

# Über die Dehnungsarbeit beim Streckungswachstum pflanzlicher Zellen

Von

A. FREY-WYSSLING

(Pflanzenphysiologisches Institut der E.T.H. Zürich)

(Mit 7 Abbildungen im Text)

Das Flächenwachstum der pflanzlichen Zellmembranen (Intussuszeptionswachstum) ist stets von einer durch den Turgordruck bedingten elastischen Wanddehnung begleitet. In turgorlosen, welken Zellen unterbleibt das Flächenwachstum. Der Turgor scheint daher beim Membranzuwachs, wie er sich beim Spitzenwachstum (SCHÖCH-BODMER 1945) schlauchartiger Zellen (Fasern, Haare, Pollenschläuche) oder beim Streckungswachstum von Meristemen (FREY-WYSSLING 1945) äussert, von massgebender Bedeutung zu sein. Über die Rolle, die er bei der Wanddehnung spielt, gehen jedoch die Meinungen der Zellwandforscher stark auseinander.

HEYN (1931, 1940) vertritt die Anschauung, dass der Turgor die Zellwand über die Elastizitätsgrenze hinaus zu dehnen vermöge, so dass eine plastische Verformung, also eine Art Fliessen eintrete. Dies wird daraus geschlossen, dass die Zellverlängerung während des Streckungswachstums durch Plasmolyse nur zum Teil rückgängig gemacht werden kann; es wird daher von einem reversiblen elastischen und einem irreversiblen plastischen Anteil der Zellstreckung gesprochen. BURSTRÖM (1942) ist dagegen der Meinung, es gebe keine plastische Überdehnung der Zellwand, sondern der nichtelastische Anteil der Streckung stelle aktives Wachstum, also eine Oberflächenvergrösserung durch Substanzeinlagerung vor. In der Tat kann beim Streckungswachstum eine ansehnliche Zunahme der Zellwandsubstanzen analytisch festgestellt werden (WIRTH 1946, FREY-WYSSLING 1947).

Bei der Zellstreckung wird Arbeit geleistet. Über das Wesen dieser Arbeit herrschen jedoch unklare Vorstellungen. Zum Beispiel wird geltend gemacht, der messbare Turgordruck in der Zelle stehe im Gleichgewicht mit dem herrschenden Wanddruck; er sei daher nicht befähigt, Arbeit zu verrichten, sondern es müsse hiezu ein zusätzlicher «arbeitsleistender osmotischer Druck» hervorgerufen werden (SAKAMURA 1937, SCHÖCH-BODMER 1939, 1945). Um abzuklären, wie es sich damit verhält, sollen die Bedingungen der Zelldehnungsarbeit näher untersucht werden.

## 1. Dehnungsarbeit, berechnet aus der Volumenänderung

Arbeit wird geleistet, wenn ein Druck (Kraft/cm<sup>2</sup>) eine Volumenvergrösserung  $\Delta V$  (cm<sup>3</sup>) bewirkt, denn das Produkt Druck  $\times$  Volumen besitzt die Dimension Kraft  $\times$  Weg.

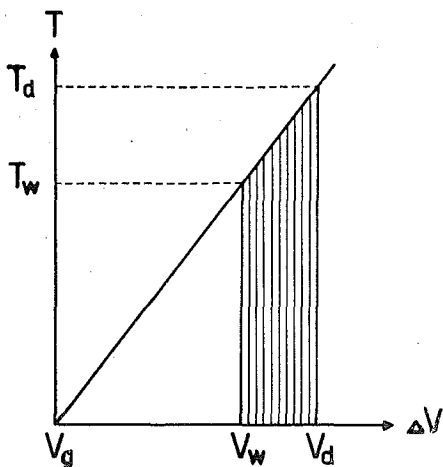


Abb. 1  
 Druck-Volumen-Diagramm. Abszisse: Volumenänderung der Zelle  $\Delta V$ .  $V_g$  Volumen bei Grenzplasmolyse,  $V_w$  Volumen bei Wassersättigung,  $V_d$  Volumen nach zusätzlicher elastischer Dehnung. Ordinate: Turgordruck  $T$ .  $T_w$  Turgordruck bei Wassersättigung,  $T_d$  nach zusätzlicher elastischer Dehnung. Dehnungsarbeit, gegeben durch die schraffierte Fläche.

Nehmen wir an, die Zellwand besitze ideale elastische Eigenschaften, und gehen wir aus von einer freien Zelle im Zustand der Grenzplasmolyse mit dem Volumen  $V_g$  (Symbole nach URSPRUNG und BLUM 1924), so steigt der Turgor in der Zelle proportional der Volumenveränderung  $\Delta V$ , wenn wir sie in Wasser legen, bis die ansteigende Wandspannung dem Turgor  $T_w$  die Waage hält; es ist dann das Volumen  $V_w$  (Wassersättigung) erreicht (Abb. 1). Die Arbeit, die bei dieser Straffung der Zellwände geleistet wird, ist durch das Dreieck mit der Basis  $V_w - V_g$  in Abb. 1 gegeben. Sie beträgt daher

$$A_{(\text{Turgorstraffung})} = \frac{1}{2} T_w \Delta V = \frac{1}{2} T_w (V_w - V_g). \quad (1)$$

Stellen wir uns nun vor, der osmotische Wert der Zelle werde durch Vermehrung der osmotisch wirksamen Substanz (Anatonose) erhöht. Dann kann eine Dehnung über das erreichte Gleichgewicht  $V_w$  hinaus erzielt werden. Diese Weiterdehnung führt zum Volumen  $V_d$ ; dabei muss der Turgor und entsprechend der Wanddruck auf  $T_d$  steigen. Die Arbeit, die auf diese Weise geleistet wird, ist durch das schraffierte Trapez der Abb. 1 gegeben:

$$A_{(\text{Dehnung})} = \frac{1}{2} (T_w + T_d) \Delta V = \frac{1}{2} (T_w + T_d) (V_d - V_w). \quad (2)$$

Abb. 1 zeigt, dass die Weiterdehnung nicht von einem besonderen «arbeitsleistenden osmotischen Druck», etwa dem Turgorzuwachs  $T_d - T_w$  bewirkt wird, sondern dass der gesamte mittlere Turgor  $\frac{1}{2}(T_w + T_d)$  Arbeit leistet! Die Tatsache, dass die Weiterdehnung von einer turgeszenten Zelle ausgeht, darf nicht dazu verleiten, zwischen einem Druck, welcher der Wandspannung das Gleichgewicht hält, und einem anderen, der zur Volumenvergrößerung führt, zu unterscheiden. In allen Fällen erzeugt der gesamte herrschende Druck Arbeit, wenn irgendeine Volumenvergrößerung  $\Delta V$  erzielt wird.

Beim Streckungswachstum steigt indessen der Turgordruck überhaupt nicht an, wenn sich die Zelle dehnt; sondern er sinkt im Gegenteil (URSPRUNG und BLUM 1924). Es besteht jedoch die Tendenz, den Binnendruck auf der gleichen Höhe zu halten, da er nach Ablauf der Zellstreckung wieder in der ursprünglichen Höhe erstellt wird (Abb. 2). BURSTRÖM (1942) hat beim Streckungswachstum der Epidermiszellen von Weizenwurzeln festgestellt, dass der Turgor während der Streckungsperiode manchmal vorübergehend sinkt, manchmal jedoch auch gleich bleibt, oder bei erleichterter Zuckerrückführung sogar vorübergehend steigt. Im Mittel bleibt der Turgordruck bei diesem Objekte während der Zellstreckung konstant. Das Druck-Volumen-Diagramm dieses besonderen Objektes ist in Abb. 3 dargestellt.

Die Formel zur Berechnung der Dehnungsarbeit  $A$  lautet bei Abb. 2

$$A = \int_{V_w}^{V_d} T_w \cdot dV \quad (3)$$

wobei  $T_w$  variabel ist, und für Abb. 3 sehr einfach

$$A = T_w (V_d - V_w) \quad (4)$$

Formel (4) kann dazu verwendet werden, um die Dehnungsarbeit der Wurzelepidermiszellen des Weizens zu berechnen. Aus den Wachstumskurven in der Arbeit von BURSTRÖM (1942, S. 9, Abb. 3) lässt sich ablesen, dass eine Zelle, die ursprünglich  $38 \mu$  lang war, nach der Streckung etwa  $475 \mu$  mass (s. Tab. 1). Die Verlängerung  $\Delta l$  beträgt also  $437 \mu$ . Während der ganzen Dehnung herrschte ein Turgordruck von durchschnittlich 3 Atmosphären. Fasst man die Zellen als Zylinder auf, so ergibt sich nach (4)

$$A = T \cdot \Delta V = T \cdot r^2 \pi \cdot \Delta l.$$

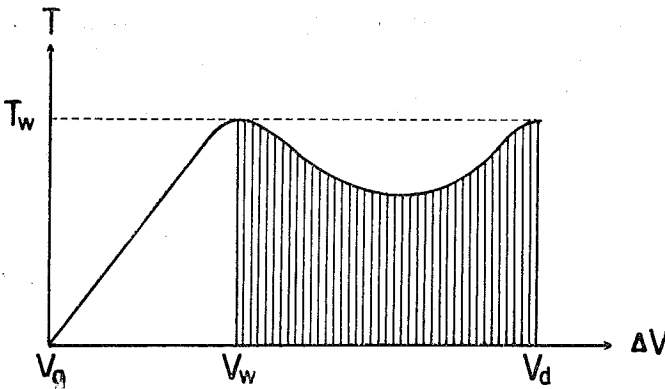


Abb. 2

Druck-Volumen-Diagramm bei Wandspannung mit negativer Schwankung.  
Dehnungsarbeit = schraffierte Fläche.

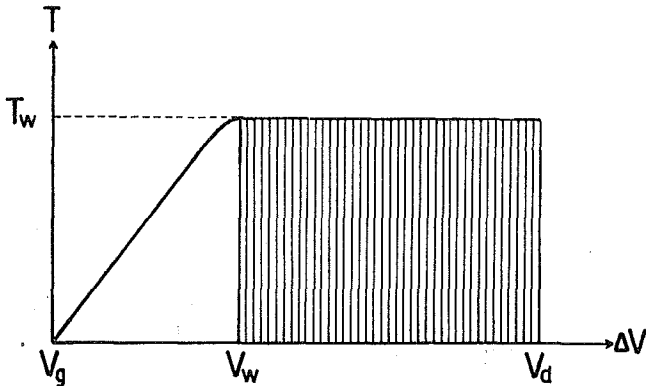


Abb. 3

Druck-Volumen-Diagramm bei konstanter Wandspannung.  
Dehnungsarbeit = schraffierte Fläche.

Setzt man  $T$  in at und die Längen  $r = 8 \mu$  und  $\Delta l = 437 \mu$  in cm ein, so erhält man die Arbeit in cmkg:

$$A = 3 \cdot 64 \cdot 10^{-8} \cdot \pi \cdot 437 \cdot 10^{-4} \text{ cmkg} = 26,3 \cdot 10^{-8} \text{ cmkg} = 0,26 \text{ erg.}$$

Die Dehnungsarbeit jeder einzelnen Zelle beläuft sich somit grössenordnungsmässig auf  $\frac{1}{4}$  erg.

Bei Abb. 3 lässt sich schon gar nicht von einem besonderen «arbeitsleistenden Drucke» sprechen, da der Turgor  $T_w$  während der Streckung konstant bleibt. Im Druck-Dehnungs-Diagramm von Abb. 3 bedeutet der horizontale Verlauf der Druckkurve von  $V_w$  an, dass eine laufende Veränderung des elastischen Verhaltens der Zellmembran eingetreten ist.

## 2. Die elastischen Eigenschaften der wachsenden Zellwand

Die Elastizität einer Substanz wird durch den Elastizitätsmodul oder das Elastizitätsmass  $E$  gemessen. Diese Materialkonstante gibt an, welche Spannung  $\sigma$  notwendig wäre, um einen Faden elastisch auf seine doppelte Länge zu dehnen. Bezeichnet man mit  $\Delta l$  die Verlängerung eines Fadens von der Länge  $l$  und das Verhältnis dieser beiden Grössen mit  $\varepsilon$ , so gilt die Definitionsgleichung

$$\varepsilon = \frac{\Delta l}{l} = \frac{\sigma}{E} \quad (5)$$

Eine im Streckungswachstum begriffene Meristemzelle kann in erster Näherung als eine geschlossene Röhre aufgefasst werden. In einer solchen Röhre erzeugt der Turgor  $T$  als Binnendruck Wandspannungen  $\sigma$ , die in der Längs- und Querrichtung verschieden ausfallen. Unter der Voraussetzung, dass die Dicke  $d$  der Röhrenwand, gemessen am Röhrenradius  $r$ , gering ist

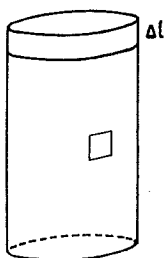


Abb. 4

Zelle idealisiert als geschlossene Zylinderröhre.  $\Delta l$  lineare Zellverlängerung.

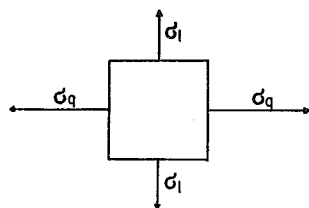


Abb. 5

Flächenelement von Abb. 4.  
 $\sigma_l$  Wandspannung in der Längsrichtung;  
 $\sigma_q$  Wandspannung in der Querrichtung.  
 $\sigma_l = 1/2 \sigma_q$ .

und daher als dünn bezeichnet werden kann, lassen sich die Längsspannung  $\sigma_l$  und die Querspannung  $\sigma_q$  leicht berechnen (FREY-WYSSLING 1938, S. 221). Der Druck  $T$ , der auf den Zylinderflächen lastet, wird auf den Querschnitt der Zellwand (mit der Dicke  $d$ ) übertragen. Es gilt daher

$$\begin{aligned} r^2 \pi \cdot T &= 2r \pi \cdot d \cdot \sigma_l & \sigma_l &= rT/2d \\ 2rl \cdot T &= 2l \cdot d \cdot \sigma_q & \sigma_q &= rT/d. \end{aligned} \quad (6)$$

Hieraus ergibt sich, dass die Wandspannung nicht gleich dem Turgor, sondern wesentlich grösser ist, da das Verhältnis Zellradius zu Wanddicke  $r/d$  stets eine grosse Zahl vorstellt. Ferner erkennt man, dass die Querspannung doppelt so gross ist wie die Längsspannung (CASTLE 1937) (Abb. 4 und 5).

Die elastische Dehnung in der Längsrichtung  $\varepsilon_l$  und der Querrichtung  $\varepsilon_q$  einer geschlossenen dünnwandigen Röhre (Abb. 4) ist gegeben durch das Gleichungspaar<sup>1)</sup>

$$\left\{ \begin{aligned} \varepsilon_l &= \frac{\sigma_l}{E} - \frac{\nu \sigma_q}{E} \\ \varepsilon_q &= \frac{\sigma_q}{E} - \frac{\nu \sigma_l}{E} \end{aligned} \right. \quad (7)$$

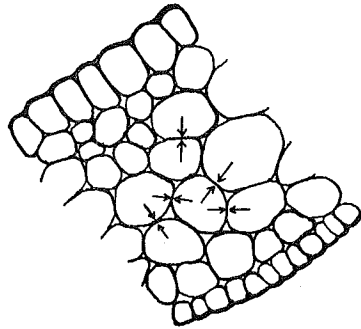
Die Konstante  $\nu$  ist die Querdehnungszahl, die zum Ausdruck bringt, dass die Verlängerung eines Flächenelementes (Abb. 5) von einer Querkontraktion begleitet ist.

Da die Querspannung  $\sigma_q$  doppelt so gross ist wie die Längsspannung  $\sigma_l$ , sollte man erwarten, dass eine zylindrische Zelle stärker in radialer als in axialer Richtung gedehnt würde. Beim Streckungswachstum verhalten sich

<sup>1)</sup> Für fachkundige Beratung bin ich Herrn Kollege Strüssi, Professor für Baustatik an der E.T.H., zu Dank verpflichtet.

die zylindrischen Meristemzellen jedoch erfahrungsgemäss umgekehrt. Dies rührt einerseits daher, dass die Festigkeit der Zellwände in axialer Richtung viel kleiner ist als senkrecht dazu in tangentialer Richtung (FREY-WYSSLING 1938). Bei wachsenden Zellen im Gewebeverband kommt ausserdem dazu, dass sich die Turgordrucke benachbarter Zellen in radialer Richtung gegenseitig aufheben; ferner ist die Aussenwand der Randzellen meist verstärkt, wie ein Ausschnitt aus der hinsichtlich ihres Wachstums so gründlich untersuchten Haferkoleoptile zeigt (Abb. 6).

Abb. 6  
Querschnitt durch die Haferkoleoptile. Die Querdrücke benachbarter Zellen heben sich gegenseitig auf.



Als Folge dieser besonderen Verhältnisse kann die Querspannung  $\sigma_q$  der Zellwände bei Zellen mit ausgesprochener Längsdehnung und fehlender Breitendehnung vernachlässigt werden. Dadurch fällt im Gleichungspaar (7) die zweite Gleichung weg und die erste vereinfacht sich. Kombiniert mit (6) ergibt sich

$$\varepsilon_l = \frac{\sigma_l}{E} = \frac{rT}{2d \cdot E} \quad (8)$$

Diese Gleichung erlaubt uns, den Elastizitätsmodul  $E_l$  in der Längsrichtung der Zellwand während des Streckungswachstums zu berechnen. Da die Zellwand anisotrop ist, besitzt sie in tangentialer Richtung ein anderes Elastizitätsmass  $E_q$ , dessen Grösse wir jedoch nicht ermitteln können.

Der Elastizitätsmodul der wachsenden Zellwand soll für eine Epidermiszelle der Weizenwurzel bestimmt werden. Aus der bereits erwähnten Kurvendarstellung bei BURSTRÖM (1942, S. 9, Abb. 3) lassen sich für zehn aufeinanderfolgende geeignete Zeitpunkte des Wachstums die Zelllänge  $l$  im plasmolysierten Zustande und die elastische Dehnung  $\Delta l$  der Zelle in  $\mu$  sowie der Turgordruck während des ganzen Wachstums ablesen. Der Durchmesser der Zellen und die Dicke der (doppelten) Zellwände betragen nach unseren Messungen  $2r = 15 \div 17 \mu$  und  $2d = 0,8 \div 0,9 \mu$ . Hieraus findet man für

$$E = \frac{\sigma_l}{\varepsilon} = \frac{rT}{2d \cdot \varepsilon} = \frac{8}{0,85} \cdot \frac{T}{\varepsilon} \text{ kg/cm}^2. \quad (9)$$

Während die Wandspannung  $\sigma_l$  entsprechend dem Turgor  $T$  während des ganzen Streckungswachstums relativ wenig um das Mittel von 28 Atmosphären schwankt, verändert sich der Elastizitätsmodul nach Massgabe der spezifischen Längsdehnung  $\epsilon$  sehr beträchtlich.

Tabelle 1. Elastische Eigenschaften der Epidermiszellen von Weizenwurzeln  
Kolonnen I—III und V Messungen von BURSTRÖM (1942)

Zeitpunkt	I Zelllänge plasmoly- siert $l$ in $\mu$	II Zelllänge turge- szent $l + \Delta l$ in $\mu$	III		IV Dehnung $\epsilon = \frac{\Delta l}{l}$	V Turgor $T$ kg/cm <sup>2</sup>	VI Spannung $\sigma = \frac{rT}{2d}$ kg/cm <sup>2</sup>	VII El. Modul $E$ kg/cm <sup>2</sup>	VIII		IX Dehnungsarbeit $A = \sigma \cdot \epsilon$ cmkg/cm <sup>3</sup>
			Dehnung						Dehnungsarbeit		
			$\Delta l$ $\mu$						$A = \sigma \cdot \epsilon$ cmkg/cm <sup>3</sup>	$A/\text{Zelle}$ cmkg · 10 <sup>-9</sup>	
0	34	38	4	0,188	3,8	35,8	304	4,2	3,0		
1	48	51	3	0,062	3,9	36,7	594	2,3	2,3		
2	60	63	3	0,050	3,6	33,9	679	1,7	2,2		
3	73	83	10	0,137	3,6	33,9	248	4,6	7,1		
4	100	116	16	0,160	2,9	27,3	170	4,4	9,3		
5	122	145	23	0,189	2,4	22,6	120	4,3	11,1		
6	144	152	38	0,263	2,2	20,7	79	5,5	16,7		
7	164	223	55	0,335	2,2	20,7	62	6,9	24,1		
8	221	271	50	0,226	2,4	22,6	100	5,2	24,6		
9	295	343	48	0,162	2,7	25,4	157	4,1	25,8		
10	430	475	45	0,104	3,1	28,2	281	3,0	27,5		
			$\sum_{1}^{10} = 291$		$\bar{T} = 3,0$	$\bar{\sigma} = 28,0$				$\sum_{1}^{10} = 150,7$	

Man erkennt aus Tabelle 1, dass sich der Elastizitätsmodul der wachsenden Zellwand auf 60 bis 600 kg/cm<sup>2</sup> beläuft. Diese Werte sind sehr klein, wenn man sie mit dem Elastizitätsmass anderer Zellwände vergleicht (Tab. 2). Im Zeitpunkt 7 würde ein Gewicht von 62 kg genügen, um einen Stab von 1 cm<sup>2</sup> Querschnitt aus jenem Zellwandmaterial auf seine doppelte Länge zu dehnen.

Tabelle 2. Elastizitätsmodul in kg/cm<sup>2</sup>

Meristematische Zellwand . . . . .	60 ÷ 600
Fichtenholz . . . . .	110 000
Buchenholz . . . . .	160 000
Zellulosefasern . . . . .	500 000
Naturseide . . . . .	100 000
Glas . . . . .	900 000
Eisen . . . . .	2 100 000

Ebenso wichtig wie der geringe absolute Wert des Elastizitätsmoduls ist die charakteristische Veränderung, die er während des Streckungswachstums erleidet. In der streckungsbereiten Zelle beträgt er 304 kg/cm<sup>2</sup>. In der vor-

bereitenden Phase der Zellstreckung steigt er bedeutend an; die Zellwand wird also trotz beginnender Streckung fester. Die Verfestigung dürfte auf Vermehrung der Zellwandsubstanz durch Wachstum zurückzuführen sein. Vom Zeitpunkt 4 an beginnt der Elastizitätsmodul jedoch rasch abzusinken und durchläuft zur Zeit des maximalen Wachstums ein Minimum (Zeitpunkt 7), um sich daraufhin wieder zu erholen.

Es ist hiemit bewiesen, dass nicht die Änderung des Turgordruckes, sondern die enorme Zunahme der Wanddehnbarkeit das grundlegende Merkmal des Streckungswachstums ist. Die Tabelle 1 lässt leider nicht entscheiden, ob die Dehnung rein elastischer oder zum Teil auch plastischer Natur ist. Stellt man sich vor, dass in jedem der in Tabelle 1 aufgeführten Zeitpunkte zufolge des Zellwandwachstums ein neuer Ausgangszustand geschaffen sei, so sollte die Summierung der Turgordehnungen  $\Delta l$  vom Zeitpunkt 1—10 die Zellstreckung ergeben. Man erhält jedoch nur  $291 \mu$ , während die Längenzunahme der turgeszenten Zellen  $475 \mu - 38 \mu = 437 \mu$  beträgt. Man könnte daher vermuten, dass der fehlende Betrag von  $146 \mu$  durch plastische Verformung zustande gekommen sei. Ein solcher Schluss wäre jedoch unrichtig, denn durch Einschlebung weiterer Messpunkte zwischen die gewählten zehn Zeitpunkte könnte sicher der Anteil der elastischen Dehnung ganz wesentlich gesteigert werden. Bei Zeitpunkt 5 und 7 sind die turgeszenten Zellen gleich lang wie die plasmolysierten Zellen des nächstfolgenden Zeitpunktes, so dass also in diesen beiden Intervallen die gesamte Dehnung sicher elastischer Natur ist. Man geht daher wohl kaum fehl, wenn man mit BURSTRÖM annimmt, dass die irreversible Dehnung durch Stoffeinklagerung in die elastisch gedehnte Membran zustande kommt.

Besonderes Interesse verdient die Frage, wie der Elastizitätsmodul der Zellwand sich bis auf einen Zehntel senken kann. Man wird wohl nach wie vor annehmen müssen, dass die Haftpunkte in der Zellwand (FREY-WYSSLING 1945) schwächer werden oder an Zahl abnehmen. Dadurch wird die Dehnbarkeit erhöht. Trotzdem braucht nicht unbedingt eine plastische Verformung stattzufinden, denn darunter versteht man ein Fließen, das heisst ein Aneinandervorbeigleiten der Moleküle. Dies ist beim zellulosischen Micellargerüst der meristematischen Zellwände nicht unbedingt notwendig. Die vorhandenen Maschen der Retikularstruktur können elastisch erweitert werden, worauf sofort neue Zellulosestränge eingeflochten würden. Auf diese Weise könnte man sich die Streckung ohne Fließen vorstellen; doch ist es kaum möglich, zu beweisen, dass nirgends ein örtlich begrenztes Abgleiten von Micellarsträngen, also lokale plastische Verschiebungen stattfinden. Da sich die technischen Begriffe der elastischen und plastischen Dehnung auf totes Material beziehen, können sie unmöglich die Dehnungserscheinungen von lebenden, aktiv wachsenden Objekten erschöpfend erfassen.

Man kann sich nun fragen, ob beim Streckungswachstum primär der Elastizitätsmodul der Zellwand sinkt, oder ob zuerst die Substanzvermehrung (Wachstum) einsetzt. Der Vergleich des Elastizitätsmoduls vom Zeitpunkt



0 mit 1 und 2 scheint für die zweite Möglichkeit zu sprechen. Ob dieses Verhalten allgemein zutrifft, müsste allerdings zuerst noch systematisch untersucht werden. Sicher ist, dass während der grossen Wachstumsperiode die beiden Vorgänge eng gekoppelt sind. Die Synthese von Zellulose und anderen Membransubstanzen in der Zellwand muss es mit sich bringen, dass gleichzeitig das bestehende Micellargerüst aufgelockert und dadurch dehnbare wird (Zunahme der  $\varepsilon$ -Werte).

### 3. Dehnungsarbeit, berechnet aus der Wandspannung

Für die Berechnung der Arbeit, die für die Wanddehnung aufgebracht werden muss, ist es gleichgültig, ob die Dehnung elastisch oder plastisch erfolgt. Man braucht nur die Wandspannungen, die die zunehmende spezifische Verlängerung  $\varepsilon$  erzeugen, in jedem Moment zu kennen. Die Arbeitsleistung ist dann durch die Fläche  $A = \int \sigma \cdot d\varepsilon$  (Abb. 7) gegeben. Da  $\varepsilon$  eine unbenannte Zahl ist, erhält man die Dimension  $\text{cmkg/cm}^3$ , d. h. man findet die Arbeit, die notwendig ist, um einem Kubikzentimeter des betreffenden Materials die spezifische Verlängerung  $\varepsilon$  zu erteilen.

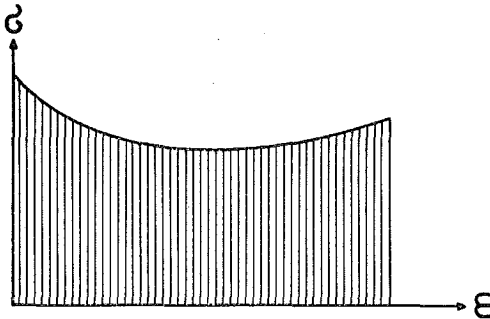


Abb. 7  
Spannungs-Dehnungs-  
Diagramm.

$\sigma$  Wandspannung in der Längsrichtung.  $\varepsilon$  spezifische Dehnung  $\Delta l/l$ . Die Dehnungsarbeit pro Volumeneinheit ist durch die schraffierte Fläche gegeben.

In unserem Beispiel der Tabelle 1 sind die Verhältnisse dadurch kompliziert, dass in jedem der zehn angegebenen Zeitpunkte eine durch das Wachstum veränderte Zellwand vorliegt. Nehmen wir an, dass die Wandstreckung zwischen den angegebenen Zeitpunkten mit konstanter Spannung  $\sigma$  erfolge, so können wir die Dehnungsarbeit jeder einzelnen Etappe in erster Näherung durch  $A = \sigma \cdot \varepsilon$  berechnen (Tab. 1, Kolonne VIII). Die erhaltenen Werte beziehen sich auf  $1 \text{ cm}^3$  Wandsubstanz. Da wir das Zellwandvolumen zu jedem der zehn Zeitpunkte kennen — es beträgt  $2r\pi \cdot d \cdot l$  —, ist die Arbeit der einzelnen Streckungsstufen durch Multiplikation von  $A$  mit dem betreffenden Wand-Ausgangsvolumen gegeben (Tab. 1, Kolonne IX). Durch Addition dieser Teilarbeiten erhält man  $150,7 \cdot 10^{-9} \text{ cmkg} = 0,15 \text{ erg}$ .

Im ersten Abschnitte ist als Dehnungsarbeit  $T \cdot \Delta V = 0,26 \text{ erg}$  gefunden worden. Jene Berechnung bezog sich auf eine Streckung von  $437 \mu$ , während von der zweiten Berechnung nur  $291 \mu$  Dehnung (Tab. 1, Kolonne III,  $\varepsilon \Delta l$ )

erfasst worden sind. Es ist daher klar, dass das Ergebnis zu klein ausfallen muss. Ferner ist im ersten Fall der Turgor konstant angenommen worden, während hier seine negative Schwankung zur Zeit der grossen Wachstumsperiode berücksichtigt worden ist.

Theoretisch sollten beide Arten der Berechnung zum gleichen Resultat führen, denn

$$\sigma \cdot \varepsilon \cdot \text{Wandvolumen} = \frac{rT}{2d} \cdot \frac{\Delta l}{l} 2r\pi \cdot d \cdot l = Tr^2\pi \cdot \Delta l = T \cdot \Delta V.$$

Der Unterschied ist daher lediglich dadurch bedingt, dass der erste Wert eine zu rohe Berechnung vorstellt und der zweite wegen zu kleiner Dichte der Beobachtungspunkte nicht die gesamte Streckung erfasst.

#### 4. Das Wesen der Dehnungsarbeit

Da wir für die Berechnung der Dehnungsarbeit vom Turgor  $T$  ausgegangen sind, handelt es sich um eine osmotische Leistung. Man kann sich nun fragen, wie sich diese osmotische Arbeit zum Gesamtarbeitsvermögen der Zelle verhält. Diese Frage ist deshalb notwendig, weil während des Streckungsvorganges andere wichtige energieverbrauchende Prozesse vor sich gehen. Da ist in erster Linie an den wichtigen Nachschub des osmotischen Materials zu erinnern. Der Turgor von 3 at kann in der sich um 900 % verlängernden Zelle nur aufrecht erhalten werden, wenn statt Wasser eine entsprechende Zuckerlösung in die Zelle hineingeschafft wird. Ferner werden auch die Zufuhr und die Synthese neuer Zellwandsubstanz Arbeit kosten.

Da man als Energiequelle für jene Vorgänge nur die Atmung kennt, soll die oben errechnete osmotische Arbeit von 0,26 erg pro Zelle mit dem Energieinhalt des zur Verfügung stehenden Atmungsmaterials verglichen werden. Zu diesem Zwecke rechnet man die Dehnungsarbeit mittels des Wärmeäquivalentes in Kalorien um. 0,26 erg entsprechen  $6,2 \cdot 10^{-9}$  cal.

Das Atmungsmaterial, das der Zelle zur Verfügung steht, kann geschätzt werden, wenn man ihr osmotisches Material mit BURSTRÖM als Hexosezucker (Molekulgewicht 180) betrachtet. Die 3 at Turgordruck bei Wassersättigung entsprechen dann einer Konzentration von 24 g Glukose/l. Der Zellinhalt ist  $r^2\pi(l+\Delta l)$ . Hieraus errechnet man den Zuckergehalt je Zelle, und da jedes Molekül Glukose 672 000 cal Atmungsenergie entspricht, erhält man

	Glukosegehalt je Zelle	Verfügbare Atmungsenergie
Vor der Zellstreckung ( $r = 8 \mu, l + \Delta l = 38 \mu$ )	$1,8 \cdot 10^{-7}$ mg	$6,8 \cdot 10^{-7}$ cal
Nach der Zellstreckung ( $r = 8 \mu, l + \Delta l = 475 \mu$ )	$22,8 \cdot 10^{-7}$ mg	$85,3 \cdot 10^{-7}$ cal
Zuwachs	$21,0 \cdot 10^{-7}$ mg	$78,5 \cdot 10^{-7}$ cal

Während der Streckung hat sich also die Zuckermenge in der Zelle und entsprechend die verfügbare Atmungsenergie, verzehnfacht! Vergleicht man die

geleistete Dehnungsarbeit von  $6,2 \cdot 10^{-9}$  cal mit der vor und nach der Dehnung zur Verfügung stehenden chemischen Energie, so beträgt sie nur  $\frac{1}{100}$  bis  $\frac{1}{1000}$  davon. Hieraus geht hervor, dass die osmotische Dehnungsarbeit gegenüber der gesamten Arbeitsfähigkeit der Zelle ganz zurücktritt. Wahrscheinlich muss für die Vorgänge der ständigen Herbeischaffung des osmotischen Materials und der Synthese der Wandstoffe viel mehr Arbeit geleistet werden. Die Dehnungsarbeit stellt daher eine untergeordnete Nebenerscheinung vor, die nur deshalb in ihrer Bedeutung bisher überschätzt worden ist, weil die osmotische Zellstreckung ein dem Verständnis relativ zugänglicher Prozess ist.

### Zusammenfassung

Beim Streckungswachstum der Epidermiszellen der Weizenwurzeln herrschen Spannungen von etwa  $28 \text{ kg/cm}^2$  in den Zellwänden. Das Hauptmerkmal und wohl auch die Ursache der gewaltigen Wanddehnung von über 900 % ist die auffallende vorübergehende Senkung des Elastizitätsmoduls der Zellwand von etwa 600 auf  $60 \text{ kg/cm}^2$ . Die Steigerung der Wanddehnbarkeit ist eine Folge des Intussuszeptionswachstums.

Die Dehnungsarbeit beträgt pro Zelle etwa  $\frac{1}{4}$  erg. Diese Arbeit beläuft sich auf nur  $1 \frac{1}{100}$  bis  $1 \frac{1}{1000}$  des in der Zelle in Form von Atmungsmaterial zur Verfügung stehenden gesamten Arbeitsvermögens. Man muss daher annehmen, dass beim Streckungswachstum andere viel bedeutendere Arbeitsaufwendungen stattfinden, verglichen mit denen die Dehnungsarbeit eine untergeordnete Rolle spielt.

### Literatur

- BURSTRÖM, H. Die osmotischen Verhältnisse während des Streckungswachstums der Wurzel. *Lantbrukshögskolans Annaler* (Schweden). *10*, 1 (1942).
- CASTLE, E. S. Membrane tension and orientation of structure in the plant cell wall. *J. Cell. Comp. Physiol.* *10*, 113 (1937).
- FREY-WYSSLING, A. *Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate*. Berlin 1938. S. 221.
- Das Streckungswachstum der pflanzlichen Zellen. *Arch. Jul.-Klaus-Stiftg.* *20*, Ergänzungsbld, S. 381 (1945).
- Over de biochemie van de strekkingsgroei. *Vakblad voor Biologen* (Nederland). *27*, 89 (1947).
- HEYN, A. N. J. Der Mechanismus der Zellstreckung. *Rec. trav. bot. néerl.* *28*, 113 (1931).
- The physiology of cell elongation. *Bot. Rev.* *6*, 515 (1940).
- SAKAMURA, T. Eine schematische Darstellung der osmotischen Arbeitsleistung und Zustandsgrößen der Pflanzenzelle. *Cytologia, Fujii Jubiläumsbd.* *1*, 115 (1937).
- SCHOCH-BODMER, H. Beiträge zur Kenntnis des Streckungswachstums der Gramineen-Filamente. *Planta.* *30*, 186 (1939).
- Über das Spitzenwachstum der Pollenschläuche. *Ber. schweiz. bot. Ges.* *55*, 164 (1945).
- URSPRUNG und BLUM. Eine Methode zur Messung des Wanddruckes und Turgordruckes. *Jb. wiss. Bot.* *63*, 1 (1924).
- WIRTH, P. *Membranwachstum während der Zellstreckung*. Diss. Zürich E.T.H. 1946.