

## 2. H. C. Schellenberg: Die Reservecellulose der Plantagineen.

Mit Tafel II. 

Eingegangen am 29. Dezember 1903.

Zu den Pflanzenfamilien, die in den Endospermen der Samen als Reservestoffe celluloseähnliche Körper aufspeichern, gehören auch die Plantagineen.

Die Samen dieser Pflanzen sind mit einer verschleimenden Samenhaut versehen. Der Keimling ist ganz vom Endosperm umschlossen, in der Längsrichtung des Samens gerade ausgestreckt. Ihn umschliesst das hornartige Endosperm, das aus Zellen mit stark verdickten Wandungen sich zusammensetzt (Fig. 4). Nach dieser anatomischen Struktur liegt die Vermutung nahe, dass diese Membranverdickungen der Endospermzellen bei der Keimung des Samens aufgelöst werden und dass dieses Material als Reservestoff für die Ernährung des Keimlings dient. In der Literatur habe ich, soweit sie mir zugänglich war, keine diesbezügliche Angabe gefunden. Auch HARMS<sup>1)</sup>, der die Plantagineen in ENGLER-PRANTL's Pflanzenfamilien bearbeitet hat, kennt nichts derartiges.

Anfänglich war es mir zweifelhaft, ob diese Membranen bei der Keimung gelöst werden. Untersucht man nämlich die von dem herausgetretenen Keimling abgeworfenen Reste des Samens von *Plantago lanceolata*, so findet man die verdickten Wandungen der Endospermzellen wieder, und zwar fast in der gleichen Dicke, wie im ungekeimten Samen. Einzig die geringere Dichte der Membranen gekeimter Samen weist darauf hin, dass während der Keimung doch eine Veränderung in diesen Zellwänden eingetreten ist. Es schien mir deswegen wünschenswert, diese Veränderung der Membran während der Keimung etwas genauer zu untersuchen.

Die Endospermzellen des ausgereiften Samens<sup>2)</sup> von *Plantago*-Arten enthalten keine Stärke; im Inhalt findet man reichlich Eiweissstoffe sowohl in Form von kleinen Kristallen oder Globoiden, als auch in Form eines kleinkörnigen Niederschlages. Öltropfen habe ich nicht

---

1) HARMS, Plantaginaceen in ENGLER-PRANTL, Natürliche Pflanzenfamilien, IV. Teil, 3b, S. 304 u. f.

2) Während der Samenbildung wird in den Endospermzellen Stärke in geringer Menge abgelagert. In dem Masse, wie die Wandverdickungen ausgebildet werden, verschwindet die Stärke, und im reifen Samen ist sie nicht mehr anzutreffen.

beobachtet. Während der Keimung werden diese Inthaltkörper gelöst; sie wandern aus, und als Rest bleibt ein zusammengeschrumpfter schwach körniger Plasmaleib zurück. Die Lösung beginnt in der Nähe des Keimlings im oberen Teile des Samens und schreitet nach den Seiten und unten vorwärts.

Am unteren Teile des Samens tritt die Wurzel des Keimlings aus, dann folgt das hypokotyle Glied, während die beiden Kotyledonen noch längere Zeit im Endosperm verbleiben und dem Keimling als Saugorgan die Nahrung zuführen. Während im ungekeimten Samen der Keimling meistens keine Stärke führt, bemerkt man, dass bald nach Beginn der Keimung Stärke auftritt und dass sich diese im Verlauf des Keimungsprozesses noch vermehrt. Ich habe sie zuerst in der Wurzelhaube angetroffen, dann im hypokotylen Glied und in den Kotyledonen. Es liegt somit der Fall vor, dass der Keimling, trotzdem er noch keine Kohlensäure verarbeitet und grosse Mengen Kohlenhydrate zur Bildung seiner Organe verbraucht, doch noch Stärke ablagert. Demnach müssen dem Keimling aus dem Endosperm in irgend einer Form Kohlenhydrate zugeführt werden, denn es ist unwahrscheinlich, dass wenn auch im ruhenden Samen der Keimling Rohrzucker oder andere gelöste Kohlenhydrate enthalten würde, die Menge dieser zur Bildung der wachsenden Organe und der Stärke genügt.

Im Endosperm findet man aber keine Stärke, Öl und Zucker jedenfalls nur in geringer Menge. Als Hauptquelle zur Deckung des Bedarfes an Kohlenhydraten stehen dem Keimling nur die stark verdickten Membranen der Endospermzellen zur Verfügung. Diese Verhältnisse kehren bei allen von mir untersuchten *Plantago*-Arten wieder. Etwas verschieden ist das Verhalten der Endosperm-membranen bei der Keimung.

Betrachten wir zuerst die Verhältnisse bei *Plantago lanceolata* L. Im ungekeimten Samen sind die Membranen stark lichtbrechend. Mit Jodlösungen färben sie sich nicht. In Kupferoxydammoniak quillt die Membran mässig, ohne sich stark zu lösen; Lösung tritt erst in konzentrierter Schwefelsäure ein, während verdünnte Schwefelsäure nur eine leichte Quellung verursacht. Mit Chlorzinkjod gibt sie eine äusserst schwache violette Färbung, während mit Jodschwefelsäure die Blaufärbung intensiver auftritt. Die Mittellamelle zeigt eine geringe Differenz gegenüber den starken Verdickungsschichten; sie ist meistens kaum zu unterscheiden; nach Behandlung mit Chlorzinkjod oder Kupferoxydammoniak tritt sie deutlicher hervor (Fig. 1).

Untersucht man die gekeimten Samen, so findet man, dass durch die Keimung die Verdickungsschichten der Endosperm-membranen nicht völlig aufgelöst wurden. Die Membran zeigt ungefähr dieselbe

Dicke; ihr Lichtbrechungsvermögen ist aber bedeutend geringer geworden und besonders wichtig ist, dass sich ihre Reaktionen geändert haben. Besonders guten Aufschluss gibt die Chlorzinkjodreaktion. Während bei den ungekeimten Samen die Membranen des Endosperms sich ganz schwach färben, geben die gleichen Membranen der gekeimten Samen eine tief violettblaue Färbung, und zwar bei Anwendung des gleichen Reagens unter den gleichen Bedingungen. Auch mit der Jod-Schwefelsäurereaktion lässt sich eine Differenz erkennen, indem die Endospermmembranen der gekeimten Samen mit schwacher Säure intensiver blau werden als bei den ungekeimten.

Während des Verlaufs der Keimung kann man mit der Chlorzinkjodreaktion die Veränderung der Membranen des Endosperms leicht verfolgen. Sie beginnt in der oberen Hälfte des Samens in den dem Keimling unmittelbar anliegenden Membranen; sie schreitet dann in die beiden seitlichen Flügel des Endosperms vor und dehnt sich auf die ganze Länge des Keimlings aus. Auf Querschnitten durch die Samen in verschiedenen Keimungsstadien bemerkt man, dass diese Veränderung der Membranen vom Keimling aus fortschreitet, am stärksten in der Richtung nach den beiden Seiten, bis schliesslich alle Membranen des Endosperms die Umwandlung erlitten haben. In günstigen Stadien kann man z. B. sehen, wie der dem Keimling genäherte Teil der Membranen mit Chlorzinkjod intensiv violett-blau gefärbt wird (Fig. 5), die äusseren hingegen in dem gleichen Präparate nur ganz schwach bläulich werden. Man hat es somit mit einem Prozess zu tun, der in unmittelbarer Nähe des Keimlings einsetzt und nach den Rändern des Samens fortschreitet. Die Veränderungen der Membranen während der Keimung lassen auf eine Lösung eines Teiles der Membransubstanz schliessen. Die Farbenänderungen, die man mittels der Chlorzinkjodreaktion wahrnimmt, zeigen, dass das, was zurückbleibt, entweder reine Cellulose oder eine Substanz ist, die ihr sehr nahe steht. Im ungekeimten Samen ist an diese Substanz noch eine andere gebunden oder aber mit ihr innig vermenget.

Diese Substanz, die bei der Keimung aus der Membran herausgelöst wird, muss ein celluloseähnlicher Körper sein. Nach E. SCHULZE<sup>1)</sup> bezeichnet man jene Celluloseformen, die bereits schon durch Kochen in 5prozentiger Salzsäure gelöst werden, als Hemicellulosen. In den Samen verschiedener Familien sind sie aufgefunden worden; sie werden dort meistens als Reservenernährung für den Keimling aufgespeichert und von der Pflanze wieder gelöst. Es war wahrscheinlich, dass diese in Lösung getretene Substanz bei *Plantago lanceolata* eine

1) E. SCHULZE, Zeitschrift für physiol. Chemie, Bd. XVI. Zur Chemie der pflanzlichen Zellmembranen.

Hemicellulose war. Ich kochte deswegen eine grössere Anzahl Schnitte in 5 prozentiger Salzsäure während einer Stunde. Die nachherige Untersuchung der Schnitte mit Chlorzinkjod zeigte, dass in der Membran die gleichen Veränderungen eingetreten sind wie im keimenden Samen. Die Membranen färbten sich mit diesem Reagens tiefblau. In der Salzsäurelösung konnte, nachdem sie durch Verdunsten eingeeengt war, mittelst FEHLING'scher Lösung ein reduzierender Zucker nachgewiesen werden<sup>1)</sup>. Der Versuch, einen fünfgliedrigen Zucker mittelst der Furfurolreaktion nachzuweisen, fiel negativ aus.

Nach diesem Verhalten der Membran muss es als sehr wahrscheinlich bezeichnet werden, dass während der Keimung von *Plantago lanceolata* aus den Membranen des Endosperms eine Substanz herausgelöst wird, die man zu den Hemicellulosen stellen muss, während ein Rest zurückbleibt, der reine Cellulose ist oder dieser doch sehr nahe steht.

Um das Mengenverhältnis der Hemicellulose und der echten Cellulose annähernd zu schätzen, kann man die Dichtigkeit der Membranen vor und nach der Keimung miteinander vergleichen. Macht man die Voraussetzung, dass beide Substanzen annähernd gleich stark das Licht brechen, so wird, wenn die Dicke der Membran sich nicht verändert hat, proportional der Abnahme des Lichtbrechungsvermögens die Substanz weniger dicht sein. Darnach lässt sich die Substanzmenge ungefähr schätzen, die herausgelöst worden ist. Für *Plantago lanceolata* muss man annehmen, dass ca.  $\frac{1}{3}$  bis  $\frac{1}{2}$  der Substanzmenge ungelöst zurückbleibt, während  $\frac{1}{2}$  bis  $\frac{2}{3}$  der Substanzmenge der Membranen des Endosperms gelöst wird.

Die andere Frage, ob die Hemicellulose mit der echten Cellulose in der Membran in chemischer Verbindung sich befindet, oder ob die Substanzen bloss miteinander gemengt sind, lässt sich durch die optische Reaktion entscheiden. Untersucht man die Membranen im polarisierten Licht, so findet man, dass die Substanz doppelbrechend ist. Unter Einschaltung des Glimmerblättchens und bei gekreuzten Nicols verändert sich bei Drehung des Objekts um  $45^\circ$  die Farbe in der Weise, dass sie vom roten ins Blaue, oder wenn in umgekehrter Richtung gedreht wird, ins Gelbe übergeht.

Auch bei starker Vergrößerung sind keine verschiedenen Teilchen wahrzunehmen, die optisch ungleich reagieren.

Die nach der Keimung zurückgebliebenen Membranen geben

1) Die mir zur Verfügung stehende Samenmenge war für eine makrochemische Untersuchung viel zu gering; ich muss mich deswegen mit diesen Resultaten begnügen, denn nur auf makrochemischem Wege lassen sich die verschiedenen Zuckerarten sicher feststellen.

die gleichen optischen Reaktionen, wenn auch in bedeutend schwächerem Masse. Darnach muss man annehmen, dass die Hemicellulose mit der echten Cellulose zu einer einheitlichen Substanz verbunden war und dass während des Keimungsprozesses der eine Teil abgespalten und herausgelöst wurde.

Mit diesem Resultat stimmt auch das Verhalten der Membran zu Chlorzinkjod. Man kann nicht wohl annehmen, dass im ungekeimten Samen die Reaktion nicht gelingt, weil ein anderer Stoff noch daneben sich vorfindet. Dagegen ist es leicht verständlich, dass die Membran die Reaktion mit Chlorzinkjod deswegen nicht gibt, weil die Cellulose noch an einen anderen Körper gebunden ist. Nach der Keimung, wenn dieser Körper gelöst ist, bleibt die Cellulose zurück, die dann leicht mit Chlorzinkjod die Cellulosereaktion gibt. Die Auflösungsweise der Membran bei der Keimung ist verschieden von den bis dahin beobachteten Fällen. Korrosionsfiguren mit zahlreichen feinen, radial verlaufenden Kanälchen, wie sie in den Membranen keimender Lupinen oder Dattelkerne zu beobachten sind, konnte ich nicht auffinden, ebensowenig Abschmelzungsfiguren, wie sie etwa sich vorfinden, wenn ein Eiszapfen in der Wärme abschmilzt. Die ganze Membran wird in der Struktur kaum verändert, Auflösungslinien sind nicht zu sehen, nur die langsame allmähliche Veränderung der Dichtigkeit der Substanz deutet den Auflösungsprozess an.

Ein Ferment wird auch hier den Auflösungsprozess vollführen. Ich prüfte deswegen mit der Guajak-Wasserstoffsperoxydreaktion die ungekeimten Samen. Das Endosperm zeigt keine Reaktion, nur der Keimling färbt sich blau. Untersucht man Samen während der verschiedenen Keimungsstadien, so findet man, dass zuerst in der Umgebung des Keimlings das Endosperm sich blau färbt, dann schreitet die Färbung vorwärts, bis das ganze Endosperm die Blaufärbung aufweist. Dieser Gang der Wasserstoffsperoxydreaktion deutet darauf hin, dass der Stoff, der die Blaufärbung herbeiführt, vom Keimling ausgeschieden wird und allmählich das ganze Endosperm durchdringt. Das Ferment, das die Hemicellulose löst, ist von der Diastase verschieden, denn durch Einlegen der Schnitte in Diastaselösungen wird die Membran nicht verändert. Die Guajak-Wasserstoffsperoxydreaktion ist eine Gruppenreaktion, die neben Diastase auch mit den Sauerstoff übertragenden Fermenten und den Cellulose lösenden eine Blaufärbung gibt.

Nachdem ich das Verhalten der verdickten Zellmembranen von *Plantago lanceolata* bei der Keimung genauer studiert hatte, suchte ich die Verbreitung dieser Verhältnisse innerhalb der Plantagineen festzustellen. Untersucht wurden die Samen folgender Arten: *Plantago lanceolata*, *media*, *major*, *coronopus*, *montana*, *alpina*, *saxatilis*, *maritima*,

*Rugeli* und *aristata*<sup>1)</sup>. In allen Fällen waren die Membranen des Endosperms stark verdickt und in allen Fällen liess sich eine Veränderung dieser Membranen während der Keimung nachweisen. Es scheint demnach, dass die Hemicellulosen allgemein innerhalb der Gruppe der Plantagineen in den Membranen des Endosperms vorkommen, denn die vorliegenden Arten gehören verschiedenen Gruppen der Gattung *Plantago* an, und die Heimat dieser Arten ist sowohl nach den Kontinenten, wie nach der Höhe über Meer eine recht verschiedene. Leider war es mir nicht möglich die Samen von der nahe verwandten Gattung *Litorella* zu untersuchen.

Zwischen den einzelnen Arten bestehen kleine Unterschiede. Die Membran reagiert mit Chlorzinkjod etwas verschieden. Im ungekeimten Zustand wechseln die Farbentöne von schwach rötlichviolett bei *Plantago coronopus*, *lanceolata*, *media*, *alpina* bis zum schwach blauvioletten Tone bei *Plantago maritima*, *montana*. Einige wie *Plantago saxatilis*, *aristata* werden durch Chlorzinkjod fast gar nicht verändert, während andere durch das gleiche Reagens in gleicher Konzentration intensiver gefärbt werden (*Plantago Rugeli* violettrotlich).

Bei der Keimung verhalten sich diese Arten etwas verschieden. Die einzige *Plantago*-Art, wo ich bei der Lösung der Membranen Korrosionsfiguren beobachtet habe, ist *Plantago saxatilis*. Diese Art besitzt im Verhältnis zu den anderen grössere Samen. Ihr Endosperm ist sehr hart, die Membranen sind sehr stark verdickt. Fig. 2. Die einzelnen Zellen besitzen zahlreiche Poren. Ihre Zahl ist grösser als bei allen anderen untersuchten Arten. Während im ruhenden Samen die Wände der Endospermzellen mit Chlorzinkjod kaum verändert werden, zeigen sie nach der Keimung eine ziegelrote Farbe. Man kann nun beobachten, wie während des Lösungsprozesses sich zahlreiche feine radial gestellte Kanälchen vom Zelllumen aus bilden, bis schliesslich die ganze Auflösung beendet ist. Fig. 3. Im Gegensatz zu den anderen Arten von *Plantago* wird nach der Keimung die Membran bedeutend dünner, ohne aber völlig aufgelöst zu werden. Dieser Rest färbt sich mit Chlorzinkjod ziegelrot mit einem Stich ins Violette. In Säuren ist er leicht quellungsfähig. Die Mittellamelle bleibt ziemlich unverändert.

Durch den Lösungsprozess wird in diesem Fall bedeutend mehr Substanz aus den Membranen herausgelöst. Etwa  $\frac{3}{4}$  der Substanzmenge der Membran mögen gelöst werden, und nur  $\frac{1}{4}$  oder  $\frac{1}{5}$  der Substanzmenge bleibt zurück. Der Lösungsprozess gleicht durchaus den in anderen Fällen, wie z. B. bei Liliaceen, beobachteten Verhältnissen. Es bleibt nur ein relativ kleiner Membranrest zurück, der nicht aufgelöst wird. Die Poren und andere Strukturen werden in der Folge weniger deutlich oder verschwinden ganz.

1) Das Material verdanke ich der schweiz. Samenkontrollstation in Zürich.

Die andere Reaktion der Membran nach der Keimung lässt darauf schliessen, dass in der zurückgebliebenen Substanz nicht gewöhnliche Cellulose vorliegt, sondern eine andere Modifikation. Von E. SCHULZE<sup>1)</sup> ist ja auch gezeigt worden, dass es eine ganze Reihe verschiedener Cellulosearten gibt, die erst beim Kochen mit konzentrierten Säuren gelöst werden. Bei der Hydrolyse entstehen aus ihnen neben Dextrose auch andere Zuckerarten. Die erste Färbung dieser Membran mit Chlorzinkjod beruht bei *Plantago saxatilis* nach der Keimung sehr wahrscheinlich darauf, dass hier eine andere Modifikation der Cellulose vorliegt. Im ungekeimten Samenkorn ist diese echte Cellulose noch an eine Hemicellulose gebunden. Dadurch erscheint es einzig möglich, dass die Rotfärbung der Membran nicht vor der Keimung eintreten kann. Zudem reagiert die Membran in optischer Beziehung nicht wie ein Substanzgemenge, sondern wie eine einheitliche Substanz.

Die anderen *Plantago*-Arten zeigen, soweit ich dieselben untersucht habe, bei dem Lösungsvorgang der Membran keine Korrosionsfiguren; es ist nur eine langsame allmähliche Veränderung der Dichte der Substanz wahrzunehmen. Bei allen Vertretern bleibt ein ungelöster Rest der Endospermmembranen zurück. Meistens ist die ursprüngliche Dicke der Membranen noch vorhanden oder eine geringe Schrumpfung eingetreten. Im Mittel muss man annehmen, dass etwa  $\frac{2}{3}$  der Membransubstanz gelöst wird und  $\frac{1}{3}$  ungelöst zurückbleibt. Nach dem Verhalten gegenüber Chlorzinkjod lassen sie sich in zwei Kategorien bringen:

1. Solche Arten, deren Membranen im Endosperm nach der Keimung mit Chlorzinkjod blau oder blauviolett werden: *Plantago lanceolata*, *alpina*, *coronopus*, *maritima*.
2. Solche Arten, deren Endospermmembranen nach der Keimung mit Chlorzinkjod ziegelrot oder mit einem Stich ins Violette reagieren: *Plantago saxatilis*, *aristata*.

Nachdem ich gezeigt habe, dass die *Plantago*-Arten in ihren Endospermen Hemicellulosen als Reservestoff aufspeichern, bleibt mir nur noch die Frage zu beantworten, ob in den vegetativen Organen der mehrjährigen Arten nicht auch die gleichen oder ähnliche Stoffe als Reservenahrung aufgespeichert werden. Ich glaube, diese Frage bejahen zu müssen.

Im Wurzelstock von *Plantago alpina* und *montana*, die im Winterstadium gesammelt wurden, befinden sich sowohl in der Rinde als im Mark Zellen, deren Membranen gleichmässig verdickt sind. Fig. 8. Sie sind unverholzt, mit Chlorzinkjod geben sie schwach rötlich-

1) E. SCHULZE, Zeitschrift für physiolog. Chemie, Bd. XVI.

violette Färbungen. Sie lösen sich in Säuren leicht auf. Nach dem Kochen in 5prozentiger Salzsäure geben sie mit Chlorzinkjod blaue Färbungen.

Dieses Verhalten der Verdickungsschichten stimmt für den Charakter der Hemicellulosen. Wie ich aus Herbarmaterial, das im Sommer gesammelt wurde, ersehe, werden bei *Plantago alpina* diese Schichten auch herausgelöst. Indessen bedarf diese Frage noch einer weiteren Prüfung, um besonders den Lösungsmodus genauer festzustellen; sicher ist aber, dass diese Celluloseformen der Markzellen und der Rinde als Reservematerial dienen. Darnach sind bei den Plantagineen nicht nur im Endosperm der Samen verdickte Membranen vorhanden, deren Stoffe als Reservematerial bei der Keimung dienen, sondern ähnliche oder die gleichen Stoffe werden auch in den Membranen der überwinternden Wurzelstöcke abgelagert, wo sie im Samen die gleiche Funktion als Reservematerial zu erfüllen haben.

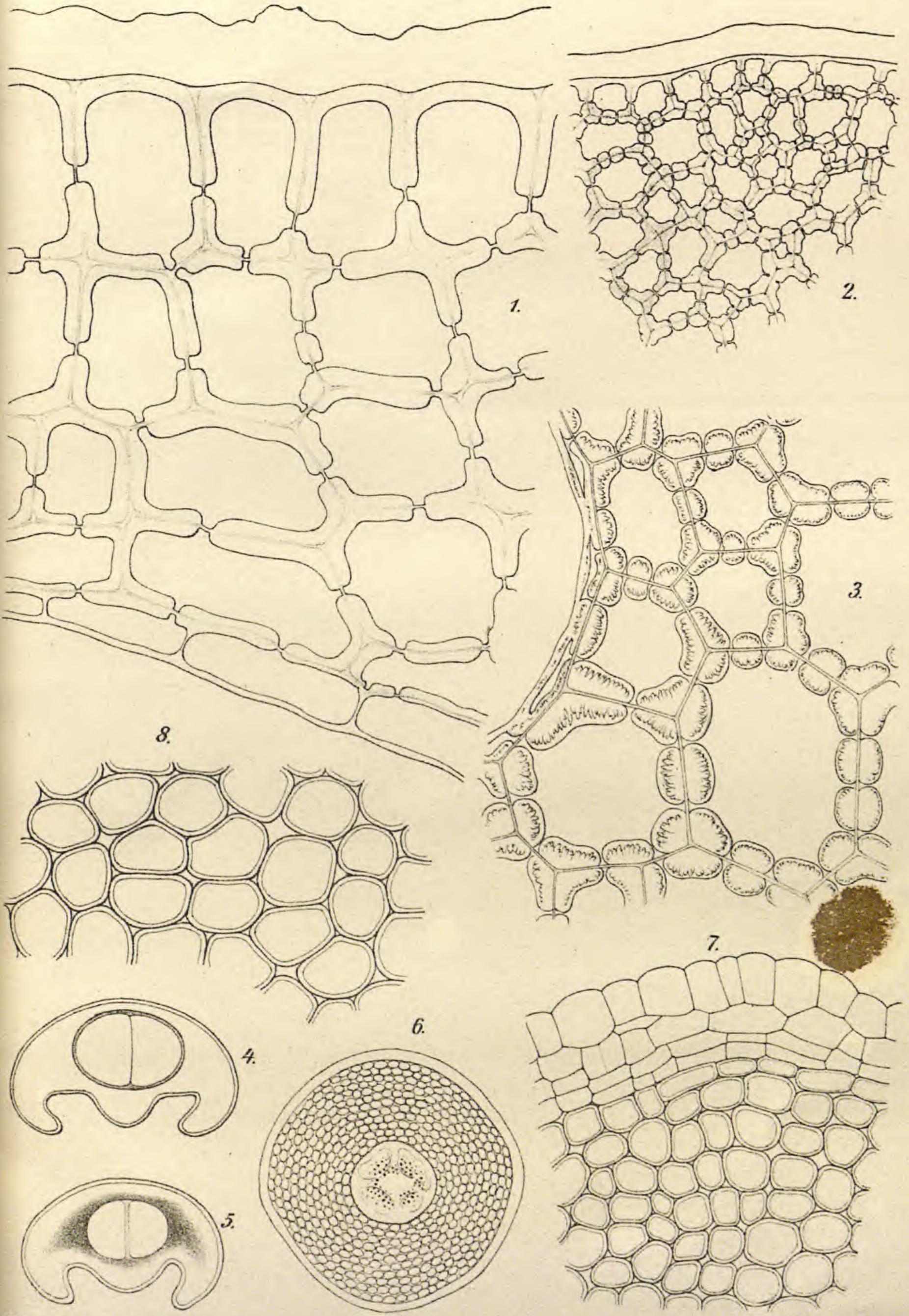
Zu den Plantagineen gehört ferner die Gattung *Litorella*. Da ich keine Samen untersuchen konnte, war es interessant, die Pflanze im Winterstadium mit Rücksicht auf das Vorkommen von Hemicellulosen in vegetativen Organen zu untersuchen. Der Wurzelstock von *Litorella lacustris* ist knollenförmig verdickt. Die Rinde ist mächtig entwickelt (Fig. 6), während im Zentrum eine relativ kleine Gefässbündelgruppe sich vorfindet. Die mächtig entwickelte Rinde dient der Pflanze als Speicherorgan. Ihre Zellen besitzen eine gleichmässig verdickte Membran (Fig. 7). Mit Chlorzinkjod gibt diese einen schwach rotvioletten Ton. In Säuren ist die Verdickungsschicht löslich. Nachdem die Membranen mit 5prozentiger Salzsäure ausgekocht waren, gaben sie mit Chlorzinkjod eine intensiv blaue Färbung. Es liegt somit auch hier eine Membran vor, die Hemicellulosen enthält, und sehr wahrscheinlich werden diese Stoffe beim Austreiben der Pflanze im Frühjahr wieder aufgelöst.

*Litorella lacustris* verhält sich demnach wie andere Pflanzen in der Familie der Plantagineen.

Wenn HARMS<sup>1)</sup> in seiner Bearbeitung der Plantagineen sagt: „Die Anatomie der Plantagineen gewährt keine systematisch verwertbaren Resultate“, so kann ich diesem Ausspruch nicht zustimmen. Die Untersuchung über das Vorkommen von Hemicellulosen bei den Plantagineen hat gezeigt, dass diese Körper bei allen untersuchten Pflanzen dieser Familie zu finden sind. Ich halte dafür, dass die Plantagineen durch das Vorkommen von Hemicellulosen gekennzeichnet sind.

Der Gedanke ROCHLEDER's, dass „die Verwandtschaft der Pflanzen bedingt sei durch das gleichzeitige Vorhandensein mehrerer Körper von gleicher chemischer Natur“ findet hier seine Bestätigung.

1) HARMS, Plantaginaceen in ENGLER-PRANTL's Pflanzenfamilien, IV. Teil.



H. Schellenberg gez.

E. Laue lith.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: [22](#)

Autor(en)/Author(s): Schellenberg Hans (K)Conrad

Artikel/Article: [Die Reservecellulose der Plantagineen. 9-17](#)