Zeitschrift: Bulletin de la Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles = Bulletin der Naturforschenden Gesellschaft Freiburg

Herausgeber: Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles

Band: 37 (1942-1944)

Artikel: Physiologische Untersuchungen an der Pinus-Nadel

Autor: Ursprung, A. / Blum, G.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-308173

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 14.08.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Physiologische Untersuchungen an der Pinus-Nadel

von A. Ursprung und G. Blum.

Schon die ersten Messungen der osmotischen Zustandsgrössen in den Nadeln von Pinus silvestris ergaben eine auffallende *Diskrepanz zwischen der Saugkraft 1-2jähriger Nadeln und der Saugkraft des Pressaftes.* Mit der Hebelmethode wurde die Durchschnittssaugkraft (Sz_n) der Nadel bis zu ca. 70 Atm gefunden (Ursprung und Blum 1930, S. 323), während durch Kryoskopie des Pressaftes, selbst im kalten Winter 1929, die Saugkraft des Zellinhaltes (Si_n) nicht über 25 Atm ergab (Walter, H. 1929, S. 340). Dies ist umso merkwürdiger, als man gerade umgekehrt $Si_n > Sz_n$ erwartet hatte. Denn nach der Saugkraftgleichung $Sz_n = Si_n - W_n$ sollte in der isolierten, turgeszenten Zelle $Si_n > Sz_n$ sein. Dies leuchtet ein, wenn die Saugkraft der Zelle durch die osmotische Saugkraft ihres Inhaltes bedingt wird und durch den entgegenwirkenden Wanddruck eine Reduktion erfährt.

Zuerst vermutete man die Erklärung in *Fehlern der Untersuchungsmethoden*, durch welche zu hohe Sz_n- oder zu tiefe Si_n-Werte vorgetäuscht sein sollten. Da aber auch die mehrfache, sorgfältige Wiederholung dieser Versuche prinzipiell zu den gleichen Ergebnissen führte, ergab sich die Notwendigkeit zunächst die Messmethoden erneut zu prüfen. Es zeigte sich, dass weder die Behandlung mit Paraffinöl, noch die üblichen pH-Differenzen des Osmotikums von Bedeutung sind. Auch Störungen durch Wandquellung liessen sich weder an ganzen Nadelquerschnitten noch an einzelnen Zellen der verschiedenen Nadelgewebe nachweisen.

Von besonderem Interesse sind eventuelle *Kohäsionsspannungen* in der Pinusnadel, weil sie erklären könnten, wie auch bei einer geringen osmotischen Saugkraft des Inhaltes (Si_n) doch eine hohe

Saugkraft der Zelle (Sz_n) möglich ist. Von CHIEN-REN CHU (1936) wurden nun tatsächlich Kohäsionsspannungen bis zu 153 Atm angegeben; doch können diese Resultate nicht als zuverlässig betrachtet werden. Die zu Grunde gelegte Saugkraftgleichung $W_n = Si_n - Sz_n$ wurde für eine isolierte, turgeszente Zelle aufgestellt, und die Grössen Si_n und Sz_n müssen für ein- und dieselbe Zelle bestimmt sein. Die von CHU benützte Messmethodik lieferte aber Durchschnittswerte, die sich für Si_n und Sz_n auf mehrere und verschiedene Nadeln bezogen und wahrscheinlich nicht einmal dieselben Gewebe erfassten. Eigene Untersuchungen, in welchen Si_n aus Pressaft mit einer Dampfdruckmethode und Sz_n an Nadelquerschnitten mit der Hebelmethode bestimmt wurde, lieferten mit der Saugkraftgleichung, ähnlich wie bei CHU, bedeutende negative Wanddrucke; doch konnte hier gezeigt werden, dass der Sz_n-Durchschnitt auf das Assimilationsparanchym, der Si_n-Durchschnitt aber auf alle Nadel-Gewebe — sowohl lebende als tote — sich bezieht, dass also die Saugkraftgleichung gar nicht anwendbar ist und die erhaltenen negativen Wanddrucke, also die Kohäsionsspannungen, unrichtig sind. Anderseits scheint der Bau des Faltenparenchyms für die Entstehung von Kohäsionsspannungen nicht ungünstig zu sein. Eine zuverlässigere Methode führte dann zunächst in qualitativen Untersuchungen zum Resultat, dass bei ausreichender Unterbilanz — während einer Kälteperiode und in angewelkten Nadeln — Kohäsionsspannungen vorkommen können; die Versuche einer quantitativen Ermittlung ergaben jedoch nur geringe Kohäsionsspannungen von einer bis zu wenigen Atmosphären.

Durch Vergleich der Flächenänderung von Assimilationsgewebe und Transfusionsgewebe bei Unterbilanz konnte nachgewiesen werden, dass das *Transfusionsgewebe als Wasserspeicher* dient, womit gegen seine Bedeutung für die Verteilung des aus den Gefässbündeln zufliessenden Wassers nichts ausgesagt ist.

Wir lassen nun einige Untersuchungen an *jungen Kotyledonen* von Pinus silvestris folgen, weil sie einen Vergleich zweier Sz-Methoden und gleichzeitig eine Gegenüberstellung zwischen Sz und Si erlauben. Solange die Kotyledonen jung sind, können sie nicht nur mit der Hebelmethode, sondern auch mit der Streifenmethode gemessen werden

Tab. 1. Gleichzeitige Messungen von		
Sz_n in Atm		Si_n in Atm
Streifen-Methode	Hebel-Methode	Kapillaren-Methode
12,8	> 11,2; < 12,8	
11,2	> 11,2; ≪ 12,8	
> 11,2; < 12,8		> 12,8; < 14,5

Tab. 2. Sz_n- und Si_n-Werte verschieden alter diesjähriger Pinus-Nadeln

Datum	Nadellänge mm	Sz_n in Atm (Sd in mm H_g)				Si_n in Atm (Sd in mm H_g)		Regenmenge am Messtag + 3 Vortagen in mm
		Streifenmethode		Hebelmethode				
		Basis in Scheide	Spitze üb. Scheide	Basis in Scheide	Spitze üb. Scheide	Basis in Scheide	Spitze üb. Scheide	
12.V	7	12,8(5,4)	fehlt	12,0(10,3)	fehlt	14,5(14,1)	fehlt	5,3
20.V	11	13,6(5,6)	fehlt	14,5(13,7)	fehlt	—	fehlt	0,0
21.V	11	—	fehlt	—	fehlt	15,3 (5,1)	fehlt	0,0
25.V	14	12,0(2,8)	16,2(1,6)	—	—	—	—	31,4
26.V	14	—	—	11,2 (0,4)	17,1 (2,8)	14,5 (4,5)	17,1 (6,6)	30,9
1.VI	20	11,2(2,2)	17,1(2,2)	11,2 (5,8)	18,0 (6,5)	—	—	18,4
2.VI	20	—	—	—	—	12,0 (6,8)	18,0 (6,4)	21,6
8.VI	27	—	—	—	—	13,6 (9,3)	17,1(10,7)	20,6
9.VI	27	11,2(1,8)	—	—	—	—	—	27,7
11.VI	27	—	—	10,4 (2,5)	15,3 (6,1)	—	—	13,8
21.VI	40	12,0(6,2)	—	10,4 (8,2)	—	15,3 (3,9)	17,1 (4,6)	1,3
22.VI	40	—	—	—	36,5 (4,3)	—	—	1,3
5.VII	45	17,1(6,2)	—	16,2(17,2)	46,0(17,2)	17,1(17,2)	18,0(18,6)	5,1
6.VII	45	14,5(7,3)	—	12,8(0,7)	35,2 (7,3)	—	—	9,1
7.VII	45	—	—	—	—	14,5 (6,4)	17,1 (7,7)	24,1
16.VII	50	15,3(6,5)	—	—	35,2 (5,8)	16,2(11,9)	18,9(13,0)	7,7
26.VII	55	12,0(1,6)	—	—	35,2 (5,1)	—	—	2,2
27.VII	55	—	—	13,6 (0,9)	—	15,3 (4,7)	17,1 (2,6)	2,2
20.VIII	70	14,5	—	—	49,0	17,1	18,0	0,0
22.VIII	70	13,6 [a.m.]	—	—	31,6[a.m.]	12,0[p.m.]	13,6[p.m.]	32,5 [1]
12.X	70	12,0(0,7)	—	13,6 (1,4)	—	—	—	0,4
13.X	70	—	—	—	23,8 (0,9)	—	—	0,4
14.X	70	—	—	—	43,2 (5,2)	—	—	0,3

[1] Regen von 12,00 Uhr an.

Wie Tabelle 1 zeigt, stimmen die Ergebnisse beider Verfahren befriedigend überein. Den Erwartungen entspricht auch der aus dem Pressaft mit der Kapillarenmethode erhaltene Si_n-Wert; er liegt etwas über Sz_n, was die Saugkraftgleichung vermuten liess.

Von den Kotyledonen wenden wir uns zu den *eigentlichen Nadeln, die in verschiedenen Entwicklungsstadien untersucht* wurden. Anfänglich sind die beiden Nadeln des Kurztriebes von einer aus schuppenförmigen Niederblättern gebildeten Scheide umschlossen. Später wird die Scheide von den wachsenden Nadeln durchbrochen. Zur Messung gelangten Nadeln von 7, 11, 14, 20, 27, 40, 45, 50, 55, 70 mm Länge. Auch hier bot sich Gelegenheit zwei verschiedene Sz_n—Methoden mit einander und mit Si_n zu vergleichen. Nach Tabelle 2 lässt sich Sz_n mit der Streifenmethode bestimmen, solange die Nadeln noch jung sind, also entweder noch ganz in der Scheide stecken (Länge 7 mm) oder nur wenig mit den Spitzen über dieselbe hervorragen (Länge 11,14,20 mm). In älteren Nadeln blieb der in der Scheide steckende Basalteil in allen untersuchten Altersstadien mit der Streifenmethode messbar, während die Spitzenpartie von einer Nadellänge von 27 mm an nur noch mit der Hebelmethode auf ihre Durchschnittssaugkraft (Sz_n) untersucht werden konnte. Zum Verständnis der Tabelle 2 sei noch folgendes erwähnt. Am 12. V. bedeutet 7 die Nadellänge in mm, 12,8 die an der Basis mit der Streifenmethode erhaltene Durchschnittssaugkraft in Atm; der in Klammern beigefügte Wert (5,4) stellt das Sättigungsdefizit der Luft beim Abschneiden der Nadel dar. Mit der Hebelmethode wurden wie üblich dicke Nadelquerschnitte gemessen. Si_n ergibt sich aus dem Pressaft mit Hilfe der Kapillarenmethode. Über die Beschreibung der verschiedenen Messmethoden vergleiche man URSPRUNG (1937). Die Regenmenge am Messtag und 3 Vortagen ist den Angaben der meteorologischen Station entnommen.

Dass mit der *Streifenmethode nur die junge Nadel bzw. der in der Scheide steckende Teil messbar* war, erklärt sich aus dem anatomischen Bau. Die Streifenmethode ist anwendbar solange die Dicke der Epidermisaussenwand 15-20 μ nicht überschreitet und solange die Zellen des Assimilationsparenchyms in der Längsrichtung der Nadel sich berühren. Ist die Epidermisaussenwand zu dick und damit zu starr geworden, so stellt sie ein mechanisches Hindernis

dar, das die Längenänderung der Nadel in verschiedenen Rohrzukkerkonzentrationen unmöglich macht. Ferner kann die Dimensionsänderung des Assimilationsparenchyms nur solange eine Längenänderung der Nadel anstreben, als die Zellen dieses Gewebes in der Längsrichtung der Nadel sich berühren, die Zellplatten also noch nicht durch die bekannten grossen Lufträume von einander getrennt sind.

An der *jungen Nadel und an der Basis aller Nadeln konnte die Saugkraft mit der Streifen- und der Hebelmethode gemessen* werden, sodass die *Resultate sich vergleichen* lassen (Tab. 2). Bei diesem Vergleich bleibt zu berücksichtigen, dass die beiden Methoden die Nadel in zwei zu einander senkrechten Richtungen untersuchen, sodass Abweichungen a priori zu erwarten sind. Da ferner verschiedene Nadeln verglichen werden mussten, waren auch die individuellen Schwankungen in Rechnung zu ziehen. Und da die Messungen nicht genau gleichzeitig erfolgen konnten gesellte sich der Einfluss der variierenden meteorologischen Faktoren hinzu. Bei Berücksichtigung dieser Umstände ist die Übereinstimmung der beiden Resultate durchaus befriedigend.

Tabelle 2 erlaubt auch den *Vergleich der Saugkraft der in die Scheide eingeschlossenen Basis mit der herausragenden Spitze.* Bis zu einer Nadellänge von 27 mm liegen die Sz_n-Spitzen-Werte etwa um $\frac{1}{3}$ bis um die Hälfte über den entsprechenden Basis-Werten. Dies erscheint verständlich, da ja die Basis von einer schützenden Scheide umhüllt ist, die Spitze aber frei liegt.

Ganz anders gestaltet sich aber das Verhältnis Basis-Spitze bei längeren, also älteren Nadeln, die nur noch mit der Hebelmethode gemessen werden konnten. Von etwa 40 mm an ist die Saugkraft in der Spitze etwa dreimal höher als in der Basis.

Vergleichen wir ferner den mit der Kapillarenmethode aus dem Pressaft erhaltenen Durchschnittswert der Saugkraft des Zellinhaltes mit dem Durchschnitt aus der Saugkraft der Zelle, so finden wir in der *Nadelbasis allgemein* $Si_n > Sz_n$, *wie es nach der Saugkraftgleichung zu erwarten war. In der Nadelspitze dagegen ist von einer Nadellänge von 40 mm an umgekehrt* $Sz_n > Si_n$, und zwar überwiegt Sz_n um das zwei- bis dreifache.

Wir haben also von 40 mm Nadellänge an ein plötzliches und auffallendes Überwiegen des Sz_n-Spitzen-Durchschnittes über den

Sz_n-Basis-Durchschnitt und über den Si_n-Durchschnitt. Wie erklärt sich nun dieses plötzliche starke Ansteigen von Sz_n ?

Nach der Saugkraftgleichung ist einmal an eine entsprechende Erhöhung von Si_n zu denken; dieser Fall trifft aber, wie Tab. 2 zeigt, nicht zu, denn Si_n liegt in jungen und älteren Nadeln ungefähr gleich hoch. Nach der Saugkraftgleichung kann Sz_n ferner ansteigen durch ein entsprechendes Fallen von W_n. In unseren Beispielen müsste W_n bedeutende negative Werte erhalten. Kohäsionsspannungen sind aber in diesen Nadeln ganz unwahrscheinlich; sie erreichen sogar in Kälteperioden und beim Welken soweit bekannt nur geringe Werte.

Eine weitere Erklärungsmöglichkeit ist die folgende. Da der Nadelquerschnitt Zellen verschiedener Saugkraft enthält (vgl. Malin), kann die Durchschnittssaugkraft auch dadurch sich ändern, dass die Hebelmethode in jungen Nadeln Gewebe mit hoher und tiefer Saugkraft erfasst, in älteren Nadeln aber nur noch die Gewebe mit hoher Saugkraft. Dies trifft nun tatsächlich zu. In der jungen Nadel sind fast alle Gewebe lebend, so dass sie mit unserer osmotischen Hebelmethode reagieren und das erhaltene Resultat einen Sz_n-Durchschnittswert aus allen Geweben darstellt. In der älteren Nadel dagegen, von 40 mm Länge aufwärts, ist das meiste Transfusionsgewebe abgestorben und reagiert mit osmotischen Methoden nicht mehr; ebenso ist der ganze Zentralzylinder beinahe starr. Mit der Hebelmethode erfassen wir daher nur noch das Assimilationsparenchym, das bekanntlich die weitaus höchste Saugkraft aller Nadelgewebe besitzt. Der zur Si_n-Messung benützte Pressaft dagegen erfasst in jungen und alten Nadeln alle Gewebe, gleichgültig ob sie lebend oder tot sind; in älteren Nadeln muss daher vor allem das als Wasserreservoir dienende, abgestorbene Transfusionsgewebe Si_n stark herabdrücken.

Aufschluss über die Ursache des starken Ansteigens des Sz_n-Durchschnittes gab auch eine *vergleichende Hebelmessung des ganzen Nadelquerschnittes und der Nadelkante* in der Spitzenzone. Querschnitt und Kante führten zu demselben Wert von 35,2 Atm. Da nun die Nadelkante von reagierenden Geweben nur das Assimilationsparenchym enthält, besagt unser Resultat, dass *Assimilationsparenchym + Zentralzylinder denselben Sz_n-Wert ergeben, wie das Assimilationsgewebe allein.* Das Ergebnis ist somit dasselbe wie

vorhin. Der Grund warum der Zentralzylinder in der Nadelbasis deutlich reagiert in der Nadelspitze aber zu schwach oder gar nicht ist darin zu suchen, dass mit zunehmendem Alter die Zahl der lebenden Zellen immer mehr zurückgeht. Zuletzt sind die toten Zellen so zahlreich und ihr Widerstand ist so gross, dass die von den lebenden Zellen in den verschiedenen Rohrzuckerkonzentrationen angestrebten Volumänderungen nicht mehr stattfinden können.

Da die *Saugkraft der Zelle*, wie längst bekannt ist, tägliche und jährliche *Schwankungen* ausführt, musste bei vergleichenden Untersuchungen auch auf diesen Punkt gebührend Rücksicht genommen werden. Die Abhängigkeit des mit der Hebelmethode gemessenen Sz_n-Durchschnittes von der Saugkraft der Luft ist aus Tab. 3 ersichtlich, in welcher die Saugkraft der Luft aus der absoluten Temperatur T und der relativen Luftfeuchtigkeit rF nach der Gleichung berechnet wurde:

$$\text{Saugkraft der Luft} = \frac{82{,}04}{18} \cdot T \cdot ln \frac{100}{rF}$$

Tab. 3. Sz_n-Schwankungen der Nadel von Pinus silvestris am 7. VII. 1930.

Zeit	Sz_n in Atm		T	rF	Saugkraft der Luft in Atm
	diesjährige Nadel	letztjährige Nadel			
5.30	24	26	290	100	0
10.00	29	48	294	82	265
14.30	34	51	296	60	688
17.00	34	49	296	67	544
4.30	26	37	287	100	0

Da es sich um einen schönen Tag handelt, können also die Tagesschwankungen der Durchschnittssaugkraft schon bei fehlendem Regen bedeutende Höhe erreichen; sie sind bei letztjährigen Nadeln wesentlich stärker als bei diesjährigen. Eine Beziehung zur Saugkraft der Luft ist wohl zu erkennen, wenn auch die Kurven keinen parallelen Verlauf zeigen. Wahrscheinlich ist die Hauptursache

dieser Tagesschwankungen in Variationen der Wasserbilanz zu suchen. In dieser Auffassung wird man bestärkt durch den Einfluss der Bodenfeuchtigkeit und scharfer Kälte. Gleichzeitige Messungen der Bodensaugkraft liegen leider nicht vor. Zur Erläuterung führen wir einige Zahlenwerte an. Eine dreijährige Nadel zeigte im April 1939 ein Sz_n-Maximum von 73 Atm nach einer einwöchigen Trokkenperiode. Im Januar 1940 stieg Sz_n wieder auf 71 Atm an im Verlaufe einer Kälteperiode, in der die Lufttemperatur auf — 15 bis — 19° C sank und der Boden fest gefroren war. Bald darauf setzte Tauwetter mit Regen ein, wodurch die Saugkraft rasch auf 43 Atm abfiel (z. T. in Tab. 4).

Wir hatten vorhin schon gehört, dass die Nadelkanten dieselbe Saugkraft zeigten wie ganze Nadelquerschnitte. Da es sich dabei aber nur um einen einmaligen Vergleich handelte, wurden diese Untersuchungen weitergeführt, um die Einstellung der verschiedenen Nadelgewebe kennen zu lernen. Wir führten die Messung an einer Freilandkiefer aus, welche leichter zu untersuchen war, als die uns zur Verfügung stehenden Topfpflanzen; dafür waren wir genötigt, die durch die meteorologischen Faktoren bedingten Schwankungen in Rechnung zu ziehen. Es wurden verglichen: ganze Querschnitte, Querschnitte ohne Kanten, Nadelkanten, Nadelwölbung, Gefässparenchym, lebendes Transfusionsgewebe, Endodermis, Assimilationsparenchym. Aus der tabellarischen Zusammenstellung, die wir hier nicht wiedergeben, lässt sich der Schluss ziehen, dass wir bei der Messung ganzer Querschnitte, der Querschnitte ohne Kanten, der Kanten und der Wölbung tatsächlich die gleichen Gewebe erfassen. Und wenn wir noch die mit der Zellmethode untersuchten Gewebe vergleichen, so sehen wir wiederum, dass offenbar die *Hebelmethode an ganzen Querschnitten nur das Assimilationsparenchym erfasst.*

Wesentlich anders verhält sich die *Saugkraft des Inhaltes*, die aus dem Pressaft abgetöteter Nadeln mit der Kapillarenmethode bestimmt wurde. Die Sz_n-Durchschnitte waren für ganze Nadeln und Kanten gleich gross. Die Si_n-Durchschnitte fanden wir in den Kanten etwa doppelt so hoch als in ganzen Nadeln. Die Erklärung liegt darin, dass Si_n sich eben stets auf alle Pressaft liefernden Gewebe erstreckt. In den Kanten handelt es sich im wesentlichen um das Assimilationsparenchym, dessen hohe Sz_n-Werte durch die

hohe Saugkraft des Inhaltes bedingt sind. In den ganzen Nadeln gesellt sich der Zentralzylinder dazu, der nur relativ geringe Si_n-Werte besitzt und dadurch das gesamte Si_n-Mittel auf etwa die Hälfte herabdrückt.

Einer besonderen Besprechung bedarf die *Saugkraft-Sz_n-Messung der Pinusnadel mit einem Dampfdruckverfahren.* Als solches benützten wir die *Kapillarenmethode.* Diese Methode hatten wir 1926 ausgearbeitet (Ursprung und Blum 1930, S. 254) um die Saugkraft von Lösungen und Böden zu messen. Später verwendete Chien-Ren Chu (1936) das gleiche Verfahren zur Messung der Saugkraft von Blättern, unter anderm auch von Koniferennadeln. Ob eine solche Erweiterung des Anwendungsgebietes erlaubt ist, soll im folgenden speziell für die Pinusnadel untersucht werden.

Die Dampfdruckverfahren setzen voraus, dass Lösungen mit gleichem Dampfdruck isotonisch sind; hierüber vergleiche man die Ausführungen von Debye in Ursprung, 1937 (S. 1248 und 1338). Vorausgesetzt ist ferner, dass die Bodenlösung bzw. das Versuchsobjekt und die Messkapillaren dieselbe Temperatur besitzen; denn Temperaturdifferenzen können schwere Fehler bedingen (Ursprung, 1937, S. 1532). Eine weitere Fehlerquelle besteht im Verdunstungsverlust der Messkapillaren während der Befestigung am Deckel und während der Einstellung des Dampfraumes im Exsikkator auf den Gleichgewichtszustand. Einige Beispiele mögen zur Erläuterung des zuletzt erwähnten Punktes dienen. Der hermetisch verschlossene Exsikkator enthalte eine die Bodenhöhlung ausfüllende Lösung von 1,0 Mol Rohrzucker mit der Saugkraft 35,2 Atm. Am Deckel seien Messkapillaren befestigt, deren Rohrzuckerlösungen die Saugkräfte 30,4; 32,7; 35,2; 37,8; 44,4 Atm besitzen, sowie eine Vergleichskapillare mit der Bodenlösung. Fehlen Störungen, so bleibt die Meniskendistanz in der Vergleichskapillare konstant und ebenso in der Messkapillare, die 1 Mol Rohrzucker führt. In den Messkapillaren mit verdünnteren Lösungen nimmt die Meniskendistanz ab, in den Kapillaren mit konzentrierteren Lösungen nimmt sie zu. Lassen wir den Exsikkator leer, enthält er also Laboratoriumsluft z. B. von der Temperatur 20° und der relativen Feuchtigkeit 80%, so beträgt die Saugkraft der Exiskkatorhöhlung 298 Atm (Ursprung, 1937, S. 1516). Es geben also sämtliche Messkapillaren Wasser ab und alle Meniskendistanzen verkürzen sich. In

einem neuen Versuch bringen wir auf den Boden des leeren Exsikkators 1 mm^3 Wasser von 20° C. Da unser Exsikkator ein Innenvolumen von 4300 mm^3 besitzt und da zur Sättigung von 1 m^3 Luft bei 20° 17,3 g Wasser nötig sind, braucht es zur Sättigung der Exsikkatorhöhlung 0,074 mm^3 Wasser. Da zudem die Luft schon anfänglich 80% Feuchtigkeit besitzt, ist 1 mm^3 mehr als ausreichend, um den Hohlraum mit Wasserdampf zu sättigen. Setzen wir den Deckel mit den Messkapillaren erst auf, wenn der Raum gesättigt ist, so bleibt die Meniskendistanz der H_2O führenden Vergleichskapillare konstant und alle Kapillaren mit positiver Saugkraft nehmen Wasser auf. Setzen wir aber den Deckel mit den Kapillaren sofort auf, selbst nach Einbringen von 100 mm^3 Wasser, so hat die Luft in der Umgebung der Kapillaren zunächst noch eine sehr hohe Saugkraft, sodass die Vergleichs- und sämtliche Messkapillaren Wasser verlieren. Mit der Zeit allerdings erhält die Höhlung die Saugkraft 0 und alle Messkapillaren nehmen nun Wasser auf, nur für die Vergleichskapillare liegt dazu kein Anlass vor. Diese Betrachtung zeigt, dass wir die Meniskenbewegung längere Zeit verfolgen müssen, und dass wir den Deckel mit den Messkapillaren erst aufsetzen sollen, wenn im Dampfraum Gleichgewicht anzunehmen ist. Einen wesentlichen Vorteil unserer Methode stellt die Vergleichskapillare dar; sie erlaubt nicht nur die Kontrolle von Störungen, sondern gleichzeitig auch deren weitgehende Unschädlichmachung. Liegt keine Lösung zur Saugkraftmessung vor, sondern eine Bodenprobe oder Pinusnadeln, so wird die Vergleichskapillare in einem Kontrollexsikkator untergebracht.

Da die Kapillarenmethode für nicht flüchtige Substanzen bestimmt ist, unsere Pinusnadeln aber auch flüchtige Stoffe enthalten, musste untersucht werden, ob diese Stoffe die Anwendbarkeit der Methode beeinträchtigen. Versuche, auf die hier nicht eingegangen werden kann, zeigten, dass bei der Messung der Saugkraft unserer Nadeln oder ihres Pressaftes Fehler durch die Beimengung von ätherischem Oel aus den Harzkanälen nicht zu befürchten sind.

Wollen wir nun mit unserer Dampfdruckmethode nicht Lösungen sondern Blätter messen, also Objekte von bestimmtem Bau, mit mehreren Geweben von verschiedener Saugkraft und mit Diffusionswiderständen, so sind die dadurch bedingten Komplikationen in gebührender Weise zu berücksichtigen. Das eine Extrem

bilden submerse Blätter, ohne Spaltöffnungen, mit für Wasser leicht permeabler Epidermisaussenwand. Denken wir uns von einem solchen Blatt bei verschlossener Trennungsstelle das adhärierende Wasser ohne Störung der Zellsaugkraft restlos entfernt, so ist mit der Kapillarenmethode ein Durchschnittswert für die Saugkraft der Epidermisaussenwand zu erwarten, der etwas über Null liegt. Die Saugkraft des Mesophylls bleibt dabei unbekannt. Tatsächlich hat GAMMA 1932 (S. 513) mit der für solche Versuche nicht sehr geeigneten Streifenmethode Epidermiswerte erhalten, die nur relativ wenig über der Saugkraft des umgebenden Wassers lagen.

Das andere Extrem, das für uns grösseres Interesse besitzt, bilden wundfreie Blätter, mit geschlossenen Spaltöffnungen, dicker Epidermisaussenwand und leistungsfähiger Kutikula. Denken wir uns die Transpiration ganz unterdrückt, so können wir z. B. die Pinus-Nadel vergleichen mit einem zugeschmolzenen, aussen trockenen Glasröhrchen, das eine osmotisch wirksame Lösung enthält. Füllen wir den Exsikkator mit diesen Glasröhrchen an, so lesen wir an den Messkapillaren die Saugkraft der Laboratoriumsluft ab.

Unsere Versuche wurden ausgeführt mit Nadeln von Pinus Pinaster aus dem Gewächshaus; die Störungen durch die Inkonstanz der Aussenbedingungen waren hier bedeutend reduziert. Am 11.XII. 1939 füllten wir die Exsikkatoren vollständig an mit 2½ cm langen Nadelstücken, die an den Schnittflächen sorgfältig mit Plastilin verschlossen waren. Die Exsikkatoren befanden sich wie gewohnt in mit Watte ausgekleideten Schachteln im Zimmer mit konstanter Temperatur. Es ergab sich ein Durchschnittswert für $Sz_n = 71$ Atm. Am 29. XII. 1939 und am 4.I.1940 führte die gleiche Versuchsanordnung zu $Sz_n \ll 11$ Atm. Auch am 16. III. 1940 erhielten wir $Sz_n \ll 11$ Atm; als aber die Nadeln vor dem Einlegen in den Exsikkator sorgfältig abgetrocknet wurden, sprang die Saugkraft plötzlich in die Höhe. Der Wert wurde nicht genauer bestimmt, lag aber sicher weit über 35 Atm.

Die Erklärung dieser scheinbar so widersprechenden Resultate dürfte darin liegen, dass am 29. XII, 4. I. und 16. III. die Nadeln kalt eingebracht wurden und mit einem Wasserfilm bedeckt in den Exsikkator gelangten. Der Nachweis des Wasserfilmes war leicht möglich durch sofortige Verfärbung von Kobaltpapier.

Die mit dieser Methode gemessenen Sz_n-Werte stellen die Saugkraft des Dampfes dar, der im Gleichgewichtszustand an den Enden der Messkapillaren sich findet. Dieser Dampf stammt bei den Sz_n-Werten $\ll$ 11 Atm, die also in der Nähe von Null liegen, jedenfalls in der Hauptsache von dem oberflächlichen Wasserfilm, hat also mit der Saugkraft der lebenden Nadelzellen nichts zu tun. Sind die Nadeloberflächen trocken und die Stomata geschlossen, so wird ein Wert gefunden, der je nach der Stärke der kutikulären Transpiration und der Versuchsdauer, bald der Saugkraft der Kutikula, bald der Luftsaugkraft näher liegt. Die kutikuläre Transpiration von Pinus silvestris wird von GÄUMANN und JAAG (1936) als stark schwankend bezeichnet. Sind die Stomata mehr oder weniger geöffnet, so gesellt sich zur kutikulären noch die stomatäre Transpiration. Letztere liefert einen Dampf, der eine Durchschnitts-Saugkraft der Zellen besitzt, welche die Lufträume des Assimilationsparenchyms begrenzen. Legen wir an einem schönen Tag unsere Nadeln in den Exsikkator, so werden die Stomata zunächst noch geöffent sein, in der Dunkelheit aber sich schliessen. Der oben gefundene Sz_n-Wert von 71 Atm ist daher wohl verständlich. Besonders hohe Saugkräfte haben wir bei Spaltenschluss und incipient drying zu erwarten. Enorme Quellungskräfte sind seit REINKE (1879) bekannt (vgl. auch MICHAELIS 1934, S. 227). Auch die Entstehung der hohen von CHU angegebenen Blattsaugkräfte — bei Pinus bis 196 Atm — kann nun nicht mehr Wunder nehmen. Allerdings handelt es sich dabei nicht um die Saugkraft des lebenden Mesophylls, das für uns vor allem von physiologischem Interesse ist.

Instruktiv ist ferner der folgende Vergleich, der sich ebenfalls auf Pinus Pinaster bezieht. Mit der Kapillarenmethode wurde gefunden:

An 2,5 cm langen Nadelstücken mit *verschlossenen* Wundflächen am 11. XII. 1939 . . . . . Sz_n = 71 Atm

An demselben Objekt mit Einschnitten (11. XII. 1939) . . . . . Sz_n = 35 Atm

An ¾ cm langen Nadelstücken mit *offenen* Wundflächen am 6. XII. 1939 . . . . . Sz_n = 16 Atm

Die 71 Atm beziehen sich auf eine Ablesung, die nach dreitägigem Verweilen der Nadeln im Exsikkator erfolgte. Es ist also anzunehmen, dass Gleichgewicht eingetreten war und dass es sich

um einen Durchschnittswert aus der Saugkraft der Kutikula und der Zellen handelt, welche die substomatären Lufträume begrenzen. Das starke Sinken der Saugkraft beim Anbringen von Einschnitten zeigt, dass im Nadelinnern Gewebe mit tiefem Sz_n bzw. Si_n vorhanden sind. Bleiben endlich die Wundflächen der Nadelstücke offen, so fällt die Saugkraft auf 16 Atm. Ähnlich wie bei Pinus silvestris so sind offenbar auch bei Pinus Pinaster im Zentralzylinder Zellen mit geringer Saugkraft vorhanden; man denke vor allem an das tote Transfusionsgewebe. Eine Bestätigung liefern die Si_n Messungen; der Pressaft aus ganzen Nadeln führte am 4. XII. 1939 zu 20 Atm und der Nadelbrei am 12. XII. 1939 zu 19 Atm.

Zusammenfassend kommen wir zum Schlusse, dass man mit der *Kapillarenmethode, also einem Dampfdruckverfahren, bei unseren Pinusnadeln sehr verschiedene Werte erhalten kann.* Es werden eben Zellen mit verschiedener Saugkraft erfasst, je nachdem man untersucht: unverletzte Nadeln mit geschlossenen oder geöffneten Stomata, kurze Nadelstücke mit freien Wundflächen oder Nadelkanten. Andere Komplikationen bedingt ein partieller Harzüberzug der Querschnitte oder ein die Nadeloberfläche bedeckender Wasserfilm.

Weitere Aufklärung über die physiologische Bedeutung der verschiedenen Messmethoden bringt eine *Gesamtübersicht der Resultate.* Bei der Beschränktheit des zur Verfügung stehenden Raumes begnügen wir uns mit wenigen Vergleichen. In Tab. 4 bedeutet Sz_n-Hebel-Querschnitt und Sz_n-Hebel-Kante, dass Nadelquerschnitte bzw. Kanten mit der Hebelmethode gemessen wurden. Entsprechendes gilt für die Kapillarenmethode. Von den Untersuchungen mit der Zellmethode erwähnen wir das Assimilationsparenchym, das lebende Transfusionsgewebe und das Gefässparenchym. Si_n ist am Pressaft aus ganzen Querschnitten und Kanten mit der Kapillarenmethode bestimmt worden. Si_g bezieht sich auf die angegebenen Gewebe, am 22. III. 1943 auf das Assimilationsparenchym. Schon aus den ersten Messungen 1929-1930 ist ersichtlich (Tab. 4), dass die Durchschnittssaugkraft ganzer Querschnitte und die Saugkraft des Assimilationsparenchyms in derselben Grössenordnung liegen, und dass die Saugkraft bei Grenzplasmolyse die normale Saugkraft der betreffenden Zellen bedeutend übersteigt.

Tab. 4. Vergleich der Sz_n-, Si_n- und Si_g-Werte

Datum	Sz_n Hebel		Sz_n Kapill.		Sz_n Zellmeth.			Si_n Kapill.		Si_g	Regenmenge	Lufttemp.
	Querschn.	Kante	Querschn.	Kante	Assimil.	Transfusion.	Gef. par.	Querschn.	Kante			
12. XI. 1929	55											
13. XI. 1929	48											
9. II 1930	...	...	...	...	...	...	14	...	...	40		
20. II 1930	...	...	...	...	...	22	...	...	...	37		
26. II. 1930	...	...	...	...	59							
30. III 1939	...	...	...	...	...	...	...	22	44		0	
31. III. 1939	55											
19. I. 1940	71	...	...	...	...	...	...	...	...	...	5	—19
29. I. 1940	43	...	...	...	...	...	...	...	...	...	25	Tauwetter
4. VI. 1940		...	...	55	...	...	...	...	...	...	0	
8. VI. 1940	55	...	...	...	...	...	...	...	...	...	0	
26. V. 1943	11	...	...	...	...	...	...	15				
21. VI. 1943	10	...	...	...	...	...	...	15				
16. VII. 1943	35	35	...	...	...	...	...	19				
20. VIII. 1943	49	...	...	...	...	...	...	18				
19. III. 1943	48	49	...	...	...	...	...	...	...	...	0	
22. III. 1943	...	...	...	...	...	...	...	...	...	63-71	4	
24. III. 1943	...	...	...	...	...	...	...	...	51	...	4	
25. III. 1943	...	...	...	...	...	...	...	21	...	...	1	

In den Jahren 1939-1940 finden wir am 4. und 8. VI (Tab. 4) Übereinstimmung zwischen dem Sz_n-Wert ganzer Querschnitte (55 Atm) und der Nadelkanten. Dies ist umso bemerkenswerter als die eine Messung mit der Hebel-, die andere mit der Kapillarenmethode ausgeführt wurde. Das Zusammenfallen beider Werte erklärt sich dadurch, dass in beiden Fällen dasselbe Nadelgewebe — das Assimilationsparenchym — erfasst wird. Die hohe Bedeutung der Aussenfaktoren für die Saugkraft illustriert das starke Absinken von 71 Atm am 19. I. auf 43 Atm am 29. I. Es hängt damit zusammen, dass nach scharfem Frost, der zu starker Unterbilanz führte, Tauwetter mit Regen folgte. Der Pressaft aus der

Nadelkante (30. III. 1939) gibt einen doppelt so grossen Si_n-Wert als der Pressaft aus dem ganzen Querschnitt; im ersten Fall wird eben in der Hauptsache nur das Assimilationsparenchym erfasst, im zweiten Falle gesellt sich der Zentralzylinder dazu mit dem als Wasserreservoir dienenden toten Transfusionsgewebe und den Gefässbündeln. Dasselbe Resultat finden wir am 24. und 25. III. 1943. Der 30. und 31. III. 1939 belehren uns, dass bei älteren Nadeln die Diskrepanz zwischen Si_n und Sz_n ganzer Querschnitte stark ist (22 bzw. 55 Atm), dass aber der Unterschied bedeutend reduziert wird, wenn wir den Kantenpressaft mit Sz_n der ganzen Nadel vergleichen. Und die Messungen vom März 1943 zeigen, dass Si_n- Kante sogar Sz_n-Querschnitt übertreffen kann, wie es die Saugkraftgleichung wahrscheinlich macht. Warum Si_n-Kante öfters kleiner als Sz_n-Querschnitt gefunden wird, kann verschiedene Ursachen haben; vermutlich hing den Kanten noch etwas Transfusionsgewebe an, was Si_n herabdrückte, es ist aber auch eine Mitwirkung der Kohäsionsspannung denkbar.

Im Mai und Juni 1943 wurden — im Gegensatz zu den bisher untersuchten älteren Nadeln — junge Entwicklungsstadien gemessen, in denen der Zentralzylinder noch fast vollständig lebend war. Jetzt gab der Hebel Sz_n-Durchschnittswerte aus Assimilationsparenchym + Zentralzylinder, die sehr tief waren und deutlich unter den Si_n- Durchschnitten lagen. Im Juli und August aber, als die Nadeln sich weiter entwickelt hatten und im Zentralzylinder so viele Zellen abgestorben waren, dass er mit osmotischen Methoden nicht mehr reagierte, mass der Hebel nur noch das Assimilationsparenchym und lieferte daher Sz_n- Werte, welche Si_n um das Doppelte und mehr übertrafen. Ein am 16. VII. ausgeführter, genau gleichzeitiger Vergleich Querschnitt-Kante führte mit der Hebelmethode zu denselben Werten; es ist das ein weiterer Hinweis, dass in diesem Alter nur noch das Assimilationsparenchym osmotisch reagiert.

Dasselbe Resultat ergab sich am 19. III. 1943. Die Si_g -Werte von 63-71 Atm am 22. III. beziehen sich auf das Assimilationsparenchym; sie übertreffen Si_n-Kante (51 Atm) und Sz_n (48 und 49 Atm), was zu erwarten war, wenn die Saugkraft auf osmotischem Wege zustande kommt. Wir haben in allen Kolonnen der Tab. 4 mindestens 1 Zahlenwert angeführt, mit Ausnahme der Sz_n-Daten

an ganzen Querschnitten mit der Kapillarenmethode. Es sind das die von CHU erhaltenen Grössen, denen wir, wie früher gezeigt wurde, erst dann eine Bedeutung zusprechen können, wenn nachgewiesen wurde, welche Gewebe sie in jedem Einzelfalle erfassen. Wir haben gesehen, dass diese Methode bei der Pinusnadel, je nach der Präparation zu den allerverschiedensten Saugkräften führt und daher ohne genauere Analyse keinen *physiologischen* Wert beanspruchen kann.

Veranlassung zu den vordiegenden Untersuchungen gab die Diskrepanz zwischen der hohen Saugkraft der Zelle (Sz_n-Hebelmethode) und der tiefen Saugkraft des Inhaltes (Si_n-Dampfdruck- oder kryoskopische Methode) bei 1-2 jährigen Nadeln von Pinus silvestris. Die Ursache dieser Disharmonie liegt darin, dass verschiedene Methoden verschiedene Gewebe erfassen und daher keine vergleichbaren Werte liefern. Der aus der Saugkraftgleichung ersichtliche Zusammenhang der verschiedenen osmotischen Zustandsgrössen bleibt gewahrt, wenn man alle Grössen an derselben Zelle misst oder wenn wenigstens dieselben Gewebe in gleicher Stärke zur Auswirkung kommen. In solchen Fällen wurde

$$Sz_n < Si_n < Si_g$$

gefunden, d. h. die Saugkraft der Zelle ist kleiner als die Saugkraft des Inhaltes und diese ist wiederum kleiner als die Saugkraft bei Grenzplasmolyse.

Diese Untersuchungen geben uns auch Gelegenheit die alte Frage nach der physiologischen Bedeutung der verschiedenen osmotischen Zustandsgrössen zu streifen. Dabei sehen wir von allen technischen Fehlerquellen ab und beschränken uns, wo nichts anderes bemerkt ist, auf 1-2 jährige Pinusnadeln. Die Hebelmethode liefert uns einen Sz_n-Durchschnittswert des Assimilationsparenchyms, also eine Grösse, die bei der Wasserversorgung der Nadel sicher eine wichtige Rolle spielt. Dieselbe Methode gibt dagegen bei jungen, bis 27 mm langen Nadeln einen Durchschnittswert aus *allen* Geweben, dem jedenfalls für die Wasserversorgung keine Bedeutung zukommt, wenn wir vom Einfluss der edaphischen und klimatischen Faktoren auf Sz_n absehen. Am wertvollsten sind die mit der Zellmethode mühsam erhaltenen Saugkräfte einzelner Zellen. Sie erlauben uns den aus dem anatomischen Bau vermute-

ten Weg des Wassers physiologisch zu begründen und die Harmonie zwischen Bau und Funktion besser zu erkennen.

Die aus dem Pressaft ganzer, älterer Nadeln ermittelten Si_n-Durchschnittswerte beziehen sich auf lebende und tote Zellen und sind physiologisch bedeutungslos. Würden sie für eine Einzelzelle gelten, so liesse sich mit Hilfe der Saugkraftgleichung die Entstehung der Sz_n- Werte analysieren und eine eventuelle Beteiligung der Kohäsionsspannung diskutieren. Würde ferner die osmotische Substanz einer Zelle konstant bleiben, was ja nicht zutrifft, so gäbe die Si_n-Aenderung ein Mass für die Schwankung der Wasserbilanz.

Die Saugkraft der Zelle bei Grenzplasmolyse $Si_g = Sz_g$ wurde schon als Mass für die maximal mögliche Saugkraft der Zelle (Sz_n) betrachtet. Diese Auffassung bedarf aber stark der Korrektur; denn einerseits kennt man Zellen, die absterben, bevor Sz_n den Si_g-Wert erreicht hat, und anderseits kann Sz_n den anfänglichen Si_g-Wert jedenfalls theoretisch übersteigen, sowohl wegen Schrumpfelung der Wand, als auch wegen der Neubildung osmotisch wirksamer Stoffe.

Zitierte Literatur.

CHU, CHIEN-REN, *Der Einfluss des Wassergehaltes der Blätter der Waldbäume auf ihre Lebensfähigheit, ihre Saugkräfte und ihren Turgor.* Flora 1936, **130,** 384.

GÄUMANN, E. und JAAG, O., *Untersuchungen über die pflanzliche Transpiration.* Ber. Schweiz. Bot. Ges. 1936, **45,** 411.

GAMMA, H., *Zur Kenntnis der Saugkraft und des Grenzplasmolysewertes der Submersen.* Protopl. 1932, **16,** 490.

MALIN, B., *Zur Kenntnis der Saugkraft der Koniferennadeln.* Protopl. 1931, **14,** 360.

MICHAELIS, P., *Ökologische Studien an der alpinen Baumgrenze. IV. Zur Kenntnis des winterlichen Wasserhaushaltes.* Jahrb. f. wiss. Bot. 1934, **80,** 169.

REINKE, J., *Unters. über die Quellung einiger vegetabilischer Substanzen Bot.* Abhandl. von Hanstein. 1879, **4,** 55.

URSPRUNG, A., *Die Messung der osmotischen Zustandsgrössen pflanzlicher Zellen und Gewerbe.* Handb. d. biolog. Arbeistmeth. 1937. Abt. XI, Teil 4, 1109.

URSPRUNG, und BLUM G., *Zwei neue Saugkraftmessmethoden.* Jahrb. f. wiss. Bot. 1930, **72,** 254.

WALTER, H., *Die osmotischen Werte und die Kälteschäden unserer wintergrünen Pflanzen während der Winterperiode 1929.* Ber. Deutsch. Bot. Ges. 1929, **47,** 338.