

FLORA.

70. Jahrgang.

N^o. 22.

Regensburg, 1. August

1887.

Inhalt. E. Lietzmann: Ueber die Permeabilität vegetabilischer Zellmembranen in Bezug auf atmosphärische Luft. (Mit Tafel VI.)

Beilage. Tafel VI.

Ueber die Permeabilität vegetabilischer Zellmembranen in Bezug auf atmosphärische Luft.

Von E. Lietzmann.

(Mit Tafel VI.)

Einleitung.

Die in der vorliegenden Arbeit behandelte Frage von der Permeabilität vegetabilischer Membranen in Bezug auf atmosphärische Luft ist auf das Engste verknüpft mit derjenigen des Saftsteigens und wurde auch in sofern durch dieselbe veranlasst, als die Erledigung der ersten Frage eine der Bedingungen ist für die endgültige Lösung der zweiten. Zur Begründung dieses Satzes mögen mir einige kurze Hinweise auf die Resultate der Wasserleitungstheorien, soweit sie hier in Betracht kommen, gestattet sein.

Von den verschiedenen sich gegenüberstehenden Hypothesen — Imbibition, Destillation, Gasdruck etc. — scheiden die ersteren hier von vornherein aus, da die eine die Dichtigkeit der Holzluft gar nicht in Betracht zieht, die andere aber Luft überhaupt nicht in den leitenden Elementen vorhanden sein lässt. Im

Gegensatz dazu ist die Gasdrucktheorie auf die wechselnde Spannung der Luft basirt, und die Ansichten der verschiedenen Forscher, welche diese Theorie bisher vertreten haben, unterscheiden sich in der Hauptsache nur in Bezug auf den Wirkungsbereich des in Gefässen und Tracheiden auftretenden negativen Druckes. Lässt doch ihr erster Vertreter, Böh m, das Wasser sich von den Wurzelspitzen bis in das Blattparenchym durch Saugung, die ihrerseits durch Druckdifferenzen bedingt ist, bewegen. R. Hartig zwar folgt in sofern der Meinung der grösseren Mehrheit der heutigen Forscher, als er die Bewegung im Parenchym der Wurzeln und Blätter osmotischen Kräften zuschreibt, aber für die Bewegung im Holze selbst der höchsten Bäume hält er Spannungsdifferenzen der Luft als Ursache aufrecht, wenigstens was die Beförderung des Wassers aus einem Holzelement in das benachbarte anbetrifft. Diese Autoren, wie auch die übrigen, welche die Säfte durch Spannungsdifferenzen der Luft durch den ganzen Stamm der Bäume steigen lassen, stützen sich vor allem auf das bekannte Experiment F. v. Hö hnel's, der mit Hülfe des Abschneidens von Zweigen unter Quecksilber einen hohen negativen Druck in den Gefässen konstairte. Und was nun v. Hö hnel für dünne Zweigenden gefunden hatte, das sollte für den ganzen Baum Geltung haben. In neuester Zeit hat aber Schwendener in überzeugender Weise nachgewiesen, dass die Saugung, welche durch die nach unten zu beständig abnehmende Spannung der Luftblasen in der Jamin'schen Kette hervorgerufen wird, sich jedenfalls nicht über den Bereich der Krone hinaus erstreckt, indem die Luftbläschen hier bereits die normale Dichtigkeit von 1 Atm. zeigen. Er sagt z. B.¹⁾: „Die Druckdifferenzen allein könnten wohl eine Aenderung in der Vertheilung des vorhandenen Wassers, also eine Vermehrung des Gesamtvorrathes bedingen. Denn angenommen, die Holzluft sei im oberen Theile eines hohen Stammes auf $\frac{1}{5}$ der Normalspannung verdünnt (was nicht häufig vorkommen dürfte), so erstreckt sich die Saugwirkung dieser Region höchstens 7 m. weit nach unten; der ganze übrige Theil bleibt davon unberührt.“ Weiterhin mussten überhaupt Zweifel aufsteigen, ob überhaupt ein negativer Druck, selbst wenn er im Stamme irgendwie entstanden wäre, je von längerer Dauer sein

¹⁾ Schwendener, Untersuchungen über das Saftsteigen; Sitzungsberichte der Berl. Akademie, 1886, p. 42 des Separat-Abdruckes.

könnte, ob er nicht ausgeglichen werden würde durch die äussere atmosphärische Luft, die dann allerdings durch viele Membranen hindurch diffundiren müsste.

Um etwas zur Lösung dieses Zweifels beizutragen, soll in der vorliegenden Arbeit untersucht werden, ob und in welcher Weise die pflanzlichen Membranen für atmosphärische Luft durchlässig seien.

Historisches.

Wenn es an sich schon auffällig berührt, wie wenig die Bewegung von Gasen durch Membranen, bestehe sie nun in Effusion, Transpiration (im Sinne der Physik!), einfacher oder Interdiffusion, im Verhältniss zu anderen Fragen der Physik bearbeitet ist, so muss es noch viel mehr auffallen, dass pflanzliche Membranen fast gar nicht zu den Versuchen herangezogen sind, trotzdem sie wegen ihrer grösseren Homogenität geeigneter erscheinen möchten, als die vielfach benutzten tierischen Häute. Bei den reinen Physikern mag der Grund darin zu suchen sein, dass sie mangels eingehenderer pflanzen-histologischer Kenntnisse pflanzliche Membranen zu benutzen Bedenken trugen; doch weiss ich nicht, was bisher die Botaniker verhindert hat, sich tiefer mit dieser für die Pflanzenphysiologie so ausnehmend wichtigen Frage zu beschäftigen, als es in der That der Fall gewesen ist. So kommt es denn, dass die hier zu berücksichtigende Literatur von ziemlich geringem Umfange ist, besonders, da ein Teil derselben die grössere oder geringere Permeabilität einer Membran in Bezug auf differente Gase behandelt.

Die ältesten Versuche scheinen von Graham¹⁾ herzurühren, der unter anderem fand, dass die Diffusion von Gasen durch „Holz“ und durch „Kork“, durch diesen jedoch sehr langsam stattfindet. Die Experimente Garreau's²⁾ konstatiren bereits den Durchgang von Gasen durch Cuticula. N. J. C. Müller³⁾ erhielt dann das Resultat, dass die in höherem Grade absorbirbaren Gase eine imbibirte Zellhaut schneller durchsetzen, als die weniger absorbirbaren, und zwar ist ihre Reihenfolge folgende: Kohlensäure, Sauerstoff, Wasserstoff. Dies Resultat

1) Phil. Mag. 2, 351. Pogg. 28, 331.

2) Annales des sciences naturelles, 1849 III sér. Bd. 13, p. 343.

3) Pringsheim 1869—70, Bd. VII. p. 169.

könnte, ob er nicht ausgeglichen werden würde durch die äussere atmosphärische Luft, die dann allerdings durch viele Membranen hindurch diffundiren müsste.

Um etwas zur Lösung dieses Zweifels beizutragen, soll in der vorliegenden Arbeit untersucht werden, ob und in welcher Weise die pflanzlichen Membranen für atmosphärische Luft durchlässig seien.

Historisches.

Wenn es an sich schon auffällig berührt, wie wenig die Bewegung von Gasen durch Membranen, bestehe sie nun in Effusion, Transpiration (im Sinne der Physik!), einfacher oder Interdiffusion, im Verhältniss zu anderen Fragen der Physik bearbeitet ist, so muss es noch viel mehr auffallen, dass pflanzliche Membranen fast gar nicht zu den Versuchen herangezogen sind, trotzdem sie wegen ihrer grösseren Homogenität geeigneter erscheinen möchten, als die vielfach benutzten tierischen Häute. Bei den reinen Physikern mag der Grund darin zu suchen sein, dass sie mangels eingehenderer pflanzen-histologischer Kenntnisse pflanzliche Membranen zu benutzen Bedenken trugen; doch weiss ich nicht, was bisher die Botaniker verhindert hat, sich tiefer mit dieser für die Pflanzenphysiologie so ausnehmend wichtigen Frage zu beschäftigen, als es in der That der Fall gewesen ist. So kommt es denn, dass die hier zu berücksichtigende Literatur von ziemlich geringem Umfange ist, besonders, da ein Teil derselben die grössere oder geringere Permeabilität einer Membran in Bezug auf differente Gase behandelt.

Die ältesten Versuche scheinen von Graham¹⁾ herzurühren, der unter anderem fand, dass die Diffusion von Gasen durch „Holz“ und durch „Kork“, durch diesen jedoch sehr langsam stattfindet. Die Experimente Garreau's²⁾ konstatiren bereits den Durchgang von Gasen durch Cuticula. N. J. C. Müller³⁾ erhielt dann das Resultat, dass die in höherem Grade absorbirbaren Gase eine imbibirte Zellhaut schneller durchsetzen, als die weniger absorbirbaren, und zwar ist ihre Reihenfolge folgende: Kohlensäure, Sauerstoff, Wasserstoff. Dies Resultat

1) Phil. Mag. 2, 351. Pogg. 28, 331.

2) Annales des sciences naturelles, 1849 III sér. Bd. 13, p. 343.

3) Pringsheim 1869—70, Bd. VII. p. 169.

gilt auch für feuchte Cuticula. Für die trockene erhielt er dagegen die Reihenfolge: Wasserstoff, Kohlensäure, Sauerstoff. Demgegenüber fand A. Barthélemy¹⁾, als er durch trockene Begoniablätter Gase passiren liess, die schnellste Durchgangsfähigkeit für Kohlensäure, also wie beim osmotischen Vorgange. Dann versuchte J. Sachs²⁾ Luft durch Tannenholz hindurch zu pressen, indem er einen Pfropf zum zweiten Schenkel eines U-förmigen Rohres machte und einen Quecksilberdruck von 2—4 dcm. darauf wirken liess; er fand, dass Luft an der Grenze zwischen Frühjahrs- und Herbstholz entwich, wobei die Luftblasen durch eine übergebreitete Wasserschicht hindurch emporgeschleudert wurden. v. Höhnel³⁾ hat das Sachs'sche Experiment erweitert und wiederholt gefunden, dass bei den *Abietineen* fast nur das Herbstholz, bei den *Cupressineen* und *Taxineen* das Sommer- und Frühlingsholz Luft durchtreten lässt. Es bleibt aber unentschieden, ob hierbei die Luft die Membranen der Tracheiden passirt hat oder durch Intercellulargänge entwichen ist. Russow⁴⁾ vermutet für Sachs das letztere, weil er bei seinen Experimenten, wenn er den Druck auf 1—2 Atm. steigerte, die analoge Erscheinung des Emporschleuderns von Wasserbläschen bis zu 2—3 cm. bei Benutzung des Holzes der Edeltanne bemerkte. Er fand bei anatomischer Untersuchung das Vorhandensein von Intercellulargängen in besonders grosser Zahl und Ausdehnung und beobachtete das Hervorsprühen ebenfalls beim Holze der Kiefer, Fichte und des Wachholders. v. Höhnel zeigte, dass Luft durch die Gefässwandungen diffundirt, doch finden sich über die Schnelligkeit der Diffusion verschiedene Ansichten. Er sagt einmal⁵⁾: „Denn wenn auch oben nachgewiesen wurde, dass die Gefässe mit den Spaltöffnungen und Rindenporen nicht communiciren, so habe ich doch andererseits gezeigt, dass Luft sehr leicht in die Gefässe hineindiffundirt.“ An einer anderen Stelle⁶⁾ dagegen: „Es erscheint daher dem Gesagten zu Folge die Vorstellung des Gefässes als einer allseitig geschlossenen Röhre, durch deren Wandung Luft erst

¹⁾ Annales des sciences nat. 1874 V. sér. Bd. 19, p. 138.

²⁾ Arbeiten des botan. Institutes zu Würzburg Bd. II, Heft 2, p. 324.

³⁾ Bot. Zeitung 1879, No. 21.

⁴⁾ Bot. Centralblatt XIII, p. 61.

⁵⁾ Beiträge zur Luft- und Saftbewegung in der Pflanze, Pringsheim XII. pag. 120—121.

⁶⁾ l. c. pag. 65.

unter einem hohen Aussendruck in grösseren Mengen zu diffundiren vermag, vollkommen gerechtfertigt.“ Doch scheint die letztere Ansicht bei ihm zu prävaliren.

Die ersten genaueren Experimente rühren von Wiesner¹⁾ her. Da ich mich mit denselben später noch eingehender werde zu beschäftigen haben, so führe ich hier nur die Hauptergebnisse an:

„Es giebt Gewebe, welche selbst bei grossen Druckunterschieden für Luft undurchlässig sind (Lenticellenfreies Periderm).“

„Im gefässlosen Holze erfolgt der Ausgleich des Gasdruckes durch die Membran hindurch. Am raschesten tritt der Ausgleich in axialer, am langsamsten in radialer Richtung ein.“

„Im luftführenden Parenchym strömt beim Druckausgleich ein Theil der Luft durch die Intercellulargänge (Capillaren) ein, ein anderer geht durch die geschlossenen Membranen und zwar vorwiegend oder ausschliesslich durch die unverdickt gebliebenen Membrantheile, welche die Poren verschliessen.“

„Je stärker eine Parenchym- oder Holzzelle mit Wasser imbibirt ist, desto langsamer erfolgt der Druckausgleich. Es verhalten sich diese Zellen so wie Thonzellen, welche im trockenen Zustande Gase rasch, im mit Wasser imbibirten Zustande nur schwer durchlassen.“

„Während die Wand der Parenchym- und der Holzzelle mit der Abnahme von Wasser für Gase durchlässiger wird, zeigt die Peridermzelle ein umgekehrtes Verhalten. Letztere enthält in jugendlichen Entwicklungsstadien Flüssigkeit und ist im ausgebildeten lufthaltig. So lange die Wand noch imbibirt ist, dringen Flüssigkeitsmoleküle durch dieselbe hindurch und in Dampfform nach aussen. In diesem Zustande dringt die Luft in die Zellwand ein. Mit dem Eintrocknen der Korkzellenwand geht eine Veränderung im molekularen Baue derselben vor sich, welche schliesslich dahin führt, dass selbst bei grossen Druckunterschieden der Durchtritt der Gase durch die Zellmembran verhindert wird.“

¹⁾ Versuche über den Ausgleich des Gasdruckes in den Geweben der Pflanzen. Aus dem LXXIX. Bde. der Wiener Akad. Berichte. I. Abth. Aprilheft. Jahrg. 1879.

Versuche mit Kork und Blattgeweben.

Die Versuche, zu deren Beschreibung ich nun übergehen will, wurden teils mit der Kompressions-, teils mit der Luftpumpe ausgeführt. Wo es mir darauf ankam, geringere positive oder negative Drucke auszuüben, wurde auch manchmal Quecksilber verwendet. Um ständige Fehlerquellen zu vermeiden, wurden die Experimente in der verschiedensten Weise variirt, was leider den Nachteil einer häufigen Aenderung der Apparate im Gefolge hatte. Doch waren diese letzteren so einfacher Art, dass jeder, der etwa die Versuche zu prüfen wünscht, sie sich mit leichter Mühe selbst herstellen kann; zu diesem Zwecke werde ich die Röhrenkombinationen, Verschlüsse etc. stets mit hinreichender Genauigkeit angeben.

Was nun zuerst die Wiesner'schen Versuche mit dünnen Korklamellen anbetrifft, so scheinen sie mir unbedingt richtig zu sein.

Ich habe eine Korklamelle von allerdings 3 mm. Dicke in axialer Richtung mehrere Stunden hindurch einem Ueberdrucke von 2 Atm. ausgesetzt, ohne dass sie sich im geringsten permeabel gezeigt hätte.

Da der hierzu benutzte Apparat noch öfters Verwendung gefunden hat, so will ich ihn gleich an dieser Stelle beschreiben:

Von dem Kessel der Kompressionspumpe geht ein horizontales Ansatzrohr aus (N, Fig. 1), in das sich vertikal nach oben ein anderes Rohr (M) luftdicht einschrauben lässt. An seinem oberen Ende führt dieses ein genaues Gewinde, so dass sich eine Metallkapsel (K), die eine kreisrunde Durchbohrung (B) von 5 mm. Radius besitzt, fest aufschrauben lässt. In diese wird die zu untersuchende Membran in folgender Weise eingebettet: Zwei Metallplättchen aus Zinkblech (Z), 13 mm. im Durchmesser, gerade so gross, dass sie bequem in die Kapsel hineinpassen, und in der Mitte je mit einer kreisförmigen Oeffnung von 2,5 mm. Durchmesser versehen, werden jederseits auf die Membran gelegt, deren Rand etwa 1 mm. zurücksteht. Nun drückt man die Platten gegeneinander und stampft sorgfältig Wachs zwischen dieselben, so dass der Rand der Lamelle von der Aussenluft abgeschlossen ist. Dieser Verschluss ist, wenn er genau sein soll, besonders bei feuchten Objekten nicht leicht herzustellen, und doch hängt von seiner sorgfältigen Ausführung

das Gelingen des Experimentes ab. Scheibchen aus Rehleder (L), mit etwas grösserer Oeffnung und mit Fett geschmiert, kommen dann jederseits auf die Metallplättchen zu liegen. Diese ganze Vorrichtung wird in die Kapsel eingesenkt, der Raum, der etwa an der Peripherie noch bleibt, mit Wachs verkittet und nun das Metallrohr eingeschraubt. Bei richtiger Herstellung der Plättchen drückt das Rohr M gerade auf deren Ränd und presst das Ganze gegen die Vorderwand der Kapsel. Dabei legen sich die Zinkplättchen vollkommen eng an die Membran an; etwaige feine Lücken oder Risse werden von dem ebenfalls zusammengepressten Wachs ausgefüllt. Die Lederscheiben haben nur den Zweck, die Reibung von Rohr und Kapsel an den Zinkplatten zu verhindern, da diese sich sonst gegen einander drehen, die Membran verzerren und somit den ganzen Verschluss stören würden. Ist der Verschluss wohl gelungen, so bleibt der komprimirten Luft zum Ausgleich mit der äusseren von normalem Druck nur der Weg durch die von den Platten freigelassene Membranscheibe von 2,5 mm. Durchmesser übrig. Ob der Verschluss gelungen ist, lässt sich dadurch prüfen, dass man der Kapsel längs der Peripherie einen kleinen Wall von Wachs (W) aufsetzt, darin Wasser thut und nun beobachtet, an welcher Stelle die Luftbläschen austreten. Geschieht dies am Rande der Zinkplatten, so ist die Membran in diesen nicht gut verschlossen, geschieht es aber oberhalb der Lederscheibe, so ist die ganze Kombination nicht luftdicht in die Kapsel eingelassen. Bei einem guten Verschluss sieht man die Bläschen nur allenthalben aus der Membran selbst heraustreten.

Diese Art der Versuchsanstellung war aber unzureichend, wenn ein in einer bestimmten Zeit ausgetretenes Luftquantum gemessen oder der Beweis für absolute Impermeabilität, wie in Versuch 1, erbracht werden sollte.

Zu diesem Zwecke wurde dann der eine Schenkel (a, Fig. 2) eines U-förmigen Glasrohres (G) mit dünner Wandung über die Kapsel und den oberen Teil des Rohres M gestülpt. An der Verbindungsstelle wurde noch ein Stück guten Kautschukschlauches (S) übergezogen und festgebunden, doch derart, dass die Kapsel nicht der Beobachtung entzogen wurde. Vor dem Anschrauben des vertikalen Rohres auf die Pumpe wurde das Glasrohr mit Wasser gefüllt, alle Luftblasen sorgfältigst entfernt, der zweite Schenkel (b) durch einen Kork verschlossen und nun der Apparat aufgeschraubt. Wenn man dann die

Oeffnung des Schenkels b unter Wasser brachte (d) und den Kork entfernte, so blieb die Röhre gefüllt. Dieselbe war ausserdem mit einer Teilung nach cem. versehen. Trat nun Luft durch die Membran in den Schenkel a, so sank zuerst das Wasser bis zur Marke e und wurde dann aus dem Schenkel b ausgetrieben.

Da aber nun in Versuch 1 auch nicht das kleinste Luftbläschen bemerkt werden konnte, so muss angenommen werden, dass eine Korklamelle von 3 mm. Dicke selbst bei einem Ueberdrucke von 2 Atm. in dem Zeitraum von mehreren Stunden für Luft impermeabel ist.

Nächst dem wurden Blattgewebe geprüft und zwar von *Peperomia magnolifolia*. Die grossen fleischigen Blätter dieser Pflanze gestatten bequem grössere Lamellen zu präpariren. Die Blattoberseite ist frei von Spaltöffnungen, die auf der Unterseite reichlich vorhanden sind. Die Verhältnisse der einzelnen Gewebeschichten sind von der Unterseite zur Oberseite hin gerechnet bei einem grösseren Blatte folgende: Cuticula 0,003 mm., doppelte Epidermis 0,042 mm., die Wandungen derselben sind stark verdickt, eine Doppelmembrau misst von 0,006—0,01 mm., Schwammparenchym 0,25 mm., mit engen Intercellularräumen; Assimilationsgewebe 0,064 mm., wovon 0,026 mm. auf die Pallisadenschicht entfallen. Hieran schliesst sich nun nach oben das mächtig entwickelte grosszellige Wassergewebe, 2,032 mm. stark, mit sehr zarten Membranen; dann folgt eine ebenfalls dünnwandige Epidermis = 0,019 mm. und die Cuticula = 0,003 mm. in Summa 2,413 mm. Die Unterseite bis zu den Pallisadenzellen inclusive kennzeichnet sich als eine harte lederartige Schicht, die obere ist zart und weich, und beide lassen sich mit grosser Leichtigkeit von einander trennen. Bei den Versuchen ist dies häufig geschehen, ich kennzeichne sie dann kurz als Oberseite, resp. Unterseite. Wenn nichts anderes bemerkt ist, so ist stets der Primordialschlauch durch Kochen in konzentrierter Jodlösung getötet.

Ein roher Vorversuch wurde mit der Oberseite gemäss Fig. 1 angestellt. Mittelst der Kompressionspumpe wurde ein Ueberdruck von 4 Atm. erzeugt und dann nicht wieder nachgepumpt. Nach über 1h waren noch über 2 Atm. Ueberdruck vorhanden.

Dieser Versuch lehrte, dass die zarten Wandungen des

Wassergewebes wie auch diejenigen der Epidermis und die Cuticula im imbibirten Zustande für Luft permeabel waren.

Um einen Begriff zu bilden über die Schnelligkeit des Durchganges durch diese Oberseite, wurde der durch Fig. 2 erläuterte Apparat angewendet. Der Ueberdruck betrug konstant 2,5 Atm. In 7' der Beobachtung traten hindurch 42,7 ccm. Luft. Da wie oben bemerkt, die Oeffnung in den Zinkplatten einen Durchmesser von 2,5 mm. hatte, so besass die Durchtrittsfläche eine Grösse von 0,0625 qcm. Bezeichnen wir die Anzahl der wirksamen Atmosphären Ueberdruck mit A, die Beobachtungszeit in Stunden ausgedrückt mit T, die Durchtrittsfläche mit Q und das ausgetretene Luftvolumen mit V, so erhält man, da nach Graham die Schnelligkeit des Durchganges direkt proportional dem Druck ist, die Schnelligkeit aber durch das Volumen der in der Zeiteinheit hindurchgegangenen Luft gemessen wird — für die Einheiten 1 Atm. Ueberdruck, 1h Durchgangszeit, 1 qcm. Durchtrittsfläche — als durchgetretenes Volumen oder als Schnelligkeit S:

$$S = \frac{V}{T \cdot Q \cdot A}$$

In diesem Falle ist also

$$S = 2342,4.$$

Dieselbe Lamelle wurde am folgenden Tage zur Wiederholung des Experimentes benutzt. Es war beobachtet: A = 2 Atm., T = 8', V = 40,2 ccm., so dass

$$S = 2412.$$

sein würde. Die Lamelle war vor der Benutzung 1,4 mm. dick, nachdem die Versuche vollendet waren, zeigte sie in Folge der Wasser-Auspressung beim Einschliessen nur noch eine Dicke von 0,73 mm.

Eine andere Lamelle, ebenfalls Oberseite, wurde in gleicher Weise geprüft. Es war beobachtet: A = 1 Atm., T = 17', V = 42,7 ccm., also wird

$$S = 2411,5.$$

Dieselbe Lamelle wurde am nächsten Tage wieder verwendet. Das Wasser aus dem Rohre G (Fig. 2) war bereits am Tage vorher entfernt worden. Bei diesem Experiment kam statt dessen Quecksilber in Verwendung: Beobachtungen: A = 2 Atm., T = 18', V = 43,2 ccm. und man erhält als Resultat

$$S = 1152.$$

Dies Versuchsobjekt hat vor dem Versuch eine durchschnittliche

Dicke von 1,4 mm., nach demselben in Folge sehr starker Pressung eine solche von 0,34 mm.

Ziehen wir aus den Versuchen 3—6 das Facit, so fällt die Uebereinstimmung der Werte von S in den Fällen 3 und besonders 4 und 5 auf, hinter denen S des 6. Versuchss um mehr als die Hälfte zurücksteht. Wie erklärt sich das? Die Behandlung war in allen Fällen dieselbe, nur war nach dem 5. Versuche das Wasser aus dem Rohre G entfernt worden, die Lamelle war circa einen Tag mit der Luft in Berührung gewesen und dann in Versuch 6 mit Quecksilber bedeckt worden. Das Einzige, was dadurch in unserem Objekt geändert sein kann, ist der Wassergehalt. Vorher waren nicht nur die Zellmembranen imbibirt, sondern die Lamelle war mit Wasser durchtränkt, nun aber muss sie lufttrocken gewesen sein, was ohne besondere Bestimmung des Wassergehaltes bei der Dauer der Verdunstung und der geringen Dicke des Objectes (0,34 mm.) angenommen werden kann. Es kann also aus diesen Versuchen nur der Schluss gezogen werden, dass die Luft schneller durch die imbibirte als durch die lufttrockene Oberseite von *Peperomia magnolifolia* passirt.

Zur weiteren Prüfung dieser Frage wurde eine solche Oberseite im Trockenkasten so lange getrocknet, dass Gewichtsverluste nicht mehr zu konstatiren waren, zu welcher Zeit also der absolut trockene Zustand erreicht war. Das Gewebe verliert dabei nicht nur an Dicke, sondern auch an Flächenausdehnung, derart, dass man annehmen muss, alle Membranen legen sich aneinander. Um eine nur kleine Druckdifferenz zu erzeugen, wurde eine beiderseits offene Glasröhre (G) gebogen, wie es Fig. 3 angiebt; auf den kurzen Schenkel s_2 wurde ein Metallrohr (M) mittels feinen Siegelackes aufgekittet. Dieses Rohr hatte bei b eine ebene Verbreiterung und zeigte sich daher als sehr geeignet zur Aufkittung einer Lamelle. Als Kitt wurde eine Mischung, die bereits durch v. Höhnel angegeben ist, verwendet. Sie besteht aus Kolophonium und Wachs, wozu ich noch ein ganz kleines Quantum Leinöl setzte. Dieser Kitt wird in der Folge immer verwendet; er verschliesst völlig luftdicht, ist dabei nicht zu spröde und haftet, geschickt aufgetragen, auch auf feuchten Lamellen und Pfropfen. Die Aufkittung geschieht in der Weise, dass b schwach erwärmt, dann der durch Erhitzen dünnflüssig gemachte Kitt aufgetragen und die vorher passend zugeschnittene Lamelle nun, während der

Kitt erhärtet, schnell aufgedrückt wird. Zur grösseren Sicherheit drückt man dann mit einer heissen Messerklinge die Lamellenränder sorgfältig an und bedeckt sie ausserdem oben und seitlich mit flüssigem Kitt. Ist alles genügend erkaltet, so wird der Apparat senkrecht befestigt, das Rohr s mit Quecksilber gefüllt, welches, in s_1 emporsteigend, ein bestimmtes Luftquantum abschliesst und komprimirt.

Beim Beginn des Versuches ist die Quecksilbersäule in s : $ag = 23,75$ cm., in s_1 : $a_1 g = 10$ cm. Innerer Durchmesser von $G = 0,7$ cm. Durchschnittsfläche der Lamelle = $1,2$ qcm. In den ersten 24^h steigt das Quecksilber in s_1 um $0,5$ cm., in den folgenden 24^h um $0,25$ cm. und in den nächstfolgenden 24^h um $0,05$ cm.

Dieselbe Lamelle sollte im völlig imbibirten Zustande geprüft werden. Um aber sonst völlig gleiche Verhältnisse in beiden Versuchen zu garantiren, durfte sie nicht losgelöst und in den mit Wasserdunst gesättigten Raum gebracht werden. Daher wurde sie einen halben Tag hindurch mit Wasser in Berührung gebracht und dann der Versuch begonnen, während dessen ein Leinwandstreifen, der, aus einem höher stehenden Wassergefässe kommend, direkt unter der Lamelle weggeführt wurde, diese beständig feucht erhielt. Alle sonstigen Data blieben ungeändert. Während der ersten 24^h stieg das Queck- in s_1 um $1,6$ cm., in den folgenden 24^h um $0,3$ cm., in den nächstfolgenden 24^h um $0,1$ cm.

Da in diesen beiden Versuchen der wirksame Atmosphärendruck nicht konstant, sondern in beständigem Wechsel begriffen ist, so sind obige Steighöhen nicht unmittelbar zu vergleichen. Ich habe deshalb mit Benutzung der angeführten Zahlenwerte nachfolgende Tabelle aufgestellt, aus welcher vergleichbare Werte erhellen:

Zeitraum der Beobachtung.	In diesem Zeitraum						S ¹⁾	
	ist die Luftdichtigkeit im Rohre gefallen	ist der Wert der Luftdichtigkeit im Mittel:	beträgt die wirksame Druckdifferenz im Mittel:	beträgt die im Rohre verdrängte Luftmenge = Vol. ausgetretener Luft mittlerer Dichtigkeit in cem. = $r^2 \pi h$:	Dasselbe Luftquantum von der Dichtigkeit 1 beträgt cem.:	Grösse der Durchtrittsfläche in cem.:		
	von	auf						
erste 24h	89.75	88.75	89	13	0,5. 0 ² ,35 π = 0,1924	0,22804	1,2	0,0468
	76	76	76	76				
folg. 24h	88.75	88.25	88.5	12.5	0,25. 0 ² ,35 π = 0,0962	0,11202	1,2	0,02356
	76	76	76	76				
folg. 24h	88.25	88.15	88.2	12.2	0,05. 0 ² ,35 π = 0,01924	0,02223	1,2	0,004828
	76	76	76	76				
in den 72h zusammen	89.75	88.15	88.95	19.95	0,8. 0 ² ,35 π = 0,3078	0,3553	1,2	0,024135
	76	76	76	76				
erste 24h	89.75	86.55	88.15	12.15	1,6. 0 ² ,35 π = 0,6156	0,714	1,2	0,15507
	76	76	76	76				
folg. 24h	86.55	85.95	86.25	10.25	0,3. 0 ² ,35 π = 0,11544	0,13101	1,2	0,03373
	76	76	76	76				
folg. 24h	85.95	85.75	85.85	9.85	0,1. 0 ² ,35 π = 0,03848	0,0435	1,2	0,011645
	76	76	76	76				
in den 72h zusammen	89.75	85.75	87.75	11.75	2. 0,235 π = 0,7696	0,8886	1,2	0,06652
	76	76	76	76				

feucht

Membran

trocken

1) S die Schnelligkeit wie bei 3 defnirt.

Vor allem fällt hier die Kleinheit der Werte von S auf. Ich glaube dies darauf zurückführen zu müssen, dass für so kleine Druckdifferenzen das Gesetz „die Schnelligkeit des Durchganges steht im direkten Verhältnis zum Druck“ seine Geltung verliert. Vielleicht mag auch die Art der Trocknung nicht ohne Einfluss gewesen sein. Sieht man aber davon ab, so erhellt auch aus diesen beiden Versuchen, dass die feuchte Membran sich als permeabler erweist, denn die trockene. Auch wenn man in beiden Fällen, d. h. für die Versuche 3—6 und 7—8, den Quotienten

$$\frac{\text{S für die feuchte Membran}}{\text{S für die trockene Membran}} = \frac{S_f}{S_t}$$

bildet, so erhält man Werte, die immerhin als ziemlich gleich bezeichnet werden können. Es wird nämlich für die erste Versuchsreihe $\frac{S_f}{S_t} = 2,1$, für die zweite $= 2,7$.

Nächstem wurde nun auch die Unterseite auf ihr Verhalten hin geprüft. Die Zellen sind hier bedeutend kleiner wie auf der Oberseite, die Membranen, besonders die der Epidermis, sind dicker, und so sind denn hier die zu überwindenden Widerstände bedeutend grösser als bei der Oberseite. Andererseits bieten die Intercellulargänge und Spaltöffnungen offene Wege für den Durchgang der Luft dar. Es wird daher in diesem Falle die Sicherheit des Ergebnisses für die hier zu behandelnde Frage bedeutend geringer.

Die abgelöste Lamelle wurde ebenfalls im Trockenkasten bei 98—100° C. getrocknet. Apparat erhellt aus Fig. 4. Die Bedeutung der Buchstaben ist dieselbe wie in Fig. 3. Auch die Lamelle wurde in gleicher Weise aufgekittet. Der Unterschied in beiden Versuchen besteht nur darin, dass beim anfänglichen Stand des Quecksilbers a_g im Schenkel $s_1 = 19,2$ cm., $a_1 g$ im Schenkel $s = 4,8$ cm., in M eine Luftverdünnung besteht, hier also die Luft behufs Ausgleichs in das Rohr hineintreten muss. Für die Lamelle ist das ohne Bedeutung. Röhrendurchmesser 0,4 cm., Durchtrittsfläche der Membran 0,49 qcm. In den ersten 24^h fällt das Quecksilber in s_1 kaum um 0,1 cm., in den folgenden 24^h um 0,1 cm.

Wie in 8 wurde auch diese Lamelle behandelt, um sie zu imbibiren und dauernd feucht zu erhalten. In den ersten 24^h fällt das Quecksilber in s_1 um 1,3 cm., in den folg. 24^h um 0,6 cm.

Ich gebe wiederum die Tabelle:

Zeitraum der Beobachtung.	In diesem Zeitraum							
	ist die Luftdichtigkeit im Rohre gestiegen	beträgt der Wert der Luftdichtigkeit im Mittel:	beträgt die wirksame Druckdifferenz im Mittel:	beträgt die im Rohre verdrängte Quecksilbermenge = Vol. ausgetretener Luft mittlerer Dichtigkeit in ccm. = $r^2 \pi h$:	Dasselbe Luftquantum von der Dichtigkeit 1 beträgt ccm.:	Grösse der Durchtrittsfläche in qcm.:	S	
erste 24h	von $\frac{61.6}{76}$	auf $\frac{61.8}{76}$	$\frac{61.7}{76}$	$\frac{14.3}{76}$	$0,1.0^2,2\pi = 0,0126$	$0,01023$	$0,49$	$0,00463$
	$\frac{61.8}{76}$	$\frac{62}{76}$	$\frac{61.9}{76}$	$\frac{14.1}{76}$	$0,1.0^2,2\pi = 0,0126$	$0,01026$	$0,49$	$0,00472$
folg. 24h	$\frac{61.6}{76}$	$\frac{62}{76}$	$\frac{61.8}{76}$	$\frac{14.2}{76}$	$0,2.0^2,2\pi = 0,0252$	$0,02049$	$0,49$	$0,00467$
	$\frac{61.6}{76}$	$\frac{64.2}{76}$	$\frac{62.9}{76}$	$\frac{13.1}{76}$	$1,3.0^2,2\pi = 0,1634$	$0,135$	$0,49$	$0,0667$
erste 24h folg. 24h	$\frac{64.2}{76}$	$\frac{65.4}{76}$	$\frac{64.8}{76}$	$\frac{11.2}{76}$	$0,6.0^2,2\pi = 0,0754$	$0,0643$	$0,49$	$0,0371$
	$\frac{61.6}{76}$	$\frac{65.4}{76}$	$\frac{63.5}{76}$	$\frac{12.5}{76}$	$1,9.0^2,2\pi = 0,2388$	$0,1995$	$0,49$	$0,0528$

trocken
Membran
feucht

Zunächst zeigt sich auch hier, dass das grössere Quantum Luft durch die feuchte Lamelle hindurch gegangen ist. Es fragt sich aber, ob bei der Komplicirtheit des Vorganges in der Unterseite dies Resultat zu Gunsten der feuchten Membran gedeutet werden darf. Spaltöffnungen und Intercellulargänge sind für die Gasatome der atmosphärischen Luft als gröbliche Räume anzusehen, die der Bewegung der Atome ein Hindernis nicht in den Weg legen. Sind aber diese Räume mit Wasser angefüllt, so wird die Bewegung bedeutend verlangsamt. Bei Versuch 9 nun haben wir es mit lufteerfüllten Spaltöffnungen und Intercellulargängen zu thun, in 10 dagegen sind sie mit Wasser angefüllt, denn bei dem geschilderten Verfahren der Imbibition der Zellwände beschränkt sich der Vorgang nicht auf diese, auch die Lumina der Zellen, die erwähnten Kanäle, werden mit Wasser angefüllt. Es müsste also, wenn wir nur diese Kanäle in's Auge fassen, der Durchtritt der Luft durch die feuchte Lamelle langsamer erfolgen als durch die trockene. Wir sehen aber, dass gerade die entgegengesetzte Erscheinung statt hat. Ausser den Kanälen kommen aber nur die Membranen in Betracht, folglich ist erwiesen, dass auch in diesem Falle die grössere Permeabilität auf Rechnung der imbibirten Membranen zu setzen ist.

Bilden wir uns wiederum den Quotienten $\frac{S_f}{S_t}$, so nimmt er in diesem Falle den Wert 11,306 an, das heisst, die Luft geht 11mal so schnell durch die imbibirte als durch die trockene Membran, während wir oben dafür die Werte 2,1 resp. 2,7 hatten. Eine Erklärung für diese hohe Zahl lässt sich vielleicht folgendermassen geben: Bei derselben Lamelle bleibt die Dicke der zu durchsetzenden Membranen im trockenen und feuchten Zustande ungefähr immer dieselbe. Nicht so verhalten sich die Lumina. Im trockenen Zustande mögen sie bei der Unter- wie der Oberseite ungefähr gleich ins Gewicht fallen. Im feuchten Zustande, wo auch, wie bereits erwähnt, Wasser in ihnen vorausgesetzt werden muss, nehmen die grossen Zellen des Wassergewebes einen unverhältnissmässig grösseren Raum ein, als die bedeutend kleineren Zellen des Schwammparenchyms. Der Luft wird also von dem Zellwasser im Wassergewebe ein erheblich grösserer Widerstand entgegen gesetzt, als im Schwammparenchym, und sie passirt daher letzteres mit viel grösserer Leichtigkeit. Daraus ergibt sich für die Unterseite ein grösserer Abstand des Divisors vom Dividendus des gebildeten Quotienten, als für die Oberseite, und somit der hohe Wert. Die Unterseite im trockenen Zustande erweist sich als undurchlässiger als die Oberseite im gleichen Zustande, und zwar geht die Luft bei der ersteren 5,17 mal langsamer hindurch als bei der letzteren, und ähnlich passirt die Luft die imbibirte Unterseite 1,2485 mal langsamer als die imbibirte Oberseite. Also trotz der Luftkanäle ist die Unterseite in jedem Zustande schwerer

durchlässig als die Oberseite, und das rührt jedenfalls her von der grösseren Zahl und Stärke der zu passirenden Membranen. Dies kann uns nebenbei auch als Beweis gelten, dass überhaupt die Membranen am Durchgang der Luft beteiligt sind.

Auch für die Unterseite ist ein Versuch nach Art der sub 3—5 beschriebenen zu verzeichnen. Die Beobachtungen waren wie folgt:

$$A = 1 \text{ Atm.}, T = 1^{\text{h}} 26', V = 43 \text{ ccm.}, Q = 0,0625 \text{ qucm.}, \\ S = 626,5.$$

Auch hier wieder fällt der hohe Wert von S gegenüber den unter 9 und 10 notirten auf. Andererseits bestätigt aber auch dieses Experiment die Thatsache, dass die Unterseite weniger permeabel ist als die Oberseite, und zwar ist das Verhältnis ungefähr 4.

Allen diesen Experimenten gegenüber, die mit Blattstücken ausgeführt waren, deren Primordialschlauch getötet war, stehen einige, die mit lebenden, frischen Blättern ausgeführt wurden.

Apparat ist aus Fig. 5 ersichtlich, die Röhre ist bei b zugeschmolzen, das Quecksilber steht von b—b₁. Als Lamelle war ein Stück lebenden *Peperomia*-Blattes aufgekittet. Der Apparat wurde unter den Recipienten einer Luftpumpe gebracht und hier die Luft auf $\frac{1}{4}$ Atm. verdünnt. Durch 17^h der Beobachtung änderte das Quecksilber seinen Stand nicht.

Apparat der durch Fig. 2 erläuterte. Als Lamelle wird ebenfalls ein Stück lebenden Blattes benutzt. Ueberdruck 2 Atm. Nach Verlauf von 1^h 15' war noch keine Luft hindurchgetreten.

In gleicher Weise wird die lebende Oberseite einem Ueberdruck von 1 Atm. ausgesetzt. Nach Verlauf von 1^h war noch keine Luft hindurchgetreten.

Derselbe Versuch wiederholt bei 2 Atm. Ueberdruck. Nach 2^h der Beobachtung ergab sich dasselbe negative Resultat.

Aus allen diesen Versuchen kann geschlossen werden, dass sich der lebende Primordialschlauch wenn nicht ganz, so doch in sehr hohem Grade als impermeabel erweist.

Damit sind die Versuche mit Blättern erledigt und, alle Ergebnisse zusammengefasst, kann als Resultat derselben angegeben werden, dass sowohl die Cuticula als auch die Parenchymzellmembranen permeabel sind, und zwar sind es die imbibirten in höherem Grade als die trockenen.

(Fortsetzung folgt.)

Redacteur: Dr. Singer. Druck der F. H. Neubauer'schen Buchdruckerei (F. Huber) in Regensburg.

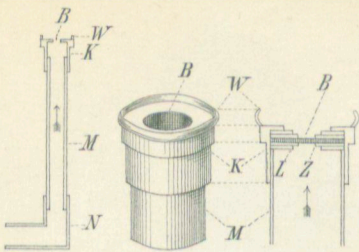


Fig. 1.

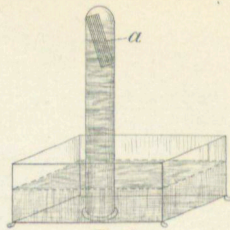


Fig. 9.

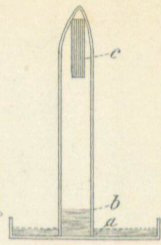


Fig. 10.

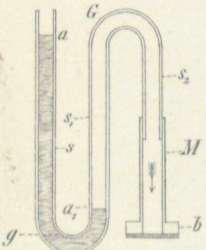


Fig. 3.

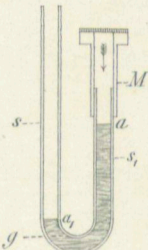


Fig. 4.

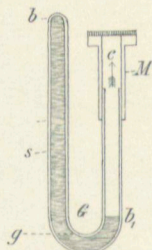


Fig. 5.

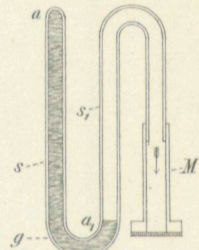


Fig. 13.

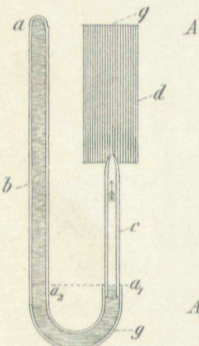


Fig. 6.

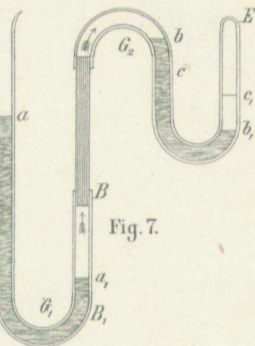


Fig. 7.

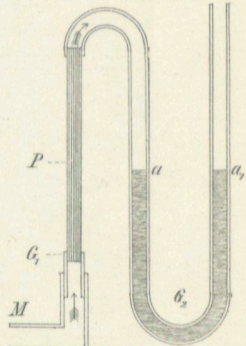


Fig. 8.

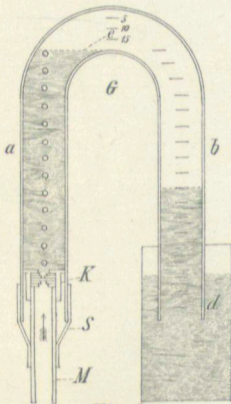


Fig. 2.

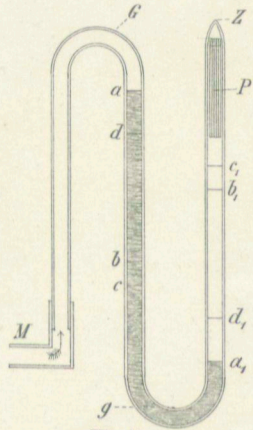


Fig. 11.

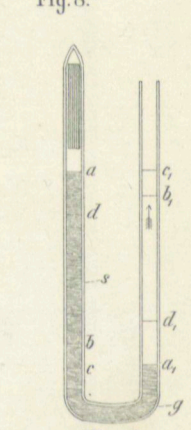


Fig. 12.

E. Lietmann del.

Lith. v. C. Matthes, Regensburg

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung](#)

Jahr/Year: 1887

Band/Volume: [70](#)

Autor(en)/Author(s): Lietzmann E.

Artikel/Article: [Ueber die Permeabilität vegetabilischer Zellmembranen in Bezug auf atmosphärische Luft 339-354](#)