

Plasmaquellung und Wachstum.

Von

Heinrich Walter.

Mit 10 Abbildungen im Text.

I. Teil. Allgemeine Betrachtungen.

1. Der Mechanismus einer Pflanzenzelle.

Eine typische Pflanzenzelle besteht aus der Zellwand, einem meist wandständigen Protoplasmabelag und einer großen zentralen Vakuole mit dem Zellsaft. Beim Übertragen in Wasser wird infolge der osmotischen Eigenschaften des Zellsaftes und der Semipermeabilität der Plasmahaut Wasser von außen in die Zelle aufgenommen. Die Zelle als Ganzes besitzt eine bestimmte Saugkraft, die von der wasseranziehenden Kraft des Zellsaftes, d. h. dessen Saugkraft, abhängt. Da aber durch das aufgenommene Wasser das Volumen des Zellinhaltes sich vergrößert und die Zellwand immer mehr gedehnt wird, so stellt sich bald eine der weiteren Aufnahme entgegenwirkende Kraft — der Wanddruck — ein. Die Saugkraft der Zelle ist deshalb in jedem Augenblicke gleich der Differenz zwischen der Saugkraft des Zellsaftes und dem Wanddruck (W), also

$$S_{\text{Zelle}} = S_{\text{Zellsaft}} - W.$$

Auf diese Verhältnisse hat Renner aufmerksam gemacht; besonders zu ihrer Klärung beigetragen hat Ursprung, an dessen Terminologie ich mich in dieser Arbeit halten will. Es sei hier gleich darauf hingewiesen, daß nach Ursprung die Saugkraft des Zellsaftes oder überhaupt einer Lösung, d. h. die Kraft, mit welcher der Zellsaft Wasser einzusaugen strebt, nichts anderes ist, als der in der Physik und Chemie gebräuchliche «osmotische Druck». Diesen Ausdruck wollen wir mit Ursprung nur in den Fällen benützen, wenn tatsächlich ein bestimmter Druck auf die Zellwand oder im Osmometer ausgeübt

wird. Er kommt zustande, wenn die Wasseraufnahme irgendwie mechanisch behindert ist. Die von der physikalischen Chemie abweichende Definition hat entschieden etwas Mißliches an sich. Wir sind aber zu einer strengen Unterscheidung zwischen der Saugkraft und dem eigentlichen ausgeübten osmotischen Druck gezwungen, da die beiden Größen häufig nicht denselben Wert haben und sich sogar in entgegengesetzter Richtung ändern können (s. besonders Ursprung und Blum, 1920).

Bei allen bisherigen Untersuchungen ist das Plasma nicht weiter berücksichtigt worden. Die ihm zugeschriebene Bedeutung beschränkte sich fast ausschließlich auf die Rolle der semipermeablen Haut zwischen der Außenlösung und dem Zellsafte, und nur diese Permeabilitätsverhältnisse wurden eingehender untersucht.

Solange man die rein physikalisch-chemischen Vorgänge der Wasseraufnahme und -abgabe prüfte, ist dieses Verfahren berechtigt. Wendet man sich aber physiologischen Vorgängen, wie z. B. dem Wachstum oder den Stoffwechselforgängen zu, die in starkem Maße von dem Plasmazustand abhängen, so ist ein solches Vorgehen nicht mehr erlaubt. Wir müssen auch den Protoplasten mit in den Mechanismus der Pflanzenzelle einbeziehen. An einer anderen Stelle ist es bereits genauer geschehen (H. Walter, 1923), hier wollen wir nur die wichtigsten Ergebnisse kurz zusammenfassen.

Das Plasma ist ein heterogenes Gemisch von verschiedenen kolloidalen Substanzen, die zum größten Teil zur Gruppe der hydrophilen, also quellbaren Kolloide gehören. Ebenso wie eine osmotisch wirksame Lösung besitzen auch die Quellkörper ein bestimmtes Wasseranziehungsvermögen. Wir können also in Analogie zur Saugkraft des Zellsaftes von der Saugkraft des Plasmas sprechen.

Herrscht in der Zelle Gleichgewicht, so muß stets die Saugkraft des Plasmas gleich der Saugkraft des Zellsaftes sein. Entsteht durch Wasseraufnahme in der Vakuole ein osmotischer Druck, so lastet er nicht direkt auf der Zellwand, sondern preßt den Plasmabelag zusammen, bis der entstehende Quellungsdruck den osmotischen Druck equilibriert und einen der Größe nach

gleichen Druck auf die Zellwand ausübt. Sobald Gleichgewicht eingetreten ist, muß auch hier der Wanddruck (W) gleich dem Quellungsdruck (Q) und gleich dem osmotischen Druck (O) werden. Spricht man vom Druck des Zellinhaltes allgemein, so pflegt man ihn als Turgordruck (T) zu bezeichnen. Wir können also die oben angeführte Gleichung auch folgendermaßen schreiben:

$$S_{\text{Zelle}} = S_{\text{Zellinhalt}} - T, \text{ wobei immer}$$

$S_{\text{Zellinhalt}} = S_{\text{Zellsaft}} = S_{\text{Plasma}}$ ist und $T = O = Q = W$. Die Gleichung hat also auch für die Fälle Gültigkeit, wenn Vakuolen überhaupt fehlen und der Zellinhalt nur aus Plasma besteht. Eine weitere Komplikation kann eintreten, wenn die inneren Wand-schichten stark quellbar sind. Auf diesen Fall wollen wir aber hier nicht eingehen, da ihm keine allgemeine Bedeutung zukommt¹.

Wir sehen somit, daß die Saugkraft des Plasmas, also auch dessen Quellungs-zustand, eine gewisse Abhängigkeit von der Saugkraft des Zellsaftes oder allgemein von den osmotischen Verhältnissen der Pflanzenzelle zeigt. Änderungen des osmotischen Wertes des Zellsaftes müssen auch Änderungen im Quellungs-zustand des Protoplasten nach sich ziehen. Wir wissen aber, daß die Lebensfunktionen eines Organismus nur bei einem wasserreichen, also stark gequollenen Zustand des Plasmas vor sich gehen. In wasserarmem Zustand dagegen, wie z. B. bei trockenen Samen oder Sporen, befindet sich das Leben in einem latenten Zustande. Es liegt deshalb nahe anzunehmen, daß auch geringere Änderungen des Quellungs-zustandes einen Einfluß auf die Lebensvorgänge haben werden, daß stärkere Quellung des Plasmas eine Förderung, Entquellung dagegen eine Hemmung nach sich ziehen, bis die Lebensvorgänge, wie z. B. das Wachstum, bei einer gewissen Entquellung ganz aufhören.

¹) Auf diese Verhältnisse weist schon Pfeffer in seiner Pflanzenphysiologie I, S. 117 ff. hin, sie sind aber späterhin in Vergessenheit geraten, so werden z. B. bei Pantanelli (Jahrb. f. wiss. Bot., 40, 312) die Beziehungen des Turgordruckes zum Quellungs- und osmotischen Druck ganz anders dargestellt: In jungen Zellen soll der Hauptanteil auf den Quellungsdruck entfallen, im ausgewachsenen Zustand soll der osmotische Druck praktisch gleich dem Turgordruck sein. Richtig sind dagegen die Ausführungen über den Zellmechanismus bei Livingston (Plant world, 1913, 16, 165).

2. Quellung und Osmose.

Wir hatten im vorhergehenden Abschnitt immer von der Quellung des Plasmas gesprochen. Es fragt sich, ob wir dazu berechtigt sind. Daß bei gewissen Objekten das Plasma sich vollkommen wie bestimmte Quellkörper (Gelatine, Nuklein, Stärke, Kasein) verhält, konnte für einige Objekte (Karposporen von Lemanea, Bangiazellen) nachgewiesen werden (H. Walter 1923). Immerhin handelt es sich um ziemlich ausgefallene Objekte, die ein äußerst visköses Plasma besitzen, das schon bei der mikroskopischen Untersuchung ein anderes Aussehen als bei den gewöhnlichen Pflanzen zeigt. Wir wissen ja, daß viele Pflanzen ein so wenig visköses Plasma aufweisen, daß lebhaftere Strömungen in demselben auftreten können. Sind wir auch in diesen Fällen berechtigt, von einem Quellungs-zustand zu sprechen, oder handelt es sich um eine Lösung, in der osmotische Kräfte wirksam sind? Wir wissen, daß bei Lösungen die Saugkraft sich umgekehrt proportional dem Volumen ändert. Bei Quellkörpern sind die Volumänderungen bei gleicher Änderung der Saugkraft viel geringer und gehorchen einem anderen Gesetz (s. H. Walter, 1923, S. 160). Da aber bei gewöhnlichen Pflanzenzellen eine genaue Bestimmung der Volumänderungen des Plasmas bei verschiedenen Saugkraftwerten nicht möglich ist, so können wir auf diese Weise die Frage nach den osmotischen oder Quellungskräften, die schon von Pfeffer diskutiert wird, nicht lösen.

Daß selbst flüssiges Plasma wesentlich andere physikalisch-chemische Eigenschaften besitzt als der Zellsaft, dafür spricht unter anderem die Vakuolenbildung. Wir haben uns diese als einen Entmischungsvorgang vorzustellen, indem die im Plasma enthaltenen osmotisch wirksamen Substanzen (z. B. in Samen) bei Zutritt von Wasser dieses an sich reißen, wodurch eine Lösung entsteht, an deren Grenze mit den quellbaren Plasmasubstanzen eine semipermeable Vakuolenhaut gebildet wird. Die anfangs zahlreichen kleinen Vakuolen können dann zu einem großen Zellsaftraum zusammenfließen. Dieser Vorgang macht es wahrscheinlich, daß eine Trennung in eine mehr osmotisch wirksame echte Lösung (Zellsaft) und eine mehr aus kolloidalen Stoffen bestehende quellbare Substanz (Plasma) stattfindet, wenn auch

diese Trennung keine ganz strenge zu sein braucht¹. Interessant ist in dieser Hinsicht die Beobachtung von Seifriz (1923), daß bei Zusatz von 1% Saponinlösungen der Plasmabelag bei *Eloдея* auf das 4—5fache aufquillt. Die Strömung hört dabei aber nicht auf, sondern wird noch intensiver — ein Beweis, daß also auch im flüssigen Zustande Quellkräfte, im üblichen Sinne des Wortes, vorkommen können².

Doch scheint es mir, daß diese ganze Frage nach den Quellungs- oder osmotischen Kräften im Plasma letzten Endes ebenso wenig zu entscheiden ist, wie die Streitfrage nach dem Aggregatzustand des Plasmas. Ebenso wie wir hier keine Grenzen zwischen festem und flüssigem Zustande ziehen können und nur von bestimmten Viskositätsgraden sprechen dürfen (vgl. Seifriz 1920), ebenso gibt es auch für Osmose und Quellung keine Grenze, denn es handelt sich um nahe verwandte Erscheinungen.

Eine jede Lösung zeigt ähnlich wie jeder Quellkörper ein gewisses Wasseranziehungsvermögen, das wir als Saugkraft bezeichneten. Selbst wenn die Lösung oder der Quellkörper nicht an Wasser angrenzt, kommt diese Saugkraft durch die gegenüber reinem Wasser erniedrigte relative Dampfspannung zum Ausdruck.

Eine ganze Reihe von in neuerer Zeit gemachten Beobachtungen hat nun gezeigt, daß die Moleküle und Ionen in einer Lösung nicht, wie man bisher nach der kinetischen Theorie annahm, freien Gasmolekülen gleichzusetzen sind, sondern daß nur die Substanzen löslich sind, die eine bestimmte Affinität zum Lösungsmittel zeigen und sich mit ihm verbinden,

¹) Dieser Vorgang scheint eine außerordentliche Ähnlichkeit mit der Ausscheidung des perivitellinen Saftes bei der Bildung der Befruchtungsmembran des *Ascariseies* zu haben (Spek, Kolloidchem. Gesichtspunkte z. Analyse der Probleme der Zellteilung, Befruchtung und ersten Entwicklung. Verhandlg. d. Deutsch. Zool. Ges., Juli 1923, 28, 15). Auch hier bilden sich anfangs kleine Vakuolen, die zusammenfließen und einen peripher gelegenen Safttraum bilden. Dabei geht der größte Teil der Salze in diese Flüssigkeit über. Spek erwähnt auch die Beobachtungen von Spiro (Beitr. z. chem. Physiol., 1904, 4, 300), daß bei einer Phasentrennung in Eiweißkörpern diejenige Phase, welche viel Eiweiß und wenig Wasser enthält, auch wenig Salze mitbekommt, während die wäßrige Phase wenig Eiweiß, aber größere Mengen Salze aufnimmt.

²) Vgl. dazu W. Ostwald, 1918, Zur Theorie der Osmose und Ultrafiltration kolloider Lösungen. Kolloid. Zeitschr. 23, 74.

wodurch die Moleküle und Ionen von mehr oder weniger großen Wasserhüllen umgeben sind. Diese Hydratation der Ionen macht es auch verständlich, daß die Löslichkeit schwerlöslicher Stoffe durch Neutralsalze schon in verdünnten Lösungen herabgesetzt wird. Ebenso nimmt die Beweglichkeit der einwertigen Ionen Li, Na, K, Rb und Cs, obgleich die Ionenreibung die gleiche ist, mit steigendem Atomgewicht zu. Auch in diesem Falle ist eine andere Annahme als eine verschiedene Hydratation, die desto größer ist je kleiner der Radius und je größer die Ladung, kaum möglich. Im Gegensatz zu dem in Kristallhydraten statisch gebundenen Wasser, haben wir in Lösungen uns das Wasser dynamisch, in abgeschwächter Form gebunden vorzustellen, worauf namentlich Weimarn aufmerksam macht. Weitere Einzelheiten und Literaturangaben findet man bei Freundlich, Höber und Eichwald-Fodor. Durch diese Anschauungen, die wieder auf die Ansichten von Nägeli und Reinke in modernerer Form zurückgreifen, wird der Gegensatz, der zwischen Lösungen und Quellkörpern scheinbar besteht, immer mehr verwischt¹. Schon Katz hat gezeigt, daß die Lösungskurve von Schwefelsäure, Glycerin und Phosphorsäure, welche die Abhängigkeit der relativen Dampfspannung von der Konzentration wiedergibt, denselben charakteristischen S-Verlauf, nur nicht in so ausgeprägtem Maße, zeigt wie bei Quellkörpern. Ebenso sind die Kurven der Mischungswärmen und Volumkontraktionen bei Lösungen und Quellkörpern sehr ähnlich. Die Abhängigkeit des osmotischen Druckes und des Quellungsdruckes von der Konzentration ist dagegen eine verschiedene (s. Freundlich, 1922, S. 932). Für den osmotischen Druck gilt die Gleichung $P = RTc$, er ist also der Konzentration c proportional, was auf seine kinetische Natur hinweisen soll, für den Quellungsdruck gilt dagegen nach Wo. Ostwald (1919) die Gleichung $Q = Kc^n$. Aber auch hier haben wir deutliche Übergänge, indem in Solen einerseits und konzentrierten Lösungen andererseits der Druck sich aus beiden Teildrücken zusammensetzen soll, also $P_s = P + Q$ ist. Nimmt man dagegen die Abhängigkeit des osmotischen und

¹) Die ältere Literatur findet man bei Pfeffer, Pflanzenphysiologie I, Kapitel 3, besprochen.

Quellungsdruckes von der relativen Dampfspannung, so werden die Kurven nicht nur, wie Freundlich darauf hinweist, weitgehend übereinstimmen, indem sie in beiden Fällen eine logarithmische Abhängigkeit zeigen, sondern die Kurven werden identisch sein.

Den Beweis können wir folgendermaßen führen: In einem geschlossenen Gefäß denken wir uns eine elastische semipermeable Membran (a b), die eine Lösung (L) von einem Quellkörper (Q) trennt (s. Abb. 1). Sobald Gleichgewicht eingetreten ist, muß die Dampfspannung von Q und L gleich sein, da anderenfalls Wasser von der größeren zur geringeren relativen Dampfspannung überdestillieren würde. Gleichzeitig wird aber auch die Saugkraft des Quellkörpers gleich der Saugkraft der Lösung sein, denn stellen wir uns vor, Q hätte eine größere Saugkraft, so würde Wasser von L durch die semipermeable Membran entzogen werden. Dadurch müßte aber wieder die relative Dampfspannung von Q höher werden und das Wasser nach L überdestillieren usw. Wir hätten ein perpetuum mobile, was unmöglich ist. Also werden:

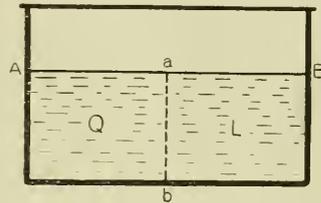


Abb. 1.

Lösungen und Quellkörper von gleicher relativer Dampfspannung gleiche Saugkräfte besitzen.

Bedecken wir nun den Quellkörper und die Lösung mit einer unverrückbaren starren semipermeablen Membran AB und schichten über diese reines Wasser, so werden Q und L das Bestreben haben, Wasser aufzunehmen. Da aber die Aufnahme mechanisch unmöglich ist, so entsteht in Q ein Quellungsdruck und in L ein osmotischer Druck. Auch die Drucke werden gleich sein, denn angenommen der Druck in Q wäre größer, so würde Q, da die Wand a b elastisch gedacht ist, sein Volumen auf Kosten von L vergrößern, d. h. Wasser aus L herauspressen. Dadurch würde aber die Saugkraft von L größer werden als von Q, und das Wasser müßte zurückgesaugt werden. Es wird also keine Veränderung eintreten. Da die relativen

Dampfspannungen gleich waren, so gelangen wir zu dem Schluß, daß Quellkörper und Lösungen, die eine gleiche relative Dampfspannung und gleiche Saugkraft besitzen, gegenüber reinem Wasser denselben Quellungs- und osmotischen Druck erzeugen.

Wir sehen also, daß die relative Dampfspannung sowohl für die Saugkraft der Lösungen, als auch für diejenige der Quellkörper und für die entsprechenden Drucke als Maß dienen kann, wobei unsere Überlegungen unabhängig von der Natur der Lösungen und Quellkörper stets gültig bleiben. Darin liegt ein großer Vorteil bei der Benutzung der relativen Dampfspannung an Stelle der sonst üblichen Konzentration oder dem Wassergehalt, und wir wollen in einer Tabelle die für die weiteren Erörterungen notwendigen Werte zusammenstellen:

Die erste Horizontalzeile bedeutet die relative Dampfspannung in %, die zweite die Saugkraft resp. Druck bei 20° C in Atmosphären.

I	100	99,5	99	98,5	98	97,5	97	96,5	96	95,5	95
II	0	7	14	20,5	27	34	40	46	52	58,5	65
I	94,5	94	93,5	93	92,5	92	91,5	91	90,5	90	89,5
II	72	79,5	87	95	102,5	110	118	126	134	142	150
I	89	88,5	88	87,5	87	86,5	86	85,5	85	80	
II	158	165,5	173	181	189	197	205	212,5	220	295	

Diese Werte wurden aus den in der früheren Arbeit berechneten interpoliert (s. H. Walter, 1923, S. 174). Wie aus der Tabelle ohne weiteres zu ersehen ist, steigt die Saugkraft proportional mit abnehmender relativer Dampfspannung, indem eine Erniedrigung der letzteren um 1% einer Erhöhung der Saugkraft um etwa 14 Atmosphären entspricht. Renner (1915) berechnet nach Dieterici folgende Werte für Kochsalzlösungen: 2 G. M. in 1000 g Wasser haben einen osmotischen Druck von 94 Atm. bei 18° C und einen Dampfdruck bei 0° gleich 4,301 mm Hg. Die Dampfspannung des Wassers bei 0° setzt Renner gleich 4,620 mm Hg. Daraus ergibt sich eine relative Dampfspannung von 93,1%. Für 3 G. M. in 1000 g Wasser sind die entsprechenden Zahlen 149 Atm. und 89,3% relative Dampfspannung, für 5 G. M. — 285,5 Atm. und 80,6%, für 6,07 G. M. annähernd 365,5 Atm. und 76% relative Dampfspannung. Diese

Werte zeigen mit den in der Tabelle angeführten eine gute Übereinstimmung¹.

Der osmotische und Quellungsdruck existieren, wie es für ersteren namentlich Ursprung (1912) und für letzteren Katz (1909, S. 110) betont haben, nur, wenn die Wasseraufnahme mechanisch behindert wird. Ist außen reines Wasser, so ist der Druck der Größe nach gleich der Saugkraft. Ist dagegen außen eine Lösung, die schon selbst eine Saugkraft besitzt, oder herrscht eine erniedrigte relative Dampfspannung, die einer gewissen Saugkraft entspricht, so wird der osmotische oder Quellungsdruck im Gleichgewichtszustand gleich der Differenz der Saugkräfte außen und innen sein. Da man die Saugkraft in Atmosphären ausdrückt, so wurde vorgeschlagen, besser von Saugdruck zu sprechen (s. Stiles 1922). Mir scheint der Unterschied nicht so wesentlich zu sein, um die bereits eingebürgerte Bezeichnung durch eine neue zu ersetzen².

Somit können wir die Quellungs- und osmotischen Vorgänge von einem einheitlichen Gesichtspunkt aus betrachten. Ein Unterschied besteht vielleicht nur darin, daß nach der Hydratationstheorie der Lösungen das Wasser die Ionen nur umgibt, indem Wasserhüllen aus dynamisch gebundenen Wassermolekülen entstehen, und die innere Reibung der Lösung nicht wesentlich von der des Wassers abweicht, während bei Quellkörpern und Solen das Wasser in die Teilchen selbst aufgenommen wird. Diese quellen auf, es entstehen elastische Gebilde, die einen beträchtlichen Volumteil des Sols einnehmen, wodurch die innere Reibung eine starke Erhöhung erfährt. Nach Hatschek soll in einer 6proz. Kaseinlösung die disperse Phase 60⁰/₀, bei einer 9,4proz. Lösung sogar 88⁰/₀ des Gesamtvolumens der Lösung einnehmen (nach Höber, 1922, S. 247). Diese Auffassung steht im Einklang mit der Ansicht von Katz, der im Quellungsvorgang eine feste Lösung von Wasser im Quellkörper sieht. Es wäre möglich, daß außerdem um diese

¹) Walderdorff (1924) benützt diese bei Renner angeführten Zahlen, gibt aber die relative Dampfspannung bei höheren Konzentrationen zu niedrig an. Es scheint ihr in der Tabelle S. 85 ein Rechenfehler unterlaufen zu sein.

²) Unsere Saugkraft entspricht der »absoluten Saugkraft« von Huber (vgl. dazu Benecke-Jost, Pflanzenphysiologie, 1924, 1, 57).

elastischen Gebilde noch Wasser in abgeschwächter Bindung angelagert wird, denn es ist auffallend, daß alle Quellkörper den größten Teil des Wassers schon bei einer Erniedrigung der relativen Dampfspannung auf 96⁰/₁₀₀, was einem Druck von etwa 50 Atmosphären entspricht, abgeben, während der Rest selbst durch einen Druck von mehreren Tausend Atmosphären nicht abzupressen ist (vgl. dazu auch Arisz, 1915, S. 81).

Wollen wir also die am Anfang dieses Abschnittes gestellte Frage beantworten, so sehen wir, daß man eine eindeutige Antwort nicht geben kann. Nehmen wir z. B. einen unbegrenzt quellbaren Körper, der zuerst quillt und dann sich allmählich löst, oder einen Eiweißkörper, der zu Albumosen, Peptonen und schließlich Aminosäuren abgebaut wird — wo hören hier die Quellungsvorgänge auf und wo beginnen die osmotischen Vorgänge?

Im Protoplasten werden selbstverständlich auch alle diese Übergänge vorhanden sein, da aber das eigentliche für das Plasma Charakteristische die hochmolekularen hydrophilen Kolloide sind, die stets Quellungseigenschaften zeigen, und auch diese für die Lebensvorgänge die größte Bedeutung haben, so sei es mir erlaubt, weiter unten stets vom Quellungszustand des Protoplasten zu sprechen, wodurch die Anwesenheit von osmotisch wirksamen Substanzen nicht ausgeschlossen werden soll.

3. Änderungen des Quellungszustandes des Protoplasten.

Daß ein bestimmter Wassergehalt für die Lebensvorgänge notwendig ist, kann man bei jedem Samen beobachten. Im trockenen Zustande ruhen sämtliche Lebensfunktionen, auch die Atmung ist praktisch vollkommen sistiert. Lassen wir dagegen einen Samen in Wasser aufquellen, so können wir zuerst einen Anstieg der Atmung und dann nach einiger Zeit auch Wachstum beobachten — der Samen keimt aus. Kolkwitz gibt für Gerstenkörner folgende Zahlen an: bei einem Wassergehalt von 10—12⁰/₁₀₀ werden pro kg innerhalb 24 Stunden 0,3—0,4 mg CO₂ abgegeben, bei 14—15⁰/₁₀₀ dagegen 1,3—1,5 mg. Von einem gewissen Wassergehalt an steigt dann die Atmung rapide. Bei 33⁰/₁₀₀ Wassergehalt werden unter denselben Bedingungen schon 2000 mg = 2 g CO₂ abgegeben. Für befeuchtete und nach-

träglich wieder getrocknete Samen fand Kolkwitz folgende Zahlen: bei 15% Wassergehalt pro kg in 24 Stunden 13 mg, bei 19,6% — 123 mg CO₂ und bei 20,5% — 359 mg CO₂. Ähnlich soll nach Jumelle¹ auch die Atmungskurve der Flechten verlaufen.

Aus diesen Beobachtungen geht schon hervor, daß je größer der Wassergehalt und je stärker also auch das Plasma gequollen ist, desto intensiver alle Lebensäußerungen zu sein scheinen. Es ist ja auch eine bekannte Tatsache, daß das Wachstum der Pflanzen im allgemeinen bei reichlicher Wasserversorgung am üppigsten ist. Ebenso wird auch in der medizinischen Literatur darauf hingewiesen, daß der Wassergehalt des menschlichen Körpers mit dem Alter ständig abnimmt. Gleichzeitig wird auch das Wachstum immer langsamer, bis es ganz aufhört².

Aber alle diese Angaben erlauben doch keine exakten Aussagen über den Quellungszustand des Protoplasten zu machen. Wenn der Wassergehalt eines Organismus z. B. abnimmt, so kann das auch auf Bildung wasserarmer Gerüstsubstanz beruhen. Der Wassergehalt des Plasmas selbst braucht dabei keine Veränderung zu erfahren, oder kann sich sogar im entgegengesetzten Sinne ändern³.

Es hat deshalb niemals an Versuchen gefehlt, direkt den Quellungszustand des Plasmas zu ändern und aus den eingetretenen Wachstumsreaktionen auf die Bedeutung des Quellungsstandes zu schließen. Daß letzterem eine große Bedeutung zuzuschreiben ist, folgt schon daraus, daß einerseits der Protoplast der Träger der Lebensfunktionen ist, andererseits die

¹) Ref. in Bot. Zeitg., 1893, 2, 124.

²) Vgl. z. B. Rubner, 1923, Die Beziehungen des Kolloidalzustandes der Gewebe zum Wachstum. Sitzgsber. d. preuß. Akad. d. Wiss. 26. Juli 1923.

³) An dieser Stelle müssen die Arbeiten von Mac Dougal (Zusammenfassung in »Hydration and Growth« 1920) erwähnt werden. Er zeigt, daß das Wachstum in vielen Fällen nur auf einer Wasseraufnahme beruht und infolgedessen eine deutliche Abhängigkeit von den Quellungeigenschaften der Gewebe besteht. Zur Untersuchung kommt in erster Linie die Quellung der ganzen Zellmasse, die nicht mit der Plasmaquellung parallel zu gehen braucht. Unsere Fragestellung ist von der Mac Dougals grundsätzlich verschieden. Wir wollen hauptsächlich das Membranwachstum und dessen Abhängigkeit von dem Quellungsstand des Protoplasten behandeln.

physikalisch-chemischen Eigenschaften eines jeden Querkörpers in weitgehendem Maße vom Quellungsgrad abhängen.

Wir können hier nicht auf alle in der angedeuteten Richtung ausgeführten Versuche eingehen, auch die Zusammenstellung der einschlägigen Literatur liegt nicht in unserer Absicht, vielmehr wollen wir die Methoden selbst vom kritischen Standpunkt aus betrachten.

A. Änderungen des Quellungsgrades des Protoplasten durch Zusatz von bestimmten Stoffen.

Die meisten in dieser Richtung ausgeführten Versuche gehen von der Beobachtung aus, daß die Quellung der Gelatine durch gewisse Elektrolyte gefördert wird, durch andere dagegen gehemmt. Eine besonders starke Wirkung üben Säuren und Basen aus. Schon in geringen Konzentrationen tritt eine bedeutende Quellungsförderung ein. Neutralsalze verhalten sich verschieden, wobei sowohl die Anionen als auch die Kationen eine Rolle spielen. Es würde uns zu weit führen, auf Einzelheiten näher einzugehen. Eine Zusammenstellung der Literatur findet man bei Höber (1922, S. 266). Im allgemeinen lassen sich die Anionen nach der quellungsfördernden Wirkung in der sogenannten Hofmeisterschen oder lyotropen Reihe anordnen: SO_4 , Tartrat, Zitrat \langle Azetat \langle Cl \langle Br, NO_3 \langle J \langle CNS, wobei die links stehenden Anionen sogar entquellend wirken. Weniger konstant ist die Reihe der Kationen. In der gleichen Weise wie die Quellung wird auch die Gelatinierung und die Viskosität beeinflusst.

Von der Annahme ausgehend, daß die Quellung des Protoplasten durch verschiedene Stoffe, namentlich auch Elektrolyte, ebenso beeinflusst wird wie Gelatine, ließ man entsprechende Lösungen einwirken und beobachtete die eintretenden Wachstumsänderungen. So untersuchte z. B. Borowikow den Einfluß von Säuren, Basen und Salzen auf das Wachstum von Helianthus-Keimlingen. Im allgemeinen konnte er in den ersten 3 Stunden eine schöne Übereinstimmung der Wachstumsbeeinflussung mit der quellungsändernden Wirkung der entsprechenden Elektrolyte auf Gelatine feststellen. Sehr bald trat aber eine Giftwirkung der nicht ausbalancierten Lösungen hervor,

wodurch der Wert der Versuchsergebnisse wesentlich herabgesetzt wird.

Sehr viel zahlreicher sind die in dieser Richtung ausgeführten Versuche von zoologischer Seite, die namentlich im Anschluß an die Frage nach der künstlichen Parthenogenese ausgeführt wurden. Literaturangaben über diese Frage findet man bei Spek (1920, 1923), der mit besonderem Nachdruck die Quellungstheorie der Entwicklung vertritt. Besonders interessant für uns ist die Beeinflussung der Teilungsgeschwindigkeit, die ja in normalen Fällen stets aufs engste mit dem Wachstum verknüpft ist, durch Zusatz verschiedener Salze. Bei *Paramecium caudatum* konnte nachgewiesen werden, daß stark quellende Salze die Teilungsgeschwindigkeit fördern, entquellende dagegen hemmen. So konnten unter sonst gleichen Bedingungen nach 3 Tagen bei Zusatz von KCNS — 1005, von LiCl — 1000, in normalen Kulturen 167 und bei Zusatz von entquellend wirkendem CaCl₂ — 52 Individuen gezählt werden¹. Gleichzeitig läßt sich bei Protozoen leicht nachweisen, daß die Plasmaquellung tatsächlich ebenso beeinflußt wird wie die Quellung von Gelatine, denn es tritt in LiCl und KCNS eine entsprechende Volumzunahme ein. Daß sich pflanzliche Objekte in letzterer Hinsicht ähnlich verhalten, konnte an Karposporen von *Lemanea* festgestellt werden, und ähnliche Beobachtungen finden sich in Arbeiten, in denen die Permeabilitätserscheinungen untersucht werden. Bei den Permeabilitätsänderungen durch Salze tritt wiederum die Hofmeistersche Ionenreihe hervor und wir haben allen Grund anzunehmen, daß es sich nicht um parallele Erscheinungen handelt, sondern daß die Permeabilität in einem kausalen Zusammenhang mit der Quellung steht, indem durch das Aufquellen der Plasmakolloide die Permeabilität erhöht wird und umgekehrt (vgl. dazu auch Fitting, Hansteen-Cranner, Kahho, Spek). Im Gegensatz zu dieser Anschauung kommt Mac Dougal auf Grund von seinen eingehenden Untersuchungen zu dem Schluß, daß das Plasma sich nicht wie Gelatine und Eiweißkörper verhält, sondern wie Gelatine-Agar-Gemische und folgert daraus, daß das Plasma überwiegend aus

¹) Die Zahlen entnehme ich einem von Herrn Dr. Spek gehaltenen Vortrage im Naturw.-med. Verein zu Heidelberg.

stickstofffreien, pektinartigen Verbindungen besteht. Dieser Widerspruch scheint mir nur dadurch zu kommen, daß Mac Dougal, der hauptsächlich makroskopisch arbeitet, ganze Gewebestücke verwendet, z. B. Scheiben von *Opuntia*flachsprossen, und deren Quellung mißt. Hier wird natürlich das Plasma nur zu einem ganz geringen Teil an der Quellung beteiligt sein, und namentlich bei *Opuntia* werden die Pektinstoffe der Membranen und Schleimzellen die größte Rolle spielen. Daß sich diese aber gegenüber Elektrolyten ganz anders verhalten wie Gelatine, ist in einer früheren Arbeit für Agar-Agar gezeigt worden. Sowohl Säuren, als auch Basen und Neutralsalze rufen anfangs stets eine Entquellung hervor (H. Walter, 1923, S. 183)¹.

Neuerdings ist gegen die Aufstellung der Hofmeisterschen Ionenreihen ein schwerer Einwand von L o e b (1923) gemacht worden. Die verschiedene Beeinflussung der Quellung durch die Ionen soll eine rein sekundäre Erscheinung sein, die durch das sogenannte D o n n a n s c h e Gleichgewicht zu ersetzen ist. Ausschlaggebend ist nach L o e b nur die Wertigkeit der Ionen; gleichwertige Ionen zeigen dieselbe Wirkung. Da diese Frage für uns von prinzipieller Wichtigkeit ist, so muß ich auf sie näher eingehen.

Die interessanten Ausführungen L o e b s sind kurz folgende: Stellt man sich eine 1 proz. Gelatinelösung in einer Säure von bestimmter Konzentration her, füllt sie in ein Kollodiumosmometer, das für Gelatine undurchlässig, für die Säureionen dagegen durchlässig ist und taucht schließlich das Osmometer in eine reine Säurelösung von derselben Konzentration, wie im Osmometer, so entsteht in diesem ein gewisser Überdruck. Man sollte nun annehmen, daß dieser Überdruck direkt den osmotischen Druck der Gelatine angibt, da die Säurekonzentration innen und außen gleich ist. Aber der Fall liegt kom-

¹) Die vorwiegende Proteid-Natur des Plasmas geht m. E. deutlich aus den Verdauungsversuchen von Biedermann hervor. Nach Extraktion der Lipoide läßt sich Pflanzenplasma mit Trypsin restlos verdauen. Das Myxomyzetenplasma ist von Reinke und neuerdings Lepeschkin chemisch genauer untersucht, und auch hier ergaben die Analysen ein Vorwiegen der Proteide. Gleichzeitig zeigen aber die Myxomyzeten beim Verdauen genau dasselbe Verhalten wie die höheren Pflanzen (vgl. Biedermann, Pflüg. Arch., 1924, 202, 223 und H. Walter, Biochem. Zeitschr., 1921, 122, 86).

plizierter. In allen Fällen, in denen wir einen diffundierenden Elektrolyten und einen kolloidalen Elektrolyten vor uns haben, wird die Verteilung des ersteren zu beiden Seiten der Membran nicht gleich bleiben. Verhält sich das Kolloid indifferent zu dem diffundierenden Elektrolyten, so drängt es ihn aus dem Osmometer heraus, tritt es aber in eine Verbindung mit ihm ein, so steigt die Konzentration des Elektrolyten innen. Ist z. B. die Konzentration einer Kongorotlösung (einem kolloidalen Natriumsalz) im Osmometer gleich 1 und die Anfangskonzentration einer NaCl-Lösung außen in drei Fällen gleich 1, 0,1 und 0,01, so wird sich das Natriumchlorid nicht gleichmäßig auf die Innen- und Außenlösung verteilen, sondern die Konzentration außen beträgt nach Einstellung des Gleichgewichtes in den drei Fällen 0,66, 0,0917 und 0,0099, innen dagegen nur 0,33, 0,0083 und 0,0001. Da also die Konzentration des NaCl außen größer als innen ist, so wird der im Osmometer gemessene Druck des Kongorots herabgesetzt und zwar in den drei Fällen auf 67, 92 und 99 % (aus Höber, 1922, S. 219). Bei Gelatine ist dagegen das Umgekehrte der Fall. Die Konzentration des Elektrolyten wird innen größer sein, infolgedessen ist auch der gemessene osmotische Druck stets größer als der eigentliche osmotische Druck der Gelatine.

Durch diesen osmotischen Überdruck will nun Loeb die quellungsfördernde Wirkung der Elektrolyte erklären. Ebenso wie im Osmometer wird die Konzentration z. B. der Säureionen in einem in Säurelösung eingelegten Gelatinestück größer werden als in der Außenlösung. Es wird also eine osmotische Saugkraft im Gelatinestück entstehen, die eine weitere Wasseraufnahme — also Quellungsförderung, bedingt. Tatsächlich zeigen auch die osmotischen Druckkurven und die Quellungskurven in Abhängigkeit von der pH eine bemerkenswerte Übereinstimmung in der Form. Aber es fragt sich, ob die beobachteten osmotischen Saugwerte auch der Größe nach für die Erklärung der Quellungsförderung genügen. 1 g trockener isoelektrischer Gelatine nahm bei den Versuchen von Loeb in reinem Wasser 7 g Wasser auf, dagegen bei der maximalen Quellung in HCl 35 g Wasser. Die beobachteten osmotischen Überdrucke im Osmometer dagegen waren äußerst gering und betrug etwa

45 cm Wasser also $\frac{1}{20}$ Atmosphäre. Schon diese enorme Quellungssteigerung im Verhältnis zur geringen osmotischen Wirkung macht es unwahrscheinlich, daß die chemischen Veränderungen, die in der Gelatine durch Säurezusatz hervorgerufen werden, im Vergleich zum Donnanschen Gleichgewicht, so ganz vernachlässigt werden dürfen, wie es L o e b annimmt. Immerhin ist es schwer, bei Gelatine eine Entscheidung zu treffen, da die Quellungskurve beim Quellungsmaximum asymptotisch verläuft und eine geringe hinzukommende Saugkraft erhöhungs schon eine große Wirkung haben kann. Dagegen ist es möglich, die Frage für Agar zu entscheiden und die L o e b sche Hypothese wenigstens auf ihre Allgemeingültigkeit zu prüfen.

Wie bereits erwähnt, rufen Elektrolyte beim Agar eine Entquellung hervor. Ist das Donnansche Gleichgewicht dafür verantwortlich zu machen, so kann sie nur durch eine Erhöhung der Elektrolytkonzentration in der Außenlösung, gegenüber der vom Agar aufgenommenen Lösung hervorgerufen werden. Die Verhältnisse müssen also hier ähnlich wie beim Kongorot liegen. Ebenso wie dort der osmotische Druck im Osmometer durch Zusatz von NaCl herabgesetzt wurde, ebenso muß hier durch die höhere Konzentration der Außenlösung dem Agar ein Teil vom Wasser entzogen werden und Entquellung eintreten. Andererseits können wir die gleiche Entquellung einfach durch Abpressen des Wassers hervorrufen, wobei wir in der Lage sind, den angewandten Druck zu messen oder zu berechnen. Dieser Druck muß nun der Größe nach der Saugkraftdifferenz entsprechen, die durch die höhere Konzentration des Elektrolyten in der Außenlösung gegenüber der Lösung im Agar zustande kommt, wenn die chemischen Veränderungen nach der Annahme von L o e b tatsächlich eine nur geringe Rolle spielen.

Das Quellungsmaximum beträgt für Agar bei einer relativen Dampfspannung von 100⁰/₀ (also auch in reinem Wasser) nach Katz etwa 7,9 (1 g Agar + 6,9 g Wasser). Setzt man die Dampfspannung auf 96,5⁰/₀ herab, was der Anwendung eines Außendruckes von 46 Atmosphären entspricht (s. Tabelle S. 360), so beträgt der Quellungsgrad nur noch 1,615 (1 g Agar + 0,615 g Wasser), also 20⁰/₀ vom Quellungsmaximum. Nehmen

wir den Verlauf der Quellungskurve in diesem Teile als geradlinig an, so werden wir, um den Quellungsgrad um 1% herabzusetzen, einen Außendruck von $\frac{46}{100 - 20}$, also etwa $\frac{1}{2}$ Atmosphäre, anwenden müssen.

Betrachten wir jetzt die Quellungskurve des Agars in KCl-Lösungen (H. Walter, 1923, S. 197), so sehen wir, daß die Quellung in einer $\frac{1}{4}$ n-Lösung nur etwa 82,5%, in einer $\frac{1}{2}$ n-Lösung 79,5% gegenüber reinem Wasser beträgt. Die Herabsetzung der Quellung ist also gleich 17,5 resp. 20,5%. Um die gleiche Entquellung durch Abpressen zu erreichen, müßten wir also einen Druck von 9–10 Atmosphären ausüben. Um denselben Betrag müßte die Saugkraft der Außenlösung höher sein als die Saugkraft der vom Agar aufgenommenen Lösung, wenn Loeb's Ansicht richtig ist. Es wird sich also in diesem Falle um ganz beträchtliche Konzentrationsunterschiede handeln, die auch mit so einfachen Mitteln, wie sie mir zur Verfügung standen, nachweisbar sein mußten.

Versuche mit Agarpulver.

Versuch 1. Bestimmung des Quellungsmaximums.

Zur Anwendung kam dasselbe Agarpulver, mit dem die früheren Versuche über die Beeinflussung der Quellung durch Elektrolyte ausgeführt waren. Um die Verhältnisse möglichst gleich zu gestalten, wurde dasselbe Verhältnis von Agar und Lösung eingehalten (1 : 20).

5 g trockenen Agarpulvers wurden in 100 ccm Wasser aufgeschwemmt, nach 24 Stunden das Wasser abfiltriert und der gequollene Agar gewogen. 5 g wogen nach Wasseraufnahme 38,5, 1 g also 7,7, was mit der bei Katz angegebenen Zahl (7,9) gut übereinstimmt. Wir sehen also, daß die oben ausgeführte Berechnung annäherungsweise auf das vorliegende Material anwendbar ist.

Versuch 2 und 3. Quellung in KCl-Lösungen.

5 g Agarpulver wurde einmal in 100 ccm einer $\frac{1}{4}$ n KCl-Lösung und ein anderes Mal in 100 ccm einer $\frac{1}{2}$ n KCl-Lösung aufgeschwemmt. Die Sedimenthöhe im Kolben war deutlich geringer als im Wasser, die Quellung also gehemmt. Ein quantitatives Abfiltrieren gelang nicht, so daß das gequollene Pulver nicht gewogen werden konnte. Aus früheren Versuchen wissen wir aber, daß der Quellungsgrad etwa 82,5 resp. 79,5% des Quellungsmaximums beträgt. Ein Abnutschen der Flüssigkeit mußte vermieden werden, da es sich zeigte, daß im Vakuum so viel Wasser verdunstet, daß die Salzkonzentration deutlich steigt.

Die Konzentration der Ausgangslösung und die vom Agarpulver nach der Quellung abfiltrierte Lösung wurde durch Titration mit AgNO_3 bestimmt:

Versuch 8. Quellung in $\frac{1}{10}$ n KOH.

4 g Agar in Fäden mit 100 ccm $\frac{1}{10}$ n KOH übergossen; nach 24 Stunden 65,5 ccm Flüssigkeit abdekantiert, aufgenommen 34,5 ccm, Quellungsgrad = 50,5%.

Die Titration ergibt:

20 ccm Ausgangslösung = 16,73 ccm $\frac{1}{10}$ n HCl (Titer 1,04874).

20 ccm abdekantierte Lösung = 12,27 ccm $\frac{1}{10}$ n HCl (Titer 1,04874).

Vergleichen wir die hier gefundene Quellungsänderung mit der bei Agarpulver eintretenden Entquellung in den entsprechenden Elektrolytlösungen (H. Walter, 1923, S. 196—199), so bemerken wir, daß die Zahlen nicht übereinstimmen, was bei der Verschiedenheit des Materials nicht auffallend ist. Die Richtung und die Reihenfolge der Quellungsbeeinflussung bleiben dagegen dieselben. Für Agarpulver fanden wir ein Verhältnis der Sedimenthöhen in Wasser: $\frac{1}{10}$ n NaCl : $\frac{1}{10}$ n HCl : $\frac{1}{10}$ n KOH = 100 : 87 : 70 : 68, hier dagegen bei Agar in Fäden = 100 : 72,5 : 52,5 : 50,5.

Die Ausschläge sind also bei Agar in Fäden noch größer, trotzdem aber bemerken wir bei $\frac{1}{10}$ n NaCl nur eine geringe Konzentrationserhöhung, bei HCl und KOH dagegen eine ziemlich beträchtliche Konzentrationsabnahme. Somit widersprechen diese Versuche vollkommen der Loeb'schen Ansicht. Trotzdem die Säure- und Laugenkonzentration innen größer ist, tritt eine Entquellung und zwar eine viel stärkere als in Neutralsalzlösungen ein.

Naturagar, der hier zur Anwendung kam, ist nach Samec ein Na- und Ca-Salz der Gelseschwefelsäure und reagiert kaum merklich alkalisch. In Übereinstimmung mit unseren Quellungsversuchen fand Samec, daß beim Neutralpunkt das Maximum der Viskosität liegt und daß die Kurve bei schwach saurer und alkalischer Reaktion stark abfällt. Die Viskositätskurve stimmt also der Form nach mit der Quellungskurve überein.

Es wurde noch untersucht, bis zu welchem Grade die Säure und Lauge vom Agar fest gebunden wird.

Versuch 9, 10 und 11.

Zu diesem Zweck wurde zum Agar aus Versuch 6, 7 und 8 wieder so viel Wasser hinzugefügt, wie sich Lösung abdekantieren ließ; nach einigen Tagen wurde wieder abdekantiert und die Lösung titriert, darauf wieder aufgefüllt und dasselbe mehrmals wiederholt. Aus den Titrationsergebnissen wurde die Konzentration der Außen- und Innenlösung berechnet:

a) HCl-Agar.		Ausgangslösung	100 ccm 0,104 n HCl.	3. 3. 24.
	abdekantiert		Konzentration der Außenlösung	Konzentration im Agar
Am	4. 3. 24	64 ccm	0,091 n	0,128 n
„	6. 3. 24	67 „	0,0325 n	0,0735 n
„	10. 3. 24	65,5 ccm	0,011 n	0,0495 n
„	18. 3. 24	56,5 „	0,0035 n	0,0345 n
b) KOH-Agar.		Ausgangslösung	100 ccm 0,088 n KOH.	3. 3. 24.
	abdekantiert		Konzentration der Außenlösung	Konzentration im Agar
Am	4. 3. 24	65,5 ccm	0,0644 n	0,132 n
„	6. 3. 24	61,0 „	0,0290 n	0,0714 n
„	10. 3. 24	57,0 „	0,0141 n	0,0462 n
„	18. 3. 24	51,5 „	0,0078 n	0,0325 n
c) NaCl-Agar.		Ausgangslösung	0,09840 n NaCl.	3. 3. 24.
	abdekantiert		Konzentration der Außenlösung	Konzentration im Agar
Am	4. 3. 24	49 ccm	0,1032 n	0,0946 n
„	10. 3. 24	43 „	0,0518 n	0,0447 n
„	20. 3. 24	36 „	0,0280 n	0,0249 n

Man sieht aus diesen Versuchen, daß die Verhältnisse sich bei geringeren Konzentrationen nicht ändern, sondern daß das verschiedene Verhalten der Säuren und Laugen einerseits, der Salze andererseits nur noch schärfer hervortritt. Die Quellung nimmt mit abnehmender Konzentration der Elektrolyte zu.

Versuch 12. Bisher wurde immer nur die Konzentration einer Ionenart untersucht. Bei diesem Versuch sollten beide titriert werden.

4 g Agar in Fäden in 120 ccm $\frac{1}{10}$ n HCl aufgeschwemmt. Nach 24 Stunden abdekantiert und die Lösung mit KOH auf H' und AgNO_3 auf Cl' titriert.

20 ccm Ausgangslösung = 23,50 ccm $\frac{1}{10}$ n KOH (Titer 0,88620).

20 ccm abdekantierte Lösung = 21,10 ccm $\frac{1}{10}$ n KOH (Titer 0,88620).

20 ccm Ausgangslösung = 21,20 ccm $\frac{1}{10}$ n AgNO_3 (Titer 0,9840).

20 ccm abdekantierte Lösung = 22,20 ccm $\frac{1}{10}$ n AgNO_3 (Titer 0,9840).

Die Zunahme der Cl' im Gegensatz zu der Abnahme der H' in der Außenlösung erweckte den Verdacht, daß vielleicht das Agar nicht genügend gewässert sei und noch etwas Seesalz enthalte. Eine Kontrollprobe zeigte jedoch, daß in destilliertem Wasser, in dem unter gleichen Bedingungen Agar aufgeschwemmt wurde, sich keine Cl' nachweisen lassen. Wir müssen also annehmen, daß an Stelle der gebundenen H' andere Kationen (vielleicht Na') aus dem Agar ausgetreten sind. Die H'- und OH'-Ionen scheinen somit bei der Einwirkung auf Agar eine Sonderstellung einzunehmen, was mit dem abweichenden Verlauf der Quellungskurven, der starken Entquellung schon bei geringen Konzentrationen, übereinstimmt.

Aus allen diesen Versuchen kann man meines Erachtens folgern, daß die Zurückführung der Quellungsbeeinflussung durch Elektrolyte auf das Donnan'sche Gleichgewicht bei Agar nicht zulässig ist. Damit wird aber auch die Erklärung, wie sie Loeb für die Verhältnisse bei Gelatine gibt, unwahrscheinlich. Wie haben wir uns aber dann den Einfluß der Elektrolyte auf die Quellung vorzustellen? Ein jeder Quellkörper besitzt, wie wir bereits sagten, im entquollenen Zustande eine Saugkraft, die ihn zur Wasseraufnahme befähigt. Bei der Quellung wird dann mit zunehmender Absättigung die Saugkraft abnehmen. Dieser Wasseraufnahme entgegen wirken aber die Anziehungskräfte zwischen den einzelnen Molekülen oder Teilchen. Ist die „innere Saugkraft“ gleich dieser Anziehungskraft geworden, so kann kein weiteres Wasser mehr aufgenommen werden, die Saugkraft des Quellkörpers ist gleich Null, er hat sein Quellungsmaximum erreicht. Wird dieser Zustand des Gleichgewichts nicht erreicht, so ist der Körper unbegrenzt quellbar — er geht in Lösung.

Das Quellungsmaximum hängt also einerseits von dem Wasseranziehungsvermögen des Quellstoffes ab, andererseits von den Anziehungskräften zwischen den Teilchen. Da eine rein osmotische Einwirkung der Elektrolyte nicht zur Erklärung der Quellungsbeeinflussung genügt, so müssen wir eine chemische Wirkung der Elektrolyte annehmen, durch welche die Eigenschaften des Quellkörpers entsprechend verändert werden. Daß die einzelnen Anionen und Kationen dabei spezifisch verschieden wirken werden, ist ohne weiteres anzunehmen. Die Ablehnung der Hofmeisterschen Reihe durch Loeb scheint mir deshalb nicht berechtigt zu sein. Zudem tritt uns ja auch diese Reihe nicht nur bei Kolloiden entgegen. Auch die Eigenschaften des Wassers selbst werden in entsprechender Weise von den verschiedenen Salzen verschieden verändert, weshalb Freundlich diese Reihe auch als lyotrope Reihe bezeichnet (vgl. Höber, 1922, S. 271).

Was nun die Methode der Quellungsänderung des Plasmas durch Zusätze von bestimmten Stoffen anbelangt, um wieder auf unseren Ausgangspunkt zurückzukommen, so schien es mir notwendig für die vorliegenden Untersuchungen diese Methode

zu verwerfen. Aus dem Gesagten geht zur Genüge hervor, daß wir es in allen diesen Fällen nicht mit reinen Quellungsänderungen zu tun haben, sondern daß zu ihnen sich noch spezifische chemische Wirkungen hinzugesellen. Wir sind augenblicklich noch nicht in der Lage zu entscheiden, was den einen und den anderen zuzuschreiben ist. Damit soll aber nicht gesagt sein, daß gerade solche Quellungsänderungen in der Natur keine große Rolle spielen. Bei den Restitutionserscheinungen von *Bangia* fiel es auf, daß bei gleichbleibenden Außenbedingungen die Zellen, die sich zu teilen begannen, einen stark vakuolisierten und gequollenen Protoplasten zeigten (H. Walter 1923a, S. 320). Es muß also durch bestimmte Stoffe in den Zellen oder durch Stoffe der absterbenden Zellen eine Quellungsänderung hervorgerufen worden sein. Vielleicht werden sich auch die verschiedenen Wund- und Nekrohormone, die Reizstoffe usw. auf Stoffe oder bestimmte Kombinationen nichtspezifischer Stoffe zurückführen lassen, die den Quellungs- zustand des Plasmas verändern und dadurch Zellteilung oder Wachstum hervorrufen. Leider sind wir noch nicht in der Lage, künstlich eine Quellungsänderung durch bestimmte Stoffe zu bewirken, ohne daß zugleich auch eine Schädigung eintritt. Auch läßt sich über die quantitative Seite der Quellungsänderung kaum etwas aussagen. Dieser Umstand veranlaßte mich, eine andere Methode zu benutzen, die diese Nachteile nicht zeigt.

**B. Quellungsänderung des Plasmas,
hervorgerufen durch Saugkraftänderung der Zelle.**

Wir hatten gleich am Anfang dieser Arbeit erwähnt, daß die Saugkraft der Zelle gleich der Saugkraft des Zellinhaltes minus Wanddruck ist, d. h. $S_{\text{Zelle}} = S_{\text{Zellinhalt}} - W$. Von besonderem Interesse für uns ist $S_{\text{Zellinhalt}}$, da diese gleich S_{Plasma} ist und die Saugkraft des Plasmas einen Begriff vom Quellungs- zustand gibt. Direkt durch uns beeinflussbar ist aber S_{Plasma} nicht. Willkürlich können wir nur S_{Zelle} ändern, denn es genügt, eine Zelle in eine indifferente Lösung von bestimmter Saugkraft oder in einen Raum von bestimmter Dampfspannung, die ja ebenfalls einer bestimmten Saugkraft entspricht, zu bringen, damit die S_{Zelle} , sobald Gleichgewicht

eintritt, genau denselben willkürlich von uns gewählten Wert annimmt.

Wie wird sich aber bei einer Änderung von S_{Zelle} die Saugkraft des Plasmas verhalten? Es sind hier ganz verschiedene Fälle möglich, und wir müssen sie im einzelnen genauer besprechen. Wie wir bereits wissen, ist S_{Plasma} immer gleich $S_{Zellsaft}$, letztere hängt aber von der Konzentration des Zellsaftes ab, so daß wir aus Änderungen des osmotischen Wertes des Zellsaftes oder dessen Saugkraft auf Änderungen des Quellungszustandes des Plasmas zu schließen berechtigt sind. Nehmen wir nun an, S_{Zelle} würde z. B. größer, dann kann entweder der Wanddruck kleiner oder $S_{Zellinhalt}$ größer werden, oder aber es werden sich beide im entgegengesetzten Sinne ändern.

Wir haben also folgende Fälle zu unterscheiden (vgl. Ursprung und Blum, 1921): Bei einer Steigerung von S_{Zelle} kann

1. Der Wanddruck erniedrigt werden, indem sich die elastischen Eigenschaften der Membran ändern. Dabei braucht sich $S_{Zellinhalt}$, also auch der Quellungszustand des Plasmas überhaupt nicht zu ändern. Jedoch scheint dieser Fall praktisch keine Rolle zu spielen.

2. Kann die Erniedrigung des Wanddruckes durch eine Entspannung der Wand hervorgerufen werden, die durch eine Volumabnahme der Zelle bedingt wird. Dabei muß notwendig die Konzentration des Zellsaftes steigen, ebenso die Saugkraft des Zellinhaltes, und es tritt eine teilweise Entquellung des Plasmas ein. Je nach der Dehnbarkeit der Membran und je nach dem Plasmareichtum des Zellinhaltes wird diese Änderung des Quellungszustandes einen sehr verschiedenen Grad erreichen.

3. Kann bei einer Steigerung von S_{Zelle} nur $S_{Zellinhalt}$ eine entsprechende Erhöhung erfahren; dabei wird auch eine entsprechende Entquellung des Plasmas eintreten. Dieser Fall ist für uns der wichtigste.

Zu Fall 2 wollen wir an zwei willkürlichen Beispielen die Bedeutung der Dehnbarkeit der Membran einerseits und des Plasmareichtums andererseits zeigen, indem wir die Ände-

zung des $S_{\text{Zellinhalt}}$ bei einer Erhöhung der S_{Zelle} vom wassergesättigten Zustand bis zu einem bestimmten Betrage feststellen.

a) I und II seien zwei Zellen, die im wassergesättigten Zustand dasselbe Volumen besitzen (siehe Abb. 2, ABCD und A'B'C'D'), von denen aber I eine wenig dehnbare Membran hat, so daß sie schon bei einer Volumverringering um $\frac{1}{8}$ entspannt ist (A EFD, während bei II dieses Stadium erst bei einer Verkleinerung auf die Hälfte eintreten soll (A'E'F'D')¹. Im wassergesättigten Zustande sei die Quellung des Plasmas in beiden Fällen gleich und $S_{\text{Zellinhalt}}$ betrage z. B. 14 Atmosphären. Da S_{Zelle} in Wasser gleich Null ist, so ist der Wanddruck oder

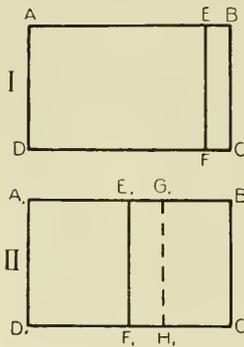


Abb. 2. Nur die Wände AB, BC konstant.

Turgor in beiden Fällen auch 14 Atmosphären ($0 = 14 - 14$). Bringen wir nun Zelle I in eine Zuckerlösung mit einer Saugkraft von 16 Atmosphären, so wird gerade Grenzplasmolyse eintreten. Die Zelle wird dabei auf $\frac{7}{8}$ des ursprünglichen Volumens schrumpfen, die Membran ganz entspannt und $S_{\text{Zellinhalt}}$ auf $14 \cdot \frac{8}{7} = 16$ Atmosphären steigen. S_{Zelle} ist dann $= 16 - 0 = 16$ Atmosphären und wird im Gleichgewicht mit der Zuckerlösung sein. Anders dagegen bei Zelle II; bei einer Volumverminderung auf $\frac{7}{8}$ wird

$S_{\text{Zellinhalt}}$ ebenfalls gleich 16 Atmosphären sein, die Membranspannung wird aber nur um $\frac{1}{4}$ verringert, also gleich $14 \cdot \frac{3}{4} = 10\frac{1}{2}$ Atmosphären sein, infolgedessen wird die Zelle sich noch lange nicht im Gleichgewicht mit der Zuckerlösung befinden. Vielmehr muß die Zelle bis etwa $\frac{2}{3}$ schrumpfen (A'G'H'D'), damit S_{Zelle} annähernd 16 Atmosphären beträgt, denn dann wird $S_{\text{Zellinhalt}} = 21$ Atmosphären und $W = 4\frac{2}{3}$ Atmosphären und $S_{\text{Zelle}} = 21 - 4\frac{2}{3}$. Wir sehen also, daß bei ein und derselben Steigerung der Saugkraft der Zelle von 0 bis 16 Atmosphären, bei Zellen mit dehnbare Membran und sonst gleichen Eigenschaften eine stärkere Volumverkleinerung und Wasserabgabe

¹ Der Einfachheit halber wird angenommen, daß die Querwände AD, BC und A'D', B'C' bei den Volumänderungen der Zelle unverändert bleiben.

eintritt und, daß dabei die Saugkraft des Zellinhaltes einen höheren Wert erreicht, also das Plasma auch stärker entquellen wird.

Zellen mit dehnbaren Membranen können nicht nur mehr Wasser aufnehmen, sondern sie geben es auch schon bei geringerer Erhöhung der S_{Zelle} leichter ab; bei Wassergewebe finden wir deshalb auch meist stark dehnbare Membranen¹.

b) Die betrachteten Zellen stellten wir uns als sehr plasmaarm vor, so daß wir bei den Volumänderungen den Protoplasten nicht zu berücksichtigen brauchten, jetzt wollen wir Zelle I mit einer Zelle III vergleichen, bei der die Membran dieselben Eigenschaften besitzt wie Zelle I, die aber ganz mit Plasma erfüllt ist und keine Vakuolen besitzt. Wie wird in diesem Falle der Zellinhalt beim Übertragen in eine Zuckerlösung mit einer Saugkraft von 16 Atmosphären sich ändern? Zu diesem Zwecke müssen wir zuerst die Beziehungen der Volumänderung zur Saugkraftänderung beim Plasma kennen. Da wir sonst keine anderen Angaben darüber haben, so wollen wir zur Quellungskurve des Plasmas der Karposporen von Lemanea zurückgreifen. Wir haben für diese festgestellt (s. H. Walter 1923, S. 177), daß im Bereich der relativen Dampfspannungen von 100%—96% einer Zunahme der Saugkraft von 1 Atmosphäre eine Abnahme des Plasmavolumens um 1% entspricht. Legt man diese Zahlen unserer Berechnung zugrunde, so sehen wir, daß S-Zelle gleich 16 Atmosphären wird, wenn das Volumen der Zelle sich um $\frac{3}{40} = 7\frac{1}{2}\%$ verkleinert. Die Saugkraft des Zellinhaltes ist dann gleich $14 + 7\frac{1}{2} = 21\frac{1}{2}$ Atmosphären, die Wand wird sich um $\frac{3}{5}$ entspannen und der Wanddruck beträgt also noch $14 \cdot \frac{2}{5} = 5\frac{3}{5}$ Atmosphären². S_{Zelle} ist $= 21\frac{1}{2} - 5\frac{3}{5}$ oder annähernd 16 Atmosphären. Vergleichen wir Zelle I mit Zelle III, so sehen wir, daß bei einer gleichen Steigerung der Saugkraft der Zelle die Saugkraft des Zellinhaltes um so höher wird und die Entquel-

¹) Darauf macht Renner (1915, S. 625) aufmerksam.

²) Bei einer Volumverkleinerung der Zelle um $\frac{1}{3}$ nahmen wir an, daß die Wand ganz entspannt wird. Eine Volumverkleinerung um $\frac{3}{40}$ entspricht $\frac{3}{5}$ von $\frac{1}{3}$. Es verbleiben also noch $\frac{2}{5}$ von der ursprünglichen Membranspannung.

lung des Plasmas um so größer, je plasmareicher die Zellen sind.

Diese Art der Saugkraftregulierung der Zelle durch Entspannung der Membran — also Turgoränderung, ist stets die zunächst eintretende, wenn eine Zelle plötzlich aus einem feuchten in einen trockenen Raum oder in eine Lösung von stärkerer Konzentration gebracht wird. Eine Änderung des Plasmaquellungszustandes wird dabei im besonderen Maße bei plasmareichen Zellen — also in den Meristemen, und in den Zellen mit dehnbaren Membranen — also verhältnismäßig jungen, eintreten. Eine besonders starke Reaktion in den Wachstumszonen erscheint deshalb wahrscheinlich. Tatsächlich reagierte ja auch das Wachstum äußerst leicht auf solche Änderungen der Außenbedingungen¹. Die zellsaftreichen Zellen mit wenig dehnbaren Membranen — also die typischen ausgewachsenen Pflanzenzellen werden dagegen von solchen vorübergehenden Änderungen der S_{Zelle} wenig berührt; nur der Turgor wird merklich fallen. Anders dagegen bei anhaltenden Änderungen der Außenbedingungen — hier tritt eine Saugkraftregulation der Zelle nach Fall 3 ein, dem wir uns jetzt zuwenden wollen.

Wird eine Zelle in eine höhere Konzentration gebracht, in der sie noch wachsen kann, so zeigt es sich, daß der bei der Saugkraftregulierung zuerst erniedrigte Turgordruck nach einiger Zeit wieder seine normale Größe erreicht, es tritt eine sogenannte Turgorregulation ein. Diese kann aber nur eintreten, wenn die Saugkraft des Zellinhaltes um denselben Betrag steigt, wie die Saugkraft der Zelle. Tatsächlich geht dieses auch sehr schön aus den exakten Messungen von Ursprung und Blum (1921) hervor: Die Epidermis der Wurzel von *Vicia Faba* zeigte beim Wachstum in Wasser eine Saugkraft der Zelle = 0 und einen osmotischen Wert bei Grenzplasmolyse = 0,26 Mol Rohrzucker, was 7 Atmosphären entspricht, in einer Zuckerlösung, deren Saugkraft 5,3 Atmosphären betrug, gewachsen, nahm S_{Zelle} auch den Wert 5,3 Atmosphären an, der osmotische Wert bei Grenzplasmolyse betrug 0,47 Mol Rohrzucker oder 13,3 Atmosphären, bei $S_{\text{Zelle}} = 6,3$ Atmo-

¹) Daß der Abnahme des Turgors dabei keine ausschlaggebende Bedeutung zukommt, haben neuerdings wiederum Ursprung und Blum (1924) gezeigt.

sphären war die entsprechende Zahl = 15 Atmosphären, doch traten hierbei schon bald Unregelmässigkeiten und Absterben ein. Auf den ersten Blick scheint es sogar, als ob die Saugkraft des Zellinhaltes rascher steigt als S_{Zelle} (dasselbe fand auch Stange, ebenso Eschenhagen und Pantanelli bei Schimmelpilzen), doch darf man nicht vergessen, daß die Saugkraft des Zellinhaltes bei Grenzplasmolyse bestimmt wurde und diese größer ist als die Saugkraft des Zellinhaltes im normalen Zustande. Die entsprechenden Zahlen sind also zu groß und der Fehler wird desto größer sein, je größer der absolute Wert der Saugkraft ist. Jedenfalls erfordert diese Frage noch eine genauere Klärung¹.

Bei längerer Zeitdauer der Versuche werden wir in allen Fällen, in denen die Pflanze in einem normalen Zustande verbleibt, mit dieser Turgorregulation durch Zunahme des osmotischen Wertes zu rechnen haben. Im allgemeinen wird bei der Erhöhung von S_{Zelle} auch $S_{\text{Zellinhalt}}$ um denselben Wert steigen, gleichzeitig muß aber auch eine entsprechende Entquellung des Plasmas eintreten, und dieser Umstand gibt uns eine äußerst einfache Methode in die Hand, um Quellungsänderungen hervorzurufen. — Es genügt, die Zelle in eine Lösung von entsprechender Saugkraft oder in einen Raum mit einer bestimmten relativen Dampfspannung zu bringen. Nach Möglichkeit müssen alle anderen Bedingungen unverändert bleiben. Bei Anwendung von Lösungen ist dieses nicht gut möglich. Die Elektrolyte üben stets eine spezifisch chemische Wirkung aus und auch selbst Rohrzucker, der als indifferent gilt und nur langsam in die Zelle eindringt, wird doch als Nährstoff in verschiedenen Konzentrationen noch sekundäre Wirkungen auf die Wachstumsvorgänge ausüben. Die beste Methode, die natürlich auch nicht frei von Mängeln ist, scheint mir deshalb namentlich bei niederen Organismen die Kultur auf festem Nährboden in einem Raum mit einer bestimmten relativen Dampfspannung zu sein. Auf diese Weise können wir unter möglichster Aufrechterhaltung der normalen Verhältnisse in

¹) Vgl. auch Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, 1897, **1**, 121 und Benecke-Jost, Pflanzenphysiologie, 1924, **1**, 59.

der Zelle den Quellungszustand des Plasmas beliebig ändern und aus den eintretenden Wachstumsreaktionen auf die Bedeutung der Plasmaquellung für das Wachstum schließen.

II. Teil. Experimentelles.

1. Literaturübersicht.

In der soeben neu erschienenen Auflage der Pflanzenphysiologie sagt Jost (II, S. 68): »Neben dem Sauerstoff wird man dann auch dem Wassergehalt eine besonders große Bedeutung für das Wachstum zuschreiben müssen, und da dieser abhängt von der Menge des im Boden zur Verfügung stehenden Wassers einerseits, von der Transpiration andererseits, so hat die Feuchtigkeit des Bodens und der Luft einen sehr großen Einfluß auf die Wachstumsgeschwindigkeit und schließlich gewöhnlich auch auf die Größe und Gestalt der Pflanzen. Durch Wasserentziehung wird auch bei solchen Pflanzen, die den Zustand der Lufttrockenheit in latentem Leben überdauern können, das Wachstum völlig sistiert. Lange vor Erreichung der Lufttrockenheit tritt die Vernichtung des Turgors ein, die sich äußerlich am Welken der Pflanzenteile kenntlich macht. Nach Aufhebung der Turgeszenz hört aber das Wachstum überall auf.« In diesen kurzen Sätzen ist das Wesentliche von dem, was wir über die Beziehungen zwischen dem Wassergehalt der Pflanzen und ihrem Wachstum wissen, zusammengefaßt. Meist wird der Nachdruck auf die Turgeszenz gelegt, daß aber diese nicht allein maßgebend ist, folgt schon aus dem Umstande, daß das Wachstum bei verschiedenem Wassergehalt auch dann verschieden ist, wenn die Turgorregulation noch eintritt, die Turgeszenz also dieselbe bleibt. Was haben wir aber überhaupt unter dem Wassergehalt einer Pflanze zu verstehen? Der Gehalt in Prozenten ausgedrückt, sagt uns so gut wie gar nichts. Den einzig richtigen Maßstab für den für die Lebensvorgänge wichtigen Wassergehalt geben uns die Werte der Saugkraft des Plasmas, oder mit anderen Worten dessen Quellungszustand.

Die zahlreichen Arbeiten, in denen namentlich von landwirtschaftlicher Seite her die Abhängigkeit des Wachstums vom Wassergehalt des Bodens oder von der Luftfeuchtigkeit untersucht wurde, geben uns über den Quellungszustand des Protoplasten

nicht die geringste Auskunft. Wir können deshalb an dieser Stelle nicht näher auf sie eingehen. Im allgemeinen wird man ja geneigt sein anzunehmen, daß unter sonst gleich günstigen Bedingungen die Quellung des Plasmas um so größer sein wird, je größer der Wassergehalt des Bodens oder die Luftfeuchtigkeit ist. In Übereinstimmung damit können wir als allgemeine Schlußfolgerung aus diesen Arbeiten bemerken, daß das Wachstum gleichfalls intensiver wird. So waren z. B. nach Wollny bei einem Feuchtigkeitsgehalt der Luft von 87,97 %, 58,46 % und 40,77 % die entsprechenden Erträge 58,9, 49,7 und 48,8 g Trockensubstanz. Nach Rippel erreicht bei einem Wassergehalt des Bodens von 55 % der Kapazität das Trockengewicht und die Höhe der Sinapis alba-Pflanzen ein mehrfaches der Werte bei 25 % Bodenfeuchtigkeit und gleicher Transpiration¹. Die Wachstumsgeschwindigkeit der Sporangienträger von *Phycomyces nitens* betrug in einem Falle bei 13 % Luftfeuchtigkeit — 1,0, bei 68 % — 1,1 und bei 89 % — 1,2 Skalenteile in der Minute (H. Walter, 1921, S. 681).

Wichtiger für uns sind die Angaben über die Beziehungen der Konzentration der Nährlösung, des osmotischen Wertes und der Viskosität des Plasmas zum Wachstum, denn aus ihnen lassen sich bestimmtere Rückschlüsse auf den Quellungsgrad des Protoplasten ziehen.

Was die Abhängigkeit des Wachstums von der Konzentration des Nährbodens anbelangt, so wissen wir, daß gewöhnlich die Wachstumskurve anfangs steil, dann immer schwächer ansteigt, bis ein Maximum erreicht ist. Bei noch höheren Konzentrationen ist meist ein Abfall zu bemerken, und man pflegt dann von einer osmotischen Hemmung zu sprechen. Da, wie wir sahen, mit steigender Konzentration der Quellungsgrad des Plasmas abnimmt, so bin ich geneigt, diese osmotische Hemmung in erster Linie auf die Entquellung des Protoplasten zurückzuführen. Der anfängliche Anstieg widerspricht dieser Annahme nicht, denn die übrigen Bedingungen (Nährstoffmenge!) sind nicht konstant, und die anfangs auch eine geringere Rolle spielende Entquellung wird durch die günstigeren Ernährungsbedingungen

¹) Auch Maximow (Jahrb. f. wiss. Bot., 1923, 62, 128) fand, daß Verminderung des zur Verfügung stehenden Wassers um das Doppelte auch eine Verkleinerung des Trockengewichtes um etwa das Doppelte nach sich zieht.

mehr als kompensiert. Einige Angaben darüber finden wir bei Eschenhagen (1889, Tabelle I), der die Zeitdauer bis zur Erreichung eines gewissen Stadiums bei Schimmelpilzen bei verschiedenen Konzentrationen bestimmt, Pringsheim legt seinen Untersuchungen das Trockengewicht der Pilzernte zugrunde, Benecke gibt schließlich im Handbuch der technischen Mykologie von Lafar, Bd. I, einen Überblick über die Verhältnisse bei den Mikroorganismen. Interessant ist für uns die Tatsache, daß gewisse Schimmelpilze eine weitgehende Unabhängigkeit von etwas höheren oder niedrigeren osmotischen Werten zeigen. So gibt z. B. Pringsheim an, daß bei Zusatz von verschiedenen KNO_3 -Mengen zu einer 5proz. Zuckerlösung die Ernten anfangs annähernd konstant bleiben und erst bei 8% KNO_3 eine Hemmung festzustellen ist. Die Grenzwerte, bei denen Wachstum überhaupt noch möglich ist, sind bei ein und demselben Versuchsobjekt verschieden. Isosmotische Lösungen haben also nicht dieselbe Wirkung, was auf einen spezifisch chemischen Einfluß hindeutet und den allgemeinen Wert der Grenzzahlen stark herabmindert.

Bei höheren Pflanzen kommt man naturgemäß weniger in Versuchung, die Abhängigkeit des Wachstums von der Konzentration zu untersuchen, da die Nährlösungen stets nur einen sehr geringen osmotischen Wert besitzen. Hier ist es mehr die spezifische Wirkung der einzelnen Ionen und Salze, die einer Untersuchung unterworfen wurde. Die Versuche gehören also mehr unter die in Abschnitt 3 A besprochenen Gesichtspunkte.

Von anderen Arbeiten seien folgende erwähnt: Bei verschiedenen Zuckerkonzentrationen haben Robbins und Maneval isolierte Getreidewurzelspitzen wachsen lassen. Eine Hemmung trat hier schon sehr früh bei 6% Glukose ein. Sehr interessant ist die Angabe von Trumpf, daß das Wachstum der Epikotyle von Bohnenkeimlingen aufhört, sobald die Konzentration des Substrates gleich ist oder höher als der osmotische Wert der Epidermiszellen an der Stengelbasis — nämlich 0,2150—0,2350 G. M. Rohrzucker, was etwa einer Saugkraft von 6 Atmosphären entspricht. Die Intensität des Wachstums nahm stets bei abnehmender Konzentration zu, sowohl in Rohrzucker-, als auch Milchzucker- oder isotonischen Preßsaftlösungen. Da aber über die relative Feuchtigkeit der Luft und somit auch

über die Intensität der Transpiration keine Angaben gemacht werden, so können wir über den Quellungszustand des Plasmas nichts aussagen, als daß die maximale $S_{\text{Zellinhalt}}$ höher als 6 Atm. sein mag, aber wahrscheinlich doch relativ niedrig ist. Auch Stange (1892, S. 342) fand schon, daß bei Zusatz von KNO_3 zu Knopscher Nährlösung die Wachstumsgeschwindigkeit mit steigender Konzentration rasch abnahm, um in etwa 0,15 n KNO_3 ganz aufzuhören. Diese Zahl stimmt mit der Trumpfschen ganz gut überein. Raciborski stellte fest, daß *Sinapis alba*-Samen in $\frac{1}{8}$ n NaCl, *Lotus uliginosus* in $\frac{1}{4}$ n NaCl und *Triticum vulgare* sowie *Salsola tragus* in $\frac{1}{2}$ n NaCl nicht mehr keimen.

Handelt es sich um feste Nährsubstrate, so wird meist der Wassergehalt in Prozenten angegeben. Ein deutlicher Unterschied läßt sich hier namentlich für Bakterien und Schimmelpilze feststellen. Spieckermann und Bremer konnten zeigen, daß in Baumwollensaatmehl Schimmelpilze bei einem Wassergehalt über 12 % auftreten, Bakterien dagegen erst, wenn der Feuchtigkeitsgehalt 30 % übersteigt. Dieselben Zahlen fanden nach Löhnis auch Ritthausen und Baumann bei den Rückständen der Ölfabrikation. Es gibt aber auch einzelne Bakterien, die den Schimmelpilzen kaum nachstehen, wie z. B. *Bact. vernicosum*, das nach Zopf eine Konzentration von 70 % Rohrzucker oder Glukose und 18—20 % NaCl verträgt (Löhnis, 1913, S. 66). Die Grenzwerte des Wassergehaltes, bei dem noch eine Entwicklung eintritt, sind für Bakterien von Welte, Wolf, Weigert und Schlitzler auf verschiedensten Nährböden wie Kartoffel, Brot, Gelatine usw. untersucht worden. Es ist aber erstaunlich, mit welcher Kritiklosigkeit die gewonnenen Prozentzahlen miteinander verglichen werden, denn während die Konzentrationsbestimmung uns noch einen Anhaltspunkt für die osmotische Wirkung geben kann, sagen uns die Prozentzahlen bei verschiedenen Substraten, wie z. B. Baumwollensaatmehl, Brot und Gelatine nichts. Besonders merkwürdig ist aber ein Vergleich bei Weigert. Es wird der Wassergehalt der Gelatine bestimmt, bei dem kein Bakterienwachstum mehr eintritt. Aus der Tatsache, daß der Wassergehalt des menschlichen Körpers noch etwas niedriger ist, werden Rückschlüsse in bezug auf die natürliche Immunität gezogen!

Schließlich müssen wir hier noch die Versuche bei verschiedener relativer Dampfspannung erwähnen, die zuerst Renner bei seinen Pollenuntersuchungen ausführte, und dann auf seine Anregung hin Walderdorff auch auf Pilze ausdehnte. Da aber die hier angewandte Methode dieselbe ist, wie bei unseren Versuchen, so will ich auf diese Arbeiten an der entsprechenden Stelle zurückkommen.

Von einer anderen Seite her können wir noch eine Klärung der Frage nach der Bedeutung des Quellungszustandes des Protoplasten für das Wachstum versuchen. Wir wissen, daß der Quellungszustand vom osmotischen Wert des Zellsaftes abhängt. Verschiedene Außenfaktoren rufen in gesetzmäßiger Weise eine Änderung des osmotischen Wertes hervor. Gleichzeitig haben dieselben Außenfaktoren einen bestimmten Einfluß auf die Wachstumsintensität. Besteht zwischen diesen beiden Vorgängen ein bestimmter Parallelismus, indem einer Erhöhung des osmotischen Wertes eine Verringerung der Wachstumsintensität gegenüber steht, so können wir diese Tatsachen zugunsten unserer Anschauung buchen. Beweisend sind sie selbstverständlich nicht. Ich beschränke mich hier auf eine zusammenfassende Arbeit von Ursprung und Blum (1916), in der die weitere Literatur zu finden ist¹.

Wird die Temperatur allmählich erhöht, so nimmt der osmotische Wert meist bis zu einem gewissen Minimum ab. Bei weiterer Steigerung nimmt er dann wieder zu. Die Kurve verläuft also im allgemeinen der Wachstumskurve, die stets ein Maximum aufweist, entgegengesetzt. Dieses fällt aber nicht genau mit dem Minimum des osmotischen Wertes zusammen, denn letzteres liegt etwa bei 12—18°. Dieser Widerspruch kann vielleicht dadurch erklärt werden, daß die Versuche meist an Freilandpflanzen ausgeführt wurden und mit steigender Temperatur die Transpiration stark zunahm. Durch veränderte Wasserversorgung wird aber der osmotische Wert stark beeinflusst, wie es aus der Wirkung des Windes und der Bodenfeuchtigkeit hervorgeht: bei Wind steigt der osmotische Wert, bei größerer

¹) Ganz abweichend wird der osmotische Wert der Schließzellen durch Außenfaktoren beeinflusst. Für unsere Ausführungen kommt es aber nicht in Betracht (vgl. darüber Ursprung und Blum, 1924, S. 18).

Bodenfeuchtigkeit fällt er. Das Wachstum wird im allgemeinen umgekehrt beeinflusst. Bei starker Belichtung schließlich steigt der osmotische Wert, bei Dunkelheit fällt er, und auch hier ist in ersterem Falle das Wachstum im allgemeinen gehemmt, während im Dunkeln meist ein stärkeres Wachstum einsetzt. Ursprung und Blum weisen darauf hin, daß Pfeffer, Krabbe und Copeland, das Steigen und Sinken des osmotischen Wertes meist mit einer Hemmung resp. Förderung des Wachstums in Verbindung setzen. Sie führen aber auch aus, daß die Wachstumsänderungen nicht die Ursache der Änderungen des osmotischen Wertes sein können, denn erstens treten ganz bedeutende Schwankungen des osmotischen Wertes auch in ausgewachsenen Zellen auf, zweitens ist in erster Linie die Wasserbilanz von Wichtigkeit und nicht das Wachstum. Diese Tatsachen sprechen zugunsten unserer Annahme, daß die Änderungen des osmotischen Wertes das Primäre sind und durch sie dann eine Wachstumsänderung bedingt wird, wodurch der auffallende Parallelismus sich leicht erklären läßt und nicht umgekehrt. Wie weit dieser Parallelismus aber im allgemeinen geht, müssen noch genauere Untersuchungen, die von diesem Gesichtspunkte ausgehen, zeigen. Ein vollkommener Parallelismus ist nicht zu erwarten, da die Außenbedingungen auch direkt auf das Wachstum einwirken können (z. B. bei Erhöhung der Konzentration der Nährlösung, Temperatur usw.)¹.

¹) Diese Ausführungen finden ihre Bestätigung in einer Arbeit von Bächer (Beih. bot. Centralbl., 1920, 37, 63), auf die ich erst später aufmerksam wurde. Die Paralleltät zwischen Wachstum und osmotischem Wert geht weiter, als man anfangs annehmen konnte. Als Beispiel seien hier einige Versuche von Bächer angeführt:

Temperaturwirkung. *Elodea canadensis*. Osmotischer Wert in Mol. Rohrzucker, Zuwachs in 2 Tagen in cm.

Temperatur	Sproß I.		Sproß II.	
	Osmot. Wert	Zuwachs	Osmot. Wert	Zuwachs
8	0,40		0,40	
15	0,38	0,3	0,38	0,3
20	0,357	0,3	0,36	0,8
25	0,33	0,6	0,34	0,8
30	0,32	0,8	0,31	1,1
34	0,293	1,2	0,28	1,4
37	0,313	0	0,31	0
39	0,33	0	0,32	0

Daß man sich davor hüten muß, alle Wachstumsunterschiede auf den Quellungs Zustand des Protoplasten zurückführen zu wollen, zeigen die exakten Untersuchungen von Ursprung und Blum (1924). In der Wachstumszone einer *Vicia Faba*-Wurzel oder auf den opponierten Seiten eines geotropisch gereizten Organes, lassen sich trotz der Unterschiede in der Wachstumsintensität keine Unterschiede in der Saugkraft des Zellinhaltes im normalen Zustande feststellen. Um Mißverständnissen vorzubeugen, sei hier nochmals darauf hingewiesen, daß wir nicht die Wachstumsunterschiede der verschiedenen Teile einer Pflanze, oder der verschiedenen Gewebezonen eines Organes untersuchen wollen, sondern nur zwei Pflanzen vergleichen können, die sich unter möglichst gleichen Bedingungen befinden und nur in bezug auf den durchschnittlichen Quellungs Zustand des Plasmas unterscheiden. So werden wir z. B. noch sehen, daß 2 Wurzeln, von denen bei der einen das Plasma stärker gequollen ist, deutliche Unterschiede im Wachstum zeigen. Worauf die Wachstumsunterschiede der einzelnen Wachstumszonen beruhen, interessiert uns in diesem Zusammenhang nicht. Wir wissen ja auch so gut wie garnichts von den Veränderungen, die im Plasma beim Übergang der Zellen aus dem embryonalen in den ausgewachsenen Zustand stattfinden.

Wenn wir uns jetzt der Viskosität des Plasmas zuwenden, so müssen wir zweierlei Beziehungen zwischen Viskosität und Quellung unterscheiden: 1. Nehmen wir ein Sol mit einer bestimmten Viskosität und fügen wir einen quellungsfördernden Stoff hinzu, so werden die einzelnen Teilchen stärker quellen,

Lichtwirkung. *Elodea canadensis*. Osmotischer Wert in Mol. Rohrzucker, Zuwachs in 8 Tagen in cm. Lichtintensität nach Vouk.

Lichtintensität	Osmot. Wert	Zuwachs
Verdunkelt	0,30	3,5
0,00085	0,33	2,5
0,00257	0,34	2,0
9,00770	0,36	1,2
0,02570	0,39	0,5

Bächer erwähnt auch, daß nach Copeland bei den etiolierten Pflanzen nur dann der osmotische Wert sinken soll, wenn sie im Dunklen rascher wachsen. Ist das Wachstum dagegen verlangsamt, so verändert sich der osmotische Wert nicht, oder er wird erhöht. Es besteht also in diesem Falle ein weitgehender Parallelismus, nur muß nach unserer Ansicht das Kausalverhältnis umgekehrt sein.

mehr Wasser als vorher aufnehmen und ihr Volumen vergrößern. Infolgedessen wird der Zwischenraum zwischen den Teilchen kleiner werden, die Viskosität muß steigen. 2. Wenn aber dieses Sol Wasser durch eine semipermeable Membran aufnehmen kann, so wird bei der Quellung der Teilchen die Saugkraft zunehmen, infolgedessen wird neues Wasser nachgesaugt bis wiederum die frühere Saugkraft erreicht ist. Die Lösung wird verdünnter und die Viskosität wird geringer. Je nachdem, ob das Sol Wasser aufnehmen kann, oder nicht, wird das Verhältnis zwischen Viskosität und Quellung ein verschiedenes sein. Bei typischen Pflanzenzellen wird das Plasma stets Wasser aus dem Zellsaft aufnehmen können und diese Annahme wird durch den Befund von Zimmermann (1923, S. 127) bestätigt, der einen deutlichen Parallelismus zwischen der quellungsfördernden und Viskositäts-herabsetzenden Wirkung von Salzen bei *Sphacelaria* feststellen konnte. Anders werden vielleicht die Verhältnisse bei Myxomyzeten liegen, die mit einem Sol vergleichbar sind, das kein Wasser von außen aufnimmt, denn sie haben innen keine großen Vakuolen und die Wasseraufnahme von außen wird bei der verhältnismäßig geringen Oberfläche selbst in einem feuchten Raume erschwert sein. Vielleicht sind auf diese Weise Widersprüche bei der Viskositätsbeeinflussung durch die Temperatur zu erklären. Bei Versuchen mit *Avena* nach der Stärkeumlagerungsmethode fand Heilbronn (1914, S. 376), daß bei Erhöhung von 25° auf 30° keine Änderung der Viskosität eintritt; nur bei langer Einwirkung zeigt sich eine Steigerung, die bei 45° schon nach kurzer Zeit und in starkem Maße sich bemerkbar macht. Gleichzeitig tritt Wärmestarre ein. Von niederen Temperaturen sagt Heilbronn, daß sie nicht untersucht wurden, aber eine Viskositätssteigerung a priori wahrscheinlich ist. Dies ist auch von Weber u. a. bei verschiedenen Objekten, nach verschiedenen Methoden bestätigt worden.

Im Gegensatz dazu stehen die Versuche von Heilbronn (1922) an Myxomyzeten und von Heilbronn an tierischen Objekten. Bei *Reticularia* z. B. fand Heilbronn, daß sowohl Erniedrigung der Temperatur von 17° auf 12°, als auch Erwärmung auf 33° eine Herabsetzung der Viskosität bewirken.

Die Myxomyzeten verhalten sich also genau entgegengesetzt wie andere Objekte. Wir hatten oben bereits angedeutet, wie diese Widersprüche vielleicht zu erklären sind. Es könnte hier die Herabsetzung der Viskosität eine Entquellung bedeuten, wie vorher die Erhöhung der Viskosität. Dann weist aber im allgemeinen die Viskositätskurve eine schöne Übereinstimmung der Quellungskurve mit der Wachstumskurve auf. In dieser Hinsicht sind auch die Narkoseversuche sehr instruktiv. Wir wissen, daß schwache Dosen auf die Lebensvorgänge anregend wirken, während stärkere sie hemmen. In Übereinstimmung damit konnte in allen Fällen bei schwacher Narkose eine Verringerung der Viskosität, bei stärkerer Einwirkung eine Erhöhung festgestellt werden. In diesem Falle verhielten sich aber auch die Myxomyzeten und die tierischen Objekte nicht anders (Heilbronn, 1914 und 1922).

Auf eine Diskussion dieser Ergebnisse kann hier nicht näher eingegangen werden. Es sollte nur gezeigt werden, daß zwischen der Konzentration der Außenlösung, dem osmotischen Wert des Zellsaftes und der Viskosität einerseits, die wohl alle für den Quellungszustand des Plasmas von Bedeutung sind, und dem Wachstum andererseits bestimmte Beziehungen bestehen. Einzelheiten werden noch weitere Untersuchungen zu klären haben, die solche allgemeinere Gesichtspunkte mehr in den Vordergrund stellen müssen.

Nach Weber (1917) soll auch die Schwerkraft stets eine Viskositätsänderung hervorrufen. Namentlich sollen Unter- und Oberseite eines horizontalen Organs deutliche Unterschiede zeigen. Zollikofer konnte jedoch diese Angaben nicht bestätigen, was auch besser mit den Befunden von Ursprung übereinstimmt, daß der osmotische Wert in diesen Fällen keine gesetzmäßigen Unterschiede zeigt.

Schließlich sei noch erwähnt, daß aus der Änderung der Plasmaströmung vielleicht ebenfalls gewisse Rückschlüsse auf die Viskosität und Quellung erlaubt sind. Und auch hier finden wir, daß Reize, die meist auf das Wachstum stimulierend wirken, wie z. B. schwache Gifte, auch die Plasmaströmung anregen (Seifriz, 1922).

Wenn also diese kurze Literaturzusammenfassung noch wenig Positives ergibt, so geht aus ihr doch deutlich eine bestimmte Abhängigkeit des Wachstums vom Plasmaquellungszustand hervor, wodurch die Aussichten einer weiteren Untersuchung dieser Frage nicht ungünstig erscheinen.

2. Wachstum und Plasmaquellung bei Pilzen und Bakterien.

Methodisches.

Wenn in einem abgeschlossenen Raume die relative Dampfspannung längere Zeit konstant bleibt, so werden alle in diesem Raume befindlichen Körper dieselbe Dampfspannung annehmen müssen. Auch für eine lebende Zelle, wenn ihre Oberfläche im Verhältnis zum Volumen relativ groß ist, werden wir dasselbe annehmen können, denn namentlich bei kleinen Organismen wird die Erwärmung durch die Atmung oder der Wasserverbrauch beim Wachstum praktisch nicht ins Gewicht fallen. Bringen wir also eine Zelle in einen Raum mit einer relativen Dampfspannung von 95⁰/₁₀₀, so wird die Dampfspannung an der Oberfläche der Zelle nach eingetretenem Gleichgewicht praktisch auch 95⁰/₁₀₀ betragen oder, was dasselbe ist, die Saugkraft der Zelle nimmt einen Wert von 65 Atmosphären an (s. Tabelle S. 360). Indem wir die relative Dampfspannung ändern, können wir auch die Saugkraft der Zelle beliebig ändern, und wir hatten bereits früher ausgeführt, daß dabei die Saugkraft des Zellinhalts infolge der Turgorregulation eine Veränderung in demselben Sinne erfährt. Die Saugkraft des Zellinhalts, also auch des Plasmas, ist niemals gleich der Saugkraft der Zelle, solange die Zelle turgeszent ist. Da aber der Turgordruck im Verhältnis zu der von den Zellen häufig entwickelten Saugkraft (bis 220 Atmosphären) nur gering ist, so wollen wir ihn der Einfachheit halber bei den Pilzen und Bakterien vernachlässigen und den Quellungszustand des Plasmas anstatt durch die Saugkraft des Zellinhalts durch die bekannte Saugkraft der Zelle ausdrücken.

Die Versuchsanordnung bestand aus einem Glasschälchen (Abb. 3 A und B), das mit einem paraffinierten Pappdeckel abgeschlossen wurde. Dieser hatte in der Mitte ein Loch, worauf das Deckgläschen mit der Hängetropfenkultur gelegt

wurde. Zuvor füllte man das Schälchen mit H_2SO_4 von einer bestimmten Konzentration bis etwa 2 mm vom oberen Rande des Schälchens. Das Deckgläschen wurde dann mit Paraffin abgedichtet.

Im Prinzip ist also die Methode dieselbe, die Renner (1919) und Walderdorff (1924) anwenden, nur wurden an Stelle der hohlgeschliffenen Objektträger die Schälchen mit mehr Flüssigkeit benützt, um die Dampfspannung möglichst konstant zu halten und auch den Luftvorrat der Kultur zu vergrößern.

Als Nährboden wurde Hefewassergelatine oder Malzwürzelgelatine nach Koch genommen. Auf das abgeflammte Deckglas trug man 3—4 Ösen des Nährbodens möglichst gleichmäßig auf, ließ sie eintrocknen und beimpfte die Gelatine im Zentrum. Der Pilz wird das Wasser aus der Luft oder der aufquellenden Gelatine entnehmen. Um wachsen zu können, muß seine Saugkraft etwas größer sein als die der H_2SO_4 oder der Gelatine. Da aber die aufnehmende Oberfläche beim Pilz sehr groß ist, so kann man die Differenz praktisch unberücksichtigt lassen.

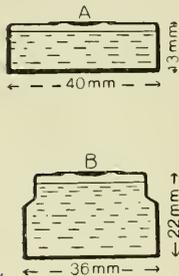


Abb. 3.

Der Ausgleich der Dampfspannung im Luftraum der feuchten Kammer scheint sehr rasch vor sich zu gehen, so daß mir besondere Maßnahmen gegen die ganz allmählichen Temperaturschwankungen in einem nach Norden gehenden Zimmer nicht notwendig erschienen. Über reinem Wasser war das Deckgläschen stets beschlagen, was nur von Vorteil sein kann. Bei einer relativen Dampfspannung von 99% trat ein Beschlagen niemals mehr ein. Künstlich durch Berührung mit einem kalten Gegenstand hervorgerufen, verschwanden die Wassertropfchen nach Entfernung desselben fast augenblicklich wieder. Versuche, die Feuchtigkeitsschwankungen in größeren Schalen zahlenmäßig festzustellen, schlugen fehl: die gebräuchlichen Haarhygrometer sind zu unempfindlich, die hergestellten Stipa-Hygrometer stellen sich zu langsam ein.

Die relativen Dampfspannungen wurden durch folgende H_2SO_4 -Konzentrationen (Gram H_2SO_4 in 100 g Lösung)

hergestellt (die Saugkraftwerte sind in Tabelle S. 360 nachzusehen):

Rel. Dampfsp.	100 ⁰ / ₀	99 ⁰ / ₀	98 ⁰ / ₀	97 ⁰ / ₀	96 ⁰ / ₀	95 ⁰ / ₀
H ₂ SO ₄	0 ⁰ / ₀	2 ⁰ / ₀	4 ⁰ / ₀	6 ⁰ / ₀	8 ⁰ / ₀	10 ⁰ / ₀
Rel. Dampfsp.	90 ⁰ / ₀	85 ⁰ / ₀	80 ⁰ / ₀			
H ₂ SO ₄	16,32 ⁰ / ₀	22,63 ⁰ / ₀	26,75 ⁰ / ₀			

Das Wachstum wurde mit Seiberts Objektiv 1 oder 2 und Stufenokularmikrometer 2 gemessen, indem der Durchmesser der Kolonie in zwei senkrecht zueinander stehenden Richtungen (meist größte und kleinste Durchmesser) festgestellt und aus beiden Werten häufig der Mittelwert genommen wurde.

Die Zahlen sind großen Schwankungen unterworfen, immerhin tritt bei größeren Wachstumsunterschieden die Gesetzmässigkeit deutlich hervor. Hatte dagegen die Änderung der relativen Dampfspannung keinen großen Einfluß auf das Wachstum, so zeigten sich unregelmäßig schwankende Zahlenwerte. In diesen Fällen wurde bei den Kurven eine gerade Linie gezogen.

Die Schwankungen kommen einerseits durch nicht ganz gleichmäßiges Ausstreichen der Gelatine, andererseits durch ungleichmäßige Beimpfung zustande. Es erwies sich als zweckmäßig, möglichst große Impfmengen zu nehmen, um möglichst gleich ein zentrifugales Auswachsen der Hyphen zu veranlassen. Auch werden in diesem Falle stets die kräftigsten und am raschesten auskeimenden Sporen die Überhand gewinnen und eine möglichst kreisförmige Kolonie bilden. Immerhin war das Wachstum zuweilen bei 99⁰/₀ etwas intensiver als bei 100⁰/₀. Eine Nachprüfung zeigte aber, daß es sich um Zufallsergebnisse handeln dürfte, so daß sich ein sicherer Anhaltspunkt für ein Optimum der Feuchtigkeit nicht ergeben hat.

Einen Begriff von den Zahlenwerten in Skalenteilen können z. B. folgende 3 Parallelversuche mit *Phycomyces nitens* bei 100⁰/₀ und 99⁰/₀ geben.

	I	II	III	
Sporen liegen im Umkreise von	$\left\{ \begin{array}{l} 100\% \\ 99\% \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 68 \times 45 \\ 75 \times 45 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 73 \times 52 \\ 70 \times 45 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 50 \times 43 \\ 40 \times 40 \end{array} \right.$
Durchmesser der Kolonie nach 24 Stunden	$\left\{ \begin{array}{l} 100\% \\ 99\% \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 133 \times 123 \\ 135 \times 106 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 134 \times 117 \\ 120 \times 92 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 114 \times 105 \\ 70 \times 70 \end{array} \right.$
Also mittlerer Zuwachs nach 24 Stunden	$\left\{ \begin{array}{l} 100\% \\ 99\% \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 71,5 \\ 60,5 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 63 \\ 48,5 \end{array} \right.$	$\left\{ \begin{array}{l} 62,5 \\ 30 \end{array} \right.$

		I	II	III	
Durchmesser der Kolonie nach	{	100%	540 × 540	550 × 500	515 × 480
48 Stunden	{	99%	440 × 470	490 × 500	450 × 470
Also mittlerer Zuwachs nach	{	100%	483,5	462,5	451
48 Stunden	{	99%	395	437,5	420

Nach 48 Stunden hatten die Hyphenenden bei 100% den Rand der Gelatine schon fast erreicht, so daß die Wachstumsgeschwindigkeit abzunehmen begann. Die weiteren Versuche werden in verkürzter Form wiedergegeben.

Vorversuche. Bedeutung des Nährsubstrates.

Substrate, die leicht verschimmeln, wurden zuerst getrocknet, dann nicht sterilisiert bei verschiedenen relativen Dampfspannungen über H_2SO_4 in größeren Gefäßen gehalten.

a) Brotstücke in hohen Petrischalen bei einer relativen Dampfspannung von 100%, 99%, 97,5%, 95%, 90%, 85% und 80%.

Nach 4 Tagen Schimmelbildung (*Penicillium*) bei 100—95% gleich stark, bei 90% deutlich schwächer, bei 85 und 80% keine wahrzunehmen. Hier war auch nach 10 Tagen kein Schimmel zu sehen; das Brot fühlt sich im Gegensatz zu den anderen Proben trocken an.

Anmerkung. Spätere Versuche zeigten, daß *Penicillium* auch noch bei 85% wächst. Das Myzel bleibt aber so klein, daß es nur mikroskopisch wahrnehmbar ist und Konidien treten nur ganz vereinzelt auf.

b) Erbsen, *Lepidium*-Samen und *Bryophyllum*-Blätter, die bei anderen Untersuchungen Verwendung fanden, ergaben beim Verschimmeln dieselben Grenzwerte der relativen Dampfspannung.

c) Gedörrte Fleischstücke zeigten wiederum Schimmelbildung bis 90% herunter; hier deutlich geringer als bei höherer relativer Dampfspannung, wobei *Aspergillus* über *Penicillium* überwog. Bei 95% *Aspergillus* und *Penicillium* ziemlich gleich, daneben einige andere Organismen. Bei 97,5 und 99% überwog *Penicillium*, außerdem auch Bakterienkolonien. Bei 100% Schimmelpilze nur am Rande der Fleischstücke, sonst alles Bakterien.

d) Sterile Petrischalen wurden mit Malzagar gefüllt; diesen ließ man eintrocknen, worauf im Zentrum mit *Penicillium* beimpft wurde. Die Petrischalen stülpte man dann über Schalen, die mit entsprechender H_2SO_4 gefüllt waren.

Keimung bei 100—95 binnen 24 Stunden, bei 90% nach 2 Tagen, bei 85% erst nach 12 Tagen.

Schon aus diesen einfachen Versuchen können wir einige allgemeine Regeln ableiten, die mit dem Verhalten der Organismen bei verschiedenen Konzentrationen übereinstimmen.

1. Bakterien gedeihen nur bei größeren Feuchtigkeitsgraden im Verhältnis zu Schimmelpilzen.

2. Schimmelpilze (*Penicillium*) scheinen im Intervall von 100—95% eine große Unabhängigkeit vom Feuchtigkeitsgehalt zu zeigen.

3. *Aspergillus* scheint auf gewissen Substraten bei geringeren Feuchtigkeitsgraden besser zu gedeihen als *Penicillium*.

4. Bei einer Dampfspannung von 85% ist die Entwicklung der Schimmelpilze und ihre Fortpflanzung schon so gering, daß praktisch keine Schimmelbildung mehr eintritt.

5. Dieses Verhalten scheint in weitgehendem Maße unabhängig von der Art des Substrates zu sein.

Daraus können wir für die Praxis folgenden Satz ableiten: Um schimmelnde Stoffe durch Trocknen zu konservieren, genügt es ihren Wassergehalt so weit herabzusetzen, daß die relative Dampfspannung nicht über 85% beträgt.

Damit ist eine allgemeine Regel ausgesprochen, deren Allgemeingültigkeit für verschiedene Stoffe sehr wahrscheinlich ist, wenn sie auch noch einer eingehenderen Prüfung bedarf. Die Verallgemeinerung, die diese Angaben erlauben, ist ein großer Vorteil gegenüber den Angaben des Wassergehaltes, der bei einer relativen Dampfspannung von 85% bei verschiedenen Stoffen sehr verschieden sein wird. Namentlich Fette (wie z. B. Butter), die sehr wenig Wasser aufnehmen können, werden schon bei einem geringen Wassergehalt Wassertröpfchen mit hoher Dampfspannung enthalten, in denen sich Bakterien und Schimmelpilze, die das Ranzigwerden bedingen, entwickeln können. Ob es nicht einzelne Organismen gibt, die sich bei noch geringeren relativen Dampfspannungen entwickeln, muß dahingestellt bleiben. Für die Praxis dürften sie keine allzu große Bedeutung haben. Walderdorff hat die Grenzwerte bei einer ganzen Reihe von Pilzen untersucht. Sie gibt die NaCl-Konzentration an, die zur Herstellung der Dampfspannungen benützt wurde; bei der Wiedergabe der Tabelle ist statt dessen die entsprechende Saugkraft gesetzt:

	Saugkraft in Atm.		Saugkraft in Atm.
<i>Chaetocladium</i>	27	<i>Heliocostylum pirif.</i>	94
<i>Phycomyces nitens</i>	39	<i>Thamnidium elegans</i>	94
<i>Mucor spec.</i>	69	<i>Cunninghamia elegans</i>	99,5
<i>Pilaira anomala</i>	79	<i>Zygorhynchus exponens</i>	110,5
<i>Alternaria tenuis</i>	84	<i>Rhizopus spec.</i>	116

	Saugkraft in Atm.		Saugkraft in Atm.
Mucor plumbeus	127	Absidia glauca	155.5
Penicillium brevicaulis	127	Aspergillus glaucus	210
Cephalothecium roseum	138	Penicillium spec.	217
Mucor racemosus	138	Aspergillus sulphureus	217
Syncephalastrum cinerium	149		

Eine relative Dampfspannung von 85% entspricht einer Saugkraft von etwa 220 Atmosphären. Wir sehen also, daß alle von Walderdorff untersuchten Pilze diesen Grenzwert nicht überschreiten.

Es fragt sich noch, wie die Verhältnisse in Lösungen liegen werden. Wird dort dieser Grenzwert auch nicht überschritten? Walderdorff hatte diese Frage bei Pollenkörnern untersucht, indem sie sie einmal in und gleichzeitig neben einer Zuckerlösung wachsen ließ. Es wurde eine Verschiebung der Grenzwerte zugunsten der Lösung um 1—2 Konzentrationsgrade (etwa 5—10 Atmosphären der Saugkraft) gefunden; im allgemeinen waren aber die Unterschiede nicht bedeutend. Bei Pilzen wurde diese Frage nicht untersucht.

Bestimmung des Grenzwertes für *Penicillium* in einer Zuckerlösung. In einer Rohrzuckerlösung (56 g in 100 g Lösung) mit einer relativen Dampfspannung von 90% fanden sich an der Oberfläche Myzelflocken. Diese wurden in einem Tropfen der Zuckerlösung als Hängetropfenkultur über H_2SO_4 (Schälchen A) mit einer relativen Dampfspannung von 95%, 90%, 85% und 80% kultiviert. Nach 2 Wochen waren bei 95% zahlreiche Konidienträger von *Penicillium* mit langen Ketten zu sehen; bei 90% dergleichen, nur Ketten kürzer; bei 85% Wachstum schwer festzustellen, Konidien fehlen; bei 80% Hyphen tot, gleichzeitig ist hier der Zuckertropfen fest schneidbar. Bei 85% ist die Lösung äußerst zähflüssig.

Daraus folgt, daß auch hier der Grenzwert bei 85% relativer Dampfspannung zu liegen scheint. Das entspricht ja auch einer gesättigten Zuckerlösung, die erfahrungsgemäß ohne andere Konservierungsmittel unbegrenzt haltbar ist.

Wirken die Stoffe nicht nur rein osmotisch, sondern noch chemisch ein, so werden in den meisten Fällen die Grenzwerte wohl niedriger liegen. So soll z. B. nach Eschenhagen die Grenzkonzentration für *Penicillium glaucum* in NaCl-Lösung schon bei 19% liegen, was etwa einer Saugkraft von 166 Atmosphären entspricht. Somit scheint es, daß die Angaben für die

relative Dampfspannung auf festem Substrat tatsächlich einem Höchstwert entsprechen¹. Aber auch diese Frage scheint mir einer genaueren Nachprüfung wert zu sein, da die Konzentrationsangaben in der Literatur nicht immer genügend exakt sind.

Die weiter unten angeführten Versuche verfolgten hauptsächlich das Ziel, die Wachstumskurve in Abhängigkeit von der relativen Dampfspannung, also auch vom Plasmaquellungszustand, festzustellen. Es wurden nur einige typische Vertreter der Mikroorganismen untersucht:

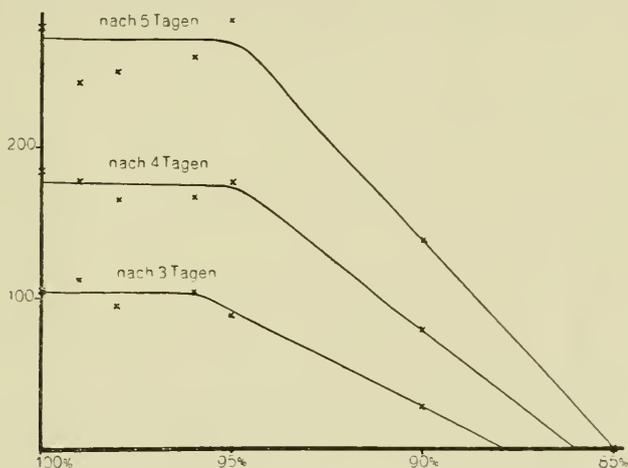


Abb. 4. *Aspergillus glaucus*. Durchmesser der Kolonie bei verschiedenen relativen Dampfspannungen.

Aspergillus glaucus.

Nährboden: Malzwürzelgelatine. Objektiv 1, Stufenokularmikr. 2. Schälchen B.

Relative Dampfspannung:	100 ⁰ / ₀	99 ⁰ / ₀	98 ⁰ / ₀	97 ⁰ / ₀
Hyphenlänge nach 3 Tagen:	35	40	30	30
Durchmesser der Kolonien nach 5 Tagen:	280 × 280	240 × 245	280 × 220	(140 × 140)
Relative Dampfspannung:	96 ⁰ / ₀	95 ⁰ / ₀	90 ⁰ / ₀	85 ⁰ / ₀
Hyphenlänge nach 3 Tagen:	35—40	40	14	0
Durchmesser der Kolonien nach 5 Tagen:	280 × 240	290 × 280	140 × 140	Beginn der Keimung

Diese Zahlen mögen als Beleg für die Kurve Abb. 4 dienen.

¹) Anders liegen allerdings die Verhältnisse, wenn man die Organismen allmählich an höhere Konzentrationen gewöhnt, dann kann der Grenzwert stark erhöht werden. Raciborski gelang es, aus sehr konzentrierten Substraten einen *Aspergillus glaucus*-Stamm und eine *Torula*-Art herauszuzüchten, die in gesättigten NaCl-Lösungen wuchsen, letztere sogar in gesättigter LiCl-Lösung.

Im Intervall von 100—95% liegen die Schwankungen innerhalb der Versuchsfehler. Bei 90% ist die Keimung um einen, bei 85% dagegen schon um 5 Tage verzögert. Bei 97% ist die Gelatine durch Zufall nur mit 3 Sporen beimpft, die Kolonie bleibt beim weiteren Wachstum stark zurück und kann nicht berücksichtigt werden.

Wir sehen also, daß bei 100—95% das Wachstum gegen Feuchtigkeitsschwankungen unempfindlich ist, die Kolonien erreichen bald den Rand der Gelatine. Bei 90% ist das Wachstum schon stark gehemmt. Immerhin erreicht die Kolonie nach 10 Tagen ebenfalls den Rand der Gelatine. Bei 85% ist das Wachstum schon sehr langsam und die Kolonie bleibt dauernd kleiner.

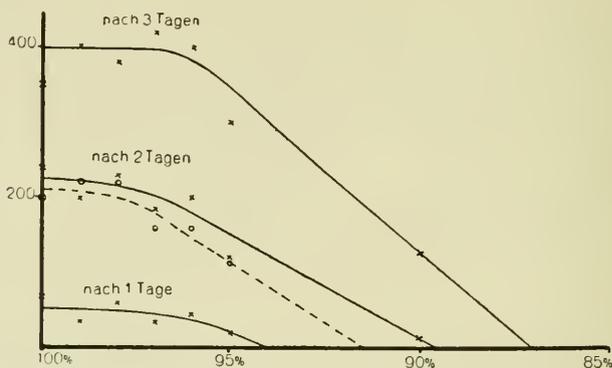


Abb. 5. *Penicillium glaucum*. — Durchmesser der Kolonie bei verschiedenen relativen Dampfspannungen. --- Durchmesser des Konidientragenden Teiles nach 3 Tagen.

Es wurden in diesem Falle folgende Zahlen erhalten: 5. Tag — Keimung; 7. Tag Hyphenlänge 4; 8. Tag Hyphenlänge 10, Durchmesser 20×21 ; 10. Tag Durchmesser 37×40 ; 13. Tag 75×73 ; 16. Tag 145×145 ; 22. Tag 305×365 ; 25. Tag 350×400 ; 33. Tag 380×420 . Kolonie locker, Hyphen am Rande knorrig. Die Wachstumsgeschwindigkeit nimmt also bis zum 22. Tag allmählich zu, um dann wieder rasch abzufallen. Die Wachstumsperiode ist stark verlängert, das Maximum erniedrigt.

Konidienträger finden wir am 5. Tag bei 100—99%, am 6. bis 95%, erst am 7. Tage findet man 3 Träger bei 90%, die dann zahlreicher werden. Bei 85% treten selbst nach 1 Monat keine auf.

Es zeigt sich deutliche Hexenringbildung, wobei die Ringe mit größerer Trockenheit immer weiter auseinander zu rücken

scheinen. Sie sind daher bei 100% so dicht, daß man sie nicht wahrnehmen kann, bei 99% am zahlreichsten, rücken dann bis 95% immer weiter auseinander, bis bei 90% schließlich eine Zone die ganze Kolonie bildet, so daß die Hexenringbildung wieder verschwindet¹.

Penicillium glaucum.

Versuchsordnung und Verhalten erinnern an *Aspergillus*, weshalb von einer genaueren Beschreibung der Versuchsergebnisse, die auf Abb. 5 graphisch dargestellt sind, abgesehen werden kann. Die Wachstumshemmung scheint schon bei 97% einzusetzen. Immerhin ist das Wachstum bis 95% nur wenig geringer. Bei 90% dagegen bleibt die Kolonie schon stark zurück. Bei 85% tritt Keimung nicht in allen Fällen ein; hier bleibt die Kolonie selbst nach 1 Monat noch klein. Es gelang bei dieser Dampfspannung einige wenige Träger mit wenigen Konidien festzustellen.

Rhizopus spec.

Malzwürzegeatine Schälchen A.

Die Wachstumshemmung tritt bei *Rhizopus* noch früher ein: nach 24 Stunden macht sie sich schon bei 98% deutlich bemerkbar, nach 48 Stunden bleibt die Kolonie noch bei 97% im Wachstum zurück. Nach 4 Tagen haben alle Kulturen bis 95% herunter den Rand der Malzwürzegeatine erreicht und sind gleich groß. Bei 90% beginnt jetzt erst die Keimung. Hier liegt auch ungefähr der Grenzwert (s. Abb. 6). Walderdorff fand für eine *Rhizopus spec.* als Grenzwert eine Saugkraft von 116 Atmosphären gleich 91,5% relativer Dampfspannung.

Sporangienbildung nach 3 Tagen nur bei 100% und vereinzelt bei 99%. Nach 4 Tagen Sporangien bis 95% herunter. Bei 90% bilden sich selbst nach 1 Monat keine aus. Häufig wurde bemerkt, daß die Sporangien keine Substratrührung zeigen, sondern negativ geotropisch sich zum Substrat umkrümmen, was vielleicht auf das Fehlen eines Feuchtigkeitsgefälles in der Kammer zurückzuführen ist.

¹) Die Frage der Hexenringbildung ist noch lange nicht geklärt. Vgl. dazu Munk (Centralbl. f. Bakt. II, 1912, 32, 353 und Biol. Centralbl., 1914, 34, 621), sowie Lieske, Morphologie und Biologie der Strahlenpilze, 1921, S. 168.

Phycomyces nitens +.

Malzwürzelgelatine.	Schälchen B.	Seibert	Objektiv 1.	Stufenokm. 2.	
Rel. Dampfspannung:	100%	99%	97%	95%	90%
Nach 24 Stunden:	Keimung	Keimung (schwächer)	stark gequollen	weniger gequollen	unverändert
Nach 48 Stunden Durchmesser der Kolonie:	330 × 310	350 × 350	90 × 100	Beginn der Keimung	unverändert
Nach 3 Tagen:	480 × 430	490 × 490	390 × 380	90 × 83	unverändert
Nach 4 Tagen:	520 × 525 Sporangien!	550 × 560	510 × 515	175 × 200	unverändert
Nach 5 Tagen:	Kolonien mehr weniger gleichgroß haben den Rand der Nährgelatine erreicht Sporangien zahlreicher Spor. fehlen			365 × 355	unverändert

Nach 6 Tagen Kolonie bei 95% 400 × 425, nach 8 Tagen 440 × 460; nach weiteren 2 Wochen unverändert, bei 97% jetzt einzelne Sporangien gebildet (s. Abb. 7).

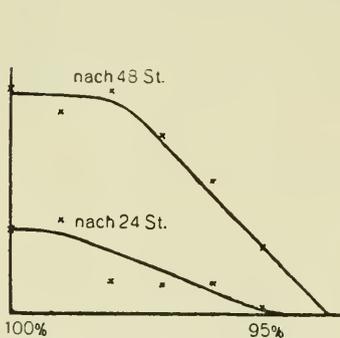


Abb. 6. *Rhizopus*. Durchmesser der Kolonie bei verschiedenen relativen Dampfspannungen.

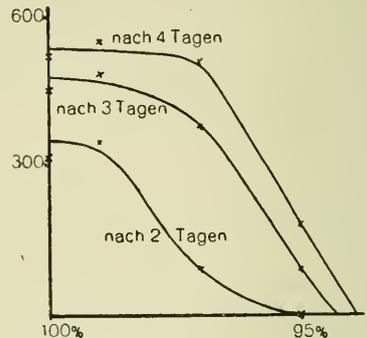


Abb. 7. *Phycomyces nitens*. Durchmesser der Kolonie bei verschiedenen relativen Dampfspannungen.

Die Werte von diesem Versuch sind wieder genauer gebracht worden, weil sich hier besonders deutlich die Veränderung der Wachstumsperiode bei verschiedenen Feuchtigkeitsgraden zeigt: das Maximum der Wachstumsintensität tritt desto rascher ein und erreicht einen desto höheren Wert, je größer die Feuchtigkeit ist (s. Abb. 8). Bei größerer Trockenheit wird dabei das Wachstum auf einen längeren Zeitraum ausgedehnt, gleichzeitig erreicht in der Nähe des Grenzwertes die Kolonie nicht mehr die endgültige Größe.

Wir sprachen von Wachstumsperiode — es muß dabei erwähnt werden, daß sie hier nur durch äußere Faktoren zustande kommt und zwar wird sie durch die nur begrenzte Nährstoff-

menge hervorgerufen. Es ist deshalb klar, daß, je intensiver das Wachstum ist, desto rascher die Nährstoffe verbraucht werden und desto kürzer die Entwicklungszeit sein muß. Allerdings wollen Priestley und Pearsall überhaupt die Wachstumsperioden auf die Ernährungsverhältnisse zurückführen, nur sollen in anderen Fällen die Nährstoffe durch innere Faktoren begrenzt werden. Nicht ganz klar ist dagegen die Tatsache daß nahe dem Grenzwert die endgültige Größe nicht erreicht wird, sondern Nanismus eintritt. Vielleicht haben wir uns die Verhältnisse so vorzustellen, daß durch die langsame Entwicklung die Verluste an Nährstoffen durch die Atmung relativ und absolut größer sind als bei raschem Wachstum. Für letzteres verbleiben dann absolut weniger Stoffe.

Bei diesem Versuch war das Wachstum bei 99% etwas intensiver als bei 100%. Wie der oben angeführte Kontrollversuch zeigt (s. S. 391) ist das ein Zufallsergebnis.

Über morphologische Abweichungen bei *Phycomyces* bei verschiedener relativer Dampfspannung, wie Knollenbildung, Platzen der Hyphenenden usw. berichtet Walderdorff (1924). Ich kann ihre Befunde voll bestätigen, abweichend wird nur der Grenzwert angegeben bei einer Saugkraft = 59 Atmosphären, was einer relativen Dampfspannung von 95,5% entspricht während hier noch bei 95% Keimung und Wachstum beobachtet wurde. Solche Unterschiede können natürlich auf ungleichen Versuchsobjekten beruhen.

In einer früheren Arbeit (H. Walter 1921) wurde die Abhängigkeit des Wachstums von der Luftfeuchtigkeit bei den Sporangienträgern von *Phycomyces nitens* untersucht. Die Luftfeuchtigkeit schwankte dabei von kaum über 10%, bis über 90%. Wachstum bei so niedrigen relativen Dampfspannungen

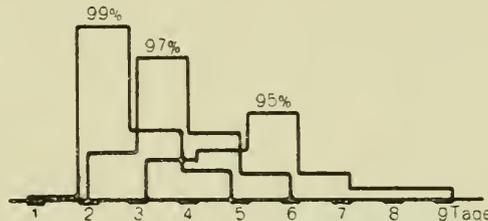


Abb. 8. *Phycomyces nitens*. Zuwachskurve an den aufeinanderfolgenden Tagen bei 99, 97 und 95% relativer Dampfspannung. Der Übersichtlichkeit halber ist jede folgende Kurve etwas nach rechts verschoben.

ist natürlich nur bei guter Wasserversorgung durch das Myzel möglich. Die Saugkraft des Zellinhalts wird hier ganz von der Wasserbilanz abhängen — von dem Verhältnis der Wasserzufuhr zur Wasserabgabe. Über die Höhe der Saugkraft und den Quellungszustand des Plasmas wird man nichts aussagen können. Aus dem Umstand, daß das Myzel bis etwa 95% relativer Dampfspannung wächst, was einer Saugkraft von 65 Atmosphären entspricht, und daß eine Bildung von Sporangienträgern hier nicht mehr stattfindet, scheint mir hervorzugehen, daß die Maximalwerte der Saugkraft des Zellinhaltes im Sporangiumträger eher niedriger als höher liegen werden. Im übrigen wird die Frage, ob sich verschiedene Teile einer Pflanze in bezug auf die Grenzwerte verschieden verhalten, näher untersucht werden müssen.

Hefen.

Schon bei Schimmelpilzen geben die Messungen des Durchmessers einer Kolonie keine ganz exakten Zahlen für die Bewertung der Wachstumsgeschwindigkeit, denn die Myzelien (z. B. bei *Aspergillus* und *Penicillium*) werden mit abnehmenden relativen Dampfspannungen immer undichter. Immerhin wächst das Myzel hauptsächlich in einer Ebene und die Form ist doch so weit regelmäßig, daß man ganz gute Anhaltspunkte bekommt. Bei Hefen dagegen, die nicht mehr dieses regelmäßige Wachstum zeigen, können die Zahlen keine quantitativen Beziehungen mehr wiedergeben, höchstens qualitative. Aus diesem Grunde werden die Zahlen hier weggelassen.

Zur Untersuchung wurden 2 Stämme genommen: der eine war eine aus Bier isolierte Kahlhefe, der andere war als »Hefe aus kondensierter Milch« bezeichnet. Kahlhefen vertragen im allgemeinen keine sehr hohe Zuckerkonzentration, die aus kondensierter Milch isolierte Form muß dagegen größere Saugkräfte entwickeln können. Ihr Verhalten bei verschiedenen relativen Dampfspannungen entsprach diesen Voraussetzungen. Der Grenzwert für den ersten Stamm lag etwas unterhalb 95%, letzterer dagegen wuchs noch bei 90%.

Als Nährboden wurde Malzwürzelgelatine benützt, auf diese in die Mitte eine größere Hefemenge aufgetragen. Bei der Kahlhefe konnte nach 24 Stunden bei 100% eine starke Zunahme des Durchmessers der Kolonie beobachtet werden, bei 99% eine geringere, bei 98 und 97% eine kaum merkliche, bei 95% keine. Allmählich glichen sich die Unterschiede bei 100 bis 97% aus, nur bei 95% war das Wachstum immer ein sehr viel langsames und die endgültige Größe wurde nicht erreicht. Die Kurve würde also an diejenige von *Phycomyces* (Abb. 7) erinnern.

Auf noch größere Schwierigkeiten stieß die Wachstumsmessung bei der Hefe aus kondensierter Milch. Von 98% herunter änderte sich plötzlich das Wachstum, indem die Hefe Hyphen bildete, so daß anfangs sogar an eine Infektion der Kulturen gedacht wurde. Je geringer die relative Dampfspannung war, ein desto typischeres myzelartiges Aussehen nahm die Kolonie an, und desto rascher nahm auch der Durchmesser zu. Bei 100% und 99% wuchs die Kolonie mit einem geschlossenen Rand, wobei die Durchmesserzunahme bei 100% deutlich größer als bei 99% zu sein schien, was aber auch mit einer rascheren Verflüssigung der Gelatine zusammenhängen kann. Von 98% an wuchsen dagegen anfangs, wie gesagt, Hyphen strahlenförmig aus. Am 9. Tage wurden aber die Zwischenräume zwischen den einzelnen Strahlen bei 98 und 97% wieder ausgefüllt, so daß sich eine kompakte Kolonie bildete, bei 95% schloß sich der Rand nicht vollständig, die Kolonie behielt ein zerteiltes Aussehen. Bei 90% fing das Wachstum erst nach etwa einer Woche an und es bildete sich ein typisches Myzel, mit wenig septierten Haupthyphen, von denen längliche Hefezellen als Seitenzweige abgeschnürt wurden. Bei schwacher Vergrößerung glaubte man eine Schimmelpilzkolonie vor sich zu haben. Sie blieb dauernd klein. Myzelien sind bei Hefen wiederholt beobachtet worden. In Lafars Handbuch, Bd. IV, S. 21 ist über ihre Entstehung folgendes gesagt: »Sonst wird die Myzelbildung gewöhnlich in alten Häuten oder überhaupt in alten Zuchten, und zwar sowohl in flüssigen als auch auf festen Nährböden gefunden. In jungen Zuchten findet man sie nur ausnahmsweise.« Vielleicht wirft diese Beobachtung, aus der eine deutliche Ab-

hängigkeit von der relativen Dampfspannung hervorgeht, einiges Licht auf diese Frage. Näher wurde sie hier nicht untersucht¹.

Oidium lactis.

Dieser aus Milch isolierte Schimmelpilz, der in der Natur stets auf sehr wasserreichen Substraten vorkommt, schließt sich in seinem Verhalten bei verschiedenen relativen Dampfspannungen schon mehr den Bakterien an, indem einerseits der Grenzwert ziemlich hoch liegt und andererseits der Abfall der Wachstumskurve gleich von 100% an beginnt.

Hefewassergelatine.	Schalen B.	Objektiv 1, Stufenmikrometer 2.					
Relative Dampfspannung:	100%	99%	98%	97%	96%	95%	90%
Durchmesser der Kolonie nach 24 Stunden:	215×200	110×125	80×85	42×45	25×25	0	0
Durchmesser der Kolonie nach 2 Tagen:	330×315	200×185	135×145	80×86	29×31	1×1	0
Durchmesser der Kolonie nach 3 Tagen:	400×380	300×320	190×210	110×120	55×55	10×10	0
Durchmesser der Kolonie nach 4 Tagen:	440×(390?)	400×390	240×270	170×175	85×80	30×25	0
Durchmesser der Kolonie nach 5 Tagen:	480×480	450×450	280×330	205×230	105×105	35×36	0
Durchmesser der Kolonie nach 6 Tagen:	in Oidien zerfallen	490×470	360×300	270×270	135×138	50×45	0

Nach einer weiteren Woche haben die Kolonien bei 98 und 97% auch die endgültige Größe erreicht und sind zum größten Teil in Oidien zerfallen; Kolonie bei 96% 250×240, bei 95% 115×109. Nach noch einer weiteren Woche bei 96% 340×315 und bei 95% 133×142. Der Zerfall in Oidien nur in der Mitte der Kolonie.

Es scheint also, daß bei 96% schon die endgültige Größe nicht ganz erreicht wird, bei 95% bleibt die Kolonie dauernd klein. Der Zerfall in Oidien wird ebenso wie das Wachstum bei größerer Feuchtigkeit begünstigt.

Abb. 9 zeigt die Wachstumskurve in graphischer Darstellung.

Bakterien.

Was über die Wachstumsmessungen bei den Hefen gesagt wurde, das gilt in noch sehr viel höherem Maße für die Bakterien. Quantitative Messungen hier auszuführen, ist in den

¹) Diesen Hefestamm, sowie *Bac. mycoides*, *Bact. prodigiosum* und *Bact. coli* hatte Herr Dr. H. Kordes (Berlin-Dahlem) die Freundlichkeit mir zu übersenden.

meisten Fällen unmöglich. Eine Ausnahme macht nur *Bac. mycoides*, bei dem von der Kolonie sehr regelmäßige strahlenförmig auseinandergehende Bakterienzellfäden gebildet werden, deren Länge genau gemessen werden konnte.

Bacillus mycoides auf Hefewassergelatine, Schälchen A.

Ein Vorversuch bei 100, 99, 95, 90 und 85% zeigte, daß Wachstum nur bei den ersten 2 Dampfspannungen zu beobachten ist. Um den Grenzwert genauer festzustellen, wurde ein anderer Versuch angesetzt und dabei auch die Länge der von der Kolonie abgehenden Zellfäden gemessen.

Relative Dampfspannung:	99%	98%	97%	96%	95%
Länge der Fäden nach 24 Stunden (Obj. 2, Stufenmikrom. 2):	350	200	30	0	0
Länge der Fäden nach 48 Stunden (Obj. 1, Stufenmikrom. 2):	300	200	50	0	0

Die Wachstumskurve erinnert also ganz an diejenige von *Oidium lactis*. Mit abnehmender Dampfspannung ein steiler Abfall der Wachstumsintensität, wobei der Grenzwert schon zwischen 97 und 96% liegt.

Dieselben Verhältnisse finden wir auch bei den anderen Bakterien wieder.

Bact. coli auf Hefewassergelatine wuchs bei 100% am intensivsten, bei 96% war Wachstum nicht mehr sicher festzustellen.

Nach 5 Tagen hatte der Durchmesser der Kolonie z. B. zugenommen:

Bei 100% um etwa 10 Skalenteile, bei 99% um 3—6, bei 98% um 4, bei 97% um 1/2—2, bei 96% fraglich.

Bact. prodigiosum auf Malzwürzgelatine zeigt ungefähr dieselben Verhältnisse, auch hier scheint der Grenzwert ungefähr bei 97% zu liegen. Wenn also *Bact. prodigiosum* in feuchten Kapellen auf Hostien gewachsen ist und das Blutwunder

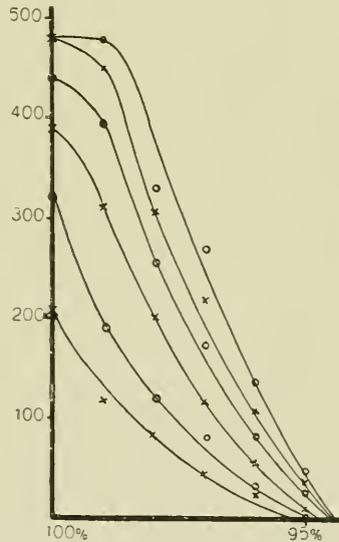


Abb. 9. *Oidium lactis*. Durchmesser der Kolonie an aufeinanderfolgenden Tagen bei verschiedenen relativen Dampfspannungen.

hervorgerufen hat, so muß es in diesen Räumen schon sehr feucht gewesen sein.

Mikrococcus roseus auf Hefewassergelatine aus der Luft isoliert, kam zur Untersuchung, um die Frage zu prüfen, ob bei diesen typischen Luftbakterien der Grenzwert niedriger liegt als bei den anderen Formen. Ein deutlicher Unterschied war aber nicht festzustellen, höchstens daß vielleicht noch bei 96% Wachstum vorhanden war.

Somit sehen wir, daß der Grenzwert bei allen untersuchten Bakterien ungemein hoch liegt, höher noch als bei solchen Schimmelpilzen wie *Oidium lactis*, die nur auf wasserreichen Substraten vorkommen. Es fragt sich natürlich, ob dieses Verhalten für alle Bakterien typisch ist. Ich glaube diese Frage in bejahendem Sinne beantworten zu müssen. Solche Formen wie *Bact. prodigiosum* und *Mikrococcus roseus* gehören als Luftbakterien zu denjenigen, die auf verhältnismäßig trockenen Substraten vorkommen dürften und trotzdem liegt auch bei ihnen der Grenzwert sehr hoch. Auf die Angaben in der Literatur, die alle das abweichende Verhalten der Bakterien den Schimmelpilzen gegenüber hervorheben, ist schon hingewiesen worden. Ebenso fand auch Wolf, daß *Bact. prodigiosum*, *Bact. pyocyaneum*, *Bact. vulgare*, *Vibrio cholerae*, *Bact. latericium*, *Bac. Anthracis*, *Mikrococcus pyogen. aureus* und *Bact. typhi* sich alle mehr oder weniger gleich verhalten, indem der Grenzwert des Wassergehaltes der Gelatine, bei dem gerade noch Wachstum stattfindet, bei etwa 35—40% liegt. Da *Bact. prodigiosum* von uns untersucht wurde, so darf man daraus den Schluß ziehen, daß auch bei den anderen Formen Wachstum nur oberhalb von 96—97% relativer Dampfspannung möglich ist. Aus der Quellungskurve für Gelatine bei Katz (1918, S. 89) kann man auch ersehen, daß Gelatine bei einer relativen Dampfspannung von 96,5% etwa 39% Wasser aufnimmt, wobei natürlich nicht vergessen werden darf, daß diese Zahlen bei verschiedenen Gelatinearten großen Schwankungen unterworfen sein können.

Versuchsergebnisse.

Überblicken wir jetzt nochmals alle Gesetzmäßigkeiten, die uns in bezug auf das Wachstum bei verschiedenen relativen

Dampfspannungen, also auch bei verschiedenem Plasmaquellungszustande entgegengetreten sind, so können wir folgendes feststellen:

1. Voraussetzung für das Wachstum ist ein ganz bestimmter Plasmaquellungszustand, denn für jeden Organismus gibt es einen ganz bestimmten Grenzwert der relativen Dampfspannung, bei dem das Wachstum aufhört. Da in der Nähe der Grenzwerte der Turgor von der Zelle meist nicht mehr in vollem Maße wiederhergestellt wird, so kann man hier die Saugkraft des Plasmas ohne erheblichen Fehler gleich der Saugkraft der Zelle setzen, diese aber kann aus der relativen Dampfspannung leicht berechnet werden (s. Tabelle S. 360).

Bakterien können nur bei sehr hohen relativen Dampfspannungen (über 96%) wachsen; die Grenzwerte bei Schimmelpilzen sind sehr verschieden. Jedenfalls gehören zu ihnen Formen, die verhältnismäßig die größte Trockenheit vertragen (bis zu 85%). Wieweit die Grenzwerte konstant sind oder wie weit durch Gewöhnung einzelne Formen größere Trockenheit vertragen können, ist nicht untersucht worden.

2. Das Wachstum zeigt eine deutliche Abhängigkeit von den verschiedenen Quellungsgraden des Plasmas und zwar ist es bei dem einzelnen Organismus unter sonst gleichen Bedingungen desto intensiver, je stärker das Plasma gequollen ist. Das Optimum fällt also mit dem Maximum bei einer relativen Dampfspannung von 100% zusammen. In allen Fällen, in denen ein Optimum des Wassergehaltes festzustellen ist (Konzentration der Nährlösung, Wassergehalt des Bodens), wird es aller Wahrscheinlichkeit nach darauf beruhen, daß die anderen Bedingungen (Nährstoffmenge, Durchlüftung usw.) nicht konstant sind¹.

3. Die Wachstumskurve zeigt je nachdem, ob das Wachstum in einem weiten Feuchtigkeitsbereich oder nur in einem sehr engen möglich ist, eine etwas verschiedene Form. Bei solchen Formen wie *Aspergillus* und *Penicillium*, die gegen Trockenheit am widerstandsfähigsten sind, ruft eine Entquellung des Protoplasten anfangs keine nennenswerte Wachstumsänderung hervor,

¹) Bei Pollenkörnern z. B. kann durch einen zu starken Turgordruck bei stärkerer Wassersättigung ein Platzen des Pollenschlauches hervorgerufen werden (vgl. Renner 1919 und Walderdorff).

die Wachstumskurve zeigt zuerst einen deutlichen horizontalen Ast. Erst von einer relativen Dampfspannung gleich 95—96% beginnt ein steiler Abfall, bis beim Grenzwert der Nullpunkt erreicht ist. Je höher der Grenzwert liegt, desto kürzer ist der horizontale Ast, desto früher beginnt der Abfall (Rhizopus, Phycomyces), bis er bei Bakterien und Oidium schon gleich bei 100% einsetzt. Die Wachstumskurven der verschiedenen Formen unterscheiden sich also in erster Linie durch die Länge des horizontalen Astes (vgl. Abb. 4—9).

4. In der Nähe des Grenzwertes ist nicht nur das Wachstum sehr stark gehemmt, sondern auch die endgültige Größe der Kolonie wird nicht erreicht. Es tritt eine an Nanismus erinnernde Erscheinung ein.

5. Die Konidien- und Sporangienbildung scheint ganz allgemein noch stärker gehemmt zu werden als das Wachstum. Sie hört meist schon auf, wenn Wachstum noch möglich ist.

6. Neben quantitativen treten auch qualitative Unterschiede im Wachstum bei verschiedenen relativen Dampfspannungen auf, indem sich besondere morphologische Eigentümlichkeiten zeigen, die aber in dieser Arbeit nicht genauer berücksichtigt wurden.

3. Wachstum und Plasmaquellung bei höheren Pflanzen.

Der Vollständigkeit halber seien zum Schluß noch einige mit höheren Pflanzen ausgeführte Vorversuche erwähnt. Eine genauere Untersuchung dieser Frage soll einer besonderen Arbeit vorbehalten bleiben.

Keimung bei verschiedenen relativen Dampfspannungen.

1. Erbsensamen werden in einem geschlossenen Raume über H_2SO_4 bei einer relativen Dampfspannung von 100, 99, 97,5, 95, 90 und 85% gehalten. Nach 2 Wochen sind die Erbsensamen stark gequollen und weich, die Schale läßt sich leicht ablösen. Nur bei 85% sind sie unverändert hart. Keimung tritt erst nach sehr langer Zeit bei 100% und vereinzelt bei 99% ein, meist sind die Samen vorher schon von Schimmel überwuchert.

2. Lepidium-Samen an einer etwas schräg gestellten Glasplatte in einem Gefäß über H_2SO_4 befestigt. Man läßt zuerst die Samen in Wasser aufquellen, bringt sie auf die Glasplatte und läßt sie wieder vollkommen eintrocknen. Der Schleim hält

sie dann fest. Über H_2SO_4 in eine relative Dampfspannung von 100, 99, 97,5, 95, 90 und 85% gebracht, sind nach einer Woche bei 100% alle Samen ausgekeimt, bei 99% 7 Samen gekeimt, bei den anderen unverändert.

Die Länge der Wurzeln beträgt bei 100% in mm: 21, 12, 17, 12, 9, 15, 9, 17, 4, 21; bei 99% dagegen: 1, 3, 2, 2, 2, 1, 3, 0, 0, 0.

Nach einer weiteren Woche sind die gekeimten Samen etwas gewachsen, bei 99% noch einer ausgekeimt, sonst unverändert. Schimmelbildung!

Wachstum bei verschiedenen relativen Dampfspannungen.

1. Lepidium-Samen, gerade im Auskeimen begriffen, wurden über H_2SO_4 in Gefäßen mit einer relativen Dampfspannung von 100, 99, 97,5 und 95% gebracht. Nach 5 Tagen betrug die Länge der Wurzeln bei 100% im Mittel 50 mm, bei 99% 18,5 mm, bei 97,5% 5,5 mm, bei 95% ist nur ein Samen weitergewachsen. Der Grenzwert läßt sich auf diese Weise nicht ganz exakt bestimmen, da die Samen einen gewissen Wasservorrat mitbekommen und man nicht feststellen kann, wann sie die relative Dampfspannung des Außenraumes angenommen haben.

2. Erbsen-Samen ließ man zuerst in Sägespänen keimen. Nachdem die Wurzeln eine Länge von etwa 1,5—2 cm erreicht hatten, wurde je ein Samen an einem Draht in einem verschlossenen Erlensmeyerkolben aufgehängt. In den Kolben wurde eine entsprechende H_2SO_4 -Lösung eingegossen. Es ist wichtig, die ganze Pflanze bei der gleichen Dampfspannung zu halten, nur dann kann mit der Zeit ein Ausgleich stattfinden. Auch darf das Wachstum in den ersten Tagen, solange der Samen noch einen Wasservorrat hat, nicht berücksichtigt werden. Die entsprechenden Versuche von Hoocker geben deshalb keine Anhaltspunkte für die Feststellung der Grenzwerte. Aus dem Versuchsprotokoll seien nur folgende Zahlen angeführt. Zuwachse am 3. Tag bei 100, 99, 97,5 und 95% in mm (Versuch I und II): I 16, 6, 0, 0 und II 8,5, 7,5, 0, 0. Die entsprechenden Zahlen am 4. Tag: I 12,5, 5, 1, 0 und II 9,5, 7,5, 0, 0. Die Länge der Seitenwurzeln betrug wiederum bei denselben Dampfspannungen am 11. Tage in mm: I 22,5, 14, 4, 0 und II 18, 14, 2, 0.

Als Grenzwert können wir demnach etwa 97,5% annehmen. Hier kann noch langsames Wachstum beobachtet werden, wobei es häufig erst nach einiger Zeit einsetzt, wenn die Pflanze sich auf die höhere Saugkraft umgestellt hat. Wie wir sehen, erinnert die Form der Wachstumskurve und auch die Lage des Grenzwertes hier am meisten noch an die Verhältnisse, wie wir sie bei den Bakterien fanden.

Das für das Wachstum notwendige Wasser kann die Wurzel bei diesem Versuch nur aus der Luft aufnehmen. Die relative Dampfspannung an der Wurzeloberfläche muß also niedriger als die im Außenraum sein. Da die aufnehmende Oberfläche relativ sehr viel geringer ist als bei Pilzen, die aufgenommene Wassermenge und der Diffusionsweg von der H_2SO_4 -Oberfläche

aber größer, so fragt es sich, ob wir auch hier die Differenz zwischen der Dampfspannung der H_2SO_4 und der Dampfspannung an der Wurzeloberfläche unberücksichtigt lassen können. Um diese Frage zu entscheiden, wurde die Saugkraft der Wurzelzellen nach einer etwas von Ursprung abweichenden Methode gemessen und daraus die relative Dampfspannung an der Wurzeloberfläche bestimmt. Diese betrug im Kolben mit Wasser 98,7%, im Kolben mit 2% H_2SO_4 (99% relative Dampfspannung) — 97,4% und bei einer Dampfspannung der H_2SO_4 von 97,5% — 97,0%.

Die entsprechenden Differenzen waren also bei 100% — 1,3%, bei 99% — 1,6% und bei 97,5% — 0,5%. Aus dem Umstande, daß bei 97,5% die Differenz so gering bleibt, scheint mir hervorzugehen, daß die Pflanze die Konzentration des Zellsaftes nicht weiter zu erhöhen vermag, oder was dasselbe ist, eine weitere Entquellung des Plasmas nicht verträgt. Deshalb ist eine Wasseraufnahme bei geringeren relativen Dampfspannungen und somit auch Wachstum unmöglich. Die vorhandenen Differenzen zeigen, daß die Wasseraufnahme aus der Luft stark erschwert ist. Aus diesem Grunde wurde noch eine andere Methode versucht, indem man die erhöhte Saugkraft durch steigende Zuckerkonzentrationen hervorzurufen versuchte.

Wachstum von Erbsenkeimlingen in Zuckerlösungen.

Zur Verwendung kamen folgende Lösungen: 1. reines Wasser, 2. 2,15 g Rohrzucker, 4,3 g, 8,6 g und 17,2 g auf je 50 ccm Wasser. Die relativen Dampfspannungen waren: 100%, 99,8%, 99,5%, 99,1% und 98%. In Sägespänen zur Keimung gebrachte Erbsen wurden dann in verschlossenen zylinderförmigen Glasgefäßen so befestigt, daß nur die Wurzeln in die entsprechende eingefüllte Lösung hereinragten, während die Sprosse in dem oberen Teil sich in einem dieselbe relative Dampfspannung besitzenden Raume befanden. Da eine Transpiration somit nicht stattfinden konnte, Wasser also nur für das Wachstum aufgenommen werden mußte, und der Widerstand, den die Wurzeln bei der Wasseraufnahme in einer Lösung zu überwinden haben, nur gering zu veranschlagen ist, so durfte angenommen werden,

daß nach einiger Zeit die Saugkraft der Zellen in der gesamten Pflanze gleich der Saugkraft der Zuckerlösung wird.

Zu jedem Versuch wurden 6 Pflanzen genommen, die Zuwachse der Wurzeln in Prozenten der Anfangslänge angegeben, die Länge der Sprosse in mm. Aus allen Zahlen wurden die Mittelwerte berechnet, die in der Tabelle angeführt werden (s. Abb. 10).

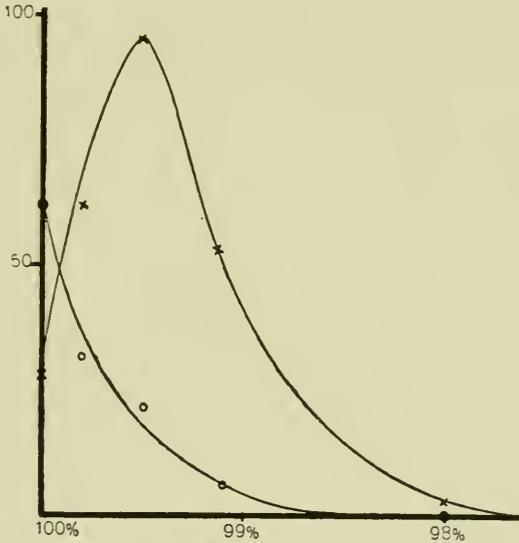


Abb. 10. Die Kurve mit dem Maximum gibt den Zuwachs der Wurzeln am 2. und 3. Tag in Zuckerlösungen mit verschiedener relativer Dampfspannung wieder. Die abfallende Kurve zeigt die entsprechende Zuwachse der Sprosse am 6. und 7. Tag. Diese Kurve ist ums Doppelte überhöht.

	I	II	III	IV	V
Relative Dampfspannung der Lösung:	100%	99,8%	99,5%	99,1%	98,0%
Länge der Wurzeln nach 24 Stunden in % der Anfangslänge:	31	46	53,5	21,5	4
Länge der Wurzeln nach 3 Tagen in % der Anfangslänge:	59	106	149	75	7
Zuwachs am 2. und 3. Tag:	28	62	95,5	53,5	3
Länge der Sprosse in mm nach 5 Tagen:	28	19	12	6	5
Länge der Sprosse in mm nach 7 Tagen:	59	35	23	9	5
Zuwachs am 6. und 7. Tag:	31	16	11	3	0

Aus dieser Tabelle geht folgendes hervor: 1. Der Grenzwert liegt etwas unterhalb von 98% relativer Dampfspannung, was

mit dem früheren Wert von etwa 97⁰/₁₀₀ übereinstimmt. 2. Die Wurzeln und Sprosse zeigen ein verschiedenes Verhalten. Während bei den Wurzeln ein deutliches Optimum bei III zu sehen ist, fällt bei den Sprossen die Wachstumskurve von 100⁰/₁₀₀ an ständig ab. Diese Tatsache ist meiner Ansicht nach folgendermaßen zu deuten: Die Wurzeln werden mit Nährstoffen einerseits von den Kotyledonen aus versorgt, andererseits können sie auch den Zucker aufnehmen und verwerten. Die einzelnen Wurzeln befinden sich in I—V, abgesehen von der relativen Dampfspannung, also nicht unter ganz gleichen Bedingungen, da die Zuckerkonzentration von I bis V zunimmt. Die erhöhte Nährstoffzufuhr kann die Entquellung anfangs überkompensieren. Erst bei höheren Konzentrationen macht sich die Entquellung bemerkbarer und die Wachstumskurve fällt ab. Zugunsten dieser Ansicht kann die erwähnte Arbeit von Robbins und Maneval angeführt werden, die isolierte Getreidewurzelspitzen in Glukoselösungen kultivierten — ein deutliches Zeichen, daß Zucker von der Wurzel verwertet wird. Auch sie fanden ein Optimum bei 4% Glukose, was etwa unserer Konzentration III (etwa 8⁰/₁₀₀ Rohrzucker) entspricht. Ursprung erwähnt ebenfalls in seiner Arbeit (1916), daß die Stärkemenge in Wurzeln bei Kultur in Zuckerlösungen deutlich zunimmt. Auf diese Weise läßt sich der Widerspruch zu dem vorherigen Versuch leicht erklären. Die Sprosse dagegen, die beim Fehlen eines Transpirationsstromes im wesentlichen in allen Fällen auf die Reservestoffe der Kotyledonen angewiesen sein dürften, sich also unter sonst gleichen Bedingungen befinden, zeigen die erwartete Abhängigkeit von dem Plasmaquellungsstand.

Unser Grenzwert von 97% relativer Dampfspannung liegt sehr viel niedriger als der den Trumpf angibt, nämlich 0,2150 bis 0,2350 G.M. Rohrzucker, was etwa einer relativen Dampfspannung von 99,6% entspricht. Diese Unstimmigkeit ist ohne weiteres aus der Versuchsanordnung verständlich. Während bei unseren Versuchen in einem geschlossenen Raum mit mehr oder weniger konstanter relativer Dampfspannung die Transpiration vollkommen unterdrückt war, sind bei Trumpf keine besonderen Vorkehrungsmaßnahmen dagegen getroffen worden. Die Saugkraft des Zellinhaltes in den Epikotylen der Phaseo-

luskeimlinge kann deshalb erheblich höher als diejenige der Zuckerlösung, in welche die Wurzeln eintauchten, gewesen sein, wodurch das Wachstum gehemmt wurde. Aus diesem Grunde verlangt auch die ganze Frage der Welkungskoeffizienten eine genauere Nachprüfung. Es soll aber hier nicht näher darauf eingegangen werden. Weitere Untersuchungen müssen vor allen Dingen die Frage klären, wie weit verschieden sich höhere Pflanzen in bezug auf den Grenzwert verhalten. Von den Grenzwerten bei der Pollenkeimung sagt Walderdorff, daß sie im Mittel zwischen 0,5—0,7 G.M. Null liegen, also bei relativen Dampfspannungen von 98,3⁰/₀—97,7⁰/₀; als Höchstwerte fand sie 1,2 G.M. NaCl oder 95,9⁰/₀ relativer Dampfspannung. Es fragt sich aber, ob man aus dem Verhalten der Pollenkörner auf das Wachstum der übrigen Pflanzenteile schließen darf, ob überhaupt die Verhältnisse in bezug auf die Grenzwerte bei Wurzeln und Sprossen gleich liegen.

Außer diesen Beziehungen zwischen Plasmaquellung und Wachstum wäre es auch interessant, die Beziehungen der anderen physiologischen Funktionen wie Assimilation und Atmung zum Quellungszustand der Protoplasten festzustellen.

Zum Schluß möchte ich noch einem Einwand begegnen, der mir vielleicht gemacht werden kann. Man wird vielleicht annehmen, daß die Abhängigkeit des Wachstums von der relativen Dampfspannung in erster Linie auf der Wasserversorgung beruht, daß die Hemmung bei niedriger relativer Dampfspannung nur aus Wassermangel zustande kommt, und daß der Quellungszustand des Protoplasten damit nichts zu tun hat¹.

Diesem Einwand will ich folgendes entgegenhalten:

1. Mit abnehmender relativer Dampfspannung muß notwendigerweise auch eine Entquellung des Protoplasten eintreten und es ist kaum vorstellbar, daß diese keinen Einfluß auf die

¹) Bei gleichem Quellungszustand des Plasmas wird der Wasserversorgung, also auch der Saugkraft der Zelle eine große Bedeutung zukommen. Auf diese Verhältnisse weisen namentlich Ursprung und Blum (1924, S. 71) hin. Gleichzeitig aber betonen sie auch die große Bedeutung des Plasmas für die Bildung des Wachstumsmaterials (S. 74). Daß aber diese Tätigkeit in starkem Grade vom Quellungsstande des Plasmas abhängen muß, wird man wohl ohne weiteres zugeben müssen.

verschiedenen Lebensvorgänge, also auch auf das Wachstum haben sollte.

2. Wenn Wassermangel direkt für die Wachstumshemmung verantwortlich zu machen wäre, so sollte man erwarten, daß das Wachstum direkt proportional dem Sättigungsdefizit abnehmen würde. Statt dessen haben wir bei den Pilzen häufig eine sehr viel kompliziertere Wachstumskurve gefunden.

3. Von einem Wassermangel kann bei geringerer relativer Dampfspannung im eigentlichen Sinne des Wortes nicht geredet werden. Ein Osmometer mit einer Lösung, deren Saugkraft 5 Atmosphären beträgt, wird aus reinem Wasser ebensoviel und ebenso leicht Wasser aufnehmen wie ein Osmometer mit einer Saugkraft von 10 Atmosphären einer Lösung, deren Saugkraft gleich 5 Atmosphären ist, Wasser entnehmen wird. Da die Pflanze, wie man allgemein annimmt, die Fähigkeit besitzt, sich an höhere Konzentrationen anzupassen, so kann sie diesen ebenso leicht Wasser entnehmen, wie reinem Wasser. Halophyten in Salzwasser brauchen also keinen Wassermangel zu leiden. Tatsächlich soll ja auch ihre Transpiration überhaupt nicht schwach sondern stark sein (vgl. dazu Fitting 1922, dort auch Literatur). Ja, wenn, wie man anzunehmen pflegt, Überregulation eintritt, so muß die Wasseraufnahme sogar erleichtert werden.

So müßte man doch z. B. in unserem Falle annehmen, daß eine Erbsenwurzel aus einem Raum mit einer relativen Dampfspannung von 99⁰/₁₀₀ bei einer Depression der Dampfspannung an der Wurzeloberfläche von 1,6⁰/₁₀₀ mehr Wasser aufnehmen könnte, als die Wurzel in 100⁰/₁₀₀ bei einer Depression von nur 1,3⁰/₁₀₀. Trotzdem ist aber das Wachstum bei 99⁰/₁₀₀ geringer, denn in einer anderen Hinsicht wird diese Wurzel sich im Nachteil befinden. Unter sonst gleichen Bedingungen muß das Plasma in ihren Zellen stets stärker entquollen sein, als bei den Zellen der Wurzel über reinem Wasser.

Es kommt also nicht nur auf die absolute Wassermenge an, die der Pflanze zur Verfügung steht, sondern, wenn man so sagen darf, auf den Zustand, in dem sich das Wasser befindet. Auch bei der Wärme z. B. kommt es vor allen Dingen nicht auf die Wärmemenge an, sondern auf die Temperatur. Als Maß

des Zustandes, in dem sich das Wasser befindet, können wir die Saugkraft oder die relative Dampfspannung ansehen, und von diesen Gesichtspunkten aus läßt sich auch ohne weiteres ein Vergleich des Wassers, das in Lösungen und in Quellkörpern enthalten ist, durchführen.

Diesen Umstand und nicht den absoluten Wassermangel hat man ja, vielleicht auch unbewußt, im Auge, wenn man von »erschwerter Wasseraufnahme« spricht. Halophyten und Xerophyten brauchen nicht notwendig eine geringe Wasseraufnahme und geringe Transpiration zu besitzen, wenn überhaupt ihnen Wasser zur Verfügung steht, dagegen wird ihr osmotischer Wert meist höher sein und somit auch das Plasma stärker entquellen¹. Ob auf diese Weise auch viele morphologische Eigentümlichkeiten zu erklären sind, namentlich auch der Nanismus, kann vorläufig nicht entschieden werden.

4. Zusammenfassung.

1. Die Frage, ob im Plasma Quellungs- oder osmotische Kräfte wirksam sind, läßt sich nicht entscheiden. Zwischen Quellung und Osmose besteht kein prinzipieller Unterschied; der Übergang von der einen Art der Erscheinungen zur anderen ist ein ebenso allmählicher wie z. B. von einer kolloidalen Lösung zu einer molekulardispersen.

2. Jede Lösung und jeder Quellkörper besitzen stets eine bestimmte Saugkraft, die einen Begriff von deren Zustande gibt. Legt man diese den Betrachtungen zugrunde, so können wir die osmotischen und Quellungserscheinungen von einem Gesichtspunkte aus betrachten. Jeder Saugkraft entspricht stets nur eine bestimmte relative Dampfspannung, einerlei ob es sich um Lösungen oder Quellkörper handelt.

3. Im allgemeinen dürften selbst im flüssigen Plasma Quellungskräfte eine Rolle spielen, weshalb wir von einem be-

¹) Drabble und Lake machen folgende Angaben über die mittlere Saugkraft des Zellsaftes bei Pflanzen, die zu verschiedenen ökologischen Gruppen gehören: 1. Untergetauchte Pflanzen etwa 4,5 Atm. 2. Gartenpflanzen — 4,9—5,35 Atm. 3. Moorlandpflanzen — 10,4 Atm. 4. Exponierte Gebirgspflanzen — 11,15 Atm. 5. Dünenpflanzen — 10,4—11,6. 6. Salzpflanzen der Marschen — 19,7 Atm. Wie die Saugkraft bestimmt wurde, darüber ist im Referat nichts gesagt (s. Ref. Bot. Centralbl., 1907, 104, 647).

stimmten Quellungs Zustand des Plasmas zu sprechen berechtigt sind. Als Maß der Quellung, resp. Entquellung, wollen wir die Saugkraft des Plasmas benutzen, die stets gleich der Saugkraft des Zellsaftes sein muß, also auch in bestimmten Beziehungen zu dessen osmotischem Wert steht.

4. Man kann den Quellungs Zustand des Plasmas ändern durch Einwirkung bestimmter Stoffe. Da aber dabei, im Gegensatz zu den Anschauungen von LoeB, stets auch chemische Veränderungen eine Rolle spielen und nach längerer oder kürzerer Zeit Schädigungen des Plasmas sich bemerkbar machen, so wird diese Methode verworfen.

5. Bei Änderung der Saugkraft der Zellen tritt zuerst meist eine Entspannung der Zellwand ein. Je nach der Dehnbarkeit der Wand und je nach dem Plasmareichtum der Zelle wird der Quellungs Zustand des Plasmas sich mehr oder weniger, im allgemeinen aber unbedeutend, ändern. Meist tritt aber nach einiger Zeit eine Turgorregulation ein, indem der osmotische Wert des Zellsaftes steigt, wodurch eine entsprechende Entquellung des Plasmas hervorgerufen wird. Auf dieser Eigentümlichkeit der Zellen beruht die angewandte Methode.

6. Eine kurze Literaturzusammenfassung zeigt, daß zwischen Wachstum einerseits und der Höhe der Konzentration einer Nährlösung, dem osmotischen Wert des Zellsaftes und der Plasmaviskosität andererseits bestimmte Beziehungen bestehen. Daraus geht hervor, daß der Quellungs Zustand des Plasmas von Bedeutung für das Wachstum ist.

7. Es wird die Wachstumskurve in Abhängigkeit von der Plasmaquellung bei Pilzen und Bakterien untersucht — eine Zusammenfassung der Ergebnisse findet man auf S. 404.

8. Im Anschluß daran werden einige Vorversuche mit höheren Pflanzen mitgeteilt. Der Grenzwert der relativen Dampfspannung, bei dem noch Wachstum möglich ist, liegt bei den untersuchten Pflanzen sehr hoch — bei etwa 97⁰/₀. Die Wachstumskurve fällt gleich von 100⁰/₀ an steil ab. Wie sich die Verhältnisse bei Halophyten und Xerophyten gestalten und wie hoch die Grenzwerte für andere physiologische Funktionen, wie Assimilation und Atmung liegen, bedarf noch einer weiteren Untersuchung.

9. Durch eine einfache »erschwerte Wasseraufnahme« lassen sich alle diese Beobachtungen nicht erklären. Es kommt nicht nur auf die absolute Wassermenge an, die den Pflanzen zur Verfügung steht, sondern auch auf den »Zustand«, in dem sich das Wasser befindet. Als Maß für diesen Zustand kann die Saugkraft oder die relative Dampfspannung dienen. Sie sind auch für den Quellungszustand des Plasmas maßgebend.

Heidelberg, Botanisches Institut, im März 1924.

Literarnachweis.

1915. Arisz, Sol- und Gelzustand von Gelatinelösungen. Kolloid.-chem. Beih. **7**, 1.
1923—1924. Benecke-Jost, Pflanzenphysiologie I und II.
1913. Borowikow, G. A., Über die Ursachen des Wachstums der Pflanzen I und II. Biochem. Zeitschr. **48**, 230 und **50**, 119.
1919. Eichwald und Fodor, Die physikalisch-chemischen Grundlagen der Biologie.
1889. Eschenhagen, F., Über den Einfluß von Lösungen verschiedener Konzentration auf das Wachstum der Schimmelpilze. Diss. Leipzig.
1914. Findlay, A., Der osmotische Druck.
1915. Fitting, H., Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in lebende Zellen. Jahrb. f. wiss. Bot. **56**.
1922. —, Aufgaben und Ziele einer vergleichenden Physiologie auf geographischer Grundlage.
1922. Freundlich, H., Kapillarchemie. 2. Aufl.
1922. Hansteen-Cranner, Zur Biochemie und Physiologie der Grenzschichten lebender Pflanzenzellen. Meldinger fra Norges Landbruksch. **2**.
1914. Heilbronn, A., Zustand des Plasmas und Reizbarkeit. Jahrb. f. wiss. Bot. **54**, 357.
1922. —, Eine neue Methode zur Bestimmung der Viskosität lebender Protoplasten. Ebenda. **61**, 284.
- Höber, Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 5. Aufl. 1922.
1915. Hooker, H., Hydrotropism in roots of *Lupinus albus*. Ann. of Bot. **29**, 265.
1923. Jost, L., s. Benecke-Jost.
1921. Kahho, H., Biochem. Zeitschr. 120 und 123.
1918. Katz, J. R., Die Gesetze der Quellung. Kolloid.-chem. Beih. **9**, 1.
1923. Koch, A., Mikrobiologisches Praktikum.
1901. Kolkwitz, Über die Atmung der Gerstenkörner. Blätter für Gersten-, Hopfen- und Kartoffelbau.
1923. Loeb, J., Valency rule and alleged Hofmeister series in the colloidal behavior of proteins I and II. Journ. of gener. Physiol. **5**, 665 und 693.
1923. —, Die Erklärung für das kolloidale Verhalten der Eiweißkörper. Die Naturwissenschaften. **11**, 213.
1913. Löhnis, Vorlesungen über landwirtsch. Bakteriologie.
1920. Mac Dougal, Hydration and growth. Carnegie Instit. of Washington No. 297.

1919. Ostwald, Wo., Über Osmose und Quellung disperser Systeme. *Kolloid-Zeitschr.* **24**, 7.
1904. Pantanelli, E., Zur Kenntnis der Turgorregulationen bei Schimmelpilzen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **40**, 303.
1923. Pearsall, W., Studies in growth IV. Correlations in development. *Ann. of Bot.* **37**, 261.
- 1897—1904. Pfeffer, W., *Pflanzenphysiologie I und II.*
1922. Priestley, J., and Pearsall, W., Growth studies II. An interpretation of some growth curves. *Ann. of Bot.* **36**, 239.
1914. Pringsheim, E., Über den Einfluß der Nährstoffmenge auf die Entwicklung der Pilze. *Zeitschr. f. Bot.* **6**, 577.
1905. Raciborski, M., Über die obere Grenze des osmotischen Druckes der lebenden Zelle. *Extr. d. Bull. de l'acad. d. sc. de Cracovie cl. d. sc. math. et natur.*
1915. Renner, O., Theoretisches und Experimentelles zur Kohäsionstheorie der Wasserbewegung. *Jahrb. f. wiss. Bot.* **56**, 617.
1919. —, Zur Biologie und Morphologie der männlichen Haplonten einiger Önotheren. *Zeitschr. f. Bot.* **11**, 305.
1919. Rippel, A., Der Einfluß der Bodentrockenheit auf den anatomischen Bau der Pflanzen usw. *Beih. bot. Centralbl. I.* **36**, 187.
1923. Robbins and Maneval, Further experiments on growth of excised root tips under sterile conditions. *Bot. Gazette.* **76**, 275.
1922. Samec, M., und Isajevic, V., Studien über Pflanzenkolloide XIV. *Phys. chem. Analyse der Agargallerte. Kolloid.-chem. Beih.* **16**, 285.
1905. Schlitzler, Über das Wachstum der Bakterien auf wasserarmen Nährböden. *Diss. Würzburg.*
1920. Seifriz, W., *Bot. Gazette.* **70**, 360.
1922. —, A method for inducing protoplasmic streaming. *New phytologist.* **21**, 107.
1923. —, *Ann. of Bot.* **37**, 489.
1920. Spek, J., Beiträge zur Kolloidchemie der Zellteilung. *Kolloid.-chem. Beih.* **12**, 1.
1923. —, s. Fußnote S. 357.
1902. Spieckermann und Bremer, Untersuchungen über die Veränderungen von Futter- und Nahrungsmitteln durch Mikroorganismen. *Landw. Jahrb.* **31**, 81.
1892. Stange, B., Beziehungen zwischen Substratconcentration, Turgor und Wachstum bei einigen phanerogamen Pflanzen. *Bot. Zeitg.* **50**, 253.
1922. Stiles, W., The suction pressure of the plant cell. An note on nomenclature. *Biochem. Journ.* **16**, 727.
1923. Trumpf, Über das Wachstum von Phaseolus-Keimlingen im Preßsaft normaler und etiolierter Pflanzen. *Bot. Archiv.* **5**, 410.
1916. Ursprung, A., und Blum, G., Über den Einfluß der Außenbedingungen auf den osmotischen Wert. *Ber. d. d. bot. Ges.* **34**, 123.
1920. —, —, Dürfen wir die Ausdrücke osmotischer Wert, osmotischer Druck, Turgordruck, Saugkraft synonym gebrauchen? *Biol. Zentralbl.* **40**, 193.
1921. —, —, Zur Kenntnis der Saugkraft V. Eine Methode zur Bestimmung des Widerstandes, den der Boden der Wasserabsorption durch die Wurzel entgegensetzt. *Ber. d. d. bot. Ges.* **39**, 139.

1923. Ursprung, A., Unsere gegenwärtigen Kenntnisse über die osmotischen Zustandsgrößen der Pflanzenzelle. Verhandlg. d. Naturf. Ges. in Basel. **35**, 11. Festband.
1924. —, —, Eine Methode zur Messung des Wand- und Turgordruckes der Zelle nebst Anwendungen. Jahrb. f. wiss. Bot. **63**, 1.
1924. Walderdorff, M., Über Kultur von Pollenschläuchen und Pilzmycelien auf festem Substrat bei verschiedener Luftfeuchtigkeit. Bot. Archiv. **6**, 84.
1921. Walter, H., Wachstumsschwankungen und hydrotropische Krümmungen bei *Phycomyces nitens*. Zeitschr. f. Bot. **13**, 673.
1923. —, Protoplasma- und Membranquellung bei Plasmolyse. Jahrb. f. wiss. Bot. **62**, 145.
- 1923a. —, Zur Biologie der *Bangia fusco-purpurea* Lyngb. Flora. **116**, 316.
1917. Weber, G. und F., Wirkung der Schwerkraft auf die Plasmaviskosität. Jahrb. f. wiss. Bot. **57**, 129.
1921. —, F., Das Fadenziehen und die Viskosität des Protoplasmas. Österr. bot. Zeitschr. S. 172.
1922. —, Reversible Viskositätserhöhung des lebenden Protoplasten bei Narkose. Ber. d. d. bot. Ges. **40**, 212. Dort weitere Literatur.
1923. —, und Hohenegger, H., Reversible Viskositätserhöhung des Protoplasmas bei Kälte. Ebenda. **41**, 198.
1904. Weigert, Centralbl. f. Bakt. I. **36**, 112.
1913. Weimarn, v., Beiträge zur dispersoidologischen Theorie der wahren Lösungen. Kolloid-Zeitschr. **12**, 298.
1899. Wolf, Arch. f. Hyg. **34**, 200.
1923. Zimmermann, W., Zytologische Untersuchungen an *Sphaelaria fusca* Ag. Zeitschr. f. Bot. **15**, 113.
1918. Zollikofer, C., Über die Wirkung der Schwerkraft auf die Plasmaviskosität. Beitr. z. allg. Bot. **4**, 449.



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Botanik](#)

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: [16](#)

Autor(en)/Author(s): Walter Heinrich

Artikel/Article: [Plasmaquellung und Wachstum. 333-417](#)