

23. August RippeL: Semipermeable Zellmembranen bei Pflanzen.

(Eingegangen am 15. April 1918.)

Wie in den weiter unten folgenden Ausführungen noch genauer zu zeigen sein wird, betrachtet man die semipermeablen Eigenschaften von Pflanzenzellen, wie sie in der bekannten Erscheinung des osmotischen Wasserdrucks, vermöge der selektiv permeablen Beschaffenheit der äußersten Grenzschrift des Protoplasmas, zum Ausdruck kommt, lediglich als der Protoplasmahaut zukommend, nicht aber den umgebenden Zellwandungen. Es ist das in gewissem Sinne (mit den unten gemachten Einschränkungen) richtig. Nun kennt man aber durch die Untersuchungen von BROWN, SCHROEDER, GASSNER bei Gramineenfrüchten ähnliche semipermeable Erscheinungen, die nach diesen Untersuchungen mit Sicherheit nicht an das lebende Protoplasma gebunden sind, da sie auch bei Samen, die durch Hitze oder durch ungehindert permeierendes Jod abgetötet sind, auftreten; in Verbindung mit der Tatsache, daß gewisse dieser semipermeablen Eigenschaften, wie die Deprimierung der Wasseraufnahme in Salzlösungen, nach Maßgabe der Konzentration derselben (SCHROEDER II, p. 187), den halbierten Samen fehlen, ergab sich mit Gewißheit, daß in diesen Fällen die Semipermeabilität gewissen noch nicht näher bestimmten leblosen Zellwandschichten der Samenschale zukommt. TJEBBES hat dann das gleiche für die Samen der Zuckerrübe festgestellt und schließlich hat SHULL (S. 182 ff.) es für eine ganze Anzahl von Samen nachgewiesen (hauptsächlich *Xanthium glabratum*, ferner *Alisma plantago-aquatica*, Gramineen, Zuckerrübe, Birne, Apfel, *Vicia faba* und andere Leguminosen, *Helianthus annuus*). Die Untersuchungen von SHULL beanspruchen besonderes Interesse, weil dieser Autor mit abgelösten Samenschalen gearbeitet hat, die über ein Osmometer gespannt die bekannten Erscheinungen des osmotischen Drucks wie eine typische semipermeable Membran in dem Osmometer hervorriefen.

Die Untersuchungen von SHULL verdienen denn auch weit größere Beachtung in ihren Konsequenzen, die sie für unsere

Kenntnis des Stoffverkehrs bei den Pflanzen ergeben, als man ihnen offenbar noch in neuester Zeit zuzusprechen geneigt ist. Ich möchte daher gerade darauf etwas näher eingehen, wenn auch die ursprünglich von mir beabsichtigte Untersuchung des semipermeablen Verhaltens der Samenschalen nicht viel prinzipiell neues bieten kann; gleichwohl sei vorher noch auf einige der Klärung bedürftige Punkte eingegangen.

Im Anschluß an eine kritische Besprechung der vermeintlichen Widerstandsfähigkeit des trockenen pflanzlichen Protoplasmas gegen wasserfreien oder auch wasserarmen Alkohol, Äther, Chloroform usw., die sich dort als eine Eigenschaft der umhüllenden Cellulose- bzw. cellulose-ähnlichen Membranen erwies, die in trockenem Zustande impermeabel für diese Flüssigkeiten sind, habe ich bereits (S. 495) darauf hingewiesen, daß die früher schon von SCHROEDER (S. 201) ausgesprochene Vermutung der Identität dieser und der semipermeablen Schichten sehr wahrscheinlich sei. Diese Auffassung finde ich auch bei SHULL vertreten. SCHROEDER denkt allerdings (S. 194) an kutinisierte und verkorkte Membranen und glaubt bei PFEFFER einen Hinweis in dieser Richtung gefunden zu haben. Darin muß ein Irrtum vorliegen, da PFEFFER nirgends an den von SCHROEDER zitierten Stellen (I, S. 144 u. 179) davon spricht, wohl aber an anderer Stelle (I, S. 155), doch in ganz anderem Sinne, nämlich in der Hinsicht, daß die genannten Schichten für diosmotische Fragen ausgenommen werden müssen, da sie sich nicht oder kaum mit Wasser imbibieren. Das trifft selbstverständlich gerade für unsere Frage der Semipermeabilität zu, so daß wir uns wohl mit dieser bekannten Tatsache nicht weiter auseinander zu setzen brauchen.

Was nun die semipermeablen Eigenschaften von Cellulose-Membranen betrifft; so werde ich weiter unten genauer darauf eingehen; nur möchte ich hier nochmals betonen, daß wir solche mit Sicherheit annehmen müssen. SHULL widerlegt (S. 182) die Auffassung von REICHHARDT, wonach der Tanningehalt der Samenschalen bei Gramineen die semipermeable Membran darstelle: bei *Xanthium* läßt sich das Tannin mit NaOH entfernen, ohne daß die semipermeablen Eigenschaften eine Änderung erfahren.

Auch ein von SCHROEDER gemachter Einwand sei hier noch erledigt: Dieser Autor meint, daß Cellulose-Membranen nicht für das semipermeable Verhalten in Frage kommen könnten, da solche leicht von konzentrierter Schwefelsäure gelöst würden, aber auch verdünnte Schwefelsäure durch die semipermeablen Schichten zurückgehalten wird. Aber das Verhalten konzentrierter H_2SO_4

läßt sich natürlich durchaus nicht mit dem verdünnter vergleichen, die bekanntlich Cellulose selbst in der Siedehitze nicht oder kaum merklich anzugreifen vermag. Anders dürfte das Verhalten gegen Salpetersäure sein, von der BROWN (S. 82/83) erwähnt, daß sie bis zu 1proz. Verdünnung in verhältnismäßig kurzer Zeit in Gerstenkörner eindringt, dagegen selbst 36proz. H_2SO_4 nicht. Salpetersäure wirkt ja auch in verdünntem Zustande viel stärker auf Cellulose ein als verdünnte H_2SO_4 .

Zunächst erscheint nun sehr auffallend, wenn wir die bisher an Samen gemachten Beobachtungen ansehen, daß die Semipermeabilität, wie man nach vielen Angaben annehmen müßte, insbesondere Erbsen fehlen soll, wie SCHROEDER (S. 187) ausdrücklich festgestellt haben will. Doch hat SHULL (S. 183) mit seinem Osmometer auch bei Leguminosen, insbesondere *Vicia Faba* ebenfalls zweifellos das Vorhandensein einer semipermeablen Samenschale bewiesen, hebt allerdings ausdrücklich hervor (S. 183), daß die Leguminosen sehr wenig einheitlich darin zu sein scheinen. Es dürfte sich das wohl durch einen Blick auf die in Tabelle I dargestellten Ergebnisse erklären. Zu der Tabelle sei bemerkt, daß die Samen in $\frac{n}{10}$ Kochsalzlösung gelegt wurden und die Wasseraufnahme durch Wägen der Samen, die Zunahme des Kochsalzgehaltes der Außenlösung durch Titration mit Silbernitrat und Kaliumchromat als Indikator festgestellt wurde, also eine Methodik, wie sie auch von BROWN und SCHROEDER angewendet wurde und deren Genauigkeit für vorliegenden Zweck wohl genügen

Tabelle I.

Samen von	Anfangsgewicht	Wasseraufnahme in % des Anfangsgewichtes	Titer von 10 ccm Kochsalzlösung gegen Silbernitrat	
			theoretisch	gefunden
<i>Pisum sativum</i> I	9,7	83,0	14,2	12,2
„ „ II	10,1	87,4	16,0	13,2
<i>Trifolium pratense</i>	16,5	141,2	24,2	13,7
<i>Phaseolus multiflorus</i>	12,5	106,4	13,7	12,3
<i>Vicia Faba</i>	25,3	65,2	15,0	13,7
<i>Sinapis alba</i>	16,6	118,0	19,6	12,6
<i>Agrostemma Githago</i>	7,7	60,0	12,3	12,1
<i>Cannabis sativa</i>	8,3	48,2	11,9	11,4
<i>Aesculus hippocastanum</i>	20,5	21,8	11,4	11,6
Roggen	14,2	48,5	12,2	11,5

Tabelle II.

Samen von	Aufgenommenes Wasser in % des Anfangsgewichtes	Gefundener Titer in % des theoretischen Titers
<i>Trifolium pratense</i>	141,2	56,6
<i>Sinapis alba</i>	118,0	64,3
<i>Phaseolus multiflorus</i>	106,4	90,0
<i>Pisum sativum</i> I	87,4	82,5
„ „ II	83,0	85,9
<i>Vicia Faba</i>	65,2	91,3
<i>Agrostemma Githago</i>	60,0	98,4
Roggen	48,5	94,3
<i>Cannabis sativa</i>	48,2	95,8
<i>Aesculus hippocastanum</i>	21,8	100,0

dürfte. Aus der Wasseraufnahme läßt sich dann auch der theoretisch bei vollkommener Semipermeabilität vorhandene Kochsalzgehalt berechnen und in Tabelle II ist das Verhältnis des tatsächlich gefundenen Gehaltes in pCt. des theoretischen Gehaltes ausgedrückt.

Man ersieht nun aus diesen beiden Tabellen, daß sich unter den dort vertretenen Samen sehr große Unterschiede finden in Hinsicht auf den Grad der Undurchlässigkeit für Kochsalz. Ganz offenbar hängt das aber lediglich von den mit der Wasseraufnahme erfolgenden Quellungsverhältnissen ab, die bei den verschiedenen Samen sehr verschieden intensiv sind, und wodurch offenbar die Kontinuität der semipermeablen Membranen zerstört wird. Ich habe eine ähnliche Vermutung bereits ausgesprochen (S. 496). Man kann auch mikroskopisch sofort mit eintretender Quellung z. B. bei Leguminosen (*Vicia Faba*) an den auftretenden Quellungsrunzeln beobachten, daß zwischen den Pallisaden, von außen gesehen, größere Risse in Zickzacklinie, den Zellkonturen entsprechend, auftreten. Auch GASSNER weist (S. 647) darauf hin, daß „mit längerer Versuchsdauer sich also in außerordentlicher Weise die Fälle mehren, in denen die Samenschale gesprengt wird . . .“.

Sehr schön zeigt sich diese Gesetzmäßigkeit, wenn man die betreffenden Samen mit sinkendem Prozentsatz des aufgenommenen Wassers anordnet, wie es in Tabelle II geschehen ist. Man sieht dann, wie sich die Fehldifferenz des gefundenen zu dem aus der Wasseraufnahme berechneten Titer immer mehr vermindert (mit geringfügigen Ausnahmen) und, bei *Aesculus hippocastanum* mit sehr

langsamer Wasseraufnahme völlig wegfällt, so daß wir bei letzterem von einer absoluten Semipermeabilität sprechen können¹⁾).

Um einem Einwand vorzubeugen sei darauf hingewiesen, daß der Fehler, wie er bei Bestimmung des von den Samen aufgenommenen Wassers durch Wägung naturgemäß nicht zu vermeiden ist, bei kleinen Samen natürlich mehr zur Geltung kommen muß als bei großen; ein Blick in die Tabelle II zeigt jedoch, daß dies bei unseren Versuchen nicht erheblich ins Gewicht fallen kann; man vergleiche nur *Trifolium* und *Agrostemma*, *Phaseolus* und *Aesculus*.

Möglicherweise erklärt diese verschiedene Quellungsintensität auch das Verhalten der Samen von *Vicia Faba* und *Phaseolus multiflorus* gegen Jodlösung; nach BROWN und SCHROEDER permeiert Jod leicht durch die semipermeable Hülle, während Natriumthiosulfat dies nicht vermag und somit keine Entfärbung der in Jod geschwärzten Samen herbeizuführen vermag. 12 *Phaseolus*-Samen färbten sich in 1 proz. JK-Lösung + $\frac{1}{2}$ pCt. Jod nach 24 Stunden alle und entfärbten sich, in 0,5 proz. Natriumthiosulfat gelegt, binnen weniger Stunden. Von 12 *Vicia*-Samen färbten sich in dieser Lösung nur 4, und diese 4 entfärbten sich auch in Natriumthiosulfat wieder. Ferner zeigten sich bunte (rötlich und dunkelviolett) *Phaseolus*-Samen in verdünntem Ammoniak nach 24 Stunden braungelbgrünlich verfärbt, während sie in verdünnter Salzsäure rot wurden. Braunrote Samen von *Vicia Faba* waren nach 24 Stunden in verdünntem Ammoniak schwarz, in verdünnter Salzsäure rot. Auch Samen von *Pisum sativum* färbten sich nach 24 Stunden in der Jodlösung und waren nach weiteren 24 Stunden in 0,5 proz. Natriumthiosulfat-Lösung entfärbt, höchstens zeigten sich noch Spuren mit Jod gebläuter Stärke im Innern der Samen an der äußersten Grenzlinie, bis zu der das Jod vorgedrungen war. Dagegen konnte ich an Haferkörnern in Übereinstimmung mit BROWN und SCHROEDER beobachten, daß sich die in Jod-Lösung geschwärzten Körner, in Natriumthiosulfat gelegt, nach tagelangem Liegen darin noch nicht entfärbt hatten. Natürlich sind die Beobachtungen über die Veränderungen der Farbe in Ammoniak und Salzsäure an den *Vicia*- und *Phaseolus*-Samen nicht streng beweisend, da ja die semipermeable Schicht noch innerhalb dieser

1) Bei den Samen der Roßkastanie hat auch das Endosperm innerhalb der Samenschale noch bedeutend mehr Spielraum, als beispielsweise bei der Erbse, so daß auch aus diesem Grunde die Quellung bei letzterer eher zur Sprengung der Schale führen muß als bei ersterer.

gefärbten Zone liegen könnte, was aber nicht wahrscheinlich ist, da sie selbst innerhalb der Pallisadenzellenschicht der Samenschale, genauer in dem nach innen gerichteten Lumen dieser Zellen, also innerhalb der peripheren Verdickungsschichten derselben, einschließlich der durch eine besonders dichte Lagerung der Formbestandteile ausgezeichneten Lichtlinie (siehe darüber RIPPEL S. 493) liegen, also derjenigen Zellschicht, der wir wohl zunächst diese semipermeablen Eigenschaften zusprechen müßten.

Ich will aber nicht näher auf diese Einzelheiten eingehen; es kommt mir nur darauf an, zu zeigen, daß die semipermeablen Eigenschaften bei den erwähnten Samen, die wir am eindeutigsten durch die oben erwähnten Versuche von SHULL festgestellt finden, zum Teil nur sehr wenig hervortreten, so daß sie bei flüchtiger Betrachtung zu fehlen scheinen. Es ist aber sehr wahrscheinlich, daß das lediglich seinen Grund in der beim Quellungsprozeß, der bei diesen Samen sehr intensiv vor sich geht, auftretenden Sprengung der Samenschale hat.

Der Vollständigkeit halber sei noch mitgeteilt, daß sich auch mit der von BROWN (II, S. 85ff.) und SCHROEDER benutzten Methode der Depression der Wasseraufnahme in Salzlösungen gegenüber destilliertem Wasser gezeigt werden kann, daß bei *Aesculus* und *Phaseolus* die semipermeablen Schichten der Samenschale zukommen, da die Depression bei halbierten Samen nicht eintritt (Tab. III). Ferner zeigt sich hier ebenfalls, daß die semipermeablen Schichten bei den sehr langsam Wasser aufnehmenden *Aesculus*-Samen, bedeutend intensiver wirken, als bei *Phaseolus*, was wir wiederum als einen Beweis dafür ansehen müssen, daß lediglich die Sprengung der semipermeablen Schichten beim Quellungsprozeß das Hervortreten der semipermeablen Eigenschaften verhindern kann. Die so sich zeigenden nur geringfügigen Unterschiede sind vermutlich auch die Ursache gewesen, weshalb SCHROEDER bei der Erbse keine diesbezüglichen Ergebnisse erhalten hat; ich erhielt ebenfalls bei dieser nur ganz geringe Unterschiede, die aber in der erwarteten Richtung lagen, was sich übrigens auch in den von SCHROEDER (S. 188) und in Tabelle I (S. 203) mitgeteilten Ergebnissen bei der Erbse zeigt. Auch ist noch in Betracht zu ziehen, daß sich verschiedenes Saatguts je nach seinem Reifezustand, der mehr oder weniger stärkeren Ausbildung der peripheren Hüllen usw. sehr verschieden verhalten wird, so daß schwerlich völlig einheitliche Ergebnisse, vor allem kaum solche in quantitativer Richtung, zu erhalten sind (siehe weiter unten).

Das Beispiel von *Aesculus* zeigt dann weiter noch, daß nach dem Wechsel des Mediums, wenn die Samen aus der Salzlösung in dest. Wasser gebracht werden, die vorher zu Tage getretenen Unterschiede in der Wasseraufnahme ganzer und halbiertes Samen sich ausgleichen, ganz wie es SCHROEDER (S. 187 und Tabellen S. 203 ff.) beobachtet hat.

Tabelle III.

Wasseraufnahme in % des Anfangsgewichtes der Samen.							
<i>Aesculus hippocastanum</i>				<i>Phaseolus multiflorus</i>			
ganz		halbiert		ganz		halbiert	
Dest. Wasser	$\frac{n}{10}$ NaCl	Dest. Wasser	$\frac{n}{10}$ NaCl	Dest. Wasser	$\frac{n}{10}$ NaCl	Dest. Wasser	$\frac{n}{10}$ NaCl
30,9	26,3	48,3	52,4	116,7	109,1	120,4	120,4
50,3	40,8	62,2	60,1	118,3	111,0	128,6	127,6
71,7	54,3	—	—	—	—	—	—
83,4	80,3	nach weiterem 48stündigem Aufenthalt in destill. Wasser					

Tabelle IV.

	<i>Phaseolus multiflorus</i>		<i>Vicia Faba</i>		<i>Pisum sativum</i>		<i>Aesculus hippocastanum</i>	
	ganz	halbiert	ganz	halbiert	ganz	halbiert	ganz	halbiert
Wasseraufnahme in Prozenten des Anfangsgewichtes in 24 Stunden.	106,4	111,5	65,2	94,7	87,4	105	20,7	55,6
Gefundener Titer in Prozenten des berechneten.	90	83,7	91,3	84,8	81,8	70	99	88,7

In Tabelle IV möchte ich dann noch weiterhin kurz auf die Erscheinungen aufmerksam machen, daß sich die Titerzunahme der Kochsalzlösung auch bei halbierten Samen zeigt, wenn auch in etwas geringerem Grade als bei den ganzen Samen. Da wir annehmen müssen, daß die Zellwände des Endosperms reichlich mit Plasmaverbindungen durchsetzt sind (man denke an die bekannten Bilder von *Chamaerops* und *Strychnos*), so würde diese Titerzunahme durch die Semipermeabilität der Plasmamembranen

bedingt sein, was selbstverständlich erscheinen kann. Wir sehen ferner, daß die Titerzunahme intensiver ist bei gleichzeitigem Vorhandensein der Samenschale; auch haben wir aus Tabelle III und den Angaben SCHROEDERS ersehen, daß die Depression der Wasseraufnahme in Salzlösungen nur bei ganzen, nicht bei halbierten Samen eintritt. Es zeigt sich also, daß die Zell-Membranen unter Umständen Stoffe intensiver zurückhalten können als die Plasmamembranen. Das dürfte wohl darauf zurückzuführen sein, daß die Plasmamembranen viel stärker aktiv quellen, während die Zellmembranen das vielleicht nicht in so hohem Maße tun, wodurch natürlich auch die Intensität des Siebprozesses beeinflußt werden müßte. Natürlich ist dabei abzusehen von der später eintretenden Sprengung semipermeabler Schichten der Samenschale, die aber auch durch passive Dehnung infolge der Quellung tiefer liegender Schichten erfolgen kann. Wichtige Beobachtungen in dieser Hinsicht teilt SCHROEDER (S. 195 ff.) mit. Gleichwohl sei das nicht als Tatsache hingestellt, sondern nur als Erklärungsmöglichkeit angedeutet.

Was nun die Versuche über das qualitative, besonders aber das quantitative semipermeable Verhalten von Samenschalen betrifft, so glaube ich, daß eingehendere Untersuchungen an diesen Objekten zwecks Feststellung allgemeiner Gesichtspunkte für die Mechanik der Stoffbewegung durch solche Membranen nur mit sehr großer Vorsicht zu betrachten sind. Einmal kommen ja zu viele und meistens physikalisch und chemisch nicht näher definierbare Membranen in Frage. Ferner wird man annehmen können, daß infolge der oben erwähnten, bei der Quellung offenbar stattfindenden Sprengung der semipermeablen Schichten, auch der isolierten, man niemals zu einem theoretisch verwertbaren Ergebnis gelangen wird, falls es sich natürlich nicht um spezifische Fragen des Einflusses eines Stoffes auf den betreffenden Organismus handelt. Auch die Wahrscheinlichkeit, daß sich verschieden stark ausge-reiftes Saatgut verschieden verhalten wird, ist oben schon angedeutet. Ob sich ferner die Wirkung der Plasmamembranen ohne jede Veränderung der Zellmembranen ausschalten läßt, ist ebenfalls nicht gewiß. Es kann also in diesem Zusammenhang ein Eingehen auf die theoretischen Anschauungen über die Ursachen der Diffusion und Semipermeabilität unterbleiben. Soweit sie auf vorliegende Frage Bezug haben, hat sie SCHROEDER, vor allem in Hinsicht auf die Haftdrucktheorie TRAUBES diskutiert; ARMSTRONG macht die Versuche BROWNS zum Ausgangspunkt solcher Erwägungen und SHULL geht S. 184 ff. im Anschluß an seine eigenen Unter-

suchungen darauf ein. Ich möchte nicht verfehlen, ein Zitat SCHROEDERS (S. 202) zu dieser Frage anzuführen: „Man wird sich bei allen Deutungsversuchen für die beschriebenen Vorgänge davor hüten müssen, die Schale des Weizenkorns als schlechtweg semipermeabel und einheitlich anzusehen, sondern man wird sich stets vor Augen halten müssen, daß bei eingetretenen Veränderungen der Außenbedingungen ein abweichendes Resultat durch den Eingriff vorher unbeteiligter Lagen der Hülle zustande kommen kann, wie das vorstehend wiederholt angedeutet wurde. Es erscheint diese Warnung gerade im Hinblick darauf, daß nicht Biologen die theoretische Verwertung anstreben, nicht ungerechtfertigt.“

Es wäre also vor allem wünschenswert, daß man die semipermeablen Eigenschaften an völlig isolierten und eindeutig bestimmbar Membranen untersuchen könnte. Nach der Einheitlichkeit der bei dieser Betrachtung und der über die Widerstandsfähigkeit gegen wasserfreien Alkohol usw. gewonnenen Gesichtspunkte, die ja auch SCHROEDER schon aufgefallen ist (S. 201), können vor allem wohl Cellulose- bzw. cellulose-ähnliche Membranen (siehe weiter unten; dieser Ausdruck ist im weitesten Sinne gebraucht) in Betracht kommen. SHULL kommt bei seinen Untersuchungen ebenfalls zu diesem Ergebnis und sagt S. 184: „All of this evidence points to semipermeability as a widespread phenomenon among lifeless plant membranes“ und „The possibly semipermeable character of cellulose membranes cannot be overlooked in future investigations dealing with the entrance of salts into plant tissues.“

Nun ist es eine merkwürdige Erscheinung, daß den Zellulose-Membranen semipermeable Eigenschaften in der Pflanzenphysiologie, wenigstens soweit es sich um zusammenfassende Darstellungen handelt, schlechtweg geleugnet werden. Am schärfsten drückt sich wohl JOST aus, wenn er sagt (S. 181): „Halten wir uns zunächst an den Zellsaft! Wir nehmen der Einfachheit halber an, er bestehe lediglich aus Kristalloiden, und er sei direkt von einer Zellhaut umschlossen, ohne durch Protoplasma von ihr getrennt zu sein. Wir füllen also einen Schlauch aus Cellulose mit einer Lösung, z. B. von Kochsalz, und tauchen ihn in Wasser, dann wird ein Diffusionsprozeß beginnen. Wasser bewegt sich in das Innere des Schlauches, Salze dagegen treten aus dem Innern aus. Und dieser Prozeß wird erst dann ein Ende finden, wenn innerhalb und außerhalb überall die gleiche Konzentration herrscht. Eine Wand, die für Wasser und Salz gleich durchlässig ist, wirkt

also auf die Diffusionsbewegung, die in jeder freien Flüssigkeitsmasse eintritt, nur insofern ein, als sie die Geschwindigkeit dieses Vorgangs verringert. Im Endzustand aber tritt eine gleichmäßige Verteilung von Wasser und Salz auf. Wesentlich anders verläuft der Diffusionsprozeß, wenn die Wand aus einer Substanz besteht, die für Wasser wohl, für Salz dagegen gar nicht permeabel ist. Bei Verwendung einer solchen semipermeablen Substanz kann von einer Diffusion des Salzes keine Rede mehr sein . . .¹⁾

Daß dies nicht eine vereinzelte Anschauung ist, zeigt ein weiteres Zitat von RUHLAND (V, S. 91): „Hat ein Stoff die mit Wasser imbibierte Zellhaut passiert, so muß er, um in das Zellinnere zu gelangen, durch den Protoplasten diosmieren, der seinerzeit nun aber weit weniger durchlässig, oder mit anderen Worten „semipermeabel“ ist. Das kann schon daraus entnommen werden, daß derselbe viele Inhaltsstoffe, die die Zellhaut leicht durchwandern, dauernd festhält. Tötet man ihn, z. B. durch Erhitzen, so diffundieren diese Stoffe, wie der Rohrzucker der Zuckerrüben, der rote Farbstoff der roten Rüben usw., sogleich durch die Zellhaut nach außen.“ Und S. 92: „Also die mechanische Festigkeit der leicht durchlässigen Zellhaut und die Semipermeabilität der an sie angelagerten flüssigen Plasmalamelle vereint geben der Pflanzenzelle ihr osmotisches Gepräge.“

PFEFFER scheint ebenfalls in seinen grundlegenden Untersuchungen der Zellmembran in dieser Beziehung keine große Bedeutung beizulegen, allerdings hauptsächlich wohl in der Hinsicht, daß die Zellmembran (d. h. Zellulose-Membran) die gleichen Stoffe durchlassen muß wie die Protoplasma-Membran (S. 155); er spricht zwar S. 161 von „spezifischen diosmotischen Eigenschaften von Zellhaut und Plasmamembran“, versteht jedoch bei ersterer darunter anscheinend lediglich die Wasserbewegung, wie wohl aus den Bemerkungen S. 162 hervorgeht. Auch daß er in seiner Pflanzenphysiologie nicht auf semipermeable Eigenschaften von Cellulose-Membranen eingeht, zeigt, daß er nur jene darunter versteht.

Mir scheint nun bei allen diesen Betrachtungen ein Punkt übersehen zu sein, auf den ich schon (S. 492) kurz hingewiesen habe: daß man nämlich nicht die bei gewissen Cellulose-Membranen erhaltenen Ergebnisse verallgemeinern darf, daß wir bei ringsum einheitlich und geschlossen ausgebildeten Membranen natür-

1) S. 197 heißt es allerdings ebenda: „Eine besondere Schwierigkeit bei dieser Wanderung scheint die Zellwand zu bieten, wenigstens wenn sie dick ist. Dementsprechend sind alle dickeren von zarten Plasmafäden durchsetzt;“ . . .

lich ganz andere Verhältnisse finden werden als bei solchen denen, wir diese Eigenschaften nicht zusprechen dürfen: zu ersteren werden die nicht an Nachbarzellen angrenzenden Membranen gehören, wie sie beispielsweise alle einzelligen oder auch wenigzelligen niederen Pflanzen gegen das Außenmedium abgrenzen, oder wie sie in den Jüngsten für die Aufnahme des Wassers und der darin gelösten Nährstoffe geschaffenen Teile der Wurzel oder sonstiger Aufnahmeorgane sich vorfinden, und wie sie auch sonstige Organe umschließen können, wie wir das u. a. bei Samen sehen, von denen unsere Betrachtung ausging.

Im normalen Zellengewebe der Pflanzen dagegen sind ja die zellentrennenden Membranen nicht einheitlich: sie sind doch offenbar von einer Unzahl von Protoplasmaverbindungen durchbrochen. Wir können also bei solchen Membranen gar nicht die eine einheitliche Cellulose-Membran charakterisierenden Eigenschaften antreffen, sondern nur die der sie durchsetzenden Plasmaverbindungen, die offenbar identisch sein müssen mit den semipermeablen Eigenschaften, die die Plasma-Membran aufweist, der sie wohl stofflich gleich sind (Literatur bei HABERLANDT S. 577)¹⁾. Es braucht natürlich kaum noch hervorgehoben zu werden, daß die bekannten semipermeablen Eigenschaften der Plasma-Membran natürlich von dieser Betrachtung nicht berührt werden, was aber ausdrücklich hervorgehoben sei, um etwaigen Mißverständnissen vorzubeugen.

Möglicherweise erklären sich von diesem Gesichtspunkte aus die widersprechenden Angaben z. B. von RUHLAND (I, II, III, IV), der gegenüber LEPESCHKIN (I, II) absolute Permeabilität der Zellmembranen kolloidalen Farbstoffen gegenüber findet; während nämlich RUHLAND mit Gewebe höherer Pflanzen arbeitet, benutzt letzterer niedere ein- und wenigzellige Pflanzen. Es sind hier aber noch einige weitere Punkte zu beachten: Man könnte sich doch vorstellen, daß im normalen Gewebe der höheren Pflanzen den Zellmembranen lediglich stützende Funktion zukommen könnte, jedoch keine ernährungsphysiologische: infolge des reichlichen Vorhandenseins der Plasmaverbindungen wären jene auch vollkommen überflüssig und daher dort nicht ausgebildet, da diese Membranen gar nicht mit diffundierenden Stoffen in Berührung kämen. Sie müßten sich jedoch da einstellen, wo die Zellmembran

1) FITTING hat denn auch (S. 26) gezeigt, daß die semipermeablen Eigenschaften der Plasmahaut durch Zerreißen der Plasmaverbindungen nicht geändert werden.

selbst in Beziehung zu den Stoffwechselfvorgängen treten muß, wie es doch bei Membranen, die vom Außen-Medium abgrenzen, der Fall sein muß. Die Tatsache ferner, daß die Membranen gewisse Zustandsänderungen durch die Einwirkungen des diffundierenden Stoffes erleiden, würden ebenfalls dafür sprechen, daß sich im Laufe der Entwicklung eine solche Beziehung einstellen mußte. Ein ähnlicher Gedankengang findet sich auch bei FITTING (S. 38/39) ausgesprochen. Und schließlich weiß man nicht, ob nicht die Membran des normalen Gewebes dadurch eine poröse Beschaffenheit annimmt, daß Plasmaverbindungen eingezogen werden und an dieser Stelle dann ein Loch in der Membran zurückbleibt, wenigstens bei älteren Membranen; jedenfalls ist das eine Möglichkeit, mit der man rechnen muß.

Es sind dann in diesem Zusammenhang noch einige Beobachtungen nachzutragen, die zeigen, daß einige Autoren gerade bei den Zellmembranen der Wurzeln solche Eigenschaften gefunden haben oder wenigstens für möglich hielten: LUNDEGARDH spricht allerdings (S. 97) nur andeutungsweise von „einer ungleichen Empfindlichkeit der diosmotisch maßgebenden Schichten (ev. auch der Zellmembran)“, stellt aber S. 100 das diosmotische System der Zelle in schroffen Gegensatz zu dem „toten diosmotischen System, wie es die semipermeable Hülle der Gramineenfrüchte darstellt“. S. 134 sagt derselbe Verf. wiederum: „Ferner ist zu berücksichtigen, daß in einem Schnitt der zu prüfende Körper immer zuerst oder zuletzt eine tote Membran zu passieren hat und es ist nicht sicher, wenn auch gewisse Beobachtungen dafür zu sprechen scheinen, daß eine solche Membran alle Körper leichter als die Plasmamembran durchläßt.“ Ohne diesem Verf. irgendwie zu nahe treten zu wollen, führe ich das nur an, um zu zeigen, wie willkürlich man bisher auf das Vorhandensein einer einheitlichen Zellmembran und deren möglichen Eigenschaften geachtet hat, wenn man das überhaupt getan hat. Ein gleiches geht auch aus den beiden oben von JOST angeführten Zitaten hervor.

HANSTEEN CRANNER macht dagegen bei seinen Untersuchungen über die chemische Zusammensetzung der Zellwände der Wurzeln ausdrücklich darauf aufmerksam (S. 595), daß Diffusionsversuche mit den Zellmembranen der Wurzeln zur Aufklärung der Art und Weise der Nährstoffaufnahme erwünscht seien. Dieser Autor denkt allerdings nicht an reine Cellulose-Membranen, sondern an eine komplizierter zusammengesetzte Membran, deren „feste Phase aus den hydrophilen Kolloiden Cellulose + Pektin + kolloidale Seifen“ zusammengesetzt sein soll; es ist das die Zusammen-

setzung der Zellmembranen der Wurzeln, wie er sie bei seinen Untersuchungen ermittelt hat. Da HANSTEEN CRANNER auch die inneren Zellmembranen zu seinen Präparaten genommen hat, so wäre für unsere Betrachtung immerhin noch zu ermitteln, ob auch die nach außen abgrenzenden Zellmembranen diese Zusammensetzung zeigen. Auf einige Bedenken, die gegen die Methodik des Verf. eingewendet werden könnten, möchte ich hier nicht näher eingehen.

LAVISON hat dann (S. 127) bei jungen Wurzeln der Erbse beobachtet, daß die verhältnismäßig dicken Cellulosemembranen der Endodermis, die noch keine Suberinlamellen entwickelt hatten, und die von zahlreichen Tüpfeln (meats) durchsetzt waren, leicht durchlässig waren für Salze, für die das Protoplasma impermeabel war. Hingegen sollen die dicht und glänzend aussehenden Cellulosemembranen des Pericykels für alle Salze impermeabel sein, für die es auch das Protoplasma ist. Es wäre das eine bemerkenswerte Übereinstimmung mit den oben gemachten Ausführungen. Doch sollen diese Zellmembranen (S. 139) durch hohe Konzentrationen eines in geringer Konzentration impermeablen Salzes sehr permeabel werden, ebenso durch Abtötung mittels Hitze. Es läßt sich aber auch aus diesen Untersuchungen nichts endgültiges für unsere Zwecke entnehmen, wie denn diese Ergebnisse überhaupt der Bestätigung bedürfen.

Wünschenswert wäre es dann weiterhin vor allem, einmal die diesbezüglichen Eigenschaften künstlicher Cellulose-Membranen zu untersuchen, worüber man aber noch recht wenig weiß. Nur so viel dürfte feststehen, daß ihnen gewisse semipermeable Eigenschaften zukommen; das zeigen die schon oft mit Pergamentpapier und Kollodiumhäutchen angestellten Versuche. Sehr fraglich erscheint es jedoch, ob die hier gefundenen Ergebnisse auch auf die bei den normalen Zellmembranen herrschenden Verhältnisse übertragen werden dürfen.

Insbesondere gilt dieser Zweifel für das Pergament-Papier: Dieses stellt offenbar ein, seiner Herstellung aus Filtrierpapier durch Einwirkung starker Schwefelsäure entsprechend, sehr uneinheitliches Material dar, aber keine Membran im Sinne eines einheitlich gefügten Körpers. Z. B. erwähnt auch SCHULEMANN (S. 51), daß „ganz gleichmäßige Pergamenthülsen kaum zu erhalten sind“, eine Beobachtung, die auch andere von ihm zitierte Autoren gemacht haben. Am unzweideutigsten geht dies wohl aus einer von PFEFFER (S. 13) mitgeteilten Beobachtung hervor, wonach bei Auflagerung der Ferrocyanokupfermembran auf Pergament bei

1—2 Atmosphären Überdruck im Osmometer das braune Ferrocyanokupfer in einzelnen Fetzen durch das Pergament hindurchgepreßt wurde, also in ähnlicher, wenn auch nicht ganz so grober Weise, wie dies bei Verwendung von Gaze als Widerlage eintrat. Man muß also wohl annehmen, daß das ursprüngliche Gewebe nicht so vollständig zu einer einheitlichen Membran zusammengeschweißt ist, wie wir dies doch jedenfalls für eine auf normale Weise im Stoffwechsel der Pflanze entstandene, nicht von Plasmaverbindungen durchsetzte Membran annehmen müssen, sondern daß noch verhältnismäßig grobe Kapillaren vorhanden sind, wodurch das Pergament eine Mittelstellung zwischen Filtrierpapier und einer typischen Membran einnehmen würde.

Günstiger liegen zweifellos die Verhältnisse bei Verwendung von sogenannter „künstlicher Cellulose“, von Kollodiumhäutchen, wenn sich hier auch einige schwerwiegende Bedenken in entgegengesetzter Richtung wie vorher ergeben. Auch hier erübrigt sich ein Eingehen auf Einzelergebnisse; es ist allgemein bekannt, daß Kollodium-Membranen gewisse semipermeable Eigenschaften zeigen. Vergleichen wir jedoch einige andere allgemeine Eigenschaften dieser „künstlichen Cellulose“ mit denen der echten, so werden wir unbedingt Bedenken tragen müssen, beide in ihren Permeabilitätseigenschaften miteinander vergleichen zu wollen. Die Kollodiumhaut ist unlöslich in Kupferoxyd-Ammoniak; da es sich bei der Auflösung der Cellulose in dieser Flüssigkeit nicht um eine echte Lösung, sondern nur um eine Aufquellung zu kolloidaler Lösung handelt, aus der sie in wenig veränderter Weise wieder durch die üblichen Fällungsmittel der Kolloide ausgefällt werden kann, so ist es klar, daß die Quellungs- und somit auch die Diffusionsverhältnisse wäßriger Lösungen bei beiden Membranen ganz andere sein werden. Auch die Löslichkeit der Nitro-Cellulose in einem Alkohol-Aether-Gemisch (bekanntlich ist diese Lösung das Kollodium) zeigt einen solchen bedeutsamen Unterschied, da ja die echte Cellulose durch diese beiden Flüssigkeiten gerade weitgehend koaguliert wird¹⁾.

Wir ersehen also aus allen unseren Betrachtungen, daß hinsichtlich der semipermeablen Eigenschaften von Cellulose-Membranen noch kein vollgültiger Beweis erbracht ist. Es gilt das aber gerade so gut für die negative Seite. Es ist jedoch nach dem

1) Aus historischem Interesse mag hier auf eine alte Arbeit von SCHUMACHER hingewiesen werden, der die pflanzliche Zellmembran in ihren Diffusions-Eigenschaften direkt mit Kollodiummembranen verglichen und hübsche Versuche über die letzteren angestellt hat.

oben Ausgeführten, sehr wahrscheinlich, daß den Cellulosemembranen solche Eigenschaften zukommen müssen; und wenn man sie bisher übersehen hat, so liegt das an den besonderen zu diesen Versuchen benutzten Objekten, wie oben gezeigt wurde. Sollten meine Ausführungen in dieser Hinsicht Anregung gegeben haben, so wäre der Zweck dieser Zeilen erfüllt.

Selbstverständlich kann keine absolute Semipermeabilität postuliert werden, was aller Erfahrung widerspricht und was ja auch bei der Plasmamembran nicht der Fall ist. Aber nach den Veränderungen, die auch die Plasmamembran unter dem Einfluß des diffundierenden Stoffes erleidet, ist es klar, daß ein vorhergehender primärer Siebprozeß durch die Zellmembranen, z. B. den externen Zellwänden der Wurzeln, den Außenwänden wenigzelliger Organismen, oder da wo sonst noch dicht gefügte, von keinen Plasmaverbindungen unterbrochene Zellmembranen in ein Diffusionsgefälle eingeschaltet sind, einen erheblichen Einfluß auf die gesamte Stoffbewegung ausüben müssen. Man erinnere sich dabei auch der oben von Samen mitgeteilten Ergebnisse, wo doch offenbar die Zellwände der Samenschale sogar eine intensivere Semipermeabilität zeigen als die Plasmamembran. Allerdings können gerade beim Protoplasma der Samen eigenartige Verhältnisse vorliegen, die eine Übertragung auf normales Protoplasma nicht gestatten. Ähnliches könnte hier aber natürlich auch bei den Zellmembranen der Fall sein.

Auch mag nochmals betont werden, daß diese Betrachtungen nicht etwa nur für chemisch reine Cellulosemembranen gelten sollen, sondern für die Gesamtheit der Zellmembranen, soweit sie nicht durch Verholzung, Cutinisierung oder Einlagerung von Suberinlamellen dieser Funktion entrückt sind. Im einzelnen könnte durch mehr oder weniger starke Verdichtung der einfachsten Membranbestandteile, durch chemische Wechselwirkung mit dem diffundierenden Stoff, wie HANSTEEN CRANNER annimmt (S. 584), oder auch durch dauernde chemische Veränderungen der Membran spezifische Wirkungen erzielt werden, deren Diskussion uns jedoch dem Boden der bisher bekannten Tatsachen allzu weit entfernen würde.

Breslau, Agrikulturchemisches und Bakteriologisches Institut der Universität.

Literatur.

- ARMSTRONG, H. E.: The origin of osmotic effects. II. Differential septa. (Proceed. of the Royal society of London. series B. LXXXI, S. 94—96. 1909.)

- BROWN, A. J.: I. On the existence of a semipermeable membrane enclosing the seeds of some of the gramineae. (Annals of botany. XXI, S. 79—87. 1907.)
- —: II. The selective permeability of the coverings of the seeds of *Hordeum vulgare*. (Proceed. of the Royal society of London. series B. LXXXI, S. 82—93. 1909.)
- FITTING, H.: Die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle. (PRINGSH. Jahrb. f. wissenschaftl. Botan. LVI, S. 1—62. 1915.)
- GASSNER, G.: Beiträge zur Frage der Lichtkeimung (Zeitschr. f. Botanik. VII S. 609—661. 1915).
- HANSTEEN CRANNER, B.: Über das Verhalten der Kulturpflanzen zu den Bodensalzen. III. Beiträge zur Biochemie und Physiologie der Zellwand lebender Zellen. (PRINGSH. Jahrb. f. wissenschaftl. Botan. LIII, S. 536—599. 1914.)
- JOST: Physiologie in Bonner Lehrbuch der Botanik. 13. Aufl. (Jena, G. FISCHER 1917).
- DE RUFZ DE LAVISON, J.: Recherches sur la pénétration des sels dans le protoplasma usw. (Annales des sciences naturelles. 9. serie. Botanique Tome XIV. S. 97—193. 1911).
- LEPESCHKIN, W. W.: I. Zur Kenntnis der chemischen Zusammensetzung der Plasmamembran. (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. XXIX. S. 247—261. 1911.)
- —: II. Über die kolloidchemische Beschaffenheit der lebenden Substanz und über einige Kolloidzustände, die für dieselbe eigentümlich sind. (Kolloid-Zeitschr. XIII. S. 181—192. 1913.)
- LUNDEGÅRDH, H.: Über die Permeabilität der Wurzelspitzen von *Vicia Faba* unter verschiedenen äußeren Bedingungen. (Kunigl. Svenska Vetenskademiens Handlingar. XLVII, Nr. 3, S. 1—254. Upsala u. Stockholm 1911.)
- PFEFFER, W.: I. Osmotische Untersuchungen. (Leipzig, W. ENGELMANN. 1877.)
- —: II. Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. (Leipzig, W. ENGELMANN, 1904.)
- REINHARDT: (Ztschr. f. d. ges. Brauwesen. XXXIII. S. 145—148, 157—160. 1909.) Zitiert nach SHULL.
- RIPPEL, A.: Bemerkungen über die vermeintliche Widerstandsfähigkeit des trockenen pflanzlichen Protoplasmas gegen wasserfreien Alkohol, Aether u. andere Anästhetika. Als Beitrag zur Kenntnis der kolloidalen Beschaffenheit pflanzlicher Membranen. (Biolog. Centralbl. XXXVII. S. 477—498. 1917.)
- RUHLAND, W.: I. Die Plasmahaut als Ultrafilter bei der Kolloidaufnahme (Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch. XXX. S. 139—141. 1912.)
- —: II. Studien über die Aufnahme von Kolloiden durch die pflanzliche Plasmahaut. (PRINGSH. Jahrb. f. wissenschaftl. Botan. LI, S. 376—431. 1912.)
- —: III. Bemerkungen zu dem Aufsatz von W. W. LEPESCHKIN: „Über — usw.“ (Kolloid-Zeitschr. XIV. S. 48—49. 1914.)
- —: IV. Weitere Beiträge zur Kolloidchemie und physikalischen Chemie der Zelle. (PRINGSH. Jahrb. f. wissenschaftl. Botan. LIV, S. 391—447. 1914.)
- —: V. Turgor in Handwörterbuch der Naturwissenschaften. X. S. 90—107. Jena, G. FISCHER, 1915.)

- SCHROEDER, H.: Ueber die selektiv-permeable Hülle des Weizenkorns. (Flora, N. F. II. S. 186—208. 1911.)
- SCHUMACHER, W.: Die Diffusion in ihren Beziehungen zur Pflanze. (Leipzig u. Heidelberg, C. F. WINTERSche Verlagsbuchhandlung. 1861.)
- SCHULEMANN, W.: Die vitale Färbung mit sauren Farbstoffen in ihrer Bedeutung für Anatomie, Pathologie und Pharmakologie. (Biochem Zeitschr. LXXX. S. 1—142. 1917.)
- SHULL, CH. A.: Semipermeability of seed coats. (The botanical Gazette. LVI. S. 169—199. 1913.)
- TJEBBES: Keimproeven met mikrobietinzaad. (Inaug. Diss. Amsterdam 1912. Zitiert nach SHULL.)

24. R. Kolkwitz: Über die Schwefelbakterien-Flora des Solgrabens von Artern.

(Eingegangen am 16. April 1918.)

Der Solgraben von Artern ist mit seinen Uferpartien bekanntlich eine klassische Stätte für das Studium der Halophyten im deutschen Binnenlande. Die Vegetationsbestände des Ufers sind auf kleinem Raum in typischer Weise gegliedert und zeigen enge Beziehungen der Halophyten zu dem verschieden hohen Salzgehalt des Bodens, während die etwas entfernteren oder höher gelegenen Partien mehr und mehr salzarm werden und normale Wiesen- und Ackervegetation aufweisen. Das Wasser des Solgrabens enthält dagegen entsprechend seiner ziemlich konstanten Beschaffenheit und, selbst zu den verschiedenen Jahreszeiten, auch fast gleichmäßigen Temperatur, in seinem ganzen Laufe eine verhältnismäßig gleichförmige, naturgemäß marine Flora, bezüglich deren näherer Zusammensetzung auf die Liste von SCHORLER (1) in DRUDE's Hercynischem Florenbezirk sowie auf die Arbeit von LUTZE (1) verwiesen sei.

Das Wasser des Solgrabens hatte am 4. Juli 1915 nach THUMM, KOLKWITZ und SCHIEMENZ (1) folgende Zusammensetzung:

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1918

Band/Volume: [36](#)

Autor(en)/Author(s): Rippel-Baldes August

Artikel/Article: [Semipermeable Zellmembranen bei Pflanzen. 202-218](#)