©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Ionenwirkungen auf die kutikuläre Wasseraufnahme von Koniferen

Von

Von Rudolf Eisenzopf

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Graz)

Eingelangt am 22. Februar 1952

In neuerer Zeit hat sich immer mehr erwiesen, daß die Kutikulartranspiration nicht einfach der Verdunstung eines leblosen Körpers gleichgesetzt werden kann. Die Widerstände, die die Kutikula dem Durchtritt des Wasserdampfes entgegensetzt, hängen vielmehr außer von der Dicke auch von ihrer submikroskopischen Struktur und dem Chemismus ab (Rudolph 1925, Seybold 1929, Kamp 1930); außerdem können sie von der Pflanze selbst (Gäumann-Jaag 1936, Pisek-Berger 1938, Gäumann 1942) oder auf experimentellem Wege durch H-Ionen, bzw. Kat- und Anionen (O. Härtel 1947, 1948, 1950, 1951) beeinflußt werden. Bisher wurde als Maßstab für die Permeabilität der Kutikula fast ausschließlich die Kutikulartranspiration herangezogen, doch konnte O. Härtel (1951) an Hand kolorimetrischer Messungen der Farbstoffaufnahme intakter Blätter die Veränderlichkeit der Durchlässigkeit bestätigen. Es drängt sich nun die Frage nach den Permeabilitätswiderständen der Kutikula in umgekehrter Richtung auf; ist die Kutikula von außen nach innen gleich permeabel wie in umgekehrter Richtung oder nicht, und läßt sich dabei eine ähnliche Veränderlichkeit nachweisen, wie sie für die Kutikulartranspiration aufgezeigt werden konnte?

Dieses Problem ist eng verknüpft mit der Frage der oberirdischen Wasseraufnahme überhaupt. Die Möglichkeit muß heute wohl allgemein bejaht werden (Wetzel 1924, Krause 1935), wobei im einzelnen Falle zu entscheiden bleibt, ob die dabei zugeführten Wassermengen für den Wasserhaushalt der betreffenden Pflanze ökologisch von nachhaltigerer Bedeutung sind oder nicht. Zur Untersuchung der Frage, ob sich die kutikuläre Wasseraufnahme ähnlich der Kutikulartranspiration verhält, ist es allerdings notwendig, mit Pflanzen zu experimentieren, die erstens eine genügend große Wasseraufnahmefähigkeit ihrer oberirdischen Organe aufweisen und zweitens die nötige Robustheit besitzen, während der immerhin nicht vermeidbaren längeren Versuchsdauer keine wesentlichen Änderungen oder Schädigungen zu erleiden. Diesen Anforderungen genügen die Nadeln der Koniferen in weitgehendem Maße. Um

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

jedoch mit diesen einwandfreie Resultate zu erzielen, mußte eine eigene Methode ausgearbeitet werden, über die zunächst kurz berichtet werden soll.

Methodik

WETZEL (1924) und KRAUSE (1935) bestimmten die kutikuläre Wasseraufnahme durch Untertauchen der zu einem bestimmten Wasserdefizit (ungefähr 15 bis 20%) angewelkten Organe und Feststellung der innerhalb einer bestimmten Zeit auftretenden Gewichtszunahme. Derartige Bestimmungen wurden in erster Linie an Laubblättern durchgeführt. Bei der Übertragung dieser Methode auf die nadelförmigen Blätter der Koniferen treten jedoch Schwierigkeiten auf, die vor allem in der Erfassung bzw. Ausschaltung einer Aufnahme von Quellwasser durch die Rinde der Zweige und in der relativ kleinen Oberfläche der Nadeln liegen. Diese Umstände konnten durch die nachstehend beschriebene „Einzelnadelmethode" beseitigt werden. Die Sprosse wurden nach Bestimmung des Wassergehaltes der Nadeln der Zimmerluft ausgesetzt und bis zu einem Gewichtsverlust von 15 bis 20% des Anfangsgewichtes anwelken gelassen. In diesem Zustand wurde neuerlich der Wassergehalt der Nadeln bestimmt und diese vom Zweig abgetrennt. Inzwischen wurden Flaschenkorke (5 bis 6 cm Durchmesser) durch einen Staniol- oder Paraffinüberzug vollständig abgedichtet und an einer Flachseite mit einer ungefähr 1 mm dicken Lanolinschicht versehen. Das Überziehen der Korke war unbedingt erforderlich, denn es zeigte sich neuerlich, daß Ionen selbst in sehr geringen Konzentrationen die kutikuläre Transpiration bzw. Wasseraufnahme entscheidend beeinflussen können (vgl. O. HÄRTEL 1950). Die abgeschnittenen Nadeln wurden mit ihrer Basis in den Lanolinüberzug der Korke eingedrückt und diese „künstlichen Zweige" die Nadeln nach unten gekehrt in mit Wasser resp. den Salz- oder Pufferlösungen gefüllten Gläsern schwimmen gelassen. Nach Ablauf einer bestimmten Zeit wurden die Nadeln aus dem Lanolinüberzug gezogen, zwischen Filterpapier sorgfältig getrocknet und nun ihr Wassergehalt nach der kutikulären Wasseraufnahme festgestellt. Sollten in einer Versuchsreihe mehrere Zwischenwerte (z. B. nach 12, 24 und 48 Stunden) ermittelt werden, so wurden entsprechend mehr Nadeln am Kork befestigt und jeweils ein Teil (mindestens 20 Stück) entnommen und wie oben beschrieben behandelt. Infiltrierte oder beschädigte Nadeln wurden ausgeschieden. Durch Eintauchen von derart präparierten Nadeln in Lösungen von Fluorochromen und nachfolgender Beobachtung von Schnitten im Fluoreszenzmikroskop konnte sichergestellt werden, daß ein Eindringen von Wasser durch die Schnittstelle der Nadeln nicht stattfindet. Ferner konnte in keinem Fall eine höhere Wasseraufnahme der Nadeln im Licht angetroffen werden, womit eine Wasseraufnahme durch die Spaltöffnungen als Fehlerquelle nicht in Frage zu kommen scheint. Die Transpiration wurde durch direkte Wägung der Zweige vor und nach mindestens 4stündigem Verweilen unter Zimmerbedingungen ermittelt. Die Hygroskopizität der getrockneten Nadeln wurde nach der bei H. HÄRTEL (1951) angeführten Methodik bestimmt. Fehlerrechnungen ergaben, daß unter Berücksichtigung der kleinen Gewichtsdifferenzen und der dadurch bedingten relativ großen Wägungs-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

fehler, Versuchszeiten von mindestens acht Stunden Wässerungsdauer nötig waren, um statistisch gesicherte Unterschiede, die mindestens das Dreifache des entsprechenden Fehlers betrugen, zu erhalten.

Größe und Verlauf der kutikulären Wasseraufnahme

Einen Anhaltspunkt über die Größe der kutikulären Wasseraufnahme der Nadeln einiger Koniferen gibt Tab. 1. Die Transpirationswerte wurden aus dem Gewichtsverlust während sechsstündiger Exposition unter Zimmerbedingungen, die Werte der kutikulären Wasseraufnahme aus der Gewichtszunahme während neunstündigem Untertauchen berechnet und in mg/g Frischgewicht und Stunde ausgedrückt.

Tabelle 1

Transpiration und Wasseraufnahme verschieden alter Nadeln einiger Koniferen (mg/g . h).

Art und Nadelalter:	Transpiration	kutikuläre Wasseraufnahme
Picea Omorica:		
Trieb 1950 (diesjährig)	10,5	12,0
1949 (vorjährig)	9,0	6,5
Abies alba:		
Trieb 1950 (diesjährig)	9,5	—
1949 (vorjährig)	8,5	6,5
Abies cephalonica:		
Trieb 1949 (vorjährig)	15,0	14,0
1948 (drittes Jahr)	11,5	8,5
Pinus Mugo:		
Trieb 1949 (vorjährig)	6,0	4,0
1948 (drittes Jahr)	5,5	3,5

Es zeigt sich deutlich, daß kutikuläre Wasseraufnahme und Transpiration gleichsinnige Änderungen aufweisen und offenbar zueinander in Beziehung stehen. Die kutikuläre Wasseraufnahme ist (von einigen Ausnahmefällen abgesehen) etwa gleich groß bis um ein Drittel niedriger als die Kutikulartranspiration. Allerdings ist bei einem Vergleich zu beachten, daß die kutikuläre Wasseraufnahme bei einem wesentlich kleinerem Dampfdruckgefälle (umgebendes flüssiges Wasser-Membran-Zellsaft) als die Wasserabgabe stattfindet. Nun sind aber die Widerstände, die die Kutikula dem Wasserdurchtritt entgegensetzt, in hohem Maße von deren Quellungszustand abhängig; im Kontakt mit der atmosphärischen Luft normaler Feuchtigkeitsgrade (bei der Kutikulartranspiration) nimmt der Widerstand infolge Entquellung hohe Werte an

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

(RENNER 1910), während der kutikulären Wasseraufnahme dagegen sinkt er nach Imbibition der Membran mit Wasser und gleichzeitiger Quellung offenbar auf einen Bruchteil dieses Widerstandes ab, so daß bei einem wesentlich geringerem Dampfdruckgefälle größenordnungsmäßig eine ähnliche Durchlässigkeit ermöglicht wird.

Da die Menge des aufgenommenen Wassers außer durch den Widerstand der Kutikula auch vom Dampfdruckgradienten Wasser-Zellsaft bestimmt wird, wird der Turgeszenzgrad der Gewebe für die Wasseraufnahme von Bedeutung sein, wie dies schon KRAUSE (1935) an *Fagus silvatica* und *Onosma Visianii* festgestellt hat. In Tab. 2 ist die Geschwindigkeit des Ausgleiches eines Turgeszenzdefizits der Nadeln von *Picea Omorica,* ausgehend von verschieden großen Anfangsdefiziten, dargestellt.

Tabelle 2

Picea Omorica: Aufsättigung von steigenden Turgeszenzdefiziten durch kutikuläre Wasseraufnahme (Defizite in Prozenten des Sättigungswassergehaltes 118% des Trockengewichtes).

Anwelkdauer (Std.)	Wasserdefizit vor der Aufsättigung	Wasserdefizite nach 24 Stunden	48 Stunden	72 Stunden	96 Stunden Aufsättigung
24	31	12	8	5	3
48	44	18	10	7	4
72	55	20	15	11	—
96	62	27	17	8	—
120	66	35	15	—	—

Je größer das Turgeszenzdefizit ist, desto rascher erfolgt die kutikuläre Wasseraufnahme. Der Ausgleich folgt ungefähr einer (auch zu erwartenden) Exponentialkurve.

Errechnet man auf Grund obiger Tabelle durch Differenzbildung die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme für die verschiedenen Defizite, so ordnen sich die Punkte nahezu vollkommen in eine Gerade, die sich durch die Gleichung $y = 0{,}6x - 1{,}7$ ausdrücken läßt; die durchschnittliche Abweichung, bzw. die Streuung der Punkte beträgt $\pm 1{,}0\%$. Im Zustand maximaler Quellung der Außenmembranen wird also unter sonst gleichen Bedingungen der Wasserstrom nur durch das Dampfdruckgefälle umgebendes Wasser — Zellsaft gemäß dem FICK'schen Diffusionsgesetz bestimmt, während in umgekehrter Richtung die Kutikulartranspiration dem Sättigungsdefizit der Luft in Form einer Exponentialkurve folgt (GÄUMANN-JAAG 1936). Der Schnittpunkt der Geraden mit der Abszisse liegt ungefähr bei 1,7% Wasserdefizit der Nadeln, d. h. bei diesem Defizit hört die Aufsättigung bereits auf; allerdings ist die Wasseraufnahme bei so kleinen Defiziten kaum experimentell exakt nachzuprüfen. Wenn die geringe Verschiebung des Schnittpunktes

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

aus dem Koordinatenanfangspunkt überhaupt reell ist, so könnte sie vielleicht mit der nachstehend beschriebenen Erscheinung zusammenhängen.

Beobachtet man den Beginn der Aufsättigung in kürzeren Intervallen, so findet man eine interessante Abweichung. Dies sei an Hand von Tab. 3 an den Nadeln von *Taxus brevifolia* gezeigt.

Tabelle 3

Taxus brevifolia: Einsetzen der kutikulären Wasseraufnahme nach Untertauchen unter Wasser (Wassergehalte in Prozenten des Trockengewichtes).

	Wassergehalt	Zunahme
Frische Nadeln	138	
nach dem Anwelken	91	
nach $^1/_2$stündigem Untertauchen	92	1
nach 1stündigem Untertauchen	96	4
nach $1^1/_2$stündigem Untertauchen	115	19
nach $2^1/_2$stündigem Untertauchen	129	14
nach $3^1/_2$stündigem Untertauchen	134	5
nach 5stündigem Untertauchen	136	2

Die Kurve der kutikulären Wasseraufnahme beginnt demnach ganz flach und steigt erst allmählich an, die höchste Aufnahmegeschwindigkeit wird nach zirka eineinhalb Stunden erreicht, worauf die Kurve in den horizontalen Ast übergeht. Bei anderen Koniferen, die gegenüber *Taxus* eine bedeutend geringere Wasseraufnahmegeschwindigkeit zeigen, werden einwandfrei erfaßbare Gewichtsänderungen erst nach längeren Wässerungszeiten erhalten. Der flache Kurventeil zu Beginn der Wasseraufnahme kann daher bei den anderen Koniferen nicht mehr klar erfaßt werden, so daß die Kurve von ihrem typisch S-förmigen Verlauf bei *Taxus* scheinbar in eine einfache Exponentialkurve übergeht.

Der oben beschriebene S-förmige Verlauf der Wasseraufnahmekurve kann wohl kaum in Änderungen der osmotischen Zustandsgrößen begründet sein; auch rein physiologische Komponenten (etwa in Form einer „adenoiden" Tätigkeit der Epidermiszellen) dürften kaum eine Rolle spielen. Es geht dies besonders aus einem Vergleich der kutikulären Wasseraufnahme bei verschiedenen Temperaturen hervor. Der Temperaturkoeffizient Q_{10} liegt bei den untersuchten Koniferen (*Picea Omorica, Abies alba, Abies cephalonica* und *Cephalotaxus drupacea*) bei niederen Temperaturen (5 bis 13° C) zwischen 1,9 und 2,5, bei Temperaturen zwischen 20 und 40° C jedoch um 1,0—1,1, d. h. die kutikuläre Wasseraufnahme ist innerhalb dieses Temperaturbereiches praktisch konstant und Temperatur unabhängig; erst über 40° C erhöht sich, wahrscheinlich infolge lebhafterer Stoffwechselvorgänge, Q_{10} wieder auf etwa 1,7 bis 2,5. Dies spricht dafür, daß die kutikuläre Aufnahme des Wassers vornehmlich durch die Außenwand der Epidermis reguliert wird, und zwar wohl in Form von Quellungsänderungen. Auch die im Kontakt mit Wasser

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

sich allmählich erhöhende Benetzbarkeit der Kutikula (ENGEL 1939) kann bei dem langsamen Einsetzen der Aufsättigung eine Rolle spielen.

Ionenwirkungen auf die kutikuläre Wasseraufnahme

Nachdem O. HÄRTEL (1947, 1951) zeigen konnte, daß sich die Kutikula wie ein Ampholytoid verhält, dessen Durchlässigkeit (bei Laubblättern wie auch bei Nadeln) durch quellungsfördernde Ionen herabgesetzt wird, beziehungsweise in der isoelektrischen Zone ein Maximum aufweist, erscheint es nun wesentlich, ob sich analoge Verhältnisse auch bei der kutikulären Wasseraufnahme, also unter maximalen Quellungsbedingungen, finden lassen.

Wasseraufnahme und p_H. Zur Einstellung bestimmter p_H-Werte wurden in der Regel Phosphatpuffer nach SORENSEN (vgl. KORDATZKI 1938, STRUGGER 1938) in einer Verdünnung von n/250 verwendet und ihre Wasserstoffionenkonzentration vor und nach dem Versuch elektrometrisch überprüft. Die angewelkten Nadeln wurden in bereits beschriebener Weise mittels Lanolinkorken in den Pufferlösungen schwimmen gelassen. Nach der Bestimmung der Wasseraufnahme wurde an den bei 110° getrockneten, ganzen Nadeln in einer feuchten Kammer bei 97% relativer Feuchtigkeit ihre Hygroskopizität ermittelt (vgl. H. HÄRTEL 1951).

Die kutikuläre Wasseraufnahme zeigt analog dem Verlauf der Kutikulartranspiration (O. HÄRTEL 1947) im ungefähr neutralen Bereich ein Maximum und nimmt gegen den sauren wie alkalischen Bereich hin ab; die Kurven der Hygroskopizität sind gegenläufig und besitzen bei den gleichen p_H-Stufen ihre Minima. Besonders deutlich scheint die kutikuläre Wasseraufnahme der jungen Nadeln beeinflußt zu werden, wie dies aus Tab. 4 *(Picea Omorica* und *Abies alba)* hervorgeht. Hervorzuheben ist ferner, daß sich bei den älteren Nadeln das Maximum der kutikulären Wasseraufnahme und etwas weniger deutlich das Minimum der Hygroskopizität allmählich nach der alkalischeren Reaktion hin verschiebt. Auch Versuche mit anderen Pufferlösungen, z. B. mit Zitratpuffern nach McILVAINE oder Glykokollpuffern, änderten an diesem Ergebnis nichts wesentliches, woraus hervorgeht, daß die beobachteten Veränderungen tatsächlich auf die H-Ionen zurückgehen und nicht etwa durch andere Pufferbestandteile verursacht sind.

Kationen und Anionen. Auf die Nadeln wurden n/50-Lösungen der Kationen $Li^{\cdot}$, $Na^{\cdot}$, $K^{\cdot}$ und $Ca^{\cdot\cdot}$ als Chloride und der Anionen Cl' und J' als Kalisalze in destilliertem Wasser einwirken gelassen. Die Versuchsbedingungen sowie Vorbehandlung der Nadeln waren dieselben wie bei den p_H-Versuchen. Tab. 5 gibt die Werte der kutikulären Wasseraufnahme und der Hygroskopizität dies- und vorjähriger Nadeln von *Picea Omorica* in den oben angeführten Salzlösungen wieder.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 4

p_H-Abhängigkeit der kutikulären Wasseraufnahme und der Hygroskopizität der Nadeln einiger Koniferen (Werte der Wasseraufnahme in Prozenten des Wassergehaltes, die der Hygroskopizität in Trockengewichtsprozenten)

Pflanze und pH	Wasseraufnahme (12 Std.) diesjähr. Nadeln	vorjähr. Nadeln	3-jähr. Nadeln	Hygroskopizität (48 Std.) diesjähr. Nadeln	vorjähr. Nadeln	3-jähr. Nadeln
Picea Omorica						
p_H 4,25	11	6	5	38	32	30
6,60	32	9	9	35	28	29
7,00	30	9	11	36	27	28
8,70	16	7	3	37	28	29
Abies alba						
p_H 1,75	12	10	8	30	34	31
4,25	22	14	12	24	33	30
6,30	41	19	19	22	29	20
7,45	26	21	22	24	25	32
8,70	22	1	12	27	33	36
Abies cephalonica						
p_H 4,15	—	2	10	—	39	40
6,30	—	10	13	—	32	32
7,50	—	12	18	—	29	32
8,75	—	11	13	—	31	35
Cephalotaxus drupacea						
p_H 1,75	—	6	13	—	34	31
3,10	—	10	13	—	31	30
5,55	—	13	14	—	30	30
6,70	—	17	18	—	29	28
7,45	—	6	24	—	31	26
8,50	—	6	12	—	33	29
Pinus Mugo						
p_H 1,70	—	10	9	—	28	26
3,15	—	11	9	—	25	25
4,50	—	13	10	—	24	24
6,50	—	14	11	—	24	24
9,45	—	13	7	—	30	29

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 5

Picea Omorica: Kutikuläre Wasseraufnahme und Hygroskopizität dies- und vorjähriger Nadeln in Salzlösungen (Wasseraufnahme in Prozenten des Wassergehaltes, Hygroskopizität in Prozenten des Trockengewichtes)

Ion		diesjährige Nadeln Wasseraufnahme 4 Std.	9 Std.	Hygroskopizität	vorjährige Nadeln Wasseraufnahme 4 Std.	9 Std.	Hygroskopizität
Li	(Chloride)	18	22	28	10	14	26
Na		16	25	26	7	18	23
K		5	33	22	3	24	22
Ca		12	28	21	4	14	22
Cl	(K-Salze)	5	33	22	4	9	27
J		21	34	21	7	12	26

Innerhalb der Alkalien ist eine deutliche Reihung der Werte nach der HOFMEISTER'schen Ionenreihe zu erkennen. Die Wasseraufnahmefähigkeit steigt bei einer kurzen Badezeit (vier Stunden) mit dem Quelleffekt der einzelnen Ionen, während bei längerer Einwirkungsdauer (neun Stunden) eine Umkehrung in der Förderung eintritt. Es können also folgende zwei Reihen unterschieden werden; bei kurzer Einwirkungsdauer Li > Na > K und bei längerer Einwirkungsdauer K > Na > Li. Das Ca-Ion nimmt beide Male eine Mittelstellung zwischen Na und K ein. Die Ionenwirkung auf die Hygroskopizität ist an einer Abnahme der Quellungsförderung mit steigendem Ionenradius zu erkennen (vgl. H. HÄRTEL 1951 und O. HÄRTEL 1950, 1951). Bei den Anionen tritt eine Förderung der kutikulären Wasseraufnahme durch das J-Ion gegenüber dem Cl-Ion ein, die Umkehrung ist allerdings nicht vollständig. Die anderen untersuchten Koniferen zeigen ein ganz analoges Verhalten, wie Tab. 6 veranschaulicht.

Tabelle 6

Ionenwirkung auf die Wasseraufnahme und Hygroskopizität der Nadeln verschiedener Koniferen (Einwirkungsdauer zehn Stunden)

Pflanze und Ion	Wasseraufnahme	Hygroskopizität
Abies cephalonica		
Li	10	27
Na	11	25
K	21	23
Cl	21	23
J	22	22

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Pflanze und Ion	Wasseraufnahme	Hygroskopizität
Abies alba		
Li	8	29
Na	15	26
K	16	26
Cl	16	27
J	19	26
Cephalotaxus drupacea		
Li	16	34
Na	14	31
K	23	30
Cl	23	30
J	23	31

Schlußbemerkungen

Das Ergebnis der letztangeführten Versuche bestätigt die von O. HÄRTEL (1951) für die Kutikulartranspiration der Blätter gefundenen Verhältnisse auch für die kutikuläre Wasseraufnahme der Koniferennadeln; es herrscht sowohl in der Reihung der Ionen als auch in der Umkehrung der Förderung bei verschieden langer Einwirkungsdauer Übereinstimmung. Die Faktoren, die die Durchlässigkeit der Kutikula bestimmen, müssen demnach bei der kutikulären Wasseraufnahme im wesentlichen die gleichen sein wie bei der Kutikulartranspiration und auch im maximal gequollenen Zustande der Membran voll wirksam sein. O. HÄRTEL (1951) hat die veränderliche Permeabilität der Membran mit einem Porenmechanismus erklärt, die Durchlässigkeit wird demnach je nach der Größe der Hydratationshüllen der die Poren auskleidenden Ionen variiert, so daß die Lithiumionen stärker bremsen als schwach hydratisierte. Dies gilt aber nur, wenn die betreffenden Ionen im Überschuß vorhanden sind, also die Membrankolloide gewissermaßen abgesättigt sind; im anfänglichen Stadium, d. i. bei niederen Konzentrationen, überwiegt die Quellungswirkung gemäß der HOFMEISTER'schen Ionenreihe, die sich ja auch in den Hygroskopizitätswerten ausprägt. Die mit zunehmender Dauer der Einwirkung auftretende Umkehrung ist sowohl bei Blättern wie Nadeln in ähnlicher Weise zu finden (Tab. 5). Es fällt auch auf, daß die Unterschiede der Wasseraufnahme im ersten Stadium (in den ersten vier Stunden) wesentlich größer sind, das Verhältnis der Aufnahme aus Li- und K-Lösungen beträgt über 3 : 1; nach der Umkehrung nach neun Stunden entspricht es mit 1 : 1,5 (bzw. etwas mehr bei den älteren Nadeln) ungefähr den Verhältnissen an Laubblättern und kann sowohl qualitativ als auch quantitativ auf die Wirkung verschiedener Ionenradien zurückgeführt werden. Die Unterschiede sind wohl auf die gleiche Weise wie an den Laubblättern zu

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

erklären (vgl. O. HÄRTEL 1951); nach einer anfänglichen Quellung, die den HOFMEISTER'schen Ionenreihen folgt, wird die Durchlässigkeit durch die Poren der Kutikula, bzw. die Größe der Hydratationshüllen der sie passierenden Ionen bestimmt, aus einer Lithiumlösung wird demnach die Aufnahme am langsamsten und aus einer Kaliumsalzlösung rascher erfolgen.

Es sei in diesem Zusammenhang an den Verlauf der kutikulären Wasseraufnahme unmittelbar nach dem Eintauchen erinnert (vgl. Tab. 3). Die Wasseraufnahme erreicht erst einige Zeit nach dem Eintauchen ihre volle Geschwindigkeit und es ist möglich, daß hier neben einfacher Quellung auch die Auswaschung von Salzen aus der Epidermis eine Rolle spielt; nach 48stündigem Auswässern der Nadeln kann man im Waschwasser eine Trockengewichtsmenge von 0,41% der eingewogenen Nadelmenge feststellen. Der größte Teil der Extraktstoffe (0,32%) ist anorganischer Natur und besteht wahrscheinlich aus Ca-Salzen, wie die Oxalatreaktion zeigt. Nun findet man aber immer, daß vorgewässerte Blätter wie Nadeln eine höhere Kutikulartranspiration aufweisen als ungewässerte; die auswaschbaren Salze setzen demnach die Kutikulartranspiration herab, und es ist möglich, daß die Auswaschung in Lithiumlösungen, die ja stark quellungsfördernd wirken, rascher vor sich geht als in Lösungen stark entquellender Salze, sodaß der flache Anfangsteil der Kurve der Wasseraufnahme in solchen entquellend wirkenden Lösungen stark verlängert wird und zu verminderter Aufnahme innerhalb der ersten vier Stunden führt. Da die Menge der die Membran imprägnierenden Salze mit dem Alter der Nadeln ansteigt, ist in älteren Nadeln ein wesentlich verstärkter Effekt, d. h. stärker herabgesetzte kutikuläre Wasseraufnahme in den ersten vier Stunden zu erwarten, wie dies auch durch Tab. 5 bestätigt wird.

Es muß also auch die Wasseraufnahme durch die Kutikula als ein von Quellungszustand und Quellfähigkeit der Membran abhängiger Vorgang angesehen werden, wobei die Hydratation der Membrankolloide durch Ionen, sowohl in der Außenlösung als auch in der Membran imprägniert, bestimmt sein kann.

Über die ökologische Bedeutung der kutikulären Wasseraufnahme erfolgt an anderer Stelle eine gesonderte Mitteilung.

Zusammenfassung

Die kutikuläre Wasseraufnahme bei Untertauchen der Nadeln (ohne Sproßachsen) ist ungefähr gleich groß bis etwa ein Drittel kleiner als die Kutikulartranspiration der gleichen Nadeln unter Laboratoriumsbedingungen. Sie ist in gleicher Weise wie die Kutikulartranspiration von der Quellbarkeit und dem Quellungszustand abhängig und kann sowohl durch H-Ionen, als auch durch Kat- bzw. Anionen beeinflußt wer-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

den. Die Abhängigkeit vom p_H verläuft in Form einer Maximumkurve mit ihrem Scheitel im neutralen Bereich, die Kat- und Anionen beeinflussen bei längerer Einwirkung der Lösungen die Wasseraufnahme in entgegengesetztem Sinne ihrer quellungsfördernden Wirkung. Die von O. HÄRTEL (1947) für die Laubblätter gegebene Erklärung — Porenmechanismus mit Bremsung des Wasserstromes durch Ionenhüllen — hat auch für die kutikuläre Wasseraufnahme der Nadeln Gültigkeit. Im ersten Stadium der Flüssigkeitseinwirkung spielt die Auswaschung der in der Außenwand befindlichen aufnahmehemmenden Salze eine interferierende Rolle, die Ionen wirken in diesem Stadium entsprechend ihrer Hydratation fördernd auf die Wasseraufnahme.

Literatur

ENGEL H. 1939. Das Verhalten der Blätter bei Benetzung mit Wasser. Jb. wiss. Bot. 88: 816.

GÄUMANN E. 1942. Über die pflanzliche Transpiration. 1. Die kutikulare Transpiration. Z. Bot. 38: 225.

— und JAAG O. 1936. Untersuchungen über die pflanzliche Transpiration. Ber. schweiz. bot. Ges. 45: 411.

HÄRTEL H. 1951. Über die Quellbarkeit pflanzlicher Membranen. Phyton 3: 69.

HÄRTEL O. 1947. Über die pflanzliche Kutikulartranspiration und ihre Beziehungen zur Membranquellbarkeit. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, math.-naturw. Kl., I/156 : 57.

— 1948. Über die Beeinflussung der Transpiration durch Kupferkalkbrühe. Phyton 1: 244.

— 1950. Wirkungen von Ionen auf die Wasserdurchlässigkeit des primären und sekundären Hautgewebes pflanzlicher Organe. Protoplasma 39: 364.

— 1951. Ionenwirkungen auf die Kutikulartranspiration von Blättern. Protoplasma 40: 107.

KAMP H. 1930. Untersuchungen über Kutikularbau und kutikuläre Transpiration von Blättern. Jb. wiss. Bot. 72: 403.

KORDATZKI W. 1938. Taschenbuch der praktischen p_H-Messung. 3. Aufl. München.

KRAUSE H. 1935. Beiträge zur Kenntnis der Wasseraufnahme durch oberirdische Organe. Österr. bot. Z. 84: 241.

PISEK A. und BERGER E. 1938. Kutikulare Transpiration und Trockenresistenz isolierter Blätter und Sprosse. Planta 28: 124.

RENNER O. 1910. Beiträge zur Physik der Transpiration. Flora 100: 451.

RUDOLPH K. 1925. Epidermis und epidermale Transpiration. Bot. Arch. 9: 49.

SEYBOLD A. 1929. Die pflanzliche Transpiration. Ergebnisse Biol. 5: 30.

STRUGGER S. 1938. Fluoreszenzmikroskopische Untersuchungen über die Speicherung und Wanderung des Fluoresceinkaliums in pflanzlichen Geweben. Flora N. F. 32: 252.

WETZEL K. 1924. Die Wasseraufnahme der höheren Pflanzen gemäßigter Klimate durch oberirdische Organe. Flora N. F. 17: 221.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1952

Band/Volume: 4_1_3

Autor(en)/Author(s): Eisenzopf Rudolf

Artikel/Article: Ionenwirkungen auf die kutikuläre Wasseraufnahme von Koniferen. 149-159