese Breite an den Sporangienträgern, die sich auf dem Wasser befanden, zwischen 42 und 56 Teilungen des Okularmikrometers schwankte und durchschnittlich (aus 50 Messungen) 49 betrug, während dieselbe an den Sporangienträgern, welche auf 4,5 %, 9 % und 18 % Zuckerlösungen gewachsen waren, folgerecht in Durchschnittszahlen 38, 29 und 14 Mikrometerteilungen betrug. Da Zucker jedenfalls nicht giftig ist (die Sporangienträger waren auch in meinem Versuche gewöhnlich von normaler Länge und trugen gut entwickelte Sporangien mit reifen Sporen), müssen wir die Ungleichheit in der Breite der oberen Erweiterungen auf die Verschiedenheit im osmotischen Drucke in der Zelle zurückführen.³⁾ Umgekehrt kann also diese Breite uns zur Charakteristik der Druckhöhe in der Zelle dienen.

Die Abschätzung der Druckhöhen, welche durch die wasseraufsaugenden resp. ausscheidenden Teile

1) Pfeffer, Physiologische Untersuchungen. 1872. p. 303.

Osmotische Untersuchungen. 1877. p. 228. S. auch Oswalds Lehrbuch.

2) Wir dürfen auch vor dem Beginn der Sekretion von einem osmotischen Drucke der oberen Teile der Plasmahaut reden, denn der Plasmanschlauch ist allseits von der mit Wasser durchtränkten Zellwand umgeben.

3) Die Konzentration des Zellsafts war in allen Sporangienträgern annähernd gleich und nach dem Übertragen aufs Wasser schollen die oberen Erweiterungen in einigen Stunden auf.

der Plasmahaut entwickelt werden. Versuch I. Nachdem die dünne Fettschicht auf der Oberfläche der sporogenen Fäden durch Waschen und Reiben mittels eines Pinsels soweit entfernt worden war, daß sich dieselbe leicht mit Wasser benetzen ließ, wurden die Fäden insgesamt mit den unteren Erweiterungen vom übrigen Mycel abgeschnitten und von klebenden Substratteilchen durch Waschen befreit. Eine Hälfte der auf die beschriebene Weise behandelten sporogenen Fäden wurde mit den oberen, also normal in die Luft ragenden Teilen, ins Wasser getaucht und derart mit Fließpapier befestigt, daß die unteren Erweiterungen über die Flüssigkeitsoberfläche herausragten. Die andere Hälfte der Sporangienträger wurde mit den unteren Erweiterungen ins Wasser getaucht, während die Fäden in der Luft blieben. Nach Verlauf von 12—15 Stunden (gewöhnlich am nächsten Morgen) wurde die Breite der oberen Erweiterungen der Sporangienträger (die Sporangien und Sporen waren überall gut entwickelt) gemessen. Es erwies sich, daß dieselbe an den Sporangienträgern, welche mit den unteren Erweiterungen ins Wasser getaucht waren, normalerweise durchschnittlich 46 Mikrometerteilungen betrug, während die Breite der sich unter dem Wasser befindenden Sporangienträger nur 9—15 war.

Da die Sauerstoffatmung keinen Einfluß auf das Wachstum der Sporangienträger ausübt (siehe oben), würde man die anormal kleine Breite der oberen Erweiterungen von den unter Wasser gewachsenen Sporangienträgern nicht auf den Sauerstoffmangel zurückführen können. Da weiter der Versuch auch dann gelingt, wenn dieselben nicht umgekippt, sondern in normaler Stellung an den Fäden zwischen nassem Fließpapier befestigt werden, kann auch der Geotropismus bei der Beurteilung des Versuches nicht berücksichtigt werden.

Wir sehen uns also genötigt, aus dem beschriebenen Versuche den Schluß zu ziehen, daß die Plasmahaut der unteren wasseraufsaugenden Erweiterungen der Sporangienträger einen viel größeren osmotischen Druck in der Zelle entwickeln kann, als die Plasmahaut der oberen wasserausscheidenden Teile derselben.

Versuch II. Die reifen Sporangienträger, welche in derselben, wie in dem vorigen Versuche beschriebenen Weise präpariert waren, wurden an ihren oberen Erweiterungen und Fäden mit nassem Fließpapier derart befestigt, daß die unteren Erweiterungen frei blieben, und sodann der plötzlichen Einwirkung von Chloroformdämpfen ausgesetzt (siehe Seite 417). Trotz der langandauernden Einwirkung der Dämpfe aber traten an den unteren Erweiterungen keine Wassertropfen auf. Die Untersuchung zeigte dagegen, daß sich das Zellenvolumen um ein Drittel verkleinerte, welcher Umstand darauf hinweist, daß das unter der Einwirkung von Chloroform verstärkte Wasseraustrreten durch die oberen Teile der Sporangienträger erfolgt war. Die letzteren setzen also der Saftfiltration einen kleineren Widerstand

entgegen, als die unteren Erweiterungen und können demnach nur einen kleineren Druck in der Zelle zurückhalten.

Die Resultate der eben angeführten Versuche zeigen, daß an den Sporangienträgern von *Pilobolus* die Forderungen des Pfefferschen Schema I erfüllt sind: Die Plasmahaut der oberen Erweiterungen und Fäden kann einen kleineren Druck in der Zelle schaffen als derjenige der unteren Erweiterungen. Die Wasserausscheidung bei *Pilobolus* würde also nach den physikalisch-chemischen Gesetzen befriedigend erklärt werden können, wenn die Tatsachen, welche bei der Untersuchung der äußeren Einwirkung auf die Sekretion gefunden waren, auch nach dem Schema I erläutert wären.

Bevor wir aber zur physikalisch-chemischen Erklärung dieser Tatsachen schreiten, müssen wir eine nähere Abhängigkeit der Wasserausscheidungsenergie (nach dem Schema I) von den Größen, welche eine Veränderung unter den äußeren Einwirkungen erfahren können, klar zu legen versuchen. Inbezug auf die Einwirkung der Temperatur sind diese Größen: Osmotischer Druck und Permeabilität der Membranen.

4. Die Wasserausscheidungsenergie nach dem ersten Schema Pfeffer's.

Wenden wir uns zuerst einer theoretischen Betrachtung des Schemas zu, indem wir uns ein mit einer Lösung von der Konzentration C gefülltes und mit zwei semipermeablen Membranen beiderseits verschlossenes Rohr in Wasser getaucht vorstellen.

Setzen wir nun voraus, daß die eine Membran A einen kleineren osmotischen Druck als die andere Membran B entwickeln kann, und bezeichnen wir die entsprechenden Druckgrößen durch P_A und P_B . Wenn der Druck im Rohre bis zu P_A gestiegen ist, so wird jede neue Steigerung des Druckes das Zurückpressen des Wassers durch die Membran A bedingen. Da aber die Membran B noch bei dieser Druckhöhe saugt, so wird die Wasserausscheidung seitens der Membran A so lange erfolgen, bis im Gefäße noch osmotische Stoffe vorhanden sind (infolge der Exosmose wird die Menge derselben fortdauernd geringer).

Nach dem Austreten der ersten Tropfen aus der Membran A kann der Druck im Rohre steigen (wenn das Saugen schneller als die Ausscheidung erfolgt), erreicht aber nie die Größe P_B . Der stationäre Wasserstrom durch das Rohr wird dann erreicht, wenn die in der Zeiteinheit ein- und austretenden Wasservolumina gleich groß werden. Wenn wir vorläufig annehmen, daß Konzentration und Volum der Lösung im Rohre konstant sind, so muß auch der innere Druck in demselben im stationären Zustand unverändert bleiben. Dieser konstante Druck, den wir durch P_x bezeichnen, ist also größer als P_A (oder demselben gleich) und kleiner als P_B .

Da in unserem Rohre, oder anders gesagt, in der Zelle die Membran A den Druck P_A zurückzuhalten imstande ist, kann die Wasserausscheidung seitens dieser Membran als eine Filtration unter dem Druck $P_x - P_A$ angesehen werden. Da weiter die Membran B den osmotischen Druck P_B in der Zelle entwickeln kann, kann auch das Saugen des Wassers von außen durch die Membran B als eine Filtration, aber in negativer Richtung, also in die Zelle, unter dem Drucke $P_B - P_x$ angesehen werden.

Pfeffer¹⁾ hat durch mehrfache Versuche die Proportionalität zwischen der in der Zeiteinheit filtrierenden Wassermenge und dem Drucke, unter dem die Filtration durch die Ferrocyankupfermembran vor sich geht, bewiesen. Bezeichnen wir die Geschwindigkeiten der Wasserausscheidung und -Aufsaugung entsprechend durch v u. w , so ist $v = a(P_x - P_A)(I)$ u. $w = b(P_B - P_x)^2 (Ia)$, wo a und b die entsprechenden Koeffizienten der Proportionalität sind. Da aber diese Geschwindigkeiten im stationären Zustande gleich sind, haben wir:

$$a(P_x - P_A) = b(P_B - P_x), \text{ woraus sich} \\ \text{(II) } \dots P_x = \frac{a \cdot P_A + b \cdot P_B}{a + b} \text{ ergibt.}$$

Setzen wir $a = b$, so ist

$$\text{(III) } \dots P_x = \frac{P_A + P_B}{2}$$

Im einfachsten Falle ergibt sich also der Druck in der Zelle als Mittelgröße zwischen dem osmotischen Drucke der Membran A und demselben der Membran B.

Indem wir in (I) P_x durch dessen Wert aus II ersetzen, haben wir:

$$\text{(IV) } \dots v = \frac{a b}{a + b}(P_B - P_A).$$

Wenden wir nun uns zur Klarlegung der Abhängigkeit des osmotischen Druckes von der Permeabilität der Membran zu.

Die theoretisch berechneten (nach Arrhenius) und experimentiell von Pfeffer gefundenen Größen des osmotischen Druckes vergleichend, zeigte Tammann,³⁾ daß dieselben in einem

¹⁾ Osmotische Untersuchungen. S. 419.

²⁾ Die Richtigkeit dieser beiden Formeln kann auch mathematisch bewiesen werden, worüber ich schon vor einem Jahre berichtet habe (Zeitschrift für physikalische Chemie. VLVIII. 4. S. 596). An dieser Stelle möchte ich einen Druckfehler, der in jenem Aufsatz erfolgt war, korrigieren. Auf der Seite 597 bedeutet m die Masse der durch die Membran filtrierenden Wassermenge, also die ganze Masse, die in der Zelle enthalten ist, und nicht die Flüssigkeitsmenge, welche durch die Membran in der Zeiteinheit hindurchgeht.

³⁾ Zeitschrift für physikalische Chemie. 1892. S. 99.

bestimmten Verhältnis stehen. Es erwies sich zwar, daß die Größe $\frac{p-p_b}{2p}$ annähernd konstant ist²⁾ (p ist der Druck nach Arrhenius und p_b der Druck nach Pfeffer). Andererseits ist diese Größe dem Verhältnis der Grammmolekülzahlen des durch die Außenwand getretenen und an der Innenwand bleibenden Stoffes $\frac{\gamma}{n_v}$ gleich:

$$(V) \dots \frac{p-p_b}{2p} = \frac{\gamma}{n_v} \text{ (s. seine Tabelle S. 441).}$$

Die Versuche Tammann's zeigten auch, daß die Menge des durch die Ferrocyankupfermembran durchgetretenen Stoffes der Konzentration der Lösung, von welcher aus die Exosmose vor sich geht, proportional ist.

Aus allem Mitgeteilten schließt Tammann, daß die Nichtübereinstimmung der gemessenen Drucke (Pfeffer) mit den berechneten (Arrhenius) durch die Permeabilität der Ferrocyankupfermembran für Salze bedingt wird. Je größer die Permeabilität der Membran ist, desto kleiner wird der osmotische Druck gefunden werden. In der Tat haben wir aus (V):

$$p = p \left(1 - \frac{2\gamma}{n_v}\right) \dots (VI).$$

Der Einfachheit wegen bezeichnen wir das Verhältnis $\frac{2\gamma}{n_v}$, in welchem γ mit der Permeabilität der Membran wächst und n_v bei konstanter Konzentration in der Zelle unverändert bleibt, durch μ , und nennen wir es im weiteren kurz die Permeabilität der Membranen.³⁾

Wir schreiben also:

$$p_b = p (1 - \mu).$$

Wenn wir nun die Permeabilitäten der Membranen A und B entsprechend durch μ_1 und μ_2 bezeichnen, so haben wir:

$$P_A = p (1 - \mu_1) \text{ und } P_B = p (1 - \mu_2) \text{ oder:}$$

$$(VII) \dots P_A = RCT (1 - \mu_1) \text{ und } P_B = RCT (1 - \mu_2), \dots (VIII).$$

(C = die Konzentration der Lösung in der Zelle, T = die absolute Temperatur, R = eine Konstante. μ_1 und μ_2 hängen, wie gesagt, nicht von der Konzentration der Lösung ab.)

1) In der Abhandlung Tammann's ist hier ein Druckfehler erfolgt.

2) Hängt also nicht von der Konzentration der Lösung ab.

3) In meiner oben zitierten Abhandlung wurde mit der Permeabilität der Membran das Verhältnis der durch die Flächeneinheit der Membran in der Zeiteinheit exosmierenden Stoffmenge (in g) zu der Konzentration der Lösung, von welcher aus die Exosmose stattfindet, bezeichnet $\left(\frac{p}{c}\right)$ Dieses

Verhältnis ist offenbar dem Quotient $\frac{2\gamma}{n_v}$ proportional. In der Abhandlung wurde unter anderem auch darauf hingewiesen, daß die von Tammann aufgestellte Abhängigkeit der experimentell gefundenen Drucke von der Permeabilität der Membranen auch mathematisch vorausgesagt werden kann.

428 Lipeschkin, Zur Kenntnis des Mechanismus der aktiven etc.

Indem wir in (IV) schließlich P_A und P_B durch deren Werte aus (VII) und (VIII) ersetzen, haben wir für jedes beliebige Moment:

$$(IX) \dots v = \frac{ab}{a+b} CTR (\mu_1 - \mu_2)$$

Die erhaltene Formel IX zeigt die Abhängigkeit der Wasserausscheidungsenergie (nach dem ersten Schema Pfeffer's) von der Konzentration der Lösung in der Zelle, von der Temperatur und den Permeabilitäten der beiden Membranen für gelöste Stoffe, sowie auch für Wasser bei der Filtration, weil die Konstanten a und b mit der Permeabilität für Wasser wachsen.

Diese Formel kann, wenn auch nur qualitativ, zur Wasserausscheidung bei *Pilobolus* angewandt werden, indem man die Plasmahaut der aufsaugenden und ausscheidenden Teile der Sporangienträger als die Membranen B und A des theoretischen Schemas betrachtet.

Früher wurde schon darüber berichtet, daß die Wasserausscheidung bei *Pilobolus* tropfenweise von bestimmten Stellen der Oberfläche der Sporangienträger erfolgt. An diesen Stellen, deren Zahl sich bis zu 100 steigern kann, ist demnach die Plasmahaut für die im Zellsaft gelösten Stoffe besonders permeabel. Wenden wir uns jetzt mit Hilfe der erhaltenen Formel zur Erklärung der Tatsachen, die bei der Untersuchung der Einwirkung von verschiedenen Einflüssen auf die Wasserausscheidungsenergie gefunden werden, zu:

5. Die Erklärung der Einwirkung der äußeren und inneren Einflüsse auf die Sekretion.

a) Einfluß von Salzlösungen. Nach der Übertragung der Pilzrasen auf die Salz- resp. Zuckerlösungen berühren sich die wasseraufsaugenden Teile der Sporangienträger mit denselben, wobei der osmotische Druck P_B um die Größe $C_B TR (1 - \mu_3)$ vermindert wird. Hier sind C_B die Konzentration der äußeren Lösung, T die absolute Temperatur, μ_3 die Permeabilität der Plasmahaut der unteren Erweiterungen für den in der Außenflüssigkeit gelösten Stoff. Die Wasserausscheidungsenergie wird also auf folgende Weise ausgedrückt werden:

$$v = \frac{a b}{a+b} TR [C (\mu_1 - \mu_2) - C_B (1 - \mu_3)] \dots (X).$$

Je größer die Konzentration C_B der äußeren Lösung ist, desto kleiner ist die Wasserausscheidungsenergie. Bei $C (\mu_1 - \mu_2) = C_B (1 - \mu_3)$ hört die Wasserausscheidung schließlich auf. In meinen Versuchen kommt das bei einem Gehalt von 1% NaCl in der Außenlösung, also bei der Konzentration, die etwa isosmotisch mit der Konzentration des Zellsafts ist,¹⁾ zustande.

¹⁾ Die Plasmolyse beginnt eigentlich bei 1,4% NaCl, zugleich vermindert sich aber das Zellenvolumen fast um die Hälfte (siehe unten).

Mit der Verminderung des Druckes P_B wird auch der Druck in der Zelle und demnach auch der Zellenturgor herabgesetzt (siehe Formel II). Das Aufhören der Wasserausscheidung ist hier also mit der Verminderung des Zellenturgors verbunden.

Bei der Beschreibung der Versuche wurde schon erwähnt, daß sich der Pilz an die Salzlösungen sehr leicht akkommodiert, indem das Salz in die Zelle endosmiert. Die Eigenschaft der Sporangienträger, ihren inneren Druck auf Kosten des Salzes zu erhöhen, kann zum Beweis der Richtigkeit der Formel IX in bezug auf die Verstärkung der Wasserausscheidungsenergie mit der Vergrößerung der Konzentration des Zellsafts nutzbar gemacht werden.

Abends wurden einige mit sporogenen Fäden bewachsene Pilzräschen auf eine 2% NaCl-Lösung (in eine Schale, die mit Glasperlen gefüllt war) gebracht. Während nun am nächsten Morgen sich ein Teil der Fäden zu reifen Sporangienträgern mit Sporangien und oberen Erweiterungen entwickelt hatte, trug der andere dagegen keine oberen Erweiterungen und der dritte schließlich gar keine Sporangien.

Die Plasmolyse der Sporangienträger begann bei einem Gehalt von 28—29% Rohrzucker in der plasmolierenden Lösung (= 3,5% NaCl); die Konzentration des Zellsafts wurde also während der Nacht um $2^{1/2}$ mal erhöht.

Nach dem Übertragen der Räschen von der Salzlösung auf Wasser konnte man zweierlei Erscheinungen beobachten. Die Fäden, welche noch keine Sporangien trugen und Wasser an den Spitzen ausschieden, resp. die Sporangienträger mit den entwickelten Sporangien, die noch nicht ganz reif waren und ihre Sporen erst in 6—8 Stunden hätten fortschleudern können, begannen sofort nach dem Übertragen auf Wasser eine verstärkte Sekretion. So wurden nach einer Stunde von 10 Sporangienträgern 12 Pipettenteilungen Wasser (siehe oben) gesammelt, während die normal (also auf Wasser) gewachsenen Sporangienträger derselben Art durchschnittlich 4 Teilungen pro Stunde ausschieden.

Anders verhielten sich die reifen Sporangienträger kurz vor dem Sporenschleudern, als die Wasserausscheidung, wie schon früher erwähnt, stark herabgesetzt wurde und sogar ganz aufhörte. An solchen Sporangienträgern wird nach dem Übertragen des Pilzes auf Wasser die Sekretion nicht verstärkt. Nach Verlauf von 1—5 Minuten platzen dagegen die Sporangienträger, indem Ritzen an den oberen Erweiterungen oder an der Kolumella entstehen und der Zellinhalt mit einem Knall herausgeschleudert wird. Infolge der Unmöglichkeit des Wasserauspressens oder der Zellhautausdehnung erreicht also der innere Druck in der Zelle seine Grenzhöhe, und es erfolgt das Platzen der Zellwand.

Das Resultat des letzteren Versuches zeigt uns also, daß die Ursache des kurz vor dem Sporenschleudern erfolgenden Auf-

hörens der Sekretion nicht von der Verminderung des inneren Drucks herrührt.

b) Einfluß der Temperatur. Die Versuche van Rysselberghe's¹⁾ zeigten bekanntlich, daß die Permeabilität der Plasmahaut für gelöste Stoffe, sowie auch für Wasser mit der Temperatur zunimmt, und zwar für verschiedene Stoffe und verschiedene Plasmahäute in annähernd gleicher Weise. Demnach wachsen in der Formel IX (Seite 428) die Größen a , b , μ_1 und μ_2 mit der Temperatur annähernd gleich. Wenn diese Größen sich bei einer Temperaturerhöhung um n mal vergrößert haben, so wird also die Wasserausscheidungsenergie folgendermaßen ausgedrückt:

$$n^2 \frac{ab}{a+b} C T R (\mu_1 - \mu_2).$$

Die Sekretionsgeschwindigkeit wächst also viel schneller als die absolute Temperatur T und schneller als die Permeabilität der Plasmahaut. Wie wir wissen, ist das auch in der Tat der Fall. Eine quantitative Übereinstimmung würde man aber von vornherein nicht erwarten können, weil die Formel IX nur einen annähernden Wert liefert, indem hier beispielsweise Dissoziations- resp. Kapazitätskonstanten u. a. ausgelassen sind.

Die erwartete Abhängigkeit der Wasserausscheidungsenergie von der Temperatur wird durch die Kurve (Fig. 1), welche auf Grund der Tabelle I des Beleges gezeichnet ist, dargestellt.²⁾

Die schon früher (Seite 418) betonte Tatsache, daß im Gegensatz zur Einwirkung der Salzlösungen die Temperaturerhöhung eine gleichzeitige Herabsetzung des Zellurgors und Verstärkung der Sekretion bewirkt, wird durch den Ausdruck des inneren Zelldrucks erklärt. In der Tat vermindert sich dieser Druck P_x , wie aus den Formeln II, VII und VIII zu ersehen ist, auch mit der Temperaturerhöhung nicht unbeträchtlich, wenn die Permeabilitäten der Plasmahaut μ_1 und μ_2 groß genug sind. Daß aber die Permeabilität der wasserausscheidenden Teile der Plasmahaut sehr groß ist, zeigt schon die Konzentration der sich ausscheidenden Flüssigkeit, welche, wie früher (Seite 421 und die Anmerkung auf dieser Seite) erwähnt, nur 4mal verdünnter als der Zellsaft ist. Andererseits kann die Erwärmung die Permeabilitäten der ausscheidenden und aufsaugenden Teile der Plasmahaut für Wasser in ungleichem Maße beeinflussen. Wenn z. B. a schneller als b wächst, so wird bei einer gewissen Temperatur die Ge-

¹⁾ Rysselberghe, van, Influence de la température sur la perméabilité du protoplasme etc. Bruxelles 1901. (Bulletins d. l'Acad. r. de Belgique No. 31901.)

²⁾ Eine zu rasche Erhöhung der Wasserausscheidungskurve bei höheren Temperaturen wird man wahrscheinlich auf die ungleiche Veränderung der Permeabilitäten der wasserausscheidenden und -aufsaugenden Teile der Plasmahaut zurückführen müssen. Übrigens hat schon van Rysselberghe gezeigt, daß bei größerer Permeabilität eines Stoffes die Veränderung mit der Temperatur ansehnlicher ist (l. c. p.).

schwindigkeit der Wasserausscheidung größer als die der Wasseraufsaugung (siehe Formeln I und Ia auf Seite 426) sein, welcher Umstand auch eine Volumen- resp. Turgorverminderung bedingen wird.

c) Einfluß des Zellenalters. Daß das Aufhören der Sekretion kurz vor dem Sporenschleudern nicht durch die Ver-

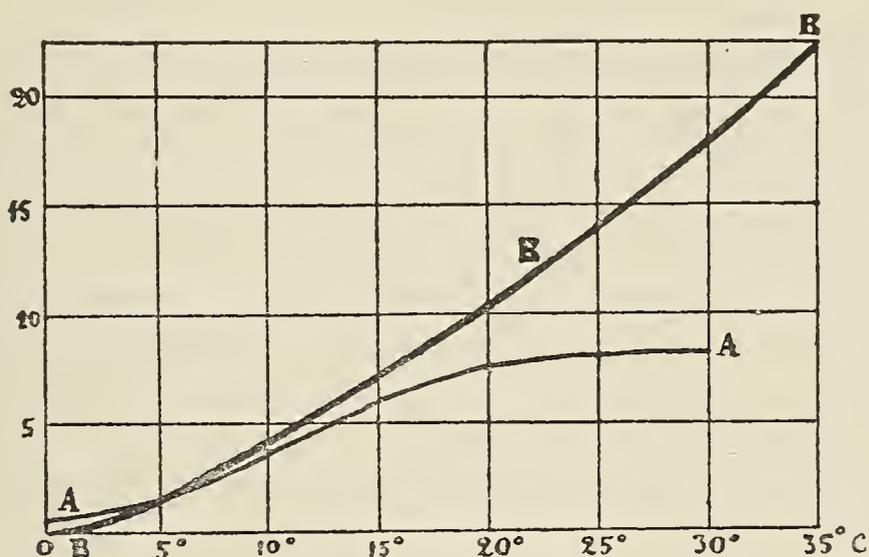


Fig. 1.

A A — Kurve, die für die Permeabilität der Plasmahaut bei verschiedenen Temperaturen von v. Rysselberghe gefunden war (l. c. p. 190, 20).

B B — Kurve der Wasserausscheidungsenergie von *Pilobolus* bei verschiedenen Temperaturen. Die Wasserausscheidungsenergie bei 3,5° C. wurde als Einheit angenommen.

minderung des inneren Drucks in den Sporangienträgern verursacht wird, wurde schon bei a) erwähnt.

Am einfachsten erklärt sich diese Tatsache meiner Meinung nach dadurch, daß kurz vor dem Sporenschleudern die Permeabilität der Plasmahaut so weit herabgesetzt wird, daß der vorhandene Zelldruck nicht mehr ausreicht, um ein bemerkbares Wasserauspressen zu bewirken. Da die Wasseraufsaugung aber noch weiter vor sich geht, erreicht der Druck seine Grenzhöhe, indem die Kolumella denselben nicht mehr aushält und das Sporenschleudern stattfindet.¹⁾ Diese Voraussetzung steht gewiß auch mit der Formel IX im Einklange, weil die Größe $(\mu_1 - \mu_2)$ mit der gleichzeitigen, und relativ gleichen Verkleinerung von μ_1 und μ_2 auch vermindert wird.

d) Einfluß von anästhesierenden und giftigen Stoffen. Die Verminderung und das Aufhören der Sekretion bei *Pilobolus* während der Chloroform- und Äthernarkose können am einfachsten auch die auf eben beschriebene Weise erklärt werden. Bei

¹⁾ Die Sporangien sitzen bekanntlich vor dem Sporenschleudern nur sehr schwach auf der Kolumella (infolge der Verschleimung des unteren Ringes) und können sogar sehr leicht entfernt werden, ohne das Platzen derselben hervorzurufen.

der gleichzeitigen und relativ gleichen Verminderung von μ_1 , μ_2 , a und b wird auch die Wasserausscheidungsenergie v (Formel IX) herabgesetzt.

Da die Verkleinerung der Permeabilität der Plasmahaut bei der Sporenreife das Fortschleudern der Sporangien bewirkt, müssen wir auch eine Beschleunigung des Sporenschleuderns durch die Narkose erwarten. In der Tat ist dieses von mir durch mehrfache Versuche bestätigt, von welchen folgender angeführt sei:

Pilobolus Kleinii. Um 9 Uhr morgens, d. h. 5—7 Stunden vor dem Sporenschleudern (der Versuch wurde im Februar ausgeführt), wurden gleichzeitig einige Pilzräschen unter kleine mit feuchtem Fließpapier beschickte Glasglocken eingeführt. Unter einige der Glocken wurde auch Chloroform resp. Äther allmählich (siehe S. 416) zugesetzt. Insgesamt wurden von 165 Sporangienträgern 70 narkotisiert. Im nachstehenden bedeutet „+“ die narkotisierten, „—“ die nichtnarkotisierten Sporangienträger.

Zeit	Zahl der Sporangienträger, welche ihre Sporen fortgeschleudert hatten.
9 U.	Anfang des Versuches.
9 U. 30 M. +	20
—	0
10 U. +	65
—	0
10 U. 30 M. +	alle
—	0
11 U. —	0

Die Narkose bewirkt also ein vorzeitiges Sporenschleudern. Die Voraussetzung, daß die Ursachen des Aufhörens der Sekretion sowohl bei der Sporenreife als auch infolge der Narkose gleich sind, wurde also bestätigt. Daß aber diese Ursachen in einer Verminderung der Permeabilität der Plasmahaut liegen, kann man nach der Methode der Bestimmung der Plasmolysegeschwindigkeit beweisen, welche uns eine Abschätzung der Permeabilität für Wasser gestattet. Leider kann aber hier nicht die Permeabilität für gelöste Stoffe geprüft werden, weil das Eindringen des Stoffes in die plasmolysierte Zelle zu viel Zeit verlangt, während welcher die Veränderung der Permeabilität der Plasmahaut von den unreifen Sporangienträgern (die der gemachten Voraussetzung nach kurz vor dem Sporenschleudern stets normal stattfindet) auch bei der Plasmolyse nicht ausgeschlossen ist.

Der folgende Versuch zeigt, daß während der Narkose eine Verminderung der Permeabilität der Plasmahaut für Wasser wirklich vorkommt:

Pilobolus Kleinii, die Plasmolyse wurde mit 20,4 % Rohrzuckerlösung ausgeführt. Temp. 18° C. 8—9 Uhr morgens.

1. Die Endfigur der Plasmolyse wurde bei 12 Sporangienträgern, die nicht narkotisiert waren, durchschnittlich während 21 Minuten erreicht.

2. Die Endfigur bei 12 Sporangienträgern, die vorher 15 Minuten lang mit Chloroformdämpfen narkotisiert waren, wurde durchschnittlich im Verlauf von 52 Minuten erreicht.

3. Die Endfigur bei 12 Sporangienträgern, die vorher 20 Minuten lang mit Ätherdämpfen narkotisiert waren, wurde durchschnittlich in 45 Minuten erreicht.

Zur Erklärung des Herabsetzens der Wasserausscheidungsenergie reichte es schon aus, die Verminderung der Permeabilität für Wasser, d. h. die Verkleinerung der Größen a und b zu konstatieren. Den Angaben van Rysselberghe's nach (l. c.) verändert sich aber die Permeabilitäten der Plasmahaut für gelöste Stoffe und Wasser unter der Einwirkung der Temperatur in analoger Weise; demnach ist auch eine Ähnlichkeit in der Einwirkung der Narkose auf die beiden Permeabilitäten sehr wahrscheinlich, welche Voraussetzung übrigens schon durch die Beobachtung Pfeffer's, daß der Turgor der Zellen in der Narkose etwas zunimmt¹⁾, bestätigt wird (der osmotische Druck in der Zelle vergrößert sich mit der Herabsetzung der Permeabilität der Plasmahaut für gelöste Stoffe. — Formeln VII und VIII).

Wenden wir uns nun der Erklärung der Sekretionsverstärkung unter dem Einfluß größerer und plötzlich wirkender Mengen von Chloroform und Äther, so wie auch anderer Gifte zu.

Bekanntlich ist die Wasserausscheidung aus den Zellen unter der Einwirkung verschiedener Reize die Hauptursache der Bewegung der Blattgelenke von *Mimosa pudica* und der Staubgefäße der *Cynareae*. Pfeffer, der diese Tatsache bewiesen hat²⁾, hält die Verminderung des osmotischen Druckes infolge der Ausfällung der osmotischen Stoffe aus der Lösung für die einzig mögliche Ursache des Wasseraustretens aus den Zellen der Gelenke³⁾ und verläßt somit seine frühere Hypothese „der Verbreiterung der Intramolekularräume des Primordialschlauchs“.

Betrachten wir die Sporangienträger von *Pilobolus* während der durch die Einwirkung von Giften verstärkten Wasserausscheidung unter dem Mikroskope, so konstatieren wir auch in diesem Falle eine Verminderung des osmotischen Druckes in der Zelle: Das Volumen der Sporangienträger verkleinert sich gewöhnlich um 20—50 %. Die Plasmolyse zeigt dagegen, daß die Konzentration des Zellsaftes unverändert bleibt. Die Verminde-

1) Physiologische Untersuchungen. 1873.

2) l. c.

3) Osmotische Untersuchungen. 1875. S. 188 und folg.

rung des osmotischen Druckes muß also von der Vergrößerung der Permeabilität der Plasmahaut für gelöste Stoffe herrühren.

Da es infolge der durch die Einwirkung der Gifte verstärkten Sekretion möglich ist, eine genügende Menge der ausgeschiedenen Flüssigkeit zu sammeln, kann man sich leicht davon überzeugen, daß die Exomose viel schneller von statten geht. In der Tat zeigt die Analyse, daß die Flüssigkeit, welche beispielsweise nach der Alkoholeinwirkung ausgeschieden ist, bis zu 1,9 % an gelösten Stoffen enthält, während die Konzentration der sich normal ausscheidenden Flüssigkeit, wie früher erwähnt, 0,6 % beträgt.

Durch die Beobachtung der Plasmolysegeschwindigkeit kann man weiter auch eine gleichzeitige Vergrößerung der Permeabilität der Plasmahaut für Wasser konstatieren. So wurde z. B. die Endfigur bei der Plasmolyse der nach der Alkoholeinwirkung verstärkt sezernierten Sporangienträger in 4—5 Minuten erreicht, während die intakt gebliebenen Sporangienträger diese Figur erst in 18—25 Minuten aufwiesen.

Die Ursache der unter der Gifteinwirkung verstärkten Sekretion liegt also in der Vergrößerung der Permeabilität der Plasmahaut für gelöste Stoffe sowie auch für Wasser¹⁾. Die Verstärkung der Wasserausscheidung muß hier aber Hand in Hand mit der Turgorabnahme gehen, wie es die Formeln II, VII und VIII erläutern.

e) Einfluß der Beleuchtung. Wie schon früher gezeigt, ist der Einfluß des direkten Sonnenlichtes auf die Sekretion bei *Pilobolus* demselben der Chloroform und Äthernarkose gleich. Daß die Ursache des Aufhörens der Sekretion auch für diesen Fall in der Permeabilitätsverminderung der Plasmahaut liegt, erhellt aus der bekannten Tatsache des Auftretens eines verstärkten Sporenschleuderns, wenn der Pilz dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt wird.

Schluß.

Auf Grund der mitgeteilten Tatsachen kommen wir zum Schlusse, daß die Wassersekretion bei *Pilobolus* infolge der verschiedenen Permeabilität der Plasmahaut für gelöste Stoffe an den oberen und unteren Teilen der Sporangienträger stattfindet. Keine der gemachten Beobachtungen steht mit den Forderungen der aufgestellten Formel, welche die Abhängigkeit der Wasserausscheidungsenergie von der Konzentration, Temperatur und Permeabilität der Plasmahaut für gelöste Stoffe sowie auch für Wasser ausdrückt, im Widerspruch.

¹⁾ Eine merkwürdige Tatsache ist hier zu erwähnen. Bekanntlich ruft die Narkose eine Bewegungsunfähigkeit von *Mimosa pudica* hervor. Eine Analogie wurde von mir auch bei der Narkose der Sporangienträger beobachtet. Die narkotisierten Sporangienträger verstärken ihre Sekretion unter der Einwirkung solcher Giftmengen, die eine Sekretionsverstärkung der normalen Sporangienträger hervorrufen, nicht mehr. Nur eine starke und andauernde Giftwirkung, die stets zum Tode führt, kann eine solche Verstärkung verursachen.

Die Ursache der Erscheinungen, welche bei Einwirkung anästhesierender und giftiger Stoffe sowie auch der Temperatur und starker Beleuchtung auf die Sekretion beobachtet werden, ist in der großen Veränderlichkeit der Permeabilität der Plasmahaut¹⁾ zu suchen. Ob aber diese Veränderlichkeit allen semi-permeablen Membranen zukommt oder eine spezifische Eigenschaft der Plasmahaut darstellt, ist bis jetzt noch nicht entschieden, jedoch werden gegenwärtig von mir einige Versuche zu diesem Zwecke angestellt.

6. Die Wasserausscheidung durch andere nichtseptierte Pflanzen.

Die Wassersekretion wurde von mir auch an einigen anderen nichtseptierten Pflanzen, an deren in die Luft ragenden Teilen Wassertropfen aufzutreten pflegen, wie *Phycomyces nitens*, *Mucor mucedo* und *Vaucheria*, untersucht. Das Waschen der Stellen, an welchen die Tropfen auftreten, mittelst eines Pinsels und Wasser zeigte, daß auch hier, wie bei *Pilobolus*, die Ursache der Sekretion nicht im Ansammeln der osmotischen Stoffe an der Zelloberfläche liegt. Der großen Sprödigkeit wegen konnten hier die sezernierenden Zellen allerdings nicht auf dieselbe wie bei *Pilobolus* befolgte Art und Weise behandelt werden, da aber die Erscheinungen, welche bei der Einwirkung äußerer Einflüsse beobachtet wurden mit den bei *Pilobolus* beobachteten zusammenfielen, würde man annehmen können, daß auch bei diesen drei Genera die Sekretionsursache dieselbe ist.

Die Konzentration der ausgeschiedenen Flüssigkeit, welche hauptsächlich anorganische Verbindungen in Lösung enthält²⁾, beträgt gewöhnlich 0,3—0,5 %.

Es sei hier darauf aufmerksam gemacht, daß nach der Gifteinwirkung (z. B. Alkohol) die Zahl der Stellen, an welchen Wasser austritt, bei *Vaucheria* außerordentlich zunimmt³⁾ (50 bis 80 mal), und daß die Temperaturkurve bei dieser Pflanze viel konvexer zur Abszissenachse liegt, als dies bei *Pilobolus* der Fall ist.

II. Die aktive Wasserausscheidung durch epidermale Organe der Phanerogamen und Farne.

Bald, nachdem Treub seine Voraussetzung inbezug auf die wahrscheinliche Beteiligung besonderer schuppenförmiger Haare an der Ausscheidung von Flüssigkeit, welche sich im Kelche von *Spathodea campanulata* ansammelt, ausgesprochen hatte⁴⁾,

1) Daß die Plasmahaut ihre Permeabilität ändern kann, wurde neulich auch von Nathanson (Jahrbüch. f. wiss. Bot. Bd. 40 1904.) zur Erklärung seiner Beobachtungen angenommen.

2) Von organischen Verbindungen wurden bei *Phycomyces* und *Mucor* nur organische Säuren (Oxalsäure) und bei *Vaucheria* nur Traubenzucker gefunden.

3) Bei *Pilobolus* ist das nicht so auffallend.

4) Treub: Ann. d. Jard. bot. d. Buitenzorg. Bd. 2. p. 32.

beschrieb Haberland¹⁾ eine ganze Reihe von ein- und mehrzelligen epidermalen Bildungen, welche der Meinung des genannten Forschers nach, Wasser zwar aktiv, aber nur bei einer gewissen Höhe des hier als ein Reiz wirkenden Blutungsdruckes, ausscheiden können. Da aber das Aufhören der Wasserausscheidung in feuchtem Raume nach dem Bepinseln der Blattoberfläche mit Sublimatlösung als einziger Beweis dafür angeführt wurde, daß gerade diese Bildungen Wasser, und dabei aktiv ausscheiden, führte die Entdeckung Haberland's zum Wortwechsel zwischen diesem einerseits und Nestler²⁾, Spanjer³⁾ und Meyer⁴⁾ andererseits, welche letztere besonders konstruierte Spaltöffnungen für die Wasseraustrittsstellen hielten. Der Streit wurde schließlich von Nestler im Sinne Haberland's entschieden, indem er das Tropfenaustreten aus den Kopfhaaren der Blätter von *Phaseolus multiflorus* direkt unter dem Mikroskope beobachten konnte und seinen früheren Fehler dadurch erklärte, daß die Wassertropfen an den Spaltöffnungen infolge der Hygroskopizität von kohlensaurem Kali, das im Sekret enthalten ist und sich von früheren Sekretionen her über die ganze Blattoberfläche verbreitet hat, auftreten. Ob aber die Meinung Haberland's die sekretorische Tätigkeit der Haare von anderen Pflanzen, z. B. *Anamirta*, *Gonocarium*, *Piper*, *Artocarpus* u. dergl. betreffend, richtig ist, bleibt bis jetzt unentschieden. Wie meine Versuche zeigen, handelt es sich hier um eine Sekretion, die nichts Gemeinsames mit der Wasserausscheidung bei *Phaseolus* hat und vielmehr nur eine Schleimsekretion darstellt, worauf schon Spanjer⁵⁾ hingewiesen hat. Im Gegensatz hierzu ist von mir die eigentliche Wasserausscheidung durch epidermale Bildungen bei *Malvaceae*⁶⁾, *Nicotiana*⁷⁾, *Polypodium*⁸⁾, *Lathyrus odoratus*, *Sparmania*, *Camelia*⁹⁾ und dergl. vielfach beobachtet und untersucht worden.

Daß die Wasserausscheidung durch die Kopfhaare an den Blättern von *Phaseolus* ohne eine Beteiligung des Blutungsdruckes vor sich geht, wurde schon von Nestler gezeigt¹⁰⁾. Weiter wurde von mir¹¹⁾ darauf hingewiesen, daß bei den übrigen genannten Pflanzen die Wassersekretion auch aus den separierten sezernierenden epidermalen Bildungen stattfinden kann. Man würde also berechtigt sein, anzunehmen, daß wir es

1) Haberland: l. c.

2) l. c.

3) Spanjer, O.: Bot. Zeitg. 1898. p. 35.

4) Meyer, A.: Bot. Zeitg. 1898. Nr. 16. p. 241.

5) l. c.

6) Nestler: Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch. Berlin. 1899. p. 333.

7) Max v. Minden: Bibliotheca botanica. 1899. H. 46. p. 58.

8) Rosanoff: Botan. Zeitg. 1869. p. 883. Haberlandt l. c.

9) Die Wassersekretion bei diesen drei letzteren Pflanzen wurde von mir entdeckt und beschrieben. S. Mémoires de l'Acad. imper. d. sc. d. St. Petersburg. Sér. VIII. 1904. Cl. Phys.-math. Vol. XV. Nr. 6. p. 49 (russisch) und Mémoires de la société nat. d. St. Petersburg 1899 (deutsch).

10) l. c.

11) l. c.

in allen diesen Fällen mit einer aktiven, durch oberflächlich gelagerte Zellen verursachte Wasserausscheidung zu tun haben.

Im nachstehenden soll nun die Ursache dieser Aktivität, und zwar hauptsächlich bei *Phaseolus multiflorus*, bei welchem die Wasserausscheidungsenergie am größten ist, untersucht werden:

1. Prüfung der vorhandenen Hypothesen inbezug auf die Erklärung der Wasserausscheidung bei mehrzelligen Pflanzen.

Von Anfang an sehen wir uns genötigt, auf die Erklärung der Wasserausscheidung durch die epidermalen Bildungen der Phanerogamen mit Hilfe der Hypothese Godlewski's zu verzichten. Ein periodisches Zusammenziehen des Plasmaschlauchs der sezernierenden Zellen wurde von mir nie beobachtet. Andererseits findet die Tropfenausscheidung auch bei diesen, wie bei *Pilobolus*, ganz ununterbrochen und regelmäßig statt.

Betrachtet man z. B. die Wasserausscheidung aus den Kopffhaaren von *Phaseolus multiflorus* unter dem Mikroskope in einer Feuchtkammer, deren Deckgläschen mit verdünntem Glyzerin bestrichen ist, so sieht man, daß die bis zu einer bestimmten Größe angewachsenen Tropfen, welche nur an einer Stelle der einen oder beider obersten Zellen des Haares auftreten, rasch hinunterfließen und während einiger Sekunden¹⁾ durch neue Tropfen von gleicher Größe ersetzt werden. Die Zeit des Heranwachsens der Tropfen ändert sich während eines stundenlang dauernden Versuches kaum merklich.

Schon das rasche Heranwachsen der gleich großen Tropfen in gleicher Zeitdauer läßt vermuten, daß das ausgeschiedene Wasser nicht durch auf der Zelloberfläche gelagerte osmotische Stoffe angezogen wird. Vollständig überzeugen kann man sich davon aber sehr leicht durch Waschen der Blätter mit Wasser; die Wasserausscheidungsenergie ändert sich gar nicht, wenn die Blattstücke alle Stunden in Wasser eingetaucht werden. Mit Hilfe des Mikroskopes ist es aber auch leicht, zu konstatieren, daß sich dieselbe auch dann nicht ändert, wenn die Kopffhaare alle 5 Minuten mit Wasser gewaschen werden.

Daß auch nicht die stete Neubildung der osmotischen Stoffe in einem Plasmateile die Ursache der Wasserausscheidung aus den sezernierenden Zellen der Haare sein kann, beweist eine allmähliche Verminderung der Saftkonzentration der letzteren während der Sekretion. So wurden die Haarzellen der jungen Blätter von *Phaseolus multiflorus* nach

¹⁾ Oft gelingt es, an jungen Blättern von *Phaseolus* und *Abutilon* so energisch sezernierende Haare aufzufinden, daß sie nach einigen (10—15) Minuten der Sekretion ganz im Tropfen der von ihnen ausgeschiedenen Flüssigkeit eingetaucht erscheinen. Während 24 Stunden schieden in einem Versuche zwei Haare 0,008 c. mm Wasser aus, während das Volumen eines Haares kaum 0,00002 c. mm erreicht.

der 15 Tage dauernden Wasserausscheidung mit 3,7 — 4,3 % Kalisalpeterlösung plasmolysiert, während sich dieselben vor dem Versuche nur mit 6,7—7,1 % Lösung plasmolysieren ließen.

Andererseits bestehen die osmotischen Stoffe, welche unter Ausscheidung von Wasser aus den sekretorischen Zellen exosmieren, aus anorganischen Verbindungen¹⁾, deren stete Neubildung aus dem Protoplasma unmöglich ist.

Das zweite und dritte Schema Pfeffer's können also nicht alle Tatsachen, welche bei der Untersuchung der Wasserausscheidung durch epidermale Bildungen der Phanerogamen gefunden werden, erklären. Wenden wir uns also der Prüfung des ersten Pfeffer'schen Schemas, das die ungleiche Permeabilität der Plasmahaut für gelöste Stoffe verlangt, zu.

Vor allem soll hier auf eine Bedingung hingewiesen werden, welche im Falle, daß die Wasserausscheidung durch die epidermalen Bildungen einen osmotischen Vorgang darstellt, erfüllt werden muß.

2. Die Bedingung der Konzentrationsabnahme.

Wenn die Wasserausscheidung resp. -Aufsaugung bei *Pilobolus* durch dieselbe Zelle ausgeführt wird, muß sie bei der Sekretion durch mehrzellige Pflanzen auf einige oder sogar viele Zellen verteilt werden. Einige derselben saugen Wasser auf; das sind entweder die Zellen der Gefäßbündelscheiden oder der Epidermis, wenn Blattstücke auf der Flüssigkeitsoberfläche frei schwimmen bzw. auf nasses Fließpapier gelegt sind. Andere leiten das aufgesogene Wasser der Ausscheidungsstelle zu; das sind die Blattparenchymzellen. Wieder andere scheiden schließlich das Wasser aus; das sind also die Zellen der sezernierenden epidermalen Bildungen.

Wenn die aktive Wassersekretion durch die oberflächlich gelagerten Zellen sowie auch die Wasseraufsaugung resp. -Leitung durch die übrigen Blattzellen osmotische Vorgänge darstellt, so muß die Saftkonzentration der Zellen von der

¹⁾ Die sich ausscheidende Flüssigkeit enthält bei *Phaseolus* 0,4 %, bei *Abutilon* 0,5 %, bei *Nicotiana* 0,1 %, bei *Polypodium* 0,2 %, bei *Camelia* 0,5 % und bei *Lathyrus* 0,5 % Salze in Lösung. Was nun die qualitative Zusammensetzung der Flüssigkeit anbelangt, so wurden von mir organische Verbindungen nur bei *Lathyrus odoratus* (oxalsaure Alkalien), bei *Vicia sativa* (etwas Glykose) und *Polypodium aureum* (Glykose) konstatiert. Die Reaktion, die durch kohlen-saures Kali bedingt wird, ist überall (außer *Lathyrus*) alkalisch. CaHCO_3 (nach Verdampfung der Flüssigkeit — CaCO_3) wurde in besonders großer Menge bei *Nicotiana*, *Abutilon* und *Vicia sativa*, in kleineren Mengen bei *Phaseolus multiflorus*, *Camelia japonica*, *Escallonia* gefunden, fehlte dagegen bei *Polypodium* gänzlich, welcher Umstand auf die falsche Benennung „Kalkgrübchen der Farne“ hinweist. S_2O_5 wurde bei *Abutilon*, *Camelia* und besonders viel bei *Lathyrus* gefunden. Cl — bei *Nicotiana* (hauptsächlich in Form von CaCl_2 , was die Klebrigkeit der Tabakblätter bedingt), *Abutilon*, *Phaseolus*, *Camelia*, *Lathyrus* (sehr viel), *Vicia* (wenig) und *Polypodium* (wenig). SO_3 — bei *Abutilon* (viel), *Nicotiana*, *Phaseolus multiflorus* (viel) und in geringer Menge bei den übrigen. Alkalien sind überall in großer Menge vorhanden.

Aufsaugungs- nach der Ausscheidungsstelle hin allmählich zu- nehmen, weil der osmotische Wasserstrom nur in der Richtung der größeren Konzentration vor sich gehen kann.

Da sich zwischen den Plasmaschläuchen der benachbarten Zellen die mit einer Lösung imbibierte Zellwände befinden, muß die Konzentration dieser Lösung auch nach der Aus- scheidungsstelle hin zunehmen, und zwar so, daß sie immer einen mittleren Wert zwischen der Konzentration des Saftes der Nachbarzellen beträgt.

Die Konzentration der Lösung in Gefäßen, resp. der die Epidermiszellen berührenden Flüssigkeit, wenn die Aufsaugung durch diese stattfindet, muß immer kleiner als diejenige der wasseraufsaugenden Zellen sein.

Wenden wir uns der Prüfung der angeführten Auftretungs- möglichkeit des osmotischen Wasserstroms an den wasser- ausscheidenden Blättern zu.

Die Plasmolyse zeigt, daß die Bedingung der Konzentrations- abnahme nach der Aufsaugungsstelle hin wirklich immer er- füllt ist.

Von allen Blattzellen zeigen die wasserausscheidenden Zellen der epidermalen Bildungen immer die größte Saftkonzentration, während die letztere in den Zellen der Leitbündelscheiden resp. Epidermiszellen, wo die Aufsaugung allerdings auch durch diese stattfinden kann, immer die geringste ist. Im nachstehenden sollen nun die Konzentrationen der Kalisalpetrolösungen, welche die Plasmolyse der Zellen von jungen Blättern hervorrufen, angeführt werden:

Phaseolus multiflorus (siehe Figur).

Die Zellen der wasserausscheidenden Kopfhaare:

wasserausscheidende c_1, c_1 (s. Fig.)	7,1 %
wasserleitende c_2	6,9 %
„ c_3	6,7 %
„ c_4	4,2 %
Die Zellen des Blattparenchyms .	3,8 %
„ „ der Gefäßbündelscheiden	3,1 %
„ „ der Epidermis	3,3 %
Flüssigkeit in den Gefäßen.....	0,02%

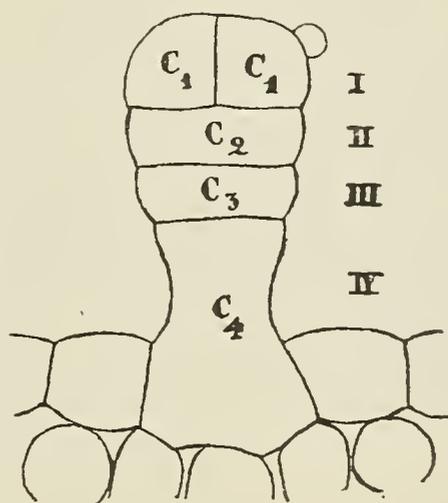


Fig. 2. Schematische Zeichnung eines wasser- ausscheidenden Kopf- haares von *Phaseolus multiflorus*.

Nicotiana glaudifolia.

Die Zellen der wasserausscheidenden Haare:

wasserausscheidende: obere Schicht	7,3 %
wasserleitende: übrige Schichten	7—6,9 %

Die Zellen des Blatt-

parenchyms	5 %
Die Zellen der Gefäßbündelscheiden ..	4,5 %
„ „ „ Epidermis.....	3,7 %

Abutilon hybrida.

Die Zellen der wasserausscheidenden Kopfhaare	6,4—5,8	‰.
„ „ des Blattparenchyms.....	3,2	‰.
„ „ der Epidermis.....	2,8	‰.

Polypodium aureum.

Die Epidermiszellen der wasserscheidenden Grübchen	7,2	‰.
„ in der Umgebung der letzteren liegenden Epidermiszellen.....	5,3	‰.
„ Blattparenchymzellen.....	4,7	‰.

Die angeführten Beispiele zeigen also, daß der osmotische Wasserstrom nach der Richtung der sezernierenden Zellen der Kopfhaare oder Grübchen (*Polypodium*) hin vor sich gehen kann und sogar muß. Andererseits muß derselbe aufhören, sobald die Bedingung der Konzentrationsabnahme in irgend einer Weise verletzt wird. Dies wird z. B. dann erfüllt, wenn die Blätter einer der Pflanzen, bei welchen die Aufsaugung auch durch die Epidermis leicht stattfinden kann, nicht auf Wasser, sondern auf Salzlösungen, deren Konzentration größer als diejenige des Zellsaftes der Epidermis, versetzt werden.

Wenn aber die Wasserausscheidung durch epidermale Bildungen einen osmotischen Vorgang darstellt, muß mit dem Aufhören des Wasserstroms auch die Sekretion aufhören.

Versuch: Gut gewachsene Blattstücke von *Phaseolus multiflorus* wurden mit ihrer morphologisch oberen Seite, welche wasserausscheidender Haare entbehrt, auf Wasser und Kochsalzlösung von gewünschter Konzentration frei schwimmen gelassen.

Die nach 24 Stunden im feuchten Raume (Glasglocke, deren Wände mit nassem Fließpapier belegt waren) ausgeschiedene Flüssigkeit wurde mittels einer und derselben graduierten Kapillarpipette gesammelt und gemessen.

In der Kolumne I der nachstehenden Übersicht sind die Konzentrationen der Kochsalzlösungen, in der Kolumne II die Mengen der von 1 qcm Blattoberfläche ausgeschiedenen Flüssigkeiten in Teilungen der Kapillarpipette ausgedrückt (100 Teilungen — 0,003 c. cm) darstellt. Gewöhnlich wurden die Blättchen an der Hauptrippe in zwei Hälften, von welchen die eine auf Salzlösung, die andere auf Wasser (Konzentration 0) gelegt wurde, geteilt.

		I	II			I	II
		‰	‰			‰	‰
I. Blatt,	I. Hälfte	2	0	V. Blatt,	I. Hälfte	1,5	71
	II. „	0	357		II. „	0	290
II. „	I. „	2	0	VI. „	I. „	0,8	236
	II. „	0	480		II. „	0	360
III. „	I. „	2	0	VII. „	I. „	0,8	292
	II. „	0	635		II. „	0	455
IV. „	I. „	1,5	113	VIII. „	I. „	0,8	160
	II. „	0	565		II. „	0	300

In Anwendung auf den angeführten Versuch bedeuten in der Formel Ia (Seite 426), welche die Geschwindigkeit der osmotischen Aufsaugung in die Zelle darstellt, P_B = osmotischer Druck in den Epidermiszellen und P_x = osmotischer Druck der Außenlösung. Die Saftkonzentration der Epidermiszellen bei *Phaseolus* ist einer 1,95 % Kochsalzlösung (= 3,3 % Kalisalpelerslösung) isosmotisch. Demnach werden die Geschwindigkeiten der osmotischen Aufsaugung durch die Epidermiszellen aus Wasser w_0 und aus Salzlösung w_c folgendermaßen ausgedrückt: $w_0 = b \cdot 1,95 \cdot TR$ und $w_c = b \cdot TR (1,95 - c)$, wo T = die absolute Temperatur, R = eine konstante und c = die Konzentration der Außenlösung bedeuten. Das Verhältnis der beiden Geschwindigkeiten

$$\frac{w_c}{w_0} = 1 - \frac{c}{1,95} \quad (A).$$

In folgendem werden die nach (A) berechneten Verhältniszahlen und die Verhältniszahlen zwischen den im Versuche gefundenen Geschwindigkeiten der Wasserausscheidung zusammengestellt:

c %	Nach A berechn. Verhältn. %	Aus d. Vers. gefund. Verhältn. %	
2	0,02	0	I. u. II. Blätter. IV. Blatt. V. " VI. " VII. " VIII. "
1,5	0,24	0,20	
"	"	0,25	
0,8	0,59	0,64	
"	"	0,64	
"	"	0,54	

Die berechneten und gefundenen Zahlen stimmen also vorzüglich überein. Die ausgeschiedenen und osmotisch aufgesogenen Wassermengen sind demnach einander proportional oder gleich. Der Versuch zeigt also, daß die Wasserausscheidung aus den sekretorischen Haarzellen vollständig von der osmotischen Wasseraufsaugung durch die letztere abhängt. Da aber eine jede osmotische Wasseraufsaugung beim Ausschluß der Verdampfung von der Zelloberfläche zu einer Erhöhung des inneren Zellendruckes führt, zeigt auch der beschriebene Versuch, daß die Wasserausscheidung im engsten Zusammenhange mit dem inneren Druck in sekretorischen Zellen steht und vielleicht sogar durch denselben bedingt wird.

Da das Tropfenaustreten immer von derselben Stelle der wasserausscheidenden Haarzellen erfolgt (dies wurde von mir an *Phaseolus*, *Abutilon*, *Camellia* vielmals beobachtet), so liegt die Voraussetzung nahe, daß gerade diese Stelle der Filtration einen kleineren Widerstand entgegensetzt und daher eine größere Permeabilität der Plasmahaut besitzt. Die Wasserausscheidung durch epidermale Bildungen würde also am leichtesten durch die Ungleichheit der Permeabilität des aufsaugenden und ausscheidenden Teiles der Plasmahaut der sezer-

nierenden Zellen für gelöste Stoffe und der von ihnen hervorgerufenen osmotischen Drucke erklärt werden können.

Wir haben allerdings kein Mittel zur direkten Abschätzung der durch den aufsaugenden und ausscheidenden Teil der Plasmahaut entwickelten Druckhöhen, wie es bei *Pilobolus* geschah, doch könnte die Hypothese ohne weiteres angenommen werden, im Falle, daß sich keine ihr widersprechende Beobachtung auffinden ließe.

Wenn in dem zu betrachtenden Falle auch das erste Schema Pfeffer's zur Erklärung des Mechanismus der Wasserausscheidung seine Verwendung finden soll, so würden auch alle Forderungen der Formel IX (Seite 428) inbezug auf die Abhängigkeit der Wasserausscheidungsenergie von der Saftkonzentration der sezernierenden Zellen, der Temperatur u. a. erfüllt werden müssen. In Anwendung auf die Sekretion durch mehrzellige Pflanzen muß aber die Formel IX ergänzt werden, weil hier die Wasseraufsaugung durch die sezernierenden Zellen von der die Zellwände imbibierenden Lösung erfolgt.

3. Die Wasserausscheidungsenergie nach dem ersten Schema Pfeffer's in Anwendung auf die mehrzellige Pflanze.

Bezeichnen wir mit c_1 und c_2 die Konzentration der wasser-ausscheidenden — ersten — und der ihr benachbarten wasserzuleitenden — zweiten — Zelle und nehmen wir an, daß sie während der Versuchszeit unverändert bleibt. Weiter bezeichnen wir die Permeabilität des ausscheidenden und aufsaugenden Teils der Plasmahaut der ersten Zelle für Stoffe mit μ_A und μ_B , für Wasser mit a und b und die gleichmäßige Permeabilität der Plasmahaut der zweiten Zelle mit μ_2 .

Bei gleichbleibender Konzentration c_1 und c_2 muß auch die Konzentration der Lösung, welche die Zellwand zwischen der ersten und zweiten Zelle imbibiert, und von welcher die Wasseraufsaugung durch die erste sezernierende Zelle erfolgt, konstant sein. Diese Konzentration, die wir mit c_0 bezeichnen, ist aber nur dann konstant, wenn die Mengen der aus der Wand und in die Wand in der Zeiteinheit diffundierenden Stoffe gleich sind.

In der Anmerkung zur Seite 427 wurde schon erwähnt, daß das Verhältnis der durch die Flächeneinheit der Membrane in der Zeiteinheit diffundierenden Stoffmenge zu der Konzentration der Lösung, von welcher aus die Diffusion stattfindet, der Permeabilität μ proportional ist. Demnach ist die in der Zeiteinheit durch die Plasmahaut der zweiten Zelle aus der Zellwand zwischen der ersten und zweiten Zelle diffundierende Stoffmenge $k \mu_2 c_0$, während dieselbe durch den aufsaugenden Teil der Plasmahaut der ersten Zelle $k \mu_B c_0$ gleich ist (k — eine Konstante). Andererseits diffundiert in die Zwischenwand aus der zweiten Zelle $k \mu_2 c_2$ und aus der ersten Zelle $k \mu_B c_1$ Stoffe. Wir haben also folgende Gleichung:

$$k \mu_2 c_0 + k \mu_B c_0 = k \mu_2 c_2 + k \mu_B c_1$$

oder: $\frac{\mu_2}{\mu_B} = \frac{c_1 - c_0}{c_0 - c_2}$, woraus sich $c_0 = \frac{c_1 \mu_B + c_2 \mu_2}{\mu_B + \mu_2}$ ergibt ... (XI).

Bei $\mu_2 = \mu_B$ ist $c_0 = \frac{c_1 + c_2}{2}$, bei $\mu_2 > \mu_B$ ist $c_0 < \frac{c_1 + c_2}{2}$ und

schließlich bei $\mu_2 < \mu_B$ ist $c_0 > \frac{c_1 + c_2}{2}$.

Aus dem Angeführten ersieht man, daß die Konzentration der die Zwischenwand imbibierenden Lösung von dem Verhältnisse der Permeabilitäten μ_2 und μ_B durchaus abhängt. Da aber die Wasserausscheidungsenergie mit dieser Konzentration im Zusammenhange steht (siehe unten), so ist sie also auch von dem erwähnten Verhältnis abhängig.

Setzen wir der Einfachheit wegen voraus, daß die osmotischen Stoffe der ersten und zweiten Zelle gleich sind, so ist die Formel X (Seite 428), welche die Wasserausscheidungsenergie bei der Aufsaugung aus einer Lösung ausdrückt, in unserem Fall folgendermaßen zu schreiben:

$$v = \frac{ab}{a+b} TR [c_1(\mu_A - \mu_B) - c_0(1 - \mu_B)] \dots XII.$$

Aus diesem Ausdruck ersieht man, daß die Wasserausscheidungsenergie mit der Vergrößerung von c_0 , also mit der Verminderung des Verhältnisses $\frac{\mu_2}{\mu_B}$, herabgesetzt wird. Bei $c_1(\mu_A - \mu_B) = c_0(1 - \mu_B)$ hört schließlich die Sekretion auf. In diesem Augenblicke ist $c_0 = c_1 \frac{\mu_A - \mu_B}{1 - \mu_B}$, welche Größe jedenfalls kleiner als c_1 ist.

Im Gegensatz zur einzelligen Pflanze steht also die Wasserausscheidungsenergie der mehrzelligen Pflanzen in engstem Zusammenhange mit der Saftkonzentration und Permeabilität der Plasmahaut nicht nur der sekretorischen Zellen selbst, sondern auch der ihnen anliegenden und überhaupt wasserleitenden Zellen.

Wenden wir uns jetzt zur Prüfung der Forderungen der schließlich erhaltenen Formel XII an der Wasserausscheidung bei *Phaseolus*:

4. Prüfung der Formel XII an der Sekretion der Kopfhaare von *Phaseolus multiflorus*.

a) Konzentration des Saftes.

Da die Konzentration c_0 der die Wand zwischen der ersten und zweiten Zelle des Haares (siehe oben) imbibierenden Lösung langsamer als die Konzentration c_1 des Zellsaftes der ersten, also wasserausscheidenden Zelle wächst und fällt (siehe Formel XI), so wird die Wasserausscheidungsenergie durch die Haare schneller als c_1 gesteigert resp. herabgesetzt. Wenn sich die

Konzentration c_1 des Zellsaftes der wasserausscheidenden Zelle beispielsweise um n mal vergrößert hat, so wird die Konzentration der Lösung in der Wand $\frac{n c_1 \mu_B + c_2 \mu_2}{\mu_B + \mu_2} = n \frac{c_1 \mu_B + c_2 \mu_2 \frac{1}{n}}{\mu_B + \mu_2} = n c$ und ist die Formel XII folgendermaßen zu schreiben:

$$v = n \frac{ab}{a+b} TR [c_1 (\mu_A - \mu_B) - c (1 - \mu_B)], \text{ wo } c < c_0 \text{ ist.}$$

Da sich die geklammerte Differenz mit der Vergrößerung der Saftkonzentration der wasserausscheidenden Zelle auch vergrößert hat ($c < c_0$), ist die Wasserausscheidungsenergie mehr als um n gestiegen.

Jedenfalls verlangt die Formel XII, daß die Sekretionsenergie mit einer Verminderung und Vergrößerung der Saftkonzentration der sezernierenden Zelle Hand in Hand gehen muß. Wenden wir uns einer Prüfung dieser Forderung zu.

Wie früher erwähnt, werden mit dem herausgepreßten Wasser ziemlich viele osmotische Stoffe entfernt und kann man demnach erwarten, daß die Saftkonzentration der wasserausscheidenden Zellen während der Sekretion nach und nach abnimmt. Mit dieser Abnahme wird allerdings auch die Exosmose und somit die Konzentration der sich ausscheidenden Flüssigkeit, sowie auch die Wasserausscheidungsenergie immer geringer werden. In der Tat wird diese Voraussetzung durch den folgenden Versuch bestätigt:

Eine junge *Phaseolus*-Pflanze mit 6 Blättern (jedes mit 3 Blättchen) wurde unter die Glasglocke, deren Wände mit nassem Fließpapier belegt waren, gestellt und die Temperatur immer bei 20°C . gehalten.

Zeitdauer der Sekretion in Tagen	Datum	Menge der ausgeschiedenen Flüssigkeit in Grammen pro Tag	Konzentrationen der ausgeschiedenen Flüssigkeit
5	4.— 9. August	0,325	0,42 %
3	9.—12. „	0,278	0,38 %
4	12.—16. „	0,224	0,32 %
3	16.—19. „	0,182	0,28 %
2	19.—21. „	0,163	0,20 %
2	21.—23. „	0,097	0,18 %
8	23.—31. „	0,042	0,16 %
4	31. August bis 4. Sept.	0,005	—

Während des Versuches fiel die mittlere Konzentration des Zellsaftes der sezernierenden Zellen von 6,8 auf 3,6 % (Plasmolyse mit Kalisaltpeter). Im Laufe der ersten 10—12 Tage der Sekretion blieben fast alle wasserausscheidenden Haare frisch und gesund, während nach einer 28tägigen Sekretion 90 % der Haare abgestorben waren, welcher Umstand sich offenbar in zu großer Abnahme der Wasserausscheidungsenergie, vom 21. August an gerechnet, äußert.

Zur Prüfung der Verstärkung der Wasserausscheidung bei einer Erhöhung der Saftkonzentration in den sezernierenden Zellen kann die für gelöste Stoffe große Permeabilität ihrer Plasmahaut (wahrscheinlich des wasserausscheidenden Teiles derselben), welche sich schon aus der ziemlich großen Konzentration der sich ausscheidenden Flüssigkeit ergibt, nutzbar gemacht werden. Es genügt z. B., die Haarzellen mit 4—8 % Kochsalzlösung während 30—50 Minuten zu plasmolysieren, um eine ausreichende Konzentrationserhöhung ihres Saftes zu erreichen. Der Versuch wurde folgendermaßen angestellt:

3 Blättchen von einer schon 4 Wochen in feuchtem Raume verbliebenen *Phaseolus*-Pflanze, die noch schwach Wasser ausgeschieden, wurden an der Hauptrippe in zwei Hälften geteilt. Die letzteren, von welchen die einen vorher 35 Minuten lang mit ihrer morphologischen unteren, Haare tragenden Seite auf mit 4,3 % Kochsalzlösung durchtränktem Fließpapier gehalten und alsdann mit Wasser gewaschen und wieder getrocknet waren, wurden mit der morphologisch oberen Seite auf Wasser frei schwimmen gelassen und in einen feuchten Raum versetzt. Die bei 18° C. während 40 Stunden ausgeschiedene Flüssigkeit wurde mittelst graduierter Kapillarpipette gesammelt und gemessen.

Im folgenden drücken die Zahlen die Volumina der Flüssigkeit in Pipettenteilungen aus:

Hälften, die der Plasmolyse mit Kochsalz unterworfen wurden:	Hälften, die der Plasmolyse mit Kochsalz nicht unterworfen wurden:
Vor der Salzwirkung	
I. Blättchen 35	40
II. „ 43	38
III. „ 20	32
Nach der Salzwirkung	
I. Blättchen 79	33
II. „ 87	30
III. „ 60	25

Der angeführte Versuch zeigt also, daß die Wasserausscheidungsenergie mit der Saftkonzentration der sezernierenden Zellen in Wirklichkeit zunimmt.

Das erhellt auch aus dem folgenden in etwas modifizierter Weise angestellten Versuche:

Die Hauptmasse in der sich ausscheidenden Flüssigkeit und daher auch im Saft der sezernierenden Zellen gelösten osmotischen Stoffe besteht aus kohlensaurem Kali. Wenn das letztere mittels Salzsäure in Chlorkali verwandelt wird, erhöht sich die Saftkonzentration um $1\frac{1}{2}$ —2mal, weil 1 % KCl-Lösung mit 2,3 % -Lösung von K_2CO_3 und 1,6 % $KHCO_3$ isotonisch ist. Diese Verwandlung kann sehr leicht durch einfaches Eintauchen der Blätter in schwache Salzsäure (in meinem Versuche von 0,02 %) erreicht werden.

erzielt werden. Gewöhnlich wurden die Blatthälften auf eine halbe Stunde in Salzsäure eingetragen, alsdann mit Wasser gewaschen und wieder getrocknet. Im nachstehenden sind die Volumina der während 20 Stunden von einem qcm ausgeschiedenen Flüssigkeit in Pipettenteilungen angeführt:

Der Einwirkung von Salzsäure ausgesetzten Hälften		Der Einwirkung von Salzsäure nicht ausgesetzten Hälften	
I. Blättchen	240		180
II. „	98		49
III. „	120		85
VI. „	60		40

b) Temperatur. Wenn die Permeabilität verschiedener Plasmahäute von der Temperatur in gleicher Weise beeinflusst werden würde, so müßte die Wasserausscheidungsenergie mit der Vergrößerung derselben gesteigert werden (siehe die Formel XII und auch S. 430). Im allgemeinen könnte man aber erwarten, daß die Permeabilität der Plasmahäute verschiedener Zellen ungleich von der Temperatur beeinflusst werden würde. So könnte sich mit dem Temperaturwechsel die Permeabilität der wasserausscheidenden Zelle μ_B stärker ändern als diejenige der wasserleitenden Zelle μ_2 . Das Verhältnis $\frac{\mu_2}{\mu_B}$ kann sich also im allgemeinen mit der Temperaturerhöhung vergrößern oder vermindern, sodaß auch eine Veränderung der Konzentration der die Zwischenwand imbibierenden Lösung C_0 eintreten wird. Die Veränderung von C_0 beeinflusst aber auch die Wasserausscheidungsenergie.

Im Falle, daß bei niederen Temperaturen eine Temperaturerhöhung die Permeabilitäten μ_2 und μ_B in gleicher Weise beeinflusst und bei höheren Temperaturen μ_B schneller als μ_2 vergrößert wird, müßte man erwarten, daß die Wasserausscheidungsenergie mit der Temperatur zuerst steigen, alsdann ein Maximum erreichen, darauf sich bald verkleinern und schließlich gleich 0 werden würde; letzteres findet dann statt, wenn die Konzentration C_0 so hoch gestiegen ist, daß $C_1 (\mu_A - \mu_B) = C_0 (1 - \mu_B)$ geworden ist.

Somit stellt also die Möglichkeit des Sekretionsoptimums einen Unterschied in der Einwirkung erhöhter Temperatur auf mehrzellige und einzellige Pflanzen dar.

Wenden wir uns nun zum Versuche:

Die Blättchen von *Phaseolus multiflorus* wurden in je 4 Teile geteilt, von welchen alsdann ein jeder im feuchten Raum bei bestimmter Temperatur gehalten wurde. Um einen Vergleich zu ermöglichen, wurden die Blattstücke in der Art verteilt, daß, während die Stücke des ersten Blattes bei 20°, 25°, 30° und 35° C. gehalten wurden, die Stücke des zweiten in den Thermostaten bei 6°, 15°, 20° und 25° C. usw. kamen. Die im nachstehenden angeführten Zahlen drücken die Volumina der während 16 Stun-

den von einem qcm der Blattoberfläche ausgeschiedenen Wassermenge in Teilungen der Kapillarpipette aus:

Nr. der Blättchen	Volumina des ausgeschiedenen Wassers bei:						
	0°	10°	15°	20°	25°	30°	35°
1	—	—	—	34	8	1	0
2	—	—	—	36	9	1,4	0
3	—	—	—	65	15	1,8	0
4	—	—	31	42	8	1	—
5	—	6	17	28	5	—	—
6	—	14	38	56	12	—	—
7	—	—	45	63	—	2	0
8	0,2	7	20	32	—	—	—
9	0	5	14	23	—	—	—
10	0	8	24	37	—	—	—

Indem wir als Volumeinheit das Volumen der bei 30° C. ausgeschiedenen Flüssigkeit annehmen, erhalten wir folgende mittlere Volumina ausgeschiedenen Wassers für die Blättchen Nr. 1—4: bei 35°—0, 30°—1, 25°—7,6, 20°—34,5. Wenn wir jetzt für die übrigen Blätter (Nr. 5—10) das bei 20° C. ausgeschiedene Wasservolumen gleich 34,5 annehmen, erhalten wir folgende, den übrigen Temperaturen entsprechende Volumina: 15°—23,3; 10°—7,6; 0°—0.

Indem wir die mittleren Volumina auf die Abszissenachse und die ihnen entsprechenden Temperaturen auf die Ordinatenachse projizieren, erhalten wir folgende Kurve:

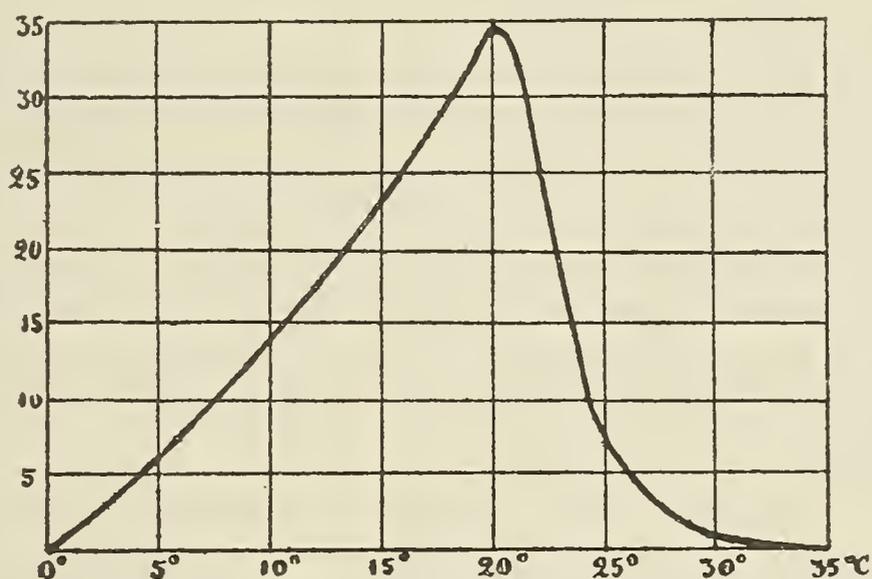


Fig. 3.

Der angeführte Versuch zeigt, daß die Wasserausscheidung bei 20° C. am größten ist und bei noch höherer Temperatur nach und nach aufhört. Die Existenz eines Maximums steht aber durchaus nicht mit dem ersten Schema Pfeffer's im Widerspruch; sie weist nur darauf hin, daß bei *Phaseolus* die Permeabilitäten der Plasmahaut der wasserausscheidenden und -leitenden Zelle durch die Temperatur, sobald dieselbe 20° C.

448 Lepeschkin, Zur Kenntnis des Mechanismus der aktiven etc.

(Optimum der Sekretion) übersteigt, ungleich beeinflußt werden in dem Sinne, daß das Verhältnis $\frac{\mu_2^1}{\mu_B}$ immer kleiner und die Konzentration der die Wand zwischen ihnen imbibierenden Lösung immer größer wird.

Die Temperatureinwirkung auf die Wasserausscheidungsenergie wurde von mir auch an *Abutilon* untersucht, wobei es sich erwies, daß das Optimum der Sekretion in diesem Falle bei 26°, das Maximum aber bei 40° liegt.

c) Anästhesierende und giftige Stoffe.

Bei Erklärung der Narkose und Gifteinwirkung auf die Sekretion bei *Pilobolus* wurde schon auseinandergesetzt, daß kleine und langsam wirkende Mengen narkotisierender Stoffe eine Herabsetzung der Permeabilität der Plasmahaut hervorrufen, wodurch die Wasserausscheidung vermindert und sogar ganz aufgehoben wird. Im Gegensatz dazu bewirken große und rasch wirkende Mengen derselben, sowie auch verschiedene Gifte eine Erhöhung der Permeabilität, welche zu einer starken Vergrößerung der Sekretion führt. Da ein Unterschied in der Gifteinwirkung auf das Plasma der einzelligen und mehrzelligen Pflanze von vornherein nicht zu erwarten ist, könnte man voraussetzen, daß sich die Permeabilität der Plasmahaut der mehrzelligen Pflanze unter der Gifteinwirkung je nach der Menge und Schnelligkeit der Einwirkung vergrößern und verkleinern würde.

In der Voraussetzung, daß die Permeabilitäten der Plasmahäute der wasserausscheidenden und -leitenden Zelle relativ gleich von der Temperatur und den Giften verändert werden, könnte man von vornherein eine Analogie dieser Einwirkungen erwarten. Wenn die Versuche mit der Gifteinwirkung bei 18 bis 20° C. (also bei Zimmertemperatur) angestellt werden, könnte man voraussagen, daß kleine und langsam wirkende Chloroform- resp. Äthermengen, sowie auch große und rasch wirkende Mengen derselben Stoffe und anderer Gifte eine Verminderung und schließlich das Aufhören der Sekretion verursachen würden, weil, wie es die für die Temperaturwirkung aufgestellte Kurve (S. 447) zeigt, eine jede Vergrößerung resp. Verminderung der Permeabilität der Plasmahaut zur Herabsetzung der Wasserausscheidungsenergie führt.

Wenden wir uns zur Prüfung der ausgesprochenen Voraussetzung:

Blättchen von *Phaseolus* wurden in der Hauptrippe in zwei Hälften, von welchen die einen entweder einer vorhergehenden oder einer während der ganzen Versuchszeit dauernden Giftwirkung ausgesetzt wurden, die anderen dagegen intakt blieben, geteilt und in feuchten Raum versetzt.

Die im nachstehenden angeführten Zahlen drücken die Volumina der während 16 Stunden von einem Quadratcentimeter der Blattoberfläche ausgeschiedenen Flüssigkeit in Teilungen der Kapillarpipette aus.

1) Vgl. die Anmerkung zu S. 430.

I. Einwirkung kleinerer Mengen von narkotisierenden Stoffen.

a) Äther. Gehalt: ca. 0,5 g im Liter der umgebenden Luft. Einwirkung während der ganzen Versuchszeit:

Nr. der Blättchen	Die Blatthälften, welche der Giftwirkung ausgesetzt wurden	Die Blatthälften, welche der Giftwirkung nicht ausgesetzt wurden
1	87	114
2	10	24
3	72	98
4	26	65
5	2	10

b) Chloroform. Gehalt: ca. 0,2 g im Liter der umgebenden Luft. Einwirkung während der ganzen Versuchszeit:

Nr. der Blättchen	Die Blatthälften, welche der Giftwirkung ausgesetzt	Die Blatthälften, welche der Giftwirkung nicht ausgesetzt wurden
6	38	50
7	17	26
8	42	65
9	25	38
10	35	57

II. Kurze, aber intensive Einwirkung narkotisierender und giftiger Stoffe.

a) Chloroformdämpfe. Gehalt: im Überfluß. Einwirkungsdauer: 4 Minuten:

Nr. der Blättchen	Die Blatthälften, welche der Giftwirkung ausgesetzt	Die Blatthälften, welche der Giftwirkung nicht ausgesetzt wurden
11	5	40
12	12	85
13	4	38
14	2	25
15	4	48

b) Alkoholdämpfe. Einwirkungsdauer: 10 Minuten.

Nr. der Blättchen	Die Blatthälften, welche der Giftwirkung ausgesetzt	Die Blatthälften, welche der Giftwirkung nicht ausgesetzt wurden
16	0,5	36
17	0	20
18	20	95
19	1,8	30
20	4	55
21	2	47

450 Lapeschkin, Zur Kenntnis des Mechanismus der aktiven etc.

c) Coffeïn. Die Blatthälften wurden vorher auf $\frac{1}{2}$ Stunde in eine $\frac{1}{2}$ %ige Lösung von Coffeïn eingebracht:

Nr. der Blättchen	Die Blatthälften, welche der Giftwirkung ausgesetzt	Die Blatthälften, welche der Giftwirkung nicht ausgesetzt wurden
21	5	62
22	2	70
23	1	29
24	0	23
25	0	45
26	1	48

d) Ammoniakdämpfe. Einwirkungsdauer: 5 Minuten.

Nr. der Blättchen	Die Blatthälften, welche der Giftwirkung ausgesetzt	Die Blatthälften, welche der Giftwirkung nicht ausgesetzt wurden
27	0	35
28	2	65
29	3	49
30	1	37
31	0	30

Die angeführten Versuche zeigen also, daß die gemachte Voraussetzung inbezug auf die Einwirkung der Narkose und Gifte richtig ist. Die Versuchsergebnisse stehen demnach in keinem Falle mit den Forderungen der Formel XII und somit auch mit dem ersten Schema Pfeffer's im Widerspruch.

d) Beleuchtung.

Bei der Beschreibung und Erklärung der Lichteinwirkung auf die Sekretion bei *Pilobolus* wurde darauf hingewiesen, daß das direkte Sonnenlicht eine Verminderung der Permeabilität und somit auch eine Herabsetzung der Wasserausscheidungsenergie bewirkt, während das zerstreute Tageslicht keinen bemerkbaren Einfluß auf die Sekretion ausübt. Wenn die Lichtwirkung auf das Plasma der septierten und nichtseptierten Pflanzen gleich ist, müssen wir voraussetzen, daß die Wasserausscheidung bei *Phaseolus* unter der Einwirkung des direkten Sonnenlichts, ähnlich wie bei der Einwirkung von kleinen Chloroformmengen, vermindert wird. Der Versuch bestätigte diese Voraussetzung; es erwies sich, daß nur die wenig brechbaren Strahlen die Sekretionsverminderung verursachen.

Der Versuch wurde in der bekannten Weise angestellt. Um die nötige Feuchtigkeit in den Petrischalen zu erhalten und dabei die Beleuchtungsintensität nicht zu schwächen, wurden die Deckel der Schalen anstatt mit nassem Fließpapier mit einer dünnen Schicht von $\frac{1}{2}$ % Agaragar von innen bedeckt.

Die im nachstehenden angeführten Zahlen drücken die Volumina der während 8 Stunden von einem Quadratcentimeter der

Blattoberfläche ausgeschiedenen Flüssigkeit in Teilungen der Kapillarpipette aus. Die sich in den Schalen befindlichen Blattstücke wurden dem direkten Sonnenlicht ausgesetzt:

Nr. der Blättchen	Die Sonnenstrahlen gingen durch:		
	Ammoniakalische Kupferoxydlösung	Lösung von Kaliumbickromat	dicke Rußschicht
1	87	21	78
2	103	35	95
3	55	43	67
4	68	23	61
5	35	7	40
6	25	13	32

Da die Rußschicht den ganzen ultraroten Teil des Spektrums durchläßt, kann die Sekretionsverminderung in keinem Falle der Einwirkung der Wärmestrahlen zugeschrieben werden. Diese Verminderung wurde also durch die wenig lichtbrechenden Lichtstrahlen verursacht.

e) Sauerstoffatmung.

Wie früher gezeigt, erfolgt die Wasserausscheidung bei *Pilobolus* im sauerstoffleeren Raume mit gleicher Energie wie in der Luft. Da die Abwesenheit von Sauerstoff auch die Permeabilität der Plasmahaut der septierten Pflanzen kaum verändert, könnte man erwarten, daß auch die Sekretion der Kopphaare von *Phaseolus* im sauerstoffleeren Raume fortgesetzt werden würde. Der Versuch zeigte aber, daß bei einer vollständigen Abwesenheit von Sauerstoff (der Versuch wurde in der Weise, wie es bei *Pilobolus* geschah, angestellt) die Sekretion an den Blättern von *Phaseolus*, sowie auch *Abutilon*, *Polypodium*, *Camellia* und *Nicotiana* allmählich ausklang. Andererseits erwies es sich, daß ein Gehalt von 1% Sauerstoff in der umgebenden Atmosphäre ausreichte, um eine Sekretion von gleicher Energie zu bewirken.

Nach Verlauf von 18 Stunden nahm die sauerstoffleere Atmosphäre im Gefäße, in welchem sich mehrere Blätter von *Phaseolus*, die keine Sekretion aufwiesen, befanden, einen aldehydartigen Geruch an, der vollständig fehlte, wenn vor dem Versuche 1% Sauerstoff in das Gefäß eingeführt wurde. Nach langem Verweilen in sauerstofffreier Atmosphäre wurden die Blätter gewöhnlich etwas schlaff, welche Tatsache auch nach der Chloroformeinwirkung stets beobachtet wird. Alles wies also darauf hin, daß bei Abwesenheit von Sauerstoff in der die Blätter umgebenden Atmosphäre ein giftiger Stoff gebildet wurde, der die Wasserausscheidung hemmte und schließlich gänzlich aufhob.¹⁾ In der Tat zeigte die Beobachtung der Geschwindigkeit der Plasmolyse und des Aufhörens derselben in der plasmolysierenden Flüssigkeit (Kalisalpetatlösung) unmittelbar,

¹⁾ Daß bei der intramolekularen Atmung der grünen Pflanzenteile ein aldehydartiger, leicht oxydierbarer Stoff angesammelt wird, zeigte schon Mazé (Annales de l'Institut Pasteur. T. 14. p. 350.)

daß die Permeabilität der Plasmahaut der Kopfhairzellen von *Phaseolus* nach dem Verweilen der Blätter im sauerstofffreien Raume stark erhöht wurde.

Die Ursache des verschiedenen Verhaltens der Sekretion bei *Pilobolus* und bei den mehrzelligen Pflanzen zum Sauerstoff liegt also in der Ungleichheit der Stoffwechselprodukte, die in beiden Fällen bei der intramolekularen Atmung gebildet werden.

Das Aufhören der Sekretion bei *Phaseolus* u. a. bei Abwesenheit von Sauerstoff steht also mit den Forderungen des ersten Schemas Pfeffer's im Einklange.

Auf Grund der mitgeteilten Tatsache kommen wir zum Schlusse, daß die Erklärung des Mechanismus der Wasserausscheidung durch epidermale Organe der grünen Pflanzen mittels des ersten Schemas Pfeffer's, welches eine ungleiche Permeabilität der Plasmahaut verlangt, mit keiner während der eingehenden Untersuchung der Sekretion konstatierten Tatsache im Widerspruch steht. Wir können also diese Hypothese als die einzige, die Wasserausscheidung durch epidermale Bildungen mechanisch erklärende annehmen.¹⁾

Gesamte Ergebnisse.

1. Die Wasserausscheidung durch die einzelligen Pflanzen (*Pilobolus*, *Mucor*, *Phycomyces*, *Vaucheria*), sowie auch durch epidermale Bildungen der grünen Pflanzen (Trichome der Phanerogamen und Grübchen der Farnen) erfolgt nach dem ersten Schema Pfeffer's infolge der ungleichen Permeabilität für gelöste Stoffe der Plasmahaut in den ausscheidenden und aufsaugenden Teilen der sekretorischen Zellen (keine Tatsache widerspricht dem Schema).

2. Der Vorgang der Sekretion und der Einfluß verschiedener äußerer Einwirkungen auf dieselbe stehen mit den Forderungen der die Wasserausscheidungsenergie ausdrückenden mathematischen Formel, welche auf Grund der bekannten Ansicht über den osmotischen Druck aufgestellt wurde, in vollem Einklange.

3. Die Permeabilität der Plasmahaut für gelöste Stoffe, sowie auch für Wasser ist unter der Einwirkung verschiedener äußerer und innerer Einflüsse leicht veränderlich. Ob aber diese Veränderlichkeit allen semipermeablen Membranen zukommt oder eine spezifische Eigenschaft der Plasmahaut darstellt, läßt sich vorläufig nicht mit Sicherheit sagen, weil die Versuche zur Entscheidung dieser Frage erst jetzt von mir angestellt werden. Man kann also zur Zeit noch nicht feststellen, ob die Wasserausscheidung einen physiologischen oder bloß einen physikalisch-chemischen Vorgang darstellt.

St. Petersburg, Februar 1905.

¹⁾ Von mir wurde auch die Wasserausscheidung bei einer *Penicillium*-Art untersucht, wobei es sich erwies, daß auch in diesem Falle die Sekretion nach dem ersten Schema Pfeffer's am besten erklärt werden kann. (Memoires de l'acad. imp. sc. de St. Pétersbourg. Sér. VIII. Cl. phys.-math. V. XV. N. 6. p. 44).

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Centralblatt](#)

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [BH_19_1](#)

Autor(en)/Author(s): Lepeschkin W.Wladimir

Artikel/Article: [Zur Kenntnis des Mechanismus der aktiven Wasserausscheidung der Pflanzen. 409-452](#)