©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Nährstoffaufnahme, Nährstofftransport und osmotischer Zustand der Pflanzen

Von Univ.-Prof. Dr. Hans Linser, Gießen

Vortrag, gehalten am 20. März 1968.

Da die Ertragsbildung der Kulturpflanzen von den ihnen zur Verfügung stehenden Nährstoffen bzw. Nährstoffmengen abhängig ist und nur diejenigen wirksam werden können, die in die Pflanzen hinein gelangen, hat sich die Agrikulturchemie, besonders seit Liebig (1803—1873) für die Nährstoffaufnahme der Pflanzen interessiert. Man verstand darunter zunächst die im Verlauf der Vegetationsperiode bzw. der zur Ertragsbildung nötigen Zeitspanne aus der Umwelt in die Pflanze aufgenommenen Mengen anorganischer Nährstoffe, und zwar sowohl der unersetzlich notwendigen Makroelemente (C, H, O, N, S, P, K, Ca, Mg, Fe) und Mikroelemente (B, Cu, Mn, Zn, Mo, Co) sowie einiger zwar nicht für Lebenserhaltung und Wachstum aller, wohl aber für die Herstellung der arttypischen Zusammensetzung einzelner Pflanzenarten notwendiger Elemente (wie Na, Cl, Si, J usw.). Alle

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

übrigen, mitunter in der Pflanze auffindbaren Elemente können nicht als Nährstoffe, sondern nur als zufällig aufgenommene, accessorische Stoffe bezeichnet werden.

Während des ersten Jahrhunderts der agrikulturchemischen Forschung bemühte man sich vorwiegend um die Zusammenhänge zwischen der Darbietung verfügbarer Nährstoffmengen und der Menge des erzeugten Ertragsgutes, und die analytischen Methoden, die zur Verfügung standen, waren derart, daß man nur jeweils das Ergebnis über längere Zeiträume hindurch erfolgter Nährstoffaufnahmevorgänge quantitativ erfassen konnte. Eine nähere Kenntnis über die einzelnen physiologischen Vorgänge der Nährstoffaufnahme konnte erst gewonnen werden, als es seit etwa 1940 möglich war, mit Hilfe der Isotopentechnik und Markierung der Nährstoffe deren Weg bei der Aufnahme in die Pflanze sowie weiter innerhalb der Pflanze auch in kleinsten Mengen und sehr kurzen Zeitabschnitten eindeutig und quantitativ messend zu verfolgen. Seither hat sich auch das Interesse der Agrikulturchemie der Physiologie der Nährstoffaufnahme unmittelbar zugewandt, dessen Ergebnisse hier (im Folgenden) kurz zusammengefaßt und diskutiert werden sollen.

Die Pflanze kann Nährstoffe in verschiedenen Zustandsformen und auf verschiedenen Wegen aufnehmen, nämlich gasförmige bzw. dampfförmige

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Nährstoffe (O_2, CO_2, SO_2, H_2O, NH_3 etc.) aus der Atmosphäre vorwiegend cuticulär oder stomatär durch das Blatt und sonstige Oberflächen oberirdischer Organe, oder auch durch die unterirdischen Organe, und gelöste Stoffe (Moleküle, Ionen) aus dem wäßrigen Milieu (der Bodenlösung, den Niederschlägen etc.) vorwiegend durch die Wurzeln, aber auch durch die Oberflächen der oberirdischen Organe (z. B. im Falle der Blattdüngung oder Beregnungsdüngung).

In beiden Fällen führt der Weg der Aufnahme der Stoffe vom Außenmedium in die Zelle durch folgende Strukturgebilde: Zellwandraum → Plasmalemma → Protoplasma → (innerprotoplasmatische Membranen) → Tonoplast → Zellsaft, wobei freilich nicht jedes Nährstoffmolekül diesen Gesamtweg gehen muß, sondern auch nur Teilstücke davon gehen kann.

Nimmt man eine Pflanze aus ihrer Nährlösung, so nimmt man (nach schnellem Abspülen der Wurzeln) damit auch die von ihr aufgenommenen Nährstoffe heraus und zwar jene, die sich in den Interzellularräumen des Zellwandraumes befinden (die eine Weite von 50—100 Å aufweisen) und die noch nicht in das Plasma eingedrungen sind, sowie jene, die das Plasmalemma bereits durchschritten haben und innerhalb vom Lemma vorliegen, also das Ergebnis der eigentlichen, echten Aufnahme darstellen.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Nach Versuchen von Conway und Downey (1950) mit Hefe, bei denen sich zeigte, daß für eine Hefemasse ein 26% des Volumens ausmachender, den Interglobulärräumen der dichtesten Kugelpackung entsprechender Raum, „Free space", angenommen werden kann, der dem freien Zutritt der Nährlösung offensteht, bezeichnete Epstein (1955) bei Gerstenwurzeln den mit 23 Vol% gefundenen „frei zugänglichen" Raum als „outer space", in dem sich auf Grund von Diffusionsvorgängen im Austausch mit der Außenlösung eine gewisse Nährstoffkonzentration vorfindet. Da infolge des Vorhandenseins von elektrischen Ladungen an den Oberflächen der Zellulosefibrillen des Zellwandraumes und ihrer Inkrustationen (Hemicellulosen, Pektine etc.) eine Austauschkapazität des Zellwandraumes besteht, die für Kationen relativ groß*), für Anionen dagegen relativ klein ist, und man es an diesen Oberflächen mit einer Donnan-Verteilung der Ionen zu tun hat, schufen Briggs und Robertson (1957) den Begriff des „scheinbaren freien Raumes" („apparent free space", AFS) sowie den des „Donnan free space" (DFS), der (nach experimentellen Befunden) sicher den gesamten Zellwandraum, wahrscheinlich aber

*) Die Kationenaustauschkapazität der Zellwände beträgt nach DRAKE, VENGRIS u. COLBY (1951) bei Dicotylen 9—30 maequiv./100 g TS, bei Monocotylen 25—94 maequiv./100 g TS.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

auch einen Teil des Plasmaraumes umfaßt**). Tatsächlich zeigt das Plasmalemma elektronenmikroskopisch sichtbare Einstülpungen, die in Vesicularräume des endoplasmatischen Reticulums übergehen, so daß ein unmittelbarer Diffusionsaustausch zwischen diesem und dem Außenmedium (des Zellwandraumes) möglich ist. Allerdings stehen die großen innerplasmatischen Oberflächen dieser Vesicularräume im Gegensatz zu den kleinen Verbindungsporen zum Außenmedium, so daß die Außenlösung nicht in unveränderter Zusammensetzung von dort bis in das Innere des Plasmas gelangen kann, sondern durch Stoffaustausch mit den innerplasmatischen Oberflächen viel schneller ihre Zusammensetzung verändert, als sie in der Lage ist, sich mit der Außenlösung erneut in ein Diffusionsgleichgewicht zu setzen. Die Grenze zwischen AFS und dem „Inner space" (IS) des Protoplasmas und des Zellsaftes liegt dort im Vesiculum des endoplasmatischen Reticulums, wo das Außenmedium seine spezifische Zusammensetzung verliert und die Zusammensetzung des inneren Mediums annimmt. Der AFS kann somit nicht ein-

---

**) Bei Nitella axillaris fanden DIAMOND und SOLOMON (1959) 0,1% des Gesamtkaliums mit 23 sec Halbwertszeit sehr schnell austauschbar im „free space" des Zellwandraumes, 1,5% mit 5 Stunden Halbwertszeit schwerer austauschbar im Cytoplasmaraum vorliegend, während der Rest (98,3%) mit 40 Tagen Halbwertszeit sehr stabil im Zellsaftraum vorlag.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

deutig vom IS abgegrenzt werden und zeigt einen kontinuierlichen Übergang in diesen.

Das Hineinreichen der Außenlösung in vesiculäre Räume des endoplasmatischen Reticulums ermöglicht auch die unmittelbare Aufnahme und Resorption kleiner Volumina der Außenlösung durch den oft beobachteten Vorgang der Pinocytose, bei dem sich vesiculare Teilstücke vom Kontakt mit dem Außenmedium abschließen und sich vom Plasmalemma abtrennen (vgl. Bennet, 1956). Auf diesem Wege scheinen jedoch nur unbedeutend kleine Mengen an Nährstoffen und anderen Stoffen unmittelbar in das Plasma gelangen zu können.

Daß das Außenmedium in unveränderter Zusammensetzung bis an das Plasmalemma vordringen kann, ist nur dann möglich, wenn sich das Außenmedium bereits mit den Sorptionskapazitäten des AFS im Zellwandraum ins Gleichgewicht gesetzt hat, d. h. wenn alle Sorptionsstellen des AFS so mit Ionen besetzt sind, daß weitere Austauschvorgänge mit der Außenlösung zu keiner Bruttoveränderung mehr führen. Mengel (1962) beschäftigte sich eingehend mit der Austauschadsorption im AFS und mit dem Einfluß der Ionenbesetzung des AFS auf die Ionenaufnahme. Es zeigte sich, daß die Ionenverteilung im AFS keinen Einfluß auf die Hauptvorgänge der Ionenaufnahme in das Plasma besitzt. Ist einmal die Ionenbesetzung des AFS im Gleichgewicht mit der Außenlösung,

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

so tritt die Außenlösung in unveränderter Zusammensetzung an das Plasmalemma heran.

Das Plasmalemma bildet nun eine Barriere, an die das von außen her kommende Molekül oder Ion auftrifft und die es zum Zwecke der Aufnahme in das Protoplasma durchschreiten soll. Es handelt sich nicht um eine absolut dichte Membran, sondern um eine nur 4 Molekülschichten dicke, mit Poren durchsetzte Grenzschicht des Protoplasmas, deren Aufbau zwar grob als aus Lipoiden und Proteinen bestehend geschildert werden kann, mit einfachen Schemata übereinandergelegter monomolekularer Schichten (z. B. im Sinne von Davson u. Danielli, 1943) aber keineswegs hinreichend beschrieben werden kann. Daß die Oberflächenstrukturen des endoplasmatischen Reticulums, die sich ja vom Plasmalemma in strukturelle Hinsicht nicht prinzipiell unterscheiden bzw. trennen lassen, etwa zur Hälfte aus globulären Proteinen und zur anderen Hälfte aus Lipoiden bestehen, bedeutet keineswegs, daß die Lipoide kontinuierliche monomolekulare Schichten darstellen, und daß man, wie dies seit Overton (1895) geschieht, die Permeabilität der Grenzschicht für Moleküle von deren Lipoidlöslichkeit so deuten dürfte, daß sich lipoidlösliche Stoffe in dieser Lipoidschicht tatsächlich „lösen" müssen, um durchtreten zu können. Offenbar handelt es sich nicht um homogene monomolekulare Schichten, sondern

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

um Oberflächenstrukturen, die sich aus weitgehend globulär gestalteten Eiweiß- bzw. Enzym-Komplexen (oft Multienzymkomplexen) mit angegliederten, genau geordneten und aus vielerlei einzelnen Molekültypen lipoider Stoffe zusammengesetzen Lipoid-Anteilen aufbauen, analog wie wir sie (in sicherlich ungewöhnlich hoher Ausdifferenzierung und Spezialisierung) als Quantasomata der Thylakoidmembranen der Chloroplasten kennenzulernen im Begriff sind. Zwischen den einzelnen Globuli (z. B. der Quantasomata) in der Flächenanordnung der Membranen treten auch bei dichter Packung Interglobulärräume auf, die für entsprechend kleine Ionen oder Moleküle durchtretbar sind und hierbei je nach der Natur der angrenzenden Globuli (bei lipophiler Affinität eher zwischen lipophilen Globuli, bei hydrophiler aber eher zwischen hydrophilen Globuli) mit einer ganz bestimmten „Permeabilität" hindurchgelangen können.

Insofern ist also sicherlich auch das Plasmalemma keine absolut dichte Membran, sondern als eine für bestimmte Stoffe auf dem Diffusionswege mit spezifischem Widerstand permeable Membran zu betrachten. Danach können Nährstoffe (bzw. Moleküle oder Ionen) solche Membranen in beiden Richtungen durchqueren, werden dabei aber nicht frei diffundieren, sondern in ihren Diffusionsbewegungen durch den räumlichen und Affinitäten bietenden Bau der Membran spezifisch eingeschränkt, so

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

daß der Membran für jeden Stoff eine spezifische „Permeabilitätskonstante" zuzuordnen ist. Unter Berücksichtigung dieser Einschränkung ist jedoch Diffusion in beiden Richtungen denkbar. Für spezielle Fälle ist sie auch nachgewiesen worden.

Einfache Diffusion erfolgt (im nicht organismischen System) nach dem Gesetz von Fick, nach dem die in der Zeit dt diffundierende Menge aus der Konzentration dc (g/cm^3) nach dem Konzentrationsgradienten dc/dx durch den Ausdruck

$$dm = -D \cdot A\,(dc/dx)\,dt$$

gegeben ist (A = Querschnittsfläche in cm^2; D = Diffusionskoeffizient [Fläche : Zeit] in cm^2, sec^{-1}; t = sec). Sie kann nur von der Seite der höheren Konzentration zu jener der niedrigeren hin erfolgen, sofern nur die in Lösung befindlichen Partikelchen in Rechnung gestellt werden. Eine Ansammlung von Stoffen im Inneren einer Zelle kann infolge einfacher Diffusion auch dann erfolgen, wenn im Zellinnern die eingedrungenen Moleküle festgelegt bzw. unlöslich gemacht werden (beispielsweise Ausfällung als unlöslicher Niederschlag im Zellsaft).

Da im allgemeinen die Konzentration an löslichen Stoffen im Zellsaft jene des Außenmediums übersteigt, kommen Stofftransporte in der Zelle auf Grund einfacher, einem Konzentrationsgefälle folgender Diffusion vorwiegend in der Richtung von Innen nach Außen in Frage. Ein solcher Trans-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

port wird in der neueren Literatur als „efflux" bezeichnet. Für verschiedene Ionen, aber auch für Moleküle organischer Stoffe ist ein solcher Efflux sowohl bei Einzelzellen, als auch bei Wurzelsystemen höherer Pflanzen nachgewiesen worden (Emmert, 1959, 1961; Marschner und Michael, 1960; Michael und Marschner, 1958; Schefer, Ulrich und Kaufmann, 1961; Ulrich und Kaufmann, 1962; Mengel, 1964).

Auch die Tatsache, daß aus intakten Blättern durch Regen oder Bewässerung lösliche Nährstoffe bzw. Ionen ausgewaschen werden können, zeigt, daß Efflux tatsächlich möglich ist *). Untersuchungen von Mengel (1964) an Gerstenwurzeln haben gezeigt, daß die Konzentration an K in einer vorher K-freien Außenlösung durch Efflux mit der Zeit in Form einer Sättigungskurve ansteigt. Während aus K-freien Außenlösungen das durch Efflux

*) Bei Wurzelsystemen kann der Einwand nicht völlig entkräftet werden, daß durch das Absterben von Calyptra- und Wurzelhaarzellen Substanz an das Außenmedium abgegeben wird. Diese Mengen reichen jedoch zur Erklärung der Efflux-Mengen im allgemeinen nicht aus. Auch konnte MENGEL (1964) zeigen, daß bei einer Verdoppelung des Volumens der Außenlösung die Konzentration des abgegebenen Kaliums nicht auf die Hälfte absinkt, wie dies zu erwarten wäre, wenn es aus absterbenden Zellen stammen würde, sondern daß die Konzentration bei Erhöhung des Volumens nur wenig absinkt.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

ankommende K sogleich wieder aufgenommen wird, sammelt sich das markierte Efflux-K in K-haltigen Außenlösungen an, da der Aufnahmebedarf aus dem unmarkierten K der Außenlösung gedeckt werden kann (vgl. Abb. 1).

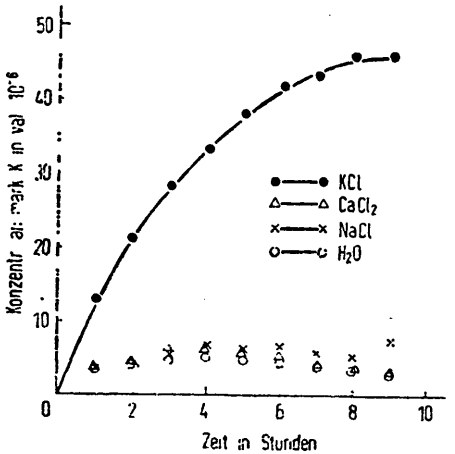

Abbildung 1

Die Konzentrationen an markiertem K in der Außenlösung bei einem Efflux in verschiedenen Salzlösungen (nach Mengel, 1964).

Die Größe des Efflux ist in direkter Proportionalität abhängig vom K-Gehalt in den Wurzeln (Mengel, 1964), d. h. es wird umsomehr K in der Zeiteinheit durch Efflux abgegeben, je höher die K-Konzentration im Zellsaft liegt. Dies weist auf

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

einen reinen Diffusionsvorgang hin. Die Diffusion erfolgt jedoch durch die Membran des Plasmalemma und wird durch deren Permeabilitätskonstante (bzw. deren Permeabilitätszustand), also durch deren Molekularstruktur in ihrer Geschwindigkeit beeinflußt.

Diese Permeabilitätskonstante bzw. Molekularstruktur wird ihrerseits beeinflußt durch den Quellungszustand bzw. Ionenbesatz der Membrankolloide (der Eiweiß-Lipoid-Somata der Membran). Viets (1944) stellte fest, daß bei Gerstenwurzeln die Gegenwart von Calzium-Ionen die Kationenaufnahme stark förderte. Auch Handley, Metwally und Overstreet (1965) zeigten, daß Ca-Ionen die Zellgrenzschicht für Na im Hinblick auf passive Transporte weniger permeabel machen bzw. die passive Aufnahme hemmen. Eine Eliminierung von Ca^{++} durch Waschen mit EDTA erhöht dementsprechend die Permeabilität (Brown und Richards, 1965). In meinem Institut konnte Mengel mit Helal (1966) nachweisen, daß nicht die Anwesenheit von Ca-Ionen in der Außenlösung, sondern die Sättigung der Plasmagrenzschicht (des Plasmalemma) mit Ca die Ursache des Viets-Effektes darstellt. Auch eine vor dem Aufnahmeversuch durchgeführte Absättigung mit Ca brachte eine Erhöhung der K-Aufnahme mit sich, und es stellte sich heraus, daß durch die vom Stoffwechsel nicht abhängige Calciumwirkung bei der

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

K- und PO_4-Aufnahme die Effluxrate signifikant erniedrigt wird. Man darf diesen Effekt wohl der entquellenden Wirkung des Calciums auf die Eiweiß-Lipoid-Somata der Plasmagrenzschicht zuschreiben, die sich in einer Verminderung ihrer Permeabilitätskonstanten für K- und PO_4-Ionen auswirkt.

Diese bisher geschilderten Verhaltensweisen der Plasmagrenzschichten geben keinerlei Erklärung dafür, daß in der Hauptsache gegen ein bestehendes Konzentrationsgefälle, also unter Aufwendung von Energie, Kationen und Anionen in das Zellinnere aufgenommen werden, auch nicht dafür, daß bei dieser Aufnahme eine ausgesprochene Selektivität für die Aufnahme ganz bestimmter Ionen (Elemente) beobachtbar ist. Da die zur Aufnahme gegen ein Konzentrationsgefälle nötige Energie wohl durch den Stoffwechsel der Zelle geliefert werden muß, ist zu erwarten, daß sich die Ionenaufnahme weitgehend als von der Stoffwechselphysiologie der Zelle abhängig erweist; d. h., daß es eine aktive Ionenaufnahme gibt, deren Größe durch die Größe der Stoffwechselaktivität des Zellplasmas bestimmt wird.

Hierfür sprechen folgende Beobachtungen und Tatsachen. Nach Sutcliffe (1962) verläuft die Ionenaufnahme von Karottengewebescheiben bei 2° C viel langsamer als z. B. bei 20° C, so daß im erstgenannten Falle nach 6 Stunden nur etwa 1/3

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

der Menge an K^+ aufgenommen war, welche bei 20° C aufgenommen wurde. Die maximale K^+-Aufnahme erfolgte bei einer Temperatur von etwa 40° C, während sie bei höherer Temperatur schnell kleiner wurde.

Hopkins (1956) zeigte an isolierten Gerstenwurzeln, daß die PO_4-Aufnahme ohne Sauerstoffzufuhr ausblieb und in ihrer Größe mit steigenden Sauerstoffdrucken in Form einer Sättigungskurve (vor allem bis etwa 3% O_2 stark) anstieg. Alberda (1948) beobachtete bereits 1948 bei Maispflanzen, daß die PO_4-Aufnahme während 2-tägigen Belichtungsperioden wesentlich höhere Werte zeigte als während einer 4-tägigen Dunkelperiode, und Scott und Hayward (1953) bestätigten für die K^+-Aufnahme, daß die während einer Dunkelperiode stark abgesunkene K-Aufnahme durch Beleuchtung stark erhöht wird. Mengel (1962) konnte die Lichtwirkung durch Glucosegaben ersetzen. Während Alberda (1948) einen Zusammenhang zwischen Wachstum im Licht und Wachstumsstillstand in Dunkelperioden mit der Ionenaufnahme vermutet und meint, daß durch das Wachstum neue aufnehmende Stellen geschaffen werden, und Linser und Farrahi-Aschtiani (1965) eine Erhöhung der Phosphataufnahme durch die Wurzeln bei Belichtung der Sprosse fanden, wiesen Wallace, Soufi und Hemaidan (1966) darauf hin, daß isolierte Tabakwurzeln

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

in der Nacht mehr Kationen aufnehmen als bei Tag. Die äußere Konzentration wirkt sich auf die Anionenaufnahme nach Van den Honert und Hooymans (1955) bei Maispflanzen nicht etwa linear steigend aus, sondern ergibt bei NO_3- ebenfalls eine Sättigungskurve, die einem Maximalwert zustrebt. Die innere Konzentration (z. B. der K-Gehalt innerhalb der Pflanze), die durch Efflux-Perioden (bzw. Auswaschung) künstlich herabgesetzt werden kann, war bei Versuchen von Sutcliffe (1952) ohne Einfluß auf die darauffolgende Aufsättigung der Zelle durch Ionenaufnahme bis zu gleichen Endkonzentrationen innerhalb der Pflanze. Hieran läßt sich erkennen, daß der in einem bestimmten Milieu erreichbare Sättigungsgrad an bestimmten Ionen innerhalb der Zelle von Faktoren abhängig ist, die vom aktuellen Ionengehalt weitgehend unabhängig sind. Der osmotische Druck der Außenlösung ist nach Versuchen von Linser, Mayr und Chwala (1962) ebenfalls vom Einfluß auf die Ionenaufnahme der Zellen, und Linser und Herwig (1963) sowie Herwig (1963) konnten zeigen, daß bei Maispflanzen durch eine Erhöhung des osmotischen Druckes der Außenlösung (von etwa 0,48 Atm. bis auf 10 Atm.) ein starker Abfall der Anionenaufnahme (bis auf fast null) erfolgt. Im grenzplasmolytischen Bereich erwies sich die Aufnahme von ^{32}P auf die Hälfte bis auf ein Sechstel vermindert.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Während Zugaben von Glucose oder Fructose die Nährstoffaufnahme förderten, blieb dieser Effekt aus, wenn als Plasmolytica die im Stoffwechsel nicht verwendbaren Materialien Mannit oder Lutrol benützt wurden. Die Wasserstoffionenkonzentration der Außenlösung übt ebenfalls großen und verschiedenartigen Einfluß auf die Anionen- und Kationenaufnahme aus. Van den Honert (1933) fand, daß bei Mais-Pflanzen von 4,5 bis 7,5 steigende pH-Werte die PO_4-Aufnahme auf mehr als die Hälfte vermindern, während Hurd und Sutcliffe (1957) zeigten, daß gewaschene Gewebescheiben von Roten Rüben K-Ionen bei pH-Werten über 7,0 in bis zu zwei- oder dreifachen Mengen aufnehmen als im Bereich von pH 4 bis 6. Weisen alle Beobachtungen schon darauf hin, daß ein aktiver Aufnahmemechanismus für die anorganischen Nährstoffe vorliegt, so wird dies noch durch eine gewisse Selektivität für bestimmte Ionen gezeigt, daß offenbar eine Wechselwirkung zwischen der Art des aufzunehmenden Ions und der es aufnehmenden Stelle des Protoplasmas besteht. Rees (1949) stellte z. B. fest, daß Gewebeschnitte aus einer Lösung von $MnCl_2$ (0,001 mol.) die Mn^{++}- Ionen wesentlich schneller aufnehmen als die Cl^--Ionen, so daß angenommen werden kann, daß für Kationen ein anderer Aufnahmemechanismus wirksam ist als für Anionen bzw. daß die elektrische Ladung des Ions bei der

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Wechselwirkung mit dem Aufnahmemechanismus eine entscheidende Rolle spielt. Aber auch für die Aufnahme gleichsinnig geladener Ionen bestehen selektive Unterschiede. So konnten Bertrand und Perietzeanu bereits 1927 zeigen, daß das Verhältnis K^+/Na^+ innerhalb der Zellen von Meerespflanzen arttypisch und recht verschieden hoch ist (Seewasser 0,04; *Rhodymenia palmata* 78,00; *Ulva lactuca* 10,45; *Laminaria saccharina* 6,37; *Zostera maritima* 1,15; *Fucus serratus* 0,85). Collander (1941) fand bei Anzucht von 21 Angiospermen in gleicher Nährlösung eine ähnliche Spezifität bzw. von Art zu Art spezifische Variabilität der K/Na-Relation.

Um sich ein Modellbild vom aktiven, energiegekoppelten Ionenaufnahmemechanismus machen zu können, entwickelte man die sogenannte „Carrier" oder „Träger"-Hypothese, die recht verschiedenartige Formen angenommen hat.

Schon Lundegårdh und Burström (1933) konnten nachweisen, daß mit der Anionenaufnahme eine Inanspruchnahme der Atmungsleistung der Pflanze einhergeht und ein Teil der Gesamtatmung als sogenannte „Anionenatmung" in Proportionalität zur Anionenaufnahme steht. Diese „salt respiration" bzw. die mit ihr verbundene O_2-Aufnahme kann durch Cyanide gehemmt werden (vergl. Robertson und Turner, 1945).

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Hoagland und Steward (1939) fanden zwar eine aber keine quantitative Relation zwischen Atmungsintensität und Ionenaufnahme. Osterhout (1936) nahm an, daß in der Plasmagrenzschicht Säuren vom Stoffwechsel zur Verfügung gestellt werden, die Kationen binden und in einen neutralen bzw. undissoziierten Komplex überführen können, der durch Diffusion oder Strömungsvorgänge innerhalb des Plasmas weitertransportiert wird und sein Kation am Tonoplasten in den neuen Zellsaft entläßt. Dagegen wandten Hoagland und Broyer (1942) ein, daß auch aus einem Außenmedium, das noch stärker sauer ist als der Zellsaft, Ionen aktiv in den Zellsaft transportiert werden. Dem gegenüber stellte Lundegårdh (1939) die Hypothese auf, daß die Cytochrome der Atmungskette eine Rolle als „Carrier" spielen insoferne, als im Zuge des Valenzwechsels des Eisens im Cytochrommolekül ein Hin- und Herschwingen des Moleküls zwischen dem zweifach und einem dreifach positiv geladenen Zustand eintritt. Im dreifach positiv geladenen Zustand bindet das Molekül (elektrostatisch) 3 monovalente Anionen, im zweifach positiv geladenen aber nur 2 Anionen. Da durch den von Molekül zu Nachbarmolekül gehenden Elektronenstrom auch der Zustand der dreifach positiven Ladung von Molekül zum Nachbarmolekül usw. wandert, können auf diese Weise (nach Lundegårdh) auch Anionen

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

transportiert werden, die dann elektrostatisch Kationen nach sich ziehen. Da nach dieser Vorstellung der Aufnahme eines O_2-Moleküls, dessen 4 Elektronen entsprechend nur 4 Anionenaequivalente durch Anionenatmung aufgenommen werden dürften, nach Sutcliffe und Hackett (1957) aber auch mehr Anionen transportiert werden können, erheben sich Einwände gegen diese Hypothese. Auch wies Russel (1954) darauf hin, daß im Stoffwechsel erzeugte „Aufnahmekapazität" aus vorhergegangener Atmungsleistung gespeichert werden kann. Bei Normaltemperatur erzeugte „Carrier" können später, wie Laties (1959) zeigte, auch bei 0° C Aufnahme bewirken und dabei verbraucht werden. Jacobson und Overstreet (1947) sowie Jacobson, Overstreet, King, and Handley (1950) erweiterten die „Carrier"-hypothese insofern, als sie annahmen, daß im Stoffwechsel verschiedene saure und basische Carriermoleküle synthetisiert, nach Bindung mit aufzunehmenden Ionen transportiert und schließlich im Stoffwechsel wieder verarbeitet, abgebaut bzw. gespalten würden, so daß die Ionen am Tonoplasten wieder freigesetzt würden. Bereits Ulrich (1941) hatte darauf hingewiesen, daß im Zellsaft ein Kationenüberschuß gegenüber den anorganischen Anionen besteht, der durch organische Anionen kompensiert ist, und Machlis (1944) sowie Ordin und Jacobson (1955) zeigten,

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

daß eine Hemmung der Säurebildung im Tricarbonsäurecyclus durch Inhibitoren ohne völlige Sistierung der Atmung doch zu einer Verhinderung der Ionenaufnahme bei Gerstenwurzeln führen kann.

Steward und Street (1947) sahen mögliche Beziehungen zwischen Proteinsynthese und der aktiven Ionenaufnahme, indem sie meinten, daß Protein-Vorläufer aufgrund ihrer amphoteren Eigenschaften sowohl Kationen als auch Anionen binden und „Carrier"-Funktionen ausüben könnten. Diese Vorstellung läßt sich kaum mit den neuen Kenntnissen über die mRNS-gesteuerte Proteinsynthese an Ribosomen vereinbaren. Der durch Chloramphenicol erzielbaren Hemmung der Proteinsynthese geht auch eine Hemmung der Ionenaufnahme parallel. Ionenaufnahme ist aber nicht nur mit der Synthese von Proteinen verbunden, sondern läuft auch während Proteinabbauvogängen weiter (Ulrich, 1941; Humphries, 1951). Goldacre und Lorch (1950) diskutierten die Möglichkeit, daß Ionen durch Poren mit Hilfe kontraktiler Proteinfäden mechanisch aus dem Außenmedium in das Innere des Plasmas transportiert werden könnten, eine Vorstellung, die im Hinblick auf Glitschbewegungen des Plasmas in Spezialfällen Interesse verdienen mag.

Eine allgemeinere Vorstellung als die von Lundegardh (1939) gegebene, entwickelte Conway (1953, 1955) unter dem Kennwort

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

„Redox-Pumpe", indem er annahm, daß im Stoffwechsel Kationen an reduzierte Stoffwechselintermediärprodukte gebunden und zu einem elektroneutralen Komplex verarbeitet werden, der durch spätere Oxydation das Kation wieder freisetzt. Diese Hypothese erklärt wohl einen Transport in Richtung vom reduzierenden zum oxydierenden Ort im Stoffwechselsystem, d. h. eher einen Transport von Innen nach Außen als umgekehrt.

Bennet-Clarc (1956) betrachtete Lezithin und analoge Phosphatide als amphotere Carrier, indem er annahm, daß diese am Stickstoff der quarternären Base ein Anion und am Phosphatrest ein Kation binden könnten; diese Ionen würden durch Spaltung des Lezithins durch Lecithinase wieder freigesetzt. Mitchell (1957) nahm die Existenz eines eigenen Enzymsystems „Translocase" an, das PO_4-Ionen binden und wieder abspalten kann, und Loughman und Russel (1957) betrachteten die Phosphorylierung der nucleotidartigen Coenzyme (z. B. von ADP zu ATP) und die durch Phosphatase später erfolgende Freisetzung von anorganischem Phosphat als die bei der Phosphataufnahme wirksame Ionenpumpe, bei der die Energiekoppelung offen zutage liegt.

Alle die hier genannten Stoffwechselmechanismen haben eine gewisse Wahrscheinlichkeit der Beteiligung an Ionentransporten für sich. Es ist jedoch unwahrscheinlich, daß nur einzelne, in sol-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

chen Hypothesen genannte Möglichkeiten des Stoffwechselsystems „Carrier"-Funktionen ausüben sollten, andere dagegen nicht. Man kann ja überall dort im Stoffwechsel „Carrier"-Funktionen vermuten, wo Ionen elektrostatisch bzw. heteropolar gebunden oder auch in homoeopolare Bindungen überführt und daraus wieder freigesetzt werden, aber auch dort, wo sie chelatartig gebunden oder im Sinne von Einschlußverbindungen vorübergehend isoliert und inaktiviert werden. So könnte man die Vorstellung Conways von einer Redox-Pumpe z. B. erweitern auf die Coenzyme der Dehydrasen, etwa auf NADP, welches zwischen einem reduzierten und einem oxydierten Zustand schwingt und demgemäß jeweils Ionen binden oder freisetzen kann. Man fragt sich geradezu, weshalb es nicht noch mehr Hypothesen gibt, z. B. eine, welche sich auf den Calvin-Zyklus der Dunkelreaktion der Photosynthese berufen könnte, bei der aus 1,5-Ribulosediphosphat und CO_2 zwei Moleküle 3-Phosphoglycerinsäure entstehen, deren negative Ladungen „Carrier"-Funktion für Kationen übernehmen könnten, da sie nach Reduktion durch NADPH zum Aldehyd die Ionen doch wieder abspalten müssen. Es gibt schließlich kaum einen Stoffwechselvorgang, bei dem an den Molekülen bedeutendere Änderungen des Energiegehaltes auftreten, also mit Elektronentransporten verbunden ist, der nicht mit dem Entstehen oder Ver-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

schwinden elektrischer Ladungen verknüpft ist, also „Carrier"-Funktion im Sinne der geschilderten Hypothesen übernehmen könnte. Man darf daher wohl annehmen, wie dies schon bei Middleton und Russel (1958), Russel (1962) und von Homés anläßlich einer Diskussion in Palermo (1960) angedeutet worden ist, daß der Gesamtstoffwechsel der Zelle mit den vielen Reaktionsarten, an welcher Ionen in das Reaktionsgeschehen einbezogen werden, die energiegekoppelte Pumpe darstellt, deren Tätigkeit die aktive Ionenaufnahme darstellt.

Da die im Stoffwechsel tätigen, ihn tragenden Strukturen talandische sind, d. h. in jeweils mindestens 2 verschiedenen, auf verschiedenen Energieniveaus liegenden Zustandsformen existenzfähig sind und zwischen diesen hin- und herschwingen (wobei wahrscheinlich eine Frequenz der Schwingung von der Größenordnung etwa 10000/Minute angesetzt werden darf), entstehen dabei immer wieder Bindungsstellen für Ionen, die beim Zurückschwingen wieder verschwinden und das gebundene Ion freigeben. Die entstehenden Bindungsstellen zeigen räumlich, ladungsmäßig und im Hinblick auf Resonanz- und andere zwischenmolekulare Kräfte bestimmte Affinitäten zu bestimmten Ionenarten oder Molekülen oder Hinderungen gegen andersartige, so daß eine bestimmte Spezifität jeder einzelnen Stelle für ein oder graduell ver-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

schieden für mehrere Ionen oder Moleküle besteht. Während des Übergangs von der einen in die andere Zustandsform hat das freigesetzte Molekül Zeit, auf dem Diffusionswege oder durch einen ihm erteilten Impuls seinen Platz zu wechseln und kann damit in den Wirkungsbereich des Nachbarmoleküls gelangen und von ihm gebunden und weiterhin wieder freigesetzt werden, bis es einmal aus dem Wirkungsbereich des Protoplasmas gerät und im Zellsaft als diffundierendes Partikelchen verbleibt.

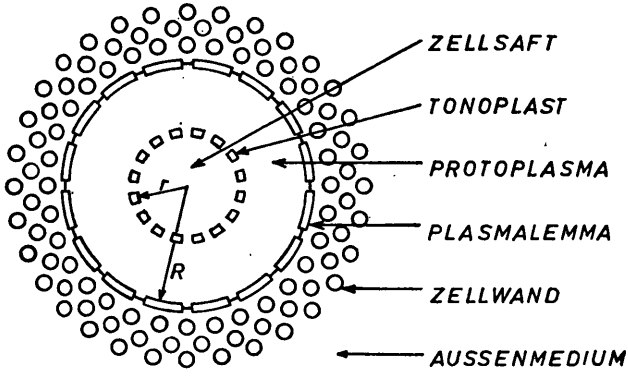

Abb. 2: Schema des osmotischen Systems einer Pflanzenzelle. Das Protoplasma bindet und entbindet Ionen, synthetisiert osmotisch wirksame Stoffe und baut solche auch wieder ab. Plasmalemma und Tonoplast beeinflussen die Influx- und Effluxgeschwindigkeiten gegenüber Medium und Zellsaft.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Es wird uns daher nahegelegt, das Protoplasma nicht (wie dies früher oft geschah) als eine Membran zu betrachten, die den Zellsaft vom Außenmedium trennt, sondern als das lebende System, das dauernd Ionen bindet und entbindet. Der Weg des Ions geht daher zunächst in das Protoplasma, das es sehr schnell speichert (Briggs, 1932; Brooks, 1940), während es erst secundär, und zwar sehr langsam (Hoagland und Broyer, 1942) in den Zellsaft gelangt. Damit gewinnen wir ein Modellbild der Ionenaufnahme und des osmotischen Zustandes der Zelle, das sich etwa wie folgt schildern läßt (vgl. Schema der Abbildung 2).

Das Protoplasma besitzt ein endliches Volumen und ist als Plasmaschlauch um das ebenfalls endliche Volumen des Zellsaftes gelegt, den es von allen Seiten her einschließt. Es ist durch den Tonoplasten, eine Membran von für jeden Stoff besondere bestimmbarer Permeabilität gegen den Zellsaft abgegrenzt, steht aber, unter Berücksichtigung der Tonoplastenpermeabilitäten (P_{T1}, P_{T2}, ... P_{Tx}; 1 bis x sind verschiedene Stoffe) mit dem Zellsaft in Stoffaustausch. Da im lebenden System jeweils nur etwa die Hälfte der in ihm umgesetzten Ionen gebunden, die andere Hälfte aber eben frei diffusibel ist, können Ionen vom Plasma in den Zellsaft abdiffundieren. Umgekehrt können eben neugeschaffene Bindungsstellen des Plasmas Ionen aus dem Zellsaft einfangen. Wenn im lebenden System

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

durch das Stoffwechselgeschehen eine ganz bestimmte Konzentration frei beweglicher Ionen (oder Moleküle) aufrechterhalten ist, so setzt sich der vom Plasma umschlossene Zellsaft mit seinem endlichen Volumen mit dem Plasma ins Gleichgewicht. Seine Ionenkonzentration ist dann im Gleichgewicht mit jener, die vom lebenden System auf Grund seiner Stoffwechseltätigkeit im Protoplasma hergestellt, bzw. aufrechterhalten wird. Auf der anderen Seite aber grenzt das Protoplasma mit seiner Grenzschicht, dem Lemma, das ebenfalls eine bestimmte Permeabilität (P_{L1}, $P_{L2} \ldots P_{Lx}$; 1 bis x sind verschiedene Stoffe) besitzt, an das Außenmedium, das, im Falle des einzelligen Lebewesens, ein praktisch unendliches Volumen besitzt. Auch das Lemma ist (unter Berücksichtigung der Permeabilitätskonstanten) für Ionen in beiden Richtungen durchlässig, so daß dauernd vom Plasma freigegebene Ionen in die Außenlösung diffundieren bzw abgegeben werden. Das Außenmedium kann sich aber mit der Ionenkonzentration des Plasmas nicht ins Gleichgewicht setzen, infolge der praktischen Unendlichkeit seines Volumens verschwinden in ihm die vom Plasma nach außen abgegebenen Ionen. Die freien Bindungsstellen des Plasmas aber sättigen sich wieder mit Ionen ab, die das Außenmedium herbeibringt.

Für ein solches Zellmodell wurde, auf meine Anregung hin, von Eder (Gießen) ein mathemati-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

sches Modell entwickelt *), das zeigt, daß sich der Zellsaft unter den gegebenen Voraussetzungen hinsichtlich Konzentration an Ionen und Molekülen, für welche der Tonoplast permeabel ist, dauernd im Gleichgewicht befindet, so daß der osmotische Druck des Zellsaftes gleichsam einen Indikator für die Stoffwechselaktivität des Protoplasmas darstellt. Eine Hemmung oder Stillegung des Stoffwechsels führt auch in diesem physikalischen Modell zum Absinken bzw. zum Verlust des osmotischen Innendrucks der Zelle vom Zellsaft her. Dies steht mit den experimentellen Befunden in Übereinstimmung.

Danach hat man mit folgendem groben Modell für die Nährstoffaufnahme zu rechnen:

Unter Berücksichtigung der spezifischen Permeabilitäten von Plasmalemma, Protoplasma und Tonoplast können Ionen und kleinere Moleküle, sofern sie nicht elektrostatisch oder auf andere Weise festgehalten sind, vom Außenmedium bis in den Zellsaft diffundieren. Dies bedarf keiner Energiezufuhr bzw. Energiekoppelung und ist deshalb als *„passiver Influx“* zu bezeichnen. Umgekehrt können Ionen und kleinere Moleküle aus dem Zellsaft (sofern sie dort nicht in unlöslicher Form ausgefällt sind) bis in das Außenmedium diffundieren: sie ergeben den „passiven Efflux“. Andererseits schafft der Stoffwechsel des lebenden Systems im

*) Bisher unveröffentlicht.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Protoplasma stets neue Bindungsstellen für Ionen und kleine Moleküle, die am Plasmalemma von solchen aus dem Außenmedium eventuell bzw. z. T. im Austausch gegen von Stoffwechsel bereitgestellte H^+-Ionen oder OH^--Ionen besetzt werden. Ihre Bereitstellung erfordert Energie, es handelt sich deshalb um *„aktiven Influx"* (vom Außenmedium durch das Lemma in das Protoplasma). Im ständigen Schwingen zwischen verschiedenen Zustandsformen stellt das Plasma eine ganz bestimmte, vom Stoffwechsel des lebenden Systems abhängige Konzentration an frei diffusiblen Ionen bzw. Molekülen zur Verfügung, mit der sich der Zellsaft ständig ins Gleichgewicht setzt. Auch dies ist aktiver Influx (vom Plasma durch den Tonoplasten in den Zellsaft). Dem Außenmedium aber gibt das Plasma die aus dem Stoffwechsel seines lebenden Systems aktiv freigesetzten Ionen bzw. Moleküle nach Maßgabe der betreffenden Lemma-Permeabilität ab, und zwar als „aktiven Efflux" (Die bereits früher erwähnte Pinocytose müßte diesen vier Fluxen als fünfte Komponente noch hinzugefügt werden, wenn mann sie nicht dem aktiven Influx zuzählen möchte.)

Die tatsächlich meßbare Ionen- oder Stoffaufnahme ist somit ein Summenergebnis aus

$$\text{Influx}_{\text{aktiv}} + \text{Influx}_{\text{passiv}} + \text{Pinocytose} - \text{Efflux}_{\text{aktiv}} - \text{Efflux}_{\text{passiv}}$$

und kann im Falle eines positiven Gesamtwertes

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

als „Aufnahme", im Falle eines negativen Gesamtwertes als „Abgabe" bezeichnet werden. Quantitativ vorherrschend finden wir den Influx aktiv und den Efflux passiv während die übrigen Größen in erster Näherung vernachlässigenswert klein sind. Für die Kombination von Influx a und Efflux p haben Mengel und Schneider (1965) auch ein mathematisches Modell geliefert. Die von uns meist gemessene „Nährstoffaufnahme" setzt sich also (praktisch) zusammen aus:

Sorption des Zellwandraumes (AFS)
Influx aktiv
Efflux passiv

und alle Arbeiten, die sich mit der Aufklärung der Mechanismen der Stoffaufnahme bei Pflanzen befassen, sollten in Hinkunft auf die Trennung und das gesonderte Studium jeder einzelnen dieser Komponenten nicht verzichten.

In Extremfällen kann auch der passive Influx beachtlich groß werden, nämlich dann, wenn es sich, wie z. B. bei Spurenelementen um sehr kleine Mengen an aufnehmenden Stellen des Stoffwechsels des lebenden Systems, aber um vielfach größere, gebotene Außenkonzentrationen an dem betreffenden Spurenelement handelt. Dann wird man neben (oder anstelle) eines verschwindend kleinen aktiven Influx einen dem Konzentrationsgradienten folgenden passiven Influx messen können. Andererseits kann auch ein aktiver Efflux meßbar

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

werden, wenn die dissimilatorischen Vorgänge im lebenden System die assimilatorischen mengenmäßig übertreffen. Bekanntlich gelangen die aufgenommenen Nährstoffe aus dem Wurzelgewebe in die Xylemgefäße und werden dort in die oberirdischen Pflanzenteile transportiert, wobei der sogenannte Wurzeldruck eine gewisse Rolle spielt. Schneidet man die oberirdischen Organe ab, so erhält man einen Austritt von Xylemsaft durch die Schnittwunde und dann anschließend eine längerdauernde Xylemsaftproduktion von rhytmisch wechselnder Größe.

Der osmotische Druck innerhalb der Zelle wird nach dem hier ausgeführten Modell durch die Stoffwechseltätigkeit des lebenden Systems aufrechterhalten und gibt somit sozusagen dessen Spiegelbild als meßbare Zahl. Nach dem Schema der osmotischen Zustandsgrößen der Pflanzenzelle (vgl. Höfler, 1920) ist die Saugkraft, d. h. die Fähigkeit der Zelle aus dem Außenmedium weiterhin Wasser aufzunehmen, proportional der Differenz des osmotischen Druckes des Zellsaftes und jenem des Außenmediums minus der Größe des Wanddruckes. Denken wir uns eine Zelle in voller Turgeszenz (mit der Saugkraft gleich Null) plötzlich aufgeschnitten, so wird plötzlich die volle Differenz des osmotischen Drucks des Zellsaftes minus dem osmotischen Druck der Außenlösung als Saugkraft wirksam, und demgemäß wird der Zellsaft Wasser

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

aufnehmen und sein Volumen vermehren müssen: d. h. die aufgeschnittene Zelle muß Zellsaft produzieren bzw. unter Druck auspressen, so daß sie überläuft. Das Schema in Abbildung 3 stellt diese Verhältnise dar. Überträgt man diesen Mechanismus von der Einzelzelle auf ein Gefäßbündelsystem, dessen Inhalt nicht nur durch seine eigene Zellwand einem Wanddruck ausgesetzt ist, sondern zudem von einem turgeszenten Gewebe umgeben ist, das einem dem Wanddruck analogen zusätzlichen (positiven oder negativen) Druck ausübt bzw. auszuüben vermag, so liegen dort beim Abschneiden der oberirdischen Organe völlig analoge Verhältnisse vor: wenn das Gefäßbündel mit einer Außenlösung im Kontakt steht, die niedrigeren osmotischen Druck aufweist als der Gefäßinhalt (Xylemsaft), so muß nach dem Aufschneiden des Gefäßbündels Wasser aufgenommen werden und der Xylemsaft in seinem Volumen vermehrt werden, so daß er unter den Erscheinungen des Wurzeldruck-Versuches ausfließt. Dabei darf man annehmen, daß an jenen Stellen in der Wurzel, an denen keine Behinderung durch den hydrophob inkrustierten Caspary schen Streifen der Endodermis besteht, ein Fluß des Außenmediums innerhalb des Zellwandraumes im Sinne des Poiseul schen Gesetzes (vgl. Dimond, 1966) vonstatten geht, wie er auch für die Bewegung des Xylemsaftes innerhalb der Xylemgefäße vor sich

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

zu gehen scheint. Zur Prüfung dieser Hypothese müssen (anstelle der unmittelbar gemessenen osmotischen Drucke der ausgeflossenen Xylemsäfte) die osmotischen Drucke des Xylemsaftes vor dem Abschneiden mit der Saugkraft unmittelbar nach dem Abschneiden in Korrelation gesetzt und der Zusammenhang mit der gebildeten überschüssigen (abnehmbaren) Xylemsaftmenge untersucht werden. Zu diesem Zweck muß man die Volumina der Xylemgefäße im abgeschnittenen Stumpf messen und mit ins Kalkül ziehen. Die Produktion an Xylemsaft strebt jedoch nicht dem Nullpunkt zu, sondern zeigt einen tageszeitabhängigen Rhytmus mit einem Maximum zwischen 8 und 18 Uhr (Großenbacher, 1939; Linser und Herwig, bisher unveröffentlicht). Bei Umkehrung der Tag-Nacht-Bedingungen fällt das Maximum der Exsudatproduktion jeweils in die Belichtungsperioden (Großenbacher, 1939), was zeigt, daß auch hier nicht rein physikalische Verhältnisse herrschen, sondern offensichtlich physiologische bzw. Stoffwechselvorgänge eingeschaltet und beteiligt sind. Es darf angenommen werden, daß die an das Xylem angrenzenden Gewebezellen aus ihrem Stoffwechsel osmotisch wirksame Substanz in das Xylem abgeben (und dies ist wohl während des Tages in besonderem Maße der Fall), so daß eine Erhöhung des osmotischen Druckes im Xylemsaft eine neuerliche Xylemsaftproduktion veran-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

laßt. Unsere diesbezüglichen Untersuchungen sind noch nicht abgeschlossen.

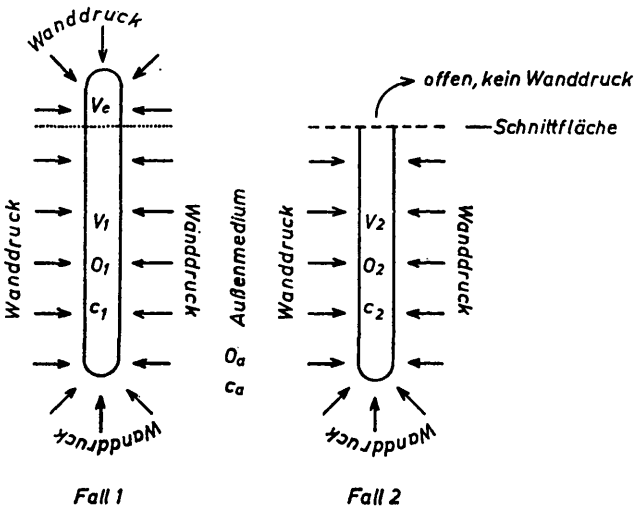

Abb. 3: Modell des Verhaltens einer aufgeschnittenen Zelle oder eines Gefäßes bei dem der Wanddruck durch den Druck benachbarter Gewebe ersetzt ist.

Fall 1
turgeszenter Zustand
k e i n Saugdruck:
es tritt in der Zeiteinheit
ebensoviel Wasser ein als
ausgepreßt wird.

Fall 2
geöffneter Zustand:
Saugdruck = O_2-O_a
da $O_2 > O_a$ tritt Wasser ein;

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

durch den Wanddruck wird $V_2 < V_1$;
Blutungssaft tritt aus;
infolge des Wassereintritts
wird $C_2 < C_1$; O_2 sinkt ab.

Die Wand hat eine bestimmte Wasserdurchlässigkeit: Wasseraustritt je Flächeneinheit (g/cm²) bei einem bestimmten Druck (atm:) An der offenen (Schnitt-) Stelle besteht kein Austrittswiderstand.

Im Hinblick auf die Vorstellungen über die Nährstoffaufnahme und den osmotischen Zustand der Zelle sowie des Xylemgefäßes, die auf der Einbeziehung der aufgenommenen Ionen in den Stoffwechsel beruhen, war es von uns von besonderem Interesse zu prüfen, in welcher Form die aufgenommenen Ionen im Xylemsaft vorliegen bzw. transportiert werden. Höfner (1967) konnte in meinem Institut an normal ernährten Sonnenblumen mit elektrophoretischer Methodik und Isotopen zeigen, daß Zn und Co im Xylemsaft nicht als Ionen vorliegen, sondern in Form von Komplexverbindungen nicht proteinartiger Natur, wobei Aminosäuren die Bindungspartner von Zn (GLU, GLY, ASP, SER, LYS, ALA, LEU, ILE, VAL) und Co (GLU, ASP, LYS, SER, GLY, ALA sowie LEU, ILE, THR, VAL) darstellen, die im Eiweiß der Pflanzen vorkommen. In Veronalpuffer pH 8,6 gelang es dabei Höfner, zwei negativ geladene (anionisch wandernde) Zink-Komplexe und neben einem anionisch wandernden zwei positiv geladene (kationisch wandernde) Cobalt-Komplexe nachzu-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

weisen. Es ist möglich, daß diese Komplexe bereits im Protoplasma bzw. im Stoffwechselgeschehen gebildet und durch Exkretion (Efflux) vom Gewebe in die Xylemgefäße gelangen. Allerdings konnte Höfner (1967) mit anorganischem ^{60}Co in vitro nach Zufügung der in den Komplexen gefundenen Aminosäuren, bei einem dem Exudat entsprechenden Molverhältnis von Co-Ionen zu Aminosäuremengen, elektrophoretisch abtrennbare Co-Aminosäurekomplexe gewinnen, so daß auch die Möglichkeit besteht, daß die im Exudat nachgewiesenen Co-Komplexe erst sekundär im Xylemsaft selbst (ohne unmittelbare Beteiligung des cytoplasmatischen Stoffwechselsystems) gebildet werden. Für Zink war eine Komplexbildung in vitro allerdings nicht nachzuweisen. Es wäre von besonderem Interesse, auch die übrigen essentiellen Nährstoffe daraufhin zu prüfen, ob sie unter normalen Ernährungsverhältnissen im Xylemsaft als Ionen oder in Form von Komplexen oder organischen Verbindungen vorliegen und ob die Ionenform vielleicht nur dann vorliegt, wenn relativ hohe Mengen bzw. Konzentrationen an Ionen vom Außenmedium her angeboten werden. Die Beantwortung dieser Frage bedarf weiterer Arbeit.

Literaturverzeichnis:

Alberda, T.: The influence of some external factors on growth and phosphate uptake of maize plants of different salt conditions. Rec. Trav. Bot. Neerl., **41**, 541—601, 1948.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Bennet-Clarc, T. A.: Salt accumulation and mode of action of Auxin. A preliminary hypothesis. The Chemistry and mode of action of plant growth substances. (Edit. R. L. WAIN and F. WIGHTMAN) Seiten 284—291, Butterworth, London, 1956.

Bennett, H. S.: The concept of membrane flow and membrane vesiculation as mechanisms for active transport and ion pumping. J. Biophys. Biochem. Cytol., **2**, (4) 99—103, 1956.

Bertrand, G. et D. J. Perietzeanu: Sur les proportions relatives de potassium et de sodium chez les plantes. C. R. Acad. Sci. Paris, **184**, 1616—1718, 1927.

Briggs, G. E.: The absorption of salts by plant tissues considered as ionic exchange. Ann. Bot. Lond., **46**, 301—322, 1932.

Briggs, G. E. a. R. N. Robertson: Ann. Rev. Plant Physiol., **8**, 11—30, 1957.

Brooks, S. C.: The intake of radioactive isotopes by living cells. Cold Spring Harbor Sympos. Quant. Biol., **8**, 171—180, 1940.

Brown, M. R. W. a. R. M. E. Richards: Effect of ethylenediamine tetraacetate on the resistance of *Pseudomonas aeruginosa* to antibacterial agents. Nature, **207**, 1391—1393, 1965.

Collander, R.: Selective absorption of cations by higher plants. Plant Physiol., **16**, 691—720, 1941.

Conway, E. J. a. M. Downey: An outer metabolic region of the yeast cell. Biochem. Journ., **47**, 347—355, 1950.

Conway, E. J.: The biochemistry of gastric secretion. Thomas, Springfield Illinois, 1953.

Conway, E. J.: Evidence for a redox pump in the active transport of cations. Int. Rev. Cytol. **4**, 377 bis 396, 1955.

Davson, H. a. J. F. Danielli: The Permeability of natural membranes, Cambridge Univ. Press, 1943.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Diamond, J. M. a. A. K. Solomon: Intracellular potassium compartments in *Nitella axillaris*. Journ. Gen. Physiol., **42**, 1105—1121, 1959.

Dimond, A. E.: Pressure and flow relations in vascular bundles of the tomato plant. Plant Physiol., **41**, 119—131, 1966.

Drake, M., J. Vengris, a. W. G. Colby: Cation-exchange capacity of root plants. Soil Sci., **72**, 139 bis 147, 1951.

Eder, G.: Mathematisches Modell für den osmotischen Zustand der Zelle. (Bisher unveröffentlicht).

Emmert, F. H.: Loss of phosphorous 32 by plant roots after foliar application. Plant Physiol., **34**, 449—454, 1959.

Emmert, F. H.: Efflux and retention of foliar applied phosphorous—32 and sulfur—35 by intact bean roots, and the influence of various ambient ions on this relationship. Plant and Soil, **14**, 33—42, 1961.

Epstein, E.: Passive permeation and active transport of ions in plant roots. Plant Physiol., **30**, 529 bis 535, 1955.

Goldacre, R. J. a. I. J. Lorch: Folding and unfolding of protein molecules in relation to protoplasmic streaming, Amoeboid movement and osmotic work. Nature **166**, 497—499, 1950.

Grossenbacher, K. A.: Autonomic cycle of rate of exudation of plants. Amer. Journ. Bot. **26**, 107—109, 1939.

Handley, R., A. Metwally a. R. Overstreet: Divalent cations and the permeability to Na of the root meristem of *Zea mays*. Plant and Soil, **22**, 220 bis 206, 1965.

Helal, H. M.: Die Bedeutung des austauschbar gebundenen Calziums der Pflanzenwurzel für den Ionenflux von K^+ und Phosphat. Dissertation Univ. Gießen, 1966, 93 Seiten.

Herwig, K.: Untersuchungen über Nährstoffaufnahme und Nährstofftransport bei jungen Getreide-

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

pflanzen in Abhängigkeit vom osmotischen Druck der Außenlösung. Dissertation Univ. Gießen, 129 Seiten, 1963.

Hoagland, D. R. a. F. C. Steward: Metabolism and salt absorption by plants. Nature, **143**, 1031—1032, 1939.

Hoagland, D. R. a. T. C. Broyer: Accumulation of salt and permeability in plant cells. Journ. Gen. Physiol. **25**, 865—880, 1942.

Höfler, K.: Ein Schema für die osmotische Leistung der Pflanzenzelle. Ber. dt. bot. Ges., **38**, 288—298, 1920.

Höfner, W.: Biogene Komplexverbindungen als Transportformen aufgenommener Mikronährstoffe in der Pflanze. Habilationsschrift Univ. Gießen, 1967, 121 Seiten.

Honert, T. H., van den.: The phosphate absorption by sugar cane. Verslag 13 e Bijeenkomst van de Vereeniging van Proefstations-Personeel, Buitzenzorg, Java, 7—20, 1933.

Honert, T. H., van den, a. J. J. M. Hooymans: On the absorption of nitrate by maize in water culture. Acta Bot. Neerl., **4**, 376—384, 1955.

Hopkins, H. T.: Absorption of ionic species of orthophosphate by barley roots. Effects of 2,4-dinitrophenol and oxygen tension. Plant Physiol., **31**, 155—161, 1956.

Humphries, E. C.: The absorption of ions by excised root systems. II. Observations on roots of barley grown in solutions deficient in phosphorus, nitrogen or potassium. Journ. Exp. Bot., **2**, 344—379, 1951.

Hurd, R. G. an J. F. Sutcliffe: An effect of pH on the uptake of salts by plant tissues. Nature, **180**, 233—235, 1957.

Jacobson, L. a. R. Overstreet: A study of the mechanism of ion absorption by plant roots using radioactive elements. Amer. Journ. Bot., **34**, 415—420, 1947.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Jacobson, L., R. Overstreet, H. M. King a. R. Handley: A study of K^+ absorption by barley roots. Plant Physiol. 25, 639, 1950.

Laties, G. C.: The generation of latent-ion-transport capacity. Proc. Nat. Acad. Sci. Washington, **45**, 163—172, 1959.

Linser, H., H. Mayr u. Ch. Chwala: Der Einfluß des osmotischen Druckes einer Nährlösung auf die Phosphoraufnahme durch Wurzeln von *Lycopersicon esculentum*. Atompraxis, **8**, 4—6, 1962.

Linser, H. und K. Herwig: Untersuchungen zur Abhängigkeit der Nährstoffaufnahme vom osmotischen Druck der Außenlösung. Protoplasma, **57**, 588—600, 1963.

Linser, H. u. S. Farrahi Aschtiani: Der Einfluß von Licht und Dunkelheit auf die Nährstoffaufnahme etiolierter und grüner Pflanzen. Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkunde, **110**, 26—35, 1965.

Loughman, B. C. a. R. S. Russell: The absorption and utilization of phosphate by young barley plants. IV. The initial stages of phosphate metabolism in roots. Journ. Exp. Bot., **8**, 280—293, 1957.

Lundegårdh, H. u. H. Burström: Untersuchungen über die Salzaufnahme der Pflanzen. III. Quantitative Beziehungen zwischen Atmung und Anionenaufnahme. Biochem. Z., **261**, 235—251, 1933.

Lundegårdh, H.: An electrochemical theory of salt absorption and respiration. Nature **143**, 203—204, 1939.

Machlis, L.: The influence of some respiratory inhibitors and intermediates on respiration and salt accumulation of excised barley roots. Amer. Journ. Bot., **31**, 183—192, 1944.

Marschner, H. u. G. Michael: Untersuchungen über Schwefelabscheidung und Sulfataustausch an Weizenwurzeln. Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkunde, **91**, 29—44, 1960.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Mengel, K.: Die Bedeutung der Wurzelaustauschadsorption für die Kationenaufnahme der höheren Pflanzenzelle. Habilitationsschrift Univ. Gießen, 127 Seiten, 1962.

Mengel, K.: Der Einfluß des Stoffwechsels auf die Aufnahme und Verteilung von markiertem Kalium bei Sonnenblumen. Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkunde, **98**, 57—63, 1962.

Mengel, K.: Influx und Efflux bei Kaliumaufnahme junger Gerstenwurzeln. Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkunde, **106**, 193—206, 1964.

Mengel, K. u. B. Schneider: Die K-Aufnahme als Funktion der Influxrate und der Zellpermeabilität, mathematisch und experimentell an der K-Aufnahme junger Gerstenwurzeln dargestellt. Physiol. Plant., **18**, 1105—1115, 1965.

Michael, G. u. H. Marschner: Untersuchungen über die Phosphatabscheidung aus Pflanzenwurzeln mit Hilfe von ^{32}P. Z. Pflanzenernähr., Düng., Bodenkunde, **80**, 1—18, 1958.

Middleton, L. J. a. R. S. Russell: The interaction of cations in absorption by plant tissues. Journ. Exp. Bot., **9**, 115—127, 1958.

Mitchell, P.: A general theory of membrane transport from studies of bacteria. Nature **180**, 134—136, 1957.

Ordin, L. a. L. Jacobson: Inhibition of ion absorption and respiration in barley roots. Plant Physiol., **30**, 21—27, 1955.

Osterhout, W. J. V.: The absorption of electrolytes in large plant cells. Bot. Rev., **2**, 283—315, 1936.

Overton, E.: Über die osmotischen Eigenschaften der lebenden Pflanzen- und Tierzelle. Vierteljahresschr. Naturf. Ges. Zürich, **40**, 159—201, 1895.

Overstreet, R. Comments on the absorption of inorganic ions by root cells. Plant Physiol. **32**, 491 bis 492, 1957.

Rees, W. J.: The saltrelations of plant tissues. IV.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Some observations on the effect of the preparation of storage tissue on its subsequent absorption of manganese chloride. Ann. Bot. Lond. N. S., **13**, 29 bis 51, 1949.

Robertson, R. N. a. J. S. Turner: Studies on the metabolism of plant cells. III. The effects of cyanide on the accumulation of potassium chloride and on respiration: the nature of salt respiration. Austral. Journ. Exp. Biol., **23**, 63—73, 1945.

Russel, R. S.: The relationship between metabolism and the accumulation of ions by plants. Sympos. Soc. Exp. Beiol., **8**, 343—366, 1954.

Russel, R. S.: Some aspects of plant nutrition. IV. Sympos. über Nährstoffaufnahme, Pisa—Florenz, 1962.

Scheffer, F., B. Ulrich u. H. J. Kaufmann: Über die Phosphationenaufnahme durch Pflanzen. Plant and Soil, **14**, 264—276, 1961.

Scott, G. T. a. H. R. Hayward: Metabolic factors influencing sodium and potassium distribution in *Ulva lactua*. Journ. Gen. Physiol. **36**, 659—671, 1953.

Steward, F. C. a. H. E. Street: The nitrogenous constituents of plants. Ann. Rev. Biochem., **16**, 471—502, 1947.

Sutcliffe, J. F.: The influence of internal ion concentration on potassium accumulation and salt respiration of red beet root tissue. Journ. Exp. Bot., **3**, 59—76, 1952.

Sutcliffe, J. F. and D. P. Hackett: Efficiency of ion transport in biological systems. Nature **180**, 95—96, 1957.

Sutcliffe, J. F.: Mineral salts absorption in plants. Pergamon Press. New York—Oxford—London—Paris, 194 Seiten, 1962.

Ulrich, A.: Metabolism of non-volatile organic acids in excised barley roots and related to cation-anion balance during salt accumulation. Amer. Journ. Bot., **28**, 526—537, 1941.

©Ver. zur Verbr.naturwiss. Kenntnisse, download unter www.biologiezentrum.at

Ulrich, B. u. H. J. Kaufmann: Über die Phosphationenaufnahme durch Pflanzen. Plant and Soil, **16**, 71—93, 1962.

Viets, F. F.: Calcium and other polyvalent cations as accelerators of ion accumulation by excised barley roots. Plant Physiol., **19**, 466—480, 1944.

Wallace, A., S. M. Soufi a. N. Hemaidan: Day-night differences in the accumulation and translocation of ions by tobacco plants. Plant Physiol., **41**, 102—104, 1966.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Schriften des Vereins zur Verbreitung naturwissenschaftlicher Kenntnisse Wien

Jahr/Year: 1968

Band/Volume: 108

Autor(en)/Author(s): Linser Hans

Artikel/Article: Nährstoffaufnahme, Nährstofftransport und osmotischer Zustand der Pflanzen. 47-88