© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Biologisches Centralblatt.

Unter Mitwirkung von

Dr. K. Goebel und **Dr. E. Selenka**

Professoren in München,

herausgegeben von

Dr. J. Rosenthal

Prof. der Physiologie in Erlangen.

Vierundzwanzig Nummern bilden einen Band. Preis des Bandes 20 Mark. Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

XX. Band. **1. Oktober 1900.** **Nr. 19.**

Inhalt: **Jost**, Die Stickstoffassimilation der grünen Pflanzen. — **Stempell**, Ueber die Bildungsweise und das Wachstum der Muschel- und Schneckenschalen. Eine kritische Erörterung der bisherigen Forschungsergebnisse. (Zweites Stück.) — **Wesenberg-Lund**, Von dem Abhängigkeitsverhältnis zwischen den Bau der Planktonorganismen und dem spezifischen Gewicht des Süßwassers. (Schluss.)

Die Stickstoffassimilation der grünen Pflanzen.

(Bericht über die neuere Litteratur.)

Von **L. Jost.**

Unsere Kenntnisse über die Assimilation des Kohlenstoffs und des Stickstoffs in der grünen Pflanze haben sich auffallend ungleich entwickelt. Es ist bekannt, dass die wesentlichsten Momente der Kohlenstoffassimilation schon am Ende des 18. und am Anfang des 19. Jahrhunderts festgestellt worden sind: so die Herkunft des Kohlenstoffes aus der Kohlensäure der Luft; die Zerlegung der Kohlensäure und die damit verbundene Abgabe von Sauerstoff; die Bedeutung des Chlorophylls und des Sonnenlichtes bei diesem Prozess. Ferner waren schon um die Mitte des 19. Jahrhunderts die Kohlehydrate als die ersten Produkte der Synthese angesprochen worden und namentlich durch Sachs wurde (1862) die Stärke als „erstes sichtbares Assimilationsprodukt“ bezeichnet. Wenn auch noch in den letzten 40 Jahren auf diesem Gebiete weitere Fortschritte gemacht worden sind — es sei an die Arbeiten von A. F. W. Schimper und A. Meyer hier in erster Linie erinnert — so treten sie doch quantitativ sehr zurück gegenüber der großen Litteratur, die sich in dieser Zeit über die Grundfragen der Stickstoffassimilation entwickelt hat. Diese Grundfragen aber sind folgende: In welcher Form nehmen die Pflanzen den Stickstoff auf? An welchem Ort erfolgt die Stickstoffassimilation? Wie beteiligt sich dabei das Sonnenlicht? Welches sind die Produkte? Wie gesagt, die Untersuchungen über diese Fragen sind äußerst zahlreich,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

und wenn sie auch noch nicht zu einem einheitlichen Resultat geführt haben, so sind sie doch so sehr von allgemeinem Interesse, dass eine kurze, zusammenfassende Uebersicht auch in dieser Zeitschrift geboten sein dürfte. Wir müssen uns dabei von vornherein mehrere Beschränkungen auferlegen, wenn wir die Ausdehnung unseres Berichtes nicht übermäßig verlängern wollen. Wir betrachten nur die grünen Pflanzen (die Holophyten) und berücksichtigen nur die wichtigste neuere Litteratur, etwa vom Jahr 1896 an, also die Arbeiten, die in der 2. Auflage von Pfeffer's Pflanzenphysiologie gar nicht mehr benutzt werden oder nur noch in den nachträglichen Anmerkungen erwähnt werden konnten. Auf irgend welche Vollständigkeit kann indess unser Bericht keinen Anspruch machen.

Bei dieser Beschränkung fällt also wohl die wichtigste Entdeckung auf dem ganzen Gebiete nicht mehr in den Rahmen unseres Referates: die Feststellung der Thatsache, dass die ungeheure Masse von Stickstoff, der in ungebundenem Zustand in der Atmosphäre vorhanden ist, für die Pflanzenwelt keineswegs völlig unverwendbar ist, wie man lange Zeit geglaubt hat. Die Konstatierung der Bindung des freien Stickstoffes ist nicht nur für die Pflanzenphysiologie sondern für die gesamten Naturwissenschaften ein Resultat von weittragendster Bedeutung, das auch an Wichtigkeit dadurch nicht verliert, dass es nur für ganz wenige Pflanzen festgestellt ist, nämlich die knöllchentragenden Leguminosen einerseits, das *Clostridium Pasteurianum* Winogradski's andrerseits. Es ist nach dem gegenwärtigen Stand unseres Wissens zwar sehr wahrscheinlich, dass noch manche andre farblose Organismen (besonders Pilze) in geringerem Grade den atmosphärischen Stickstoff auszunützen vermögen, sie sind aber zweifellos noch auf andre Quellen zur Deckung ihres Stickstoffbedarfes angewiesen. — Seit Boussingault gilt die Salpetersäure als beste Stickstoffquelle für das Gros der grünen Pflanzen; speziell ist festgestellt, dass sie im allgemeinen leichter assimilabel ist als Ammoniak. Es hat aber schon vor Jahren Beijerinck zunächst wohl die chlorophyllfreien Pflanzen nach ihrem Stickstoffbedürfnis in 1. Salpetersäure bezw. Ammoniakorganismen, 2. Asparaginorganismen und 3. Peptonorganismen eingeteilt; er hat dann auch für gewisse grüne Algen (*Chlorella*, *Scenedesmus*) nachgewiesen, dass sie zu den „Pepton"organismen gehören, da sie mit Pepton ungleich besser gedeihen, als mit jeder anderen Stickstoffquelle. Zu Beijerinck's Angaben kamen bald solche von Krüger, und man erkannte, dass manche grüne Organismen sich an *Chlorella* anschließen, also in der Salpetersäure ganz und gar nicht die beste Stickstoffnahrung finden. Voraussichtlich werden genauere Untersuchungen noch manche „Pepton"organismen unter den grünen Pflanzen aufdecken (vor allem wird man an die Insektivoren denken);

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

hier soll nur noch der Untersuchungen Artari's gedacht werden, nach denen auch die als Gonidien in den Flechten *Xanthoria parietina* und *Gasparrinia murorum* lebenden Algen mit Pepton am besten gedeihen, und bei gleichzeitiger Zufuhr von löslichen Kohlehydraten sogar im Dunkeln zu dauerndem Wachstum (mit Chlorophyllbildung!) befähigt sind. Dieses Ergebnis ist von entschiedenem Interesse, weil es geeignet erscheint, das symbiotische Zusammenleben von Alge und Pilz als Flechte verständlich zu machen. Waren auch die Vorteile des Pilzes in dieser Genossenschaft schon lange einleuchtend, so konnte man sich doch nicht so recht erklären, worin die Alge durch die Symbiose gefördert wird. Durch Artari's Studien ist nun wahrscheinlich gemacht, dass der Pilz der Alge Pepton als Gegendienst für die empfangenen Kohlehydrate liefert. Sollte es sich bestätigen, dass Pilze im stande sind, leicht Pepton zu bilden, etwa aus den verwesenden Substanzen des Humus[1]) oder aus dem Stickstoff der Luft[2]), dann läge es nahe, auch für das weitverbreitete, symbiotische Verhältnis der „*Mycorrhiza*" eine ähnliche Erklärung zu suchen; auch hier könnte der Pilz — wenigstens in vielen Fällen — von der höheren Pflanze Kohlehydrate erhalten und Pepton dafür liefern[3]). Es wäre ja freilich erst noch zu erweisen, dass so viele höhere Pflanzen zu den Peptonorganismen gehören. Unwahrscheinlich ist das aber nicht. Es ist eben immer nur eine verhältnismäßig kleine Anzahl von Pflanzen auf ihr Stickstoffbedürfnis hin geprüft worden und wenn es geschah, wurde zumeist die Wasserkulturmethode verwendet, die bei aller Trefflichkeit, doch auch wieder die Schattenseite hat, den Pflanzen nicht die normalen Lebensbedingungen zu gewähren. In dieser Hinsicht braucht nur daran erinnert zu werden, dass man durch diese Methode auch nicht den leisesten Anhaltspunkt dafür erhält, dass die Leguminosen den atmosphärischen Stickstoff zu verwenden vermögen.

Uebrigens liegen schon seit langer Zeit Versuche vor, die grünen Pflanzen mit organischen Stickstoffverbindungen zu ernähren. Eine ganze Anzahl von Vegetationsversuchen haben gezeigt, dass Harnstoff, Glycocoll, Asparagin, Leucin, Tyrosin, Guanin, Kreatin, Hippursäure, Harnsäure, Acetamid, Propylamin vielen Phanerogamen als Stickstoff-

1) Nach Reinitzer sollen sogar die echten „Humin"substanzen den Pilzen als Stickstoffquelle dienen können.

2) Nobbe und Hiltner haben gezeigt, dass *Podocarpus* durch seine *Mycorrhiza*-Pilze zur Assimilation des freien Stickstoffs befähigt wird und nach einer neueren Angabe von Hiltner bewirkt auch der in *Lolium temulentum*, in den oberirdischen Organen lebende Pilz ebenfalls die Verwertung des Luftstickstoffes.

3) Während ich diese Zeilen schreibe, erhalte ich Stahl's neueste Abhandlung: „Der Sinn der Mycorrhizenbildungen (Jahrb. wiss. Bot., Bd. 34, 1900). Hier wird die *Mycorrhiza* ganz anders gedeutet und es liegt mir sehr fern, dieser Deutung durch obige Bemerkungen etwa entgegentreten zu wollen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

quelle dienen können (Litteratur bei Pfeffer 1897, S. 397). Es mögen bei diesen Versuchen wohl manche der verwendeten Stoffe schon außerhalb der Pflanze zersetzt worden sein, wenn es auch gewiss nicht bei allen der Fall war; jedenfalls wäre eine Nachuntersuchung unter Berücksichtigung der modernen Kautelen gegen Bakterienwachstum nur erwünscht. Eine solche liegt wenigstens z. T. in einer Arbeit von Lutz vor. Er zeigt, dass bei strengem Ausschluss von Mikroorganismen sowohl Phanerogamen, wie Algen und Pilze eine Reihe von Aminen unzersetzt aufnehmen und als einzige Stickstoffquelle verwenden können. So wurde eine Zunahme der Trockensubstanz und speziell des Stickstoffgehaltes bei den Versuchspflanzen durch die Chloride von Methyl-, Aethyl-, Propyl, Butyl- und Amylamin erzielt. Andrerseits erwiesen sich Tetramethylammonium, Tetraäthylammonium, ferner Allylamin, Benzylamin, Pyridin, schließlich Glycolamin, Betain, Leucin, Tyrosin als ungeeignet, und Naphthylamin, Diphenylamin und Anilin waren sogar direkt giftig. Auch sämtliche zur Untersuchung kommenden Alkaloide konnten nicht assimiliert werden. Speziell bezüglich des Tyrosins und Leucins widersprechen diese Angaben den älteren Befunden und man wird Schulze (Ber. d. bot. Ges., 1900) Recht geben, wenn er die Resultate Lutz's schon aus dem Grunde für nicht einwandfrei hält, weil sie in viel zu kleinem Maßstab ausgeführt worden sind.

Der in die Pflanze eingeführte Stickstoff wird früher oder später wohl seiner Hauptmasse nach zu Eiweiß. Die Frage, wo diese Eiweißsynthese vor sich geht, hatte schon Sachs beschäftigt, und er wies z. B. in seinen „Vorlesungen“ (1882) auf die Siebröhren als Entstehungsort des Eiweißes hin, ohne indess seine Entstehung an anderen Stellen zu leugnen. Er stützte sich bei dieser Hypothese ganz besonders auf die Anhäufung von Kalkoxalat in der Nähe der Siebröhren. (Auf die hypothetische Beziehung zwischen Kalkoxalat und Eiweiß soll hier nicht eingegangen werden.) Auch A. F. W. Schimper verwendete wenige Jahre später die Verteilung des (sog. „sekundären“) Kalkoxalates zu Schlüssen auf die Eiweißbildung. Er bemerkte an Laubblättern, die am Licht gehalten waren, ein Verschwinden des Salpeters gleichzeitig mit dem Auftreten des Oxalates; die gleichen Blätter aber häuften im Dunkeln den Salpeter an. So kam er zu der Vorstellung, dass nicht nur die Blattlamina im allgemeinen als Laboratorium der Eiweißsynthese zu betrachten sei, sondern dass auch speziell die Chlorophyllkörner an der Reduktion der Nitrate beteiligt seien, indem sie hier die gleiche Rolle spielten wie bei der Kohlenstoffassimilation; die Aehnlichkeit beider Prozesse sei noch dadurch vergrößert, dass in beiden Fällen das Sonnenlicht unentbehrlich sein

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

soll[1]). So war eine scharf formulierte Theorie der Eiweißbildung in der Pflanze gewonnen, die zwar der exakten Begründung noch entbehrte, die aber zum mindesten das eine große Verdienst hatte, dass sie den Weg zu experimenteller Behandlung der Frage eröffnete, der von da ab häufig beschritten worden ist. Eine volle Bestätigung von Schimper's Ansicht brachten nun freilich die neueren Untersuchungen nicht. Es kann zwar keinem Zweifel unterliegen, dass das nach Schimper in belichteten Blättern erfolgende Verschwinden der Nitrate mit der Eiweißbildung zusammenhängt, fraglich aber bleibt, ob dabei das Chlorophyll und das Licht direkt mitwirken, oder nur indirekt, insofern als die bei der Kohlenstoffassimilation entstehenden Kohlehydrate besonders geeignet sind mit der Salpetersäure zu Eiweiß zusammenzutreten. Ob aber die Eiweißbildung ausschließlich an Licht und Chlorophyll (sei es nun direkt oder indirekt) gebunden sei, oder ob dieser Prozess wenigstens unter gewissen Bedingungen auch im Dunkeln und dann wohl ohne Mitwirkung des Chlorophylls vor sich gehen kann, darüber geben Schimper's Untersuchungen keinen Aufschluss und sie konnten das auch nicht, da die ausschließlich verwendete mikrochemische Methode eben zur Entscheidung solcher Fragen durchaus nicht genügt. — Auf dem Wege der quantitativen chemischen Analyse traten zuerst, fast gleichzeitig, Laurent und Godlewski unserer Frage näher. Laurent, der mit Marchal und Carpiaux zusammen arbeitete, ließ die Versuchspflanzen in einer Nährlösung wachsen, die außer den üblichen Aschenbestandteilen entweder Salpetersäure oder Ammoniak als Stickstoffquelle enthielt, und welcher, um einem Mangel an Kohlehydraten vorzubeugen, stets Saccharose beigegeben wurde. Die Analyse stellte dann fest, ob eine Zunahme des organisch gebundenen Stickstoffs (Eiweiß, Amide, Asparagin) stattgefunden hat oder nicht. Die Verf. kamen zu folgenden Resultaten:

1. Nur die grünen Blätter vermögen Salpetersäure zu assimilieren. Das Licht ist dabei unentbehrlich und zwar sind die stärker brechbaren Strahlen wirksamer als die anderen. Ammoniak wird durch grüne Blätter auffallend schlechter verarbeitet als Salpetersäure.

2. Dagegen assimilieren panachierte (chlorophyllfreie) Blätter das Ammoniak leicht, wiederum nur unter Beihilfe des Lichtes und zwar der stärker brechbaren Strahlen.

Wenn wirklich blaues und violettes Licht von besonderer Wichtigkeit für die Stickstoffassimilation ist, so wäre manche vom biologischen Gesichtspunkt aus bisher unverständliche Thatsache aufgeklärt. Wir wissen, dass die stark brechbaren Strahlen sowohl für die Ausgestaltung der Pflanze, wie auch für die Ausführung von Bewegungen viel maßgebender sind, als die roten und gelben. Es musste aber z. B.

1) Nach Laurent ist Pagnoul früher als Schimper zu dem gleichen Resultat gekommen.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

auffallen, dass die Pflanze durch Phototaxis oder Heliotropismus grade stärker brechbare Strahlen aufsucht, während doch für die schwächer brechbaren eine bessere Wirkung bei der Kohlensäurezerlegung nachgewiesen war. Durch Laurent's Angaben wäre also die Wirksamkeit der stärker brechbaren Strahlen bei den Bewegungserscheinungen biologisch einigermaßen aufgeklärt und auch für die Deutung der im Dunkeln oder im roten und gelben Licht zu beobachtenden Anomalien der Gestalt ergäben dieselben wertvolle Fingerzeige. — Allein andere Autoren sind zu anderen Resultaten gelangt, ohne dass man im einzelnen die Gründe dafür angeben könnte. Godlewski hat Weizenpflänzchen im Licht und im Dunkeln mit Nitraten ernährt, doch verhinderte er durch Kohlensäureentziehung eine Kohlenstoffassimilation der Lichtpflanzen, um so vergleichbare Resultate zu bekommen. Im Gegensatz zu Laurent konnte er feststellen, dass Nitrate auch im Dunkeln in organische Verbindungen übergeführt werden, wahrscheinlich handelt es sich um Amide oder ähnliche Körper; eine Eiweißbildung findet aber unter diesen Umständen nicht statt, dazu bedarf die Pflanze des Lichtes. — Was die Differenzen gegenüber Laurent betrifft, so hält Godlewski es für wohl möglich, dass sie wenigstens zum Teil durch Unterschiede in den angewandten chemischen Methoden bedingt seien. Aber auch gegen Godlewski's Schlüsse aus seinen eigenen Beobachtungen sind erhebliche Einwendungen gemacht worden. So hat Schulze auf die Möglichkeit hingewiesen, dass im Dunkeln zwar konform Godlewski's Angaben der Eiweißgehalt abnehme, es könne aber trotzdem eine Eiweißbildung stattfinden. Was die Analyse ergiebt, ist ja nur die Differenz zwischen Bildung und Verbrauch des Eiweißes und wenn im Dunkeln der Verbrauch überwiegt, am Licht die Bildung, so würde das in vollem Einklang mit den Analysen stehen, man dürfte aber nicht auf mangelnde Eiweißbildung im Dunkeln schließen. Eine andersartige Ueberlegung führt Goldberg gegen Godlewski an. Er sagt, die keimenden Gerstenpflanzen bestehen aus zwei Teilen, die sich außerordentlich verschieden verhalten: dem Endosperm, das seinem Ende entgegengeht, dem Keimling, der in Entwicklung begriffen ist. Diese beiden Teile müssen bei der Analyse getrennt werden. In der That ergiebt sich dann bei Dunkelkultur ein ganz anderes Resultat: im Endosperm nehmen die Proteïne ab, im Keim nehmen sie zu. Da es aber unwahrscheinlich erscheint, dass die Proteïne als solche vom Endosperm in den Keimling gelangen, so müssen sie in ihm aus „Nichtproteïnen" gebildet werden, womit eben eine Eiweißbildung unabhängig vom Licht wahrscheinlich gemacht wäre. — Der exakte Beweis für im Dunkeln erfolgende Eiweißbildung ist aber erst durch Zaleski geführt worden. Er fand bei *Helianthus*-Blättern, die auf einer Knop'schen Nährlösung mit reichlichem Saccharosezusatz mit Ausschluss des Lichtes kultiviert wurden,

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eine erhebliche Zunahme des Eiweißstickstoffes — man muss freilich diese Zunahme auf die Blattflächeneinheit berechnen und darf sie nicht auf die Trockensubstanz beziehen, denn die Blätter nehmen so viel Saccharose auf, dass durch Zunahme der Trockensubstanz ein scheinbarer Stickstoffverlust bedingt sein kann. In einer zweiten Versuchsreihe ließ er Zwiebeln in destilliertem Wasser keimen. Sie vermehrten im Dunkeln ihren Eiweißgehalt recht erheblich auf Kosten von nicht näher bekannten, in ihnen enthaltenen Stickstoffsubstanzen. Zweifellos wird hier die Eiweißbildung durch die große Menge von reduzierendem Zucker begünstigt. — Auch eine Arbeit Palladin's muss an dieser Stelle erwähnt werden. Dieser Autor ließ etiolierte Blätter von *Vicia faba* auf reiner Saccharoselösung vegetieren und untersuchte, ob sie auf Kosten von in ihnen vorhandenen N-Substanzen Eiweiß zu bilden vermögen. (Wir sehen an dieser Stelle davon ab, dass es Palladin nicht nur auf Eiweiß überhaupt, sondern speziell auf das im Magensaft unlösliche Eiweiß ankam.) Er konnte unter diesen Umständen sehr energische Eiweißbildung am Licht konstatieren und fand auch (wie Laurent), dass die stärker brechbaren Strahlen besser wirken als die schwach brechbaren; aber auch im Dunkeln war eine deutliche Eiweißbildung zu erkennen.

Da also die eben besprochenen Arbeiten, obwohl sie sich der exaktesten Methode, der mühevollen und zeitraubenden quantitativen Analyse bedienten, doch nicht zu übereinstimmenden Resultaten gekommen sind, so ist es begreiflich, dass man von neuem den Versuch gemacht hat mit der bequemeren, mikrochemischen, also qualitativen Methode zum Ziel zu kommen. Die hierher gehörigen Arbeiten versuchen dem Problem vielfach auf mehr indirektem Wege beizukommen, indem sie meist nicht ausschließlich von der Verarbeitung von Salpeter oder Ammoniaksalzen, sondern von komplizierteren organischen Stickstoffverbindungen ausgehen. Dabei knüpfen sie an die Untersuchungen Pfeffer's aus dem Jahre 1872 und 1873 an, in welchen gezeigt worden war, dass bei der Keimung der eiweißreichen Leguminosensamen Asparagin entsteht und bei Dunkelkultur sich in enormen Massen anhäuft; unter dem Einfluss des Lichtes verschwindet es dann wieder, jedoch nur, wenn die Bedingungen der Kohlenstoffassimilation gegeben sind. Es muss also offenbar das Asparagin unter Mitwirkung der Assimilationsprodukte zu Eiweiß regeneriert werden. Kurz darauf (1878) zeigte Borodin die allgemeine Verbreitung des Asparagins; überall entsteht es aus Eiweiß und kann besonders durch Dunkelkultur zur Anhäufung gebracht werden, andrerseits wird es auch wieder bei Gegenwart von geeigneten Kohlehydraten in Eiweiß rückverwandelt. Nicht alle Kohlehydrate sind dazu geeignet; Borodin bezeichnete die Glykose als günstigstes Material zur Eiweißbildung aus Asparagin. Und

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

so lag es nahe, die Eiweißregeneration nicht nur durch im Licht von der Pflanze selbst erzeugte Kohlenhydrate realisiren zu lassen, sondern sie auch im Dunkeln dadurch herbeizuführen, dass man in die Pflanzen Glykose oder andre geeignete und leicht eindringende organische Substanzen einführte. Je nach Umständen musste so eine schon vorhandene Asparaginanhäufung zum Schwinden gebracht oder gleich von vornherein die Anhäufung verhindert werden. Der Versuch scheint zuerst von Monteverde ausgeführt worden zu sein, dem es mit bestem Erfolg bei *Syringa* gelang durch Zufuhr von Glykose, Rohrzucker oder Mannit das Auftreten von Asparagin zu verhindern. Später hat auf Veranlassung von Loew Kinoshita bei etiolierten Keimlingen von *Soja hispida* ein gleiches Resultat mit Glycerin und auch — freilich schlechter — mit Methylalkohol erzielt. — In methodischer und umfassender Weise hat aber dann erst Hansteen Versuche in dieser Richtung angestellt, die in ausführlicher Darstellung erst vor kurzem erschienen sind, nachdem schon 1896 eine vorläufige Mitteilung erfolgt war. Er verfuhr insofern abweichend von Monteverde und Kinoshita, als er nicht nur Kohlehydrate (Glykose und Rohrzucker), sondern vor allen Dingen auch die stickstoffhaltige Substanz von außen zuführte nicht in der Pflanze selbst bilden ließ. Auch beschränkte er sich dabei keineswegs auf das Asparagin, sondern er verwendete außerdem noch: Ammonverbindungen, Salpetersäure, Glutamin, Glycocoll, Harnstoff, Leucin, Alanin und Kreatin. Von der Anwendung von Asparaginsäure, Hippursäure und Tyrosin musste er wegen der Giftigkeit dieser Körper absehen. Als Versuchspflanzen kamen einmal *Vicia faba* und *Ricinus* zur Verwendung, in welche die zu untersuchenden Substanzen in eigenartiger Weise, die hier nicht im Detail besprochen werden kann, durch Wunden eingepresst wurde. Andrerseits verwendete er *Lemna minor*, die direkt durch ihr Wurzelsystem oder durch die Oberfläche der Sprosse die organischen Körper aufzunehmen vermochte. In beiden Fällen wurde auf sorgfältigste Ausschließung von Bakterien geachtet, die auffallender Weise in den meisten Fällen gelungen zu sein scheint; trat aber trotz aller Sorgfalt in einer Kultur dennoch Wachstum von Mikroben ein, so wurde diese nicht für die Resultate verwendet. Jeder Versuch dauerte nur ganz wenige Tage, man kann also keine Schlüsse ziehen, wie die Pflanzen auf die Dauer mit diesen Nährstoffen auskommen würden. Das Eindringen der Kohlehydrate und der Stickstoffverbindungen in die Pflanze konnte meistens auf mikrochemischem Weg, manchmal auch nur mit Hilfe der Plasmolyse festgestellt werden. Das aus Verbindung beider entstehende Eiweiß wurde mit Jod und Millon's Reagens nachgewiesen. In der kurzen Versuchsdauer einerseits, in der ausschließlichen Verwendung der Mikrochemie andrerseits liegen offenbar die schwächsten Punkte der Hansteen'schen Arbeit und in Anbetracht der interessanten Resultate zu denen sie geführt hat, wäre

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

eine Nachuntersuchung mit quantitativen Methoden und mit längerer Versuchsdauer dringend zu wünschen. Es gelang Hansteen zu zeigen, dass Eiweißbildung im Dunkeln unter folgenden Bedingungen eintritt:

1. bei Zuführung von Asparagin, Glutamin und Ammonverbindungen nur bei Gegenwart von reduzierendem Zucker (Glykose);
2. bei Zuführung von Glykokoll nur mit Rohrzucker;
3. bei Zuführung von Harnstoff ebenso gut mit Rohrzucker wie mit Glykose.

Andrerseits fand er Nitrate, Leucin, Alanin, Kreatin sowohl in Verbindung mit Rohrzucker wie mit Glykose durchaus ungeeignet zur Eiweißbildung.

Als Hauptresultat wird man jedenfalls den Nachweis betrachten müssen, dass die Natur der Kohlehydrate und der N-Substanz für den Erfolg von größter Bedeutung ist, eine Thatsache, die früher häufig ganz außer Acht gelassen worden war. In manchen Einzelheiten aber bestehen Widersprüche zwischen Hansteen's Resultaten und denen anderer Forscher, die wohl zum Teil durch die soeben besprochenen Mängel in seiner Untersuchungsmethode bedingt sind. So darf man, wie Hansteen selbst hervorhebt, nicht schließen, dass Kreatin und Leucin, die nach Wagner und Wolf für am Licht befindliche Pflanzen den Gesamtstickstoffbedarf decken können, im Dunkeln ganz unbrauchbar zur Eiweißsynthese seien; es folgt aus H.'s Versuchen nur, dass sie geringeren Nährwert haben als die anderen Substanzen, aber möglicherweise findet man auch noch einmal ein Kohlehydrat, das auch sie im Dunkeln rasch zu Eiweiß zu verwandeln vermag. Und das Gleiche wäre für die Nitrate zu bemerken. Thatsächlich sind denn auch für die Nitrate mehrere Autoren, die quantitativ gearbeitet haben, zu anderem Resultat gelangt, als Hansteen. Außer den schon oben besprochenen Befunden Zaleski's, wären noch Angaben von Ishizuka und Suzuki zu erwähnen, wenn wir die von Kinoshita, da sie von Laurent nicht bestätigt werden konnten, ganz bei Seite lassen. Ischizuka fand in Knollen im Dunkeln eine Zunahme von Asparagin auf Kosten von Nitraten (ähnliches hatte ja auch Godlewski nachgewiesen); wenn aber erst Asparagin entstanden ist, dann muss dessen weitere Verarbeitung nach Hansteen's Angaben keinen Schwierigkeiten begegnen. Auch Suzuki findet bei der Gerste ein Verschwinden des Nitrates, aber nur bei Gegenwart großer Mengen von Rohrzucker. — Es eröffnet sich also auch auf diesem Gebiete noch ein weites Feld der Forschung.

Eine ganz besondere Stellung in der uns beschäftigenden Litteratur nehmen die Arbeiten von E. Schulze über die Zersetzung und die Bildung von Eiweiß ein. Denn er hat sich nicht nur gelegentlich einmal mit dem Eiweißumsatz in der Pflanze beschäf-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

tigt, sondern er hat seit mehr als 20 Jahren unter Mithilfe zahlreicher Schüler in unermüdlicher und konsequenter Arbeit seine Forschungen vor allem auf die krystallisierbaren, organischen Stickstoffverbindungen, die in Keimpflanzen auftreten, gerichtet. Einige dieser Körper hat Schulze selbst entdeckt, von anderen hat er zuerst das Vorkommen in der Pflanze nachgewiesen. Vor kurzem hat er einen summarischen Ueberblick über seine diesbezüglichen Untersuchungen gegeben, der in durchaus allgemein verständlicher Form alle wichtigeren Fragen erörtert und ein Facit zieht. Wenngleich wir den Leser dieser Zeilen vor allem auf diese Abhandlung selbst aufmerksam machen möchten, so wollen wir doch nicht unterlassen, auf die wichtigsten Punkte hier einzugehen, zumal da auch schon wieder seit dem Erscheinen dieser Zusammenfassung mehrere neue Originaluntersuchungen Schulze's erschienen sind.

Die Körper, die bei der Keimung aufzutreten pflegen, sind, soweit sie eine Beziehung zur Eiweißzerspaltung haben, folgende:

1. Amide: Asparagin, Glutamin.
2. Amidosäuren: a) der Fettreihe: Leucin, Amidovaleriansäure,
   b) der aromatischen Reihe: Tyrosin, Phenylalanin.
3. Hexonbasen: Arginin, Histidin, Lysin.

Es ist nun im höchsten Grad auffallend, dass im wesentlichen die gleichen Substanzen erhalten werden, wenn Eiweiß außerhalb der Pflanze durch Kochen mit Säuren zerlegt wird. Ein Unterschied zwischen der künstlichen und der in der Pflanze vor sich gehenden Eiweißzerspaltung liegt darin, dass bei ersterer kein Asparagin und Glutamin sondern die aus diesen bei Säurebehandlung auftretenden Stoffe: Ammoniak, Asparaginsäure, Glutaminsäure auftreten. Dieser Unterschied ist also ohne weiteres verständlich und man könnte, wenn man nur die Qualität der auftretenden Substanzen berücksichtigt leicht zu der Vorstellung gelangen, dass alle in der Keimpflanze auftretenden N-haltigen organischen Substanzen direkt aus der Eiweißzerspaltung herrühren. Gegen diese Auffassung spricht aber die Verschiedenheit in der Quantität der einzelnen Stoffe bei der Pflanze bezw. bei der Säurebehandlung. Bekannt ist, dass bei den Leguminosen und Gramineen das Asparagin, bei den Cruciferen und anderen das Glutamin, bei den Coniferen das Arginin in dominierender Menge auftritt. Aber das Verhältnis, in dem die einzelnen Substanzen bei einer bestimmten Pflanzenart auftreten, ist keineswegs ein konstantes; es kann sogar vorkommen, dass die Substanz, die für gewöhnlich die Hauptmasse ausmacht, gelegentlich einmal fast ganz fehlt. Pfeffer sucht (Pflanzenphysiologie, II. Aufl., I, S. 464) wahrscheinlich zu machen, dass in der Keimpflanze die Eiweißzerspaltung anders ausgeführt werde als durch Säuren etc. und dass sich dadurch manche Differenzen erklären. Schulze erkennt diese Möglichkeit an, glaubt aber doch nicht, in ihr den wesent-

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

lichsten Grund der Differenzen erblicken zu dürfen. Ihm scheint wahrscheinlicher, dass in der Pflanze und außerhalb der Abbau des Eiweißmoleküls sich in wesentlich gleicher Weise vollzieht. Die überall auftretenden Hexonbasen stammen von einem distinkten Molekülkomplex im Eiweiß her, vermutlich vom Protamin, die aromatischen Amidosäuren weisen auf einen aromatischen Kern im Eiweiß, aus welchem jedenfalls die Amidosäuren der Fettreihe nicht abstammen. Da aber ferner die Annahme unwahrscheinlich wäre, dass die Eiweißstoffe primäre Differenzen aufweisen — so bleibt nichts anderes übrig als zu vermuten, dass ursprünglich aus dem Eiweiß in der Pflanze die gleichen oder sehr ähnliche Verbindungen und in demselben Mengenverhältnis hervorgehen wie bei der hydrolytischen Zerspaltung, dass aber in der Pflanze weitgehende sekundäre Veränderungen auftreten. Beweise für eine solche nachträgliche Veränderung in der Zusammensetzung des Gemisches von organischen stickstoffhaltigen Körpern sind nun aber nicht schwer zu erbringen; folgende seien hier angeführt. 1. Zunächst können Veränderungen in der Zusammensetzung im Laufe der Keimung direkt durch die Analyse nachgewiesen werden. So fand Schulze in 1wöchentlichen Keimlingen von *Pisum*: Leucin in Masse; Tyrosin spärlich; außerdem Hexonbasen. 2 Wochen später war das Leucin an Masse bedeutend zurückgegangen, das Tyrosin verschwunden und auch Arginin nur noch in geringer Menge, dagegen fand sich sehr reichlich Asparagin. 2. Die Cotyledonen von *Lupinus luteus*, in welchen die Eiweißzersetzung doch erfolgt, enthalten Arginin und Amidosäuren, aber kein Asparagin; letzteres häuft sich aber im Keimstengel an, es muss also aus den anderen Stoffen entstanden sein. Entsprechendes gilt für *Cucurbita*, wo sich im Stengel Glutamin ansammelt, von dem in den Cotyledonen nichts zu finden ist. 3. Von besonderer Wichtigkeit sind natürlich quantitative Analysen. Diese zeigen, dass das Eiweiß anfangs rasch, später langsam zerfällt und dass die Asparaginzunahme nicht Hand in Hand mit dem Verschwinden von Eiweiß sondern von Hexonbasen und Amidosäuren geht. — Auch für das Glutamin kann ähnliches nachgewiesen werden.

In Summa kommt also Schulze zu folgender Ansicht: Das Eiweiß im Samen wird hydrolytisch zerlegt; es entstehen zuerst Albumosen und Peptone, die aber nicht angehäuft werden, sondern weiter in Amidosäuren und Hexonbasen zerfallen — daneben kann vielleicht auch Asparagin und Glutamin entstehen. Die so gebildeten Körper zerfallen dann noch weiter bis zu Ammoniak und aus diesem findet bei Gegenwart von Glykose die Bildung von Asparagin und Glutamin statt. Diese Amide sind also, jedenfalls der Hauptmasse nach, nicht Produkte der Zersetzung, sie stellen vielmehr schon die Anfänge der Synthese vor und ihre Bildung ist vom Zweckmäßigkeitsstandpunkt aus nicht unbegreiflich. Nach Hansteen's Versuchen erscheinen ja

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

die Amidosäuren, soweit sie untersucht sind, weniger geeignet zur Eiweißbildung als Ammoniak oder die beiden Amide. Eine Anhäufung von Ammoniak aber wäre unvorteilhaft, weil dieser Körper, dessen Vorhandensein übrigens mehrfach nachgewiesen wurde, in größerer Menge giftig wirkt. — Man nahm früher, als man glaubte, das Asparagin sei Hauptprodukt der Eiweißzersetzung, an, dass neben ihm noch Kohlehydrate auftreten müssten; jetzt, wo man Grund zur Annahme hat, dass zunächst viel stickstoffärmere Körper gebildet werden, hat man keine Veranlassung mehr, dies zu glauben; Kohlehydrate sind also nur bei der Bildung von Eiweiß aus Asparagin und Glutamin nötig, entstehen aber nicht beim Eiweißzerfall.

Das wäre der wesentlichste Inhalt von Schulze's Arbeiten. Zu einer weiteren Diskussion seiner Ergebnisse ist hier nicht der Ort.

Es ist schließlich noch auf die Fortschritte unserer Kenntnisse in der Chemie der Eiweißkörper selbst aufmerksam zu machen, wie sie durch zahlreiche Arbeiten der physiologischen Chemiker angebahnt worden sind, doch muss Referent einen eingehenderen Bericht über dieselben einer berufeneren Feder überlassen. — Ueberblicken wir die besprochene Litteratur zum Schluss noch einmal, so bestätigt sich, was eingangs gesagt wurde. Trotz zahlreicher Forschungen sind wir auf dem Gebiete der Assimilation des Stickstoffs noch lange nicht über die grundlegenden Thatsachen im klaren, aber das, was geleistet ist, macht es wahrscheinlich, dass wir in absehbarer Zeit zu diesem ersten Ziel gelangen werden. Dazu wird sich freilich dem Chemiker der Botaniker beigesellen müssen, quantitative und mikrochemische Analyse werden sich ergänzen und kontrolieren müssen, wenn nicht unter Aufwand von viel Zeit und Arbeit doch schließlich nur einseitige und deshalb nicht befriedigende Resultate erhalten werden sollen.

Litteratur.

Artari (1899), Ueber die Entwicklung der grünen Algen unter Ausschluss der Bedingungen der Kohlensäureassimilation. (Bullet. d. natur. de Moscou, Nr. 1.)

Beijerinck (1890), Botan. Zeitg.

Derselbe (1893), Centralbl. f. Bakteriologie.

Borodin (1878), Botan. Zeitg.

Godlewski (1897), Zur Kenntnis der Eiweißbildung aus Nitraten in der Pflanze. (Anzeig. d. Akad. d. Wiss. in Krakau.)

Goldberg (1899), Sur la formation des matières proteiques pendant la germination du blé à l'obscurité. (Revue de botanique, Bd. XI.)

Hansteen (1899), Ueber Eiweißsynthese in grünen Pflanzen. (Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 33.) (Vorl. Mitt.: Ber. bot. Ges., 1896.)

Hiltner (1899), Centralbl. f. Bakteriol., II. Abt.

Ishizuka (1897), Imp. Univers. Tokio. Coll. of Agric. Bullet. 2.

Kinoshita (1896), Referat in bot. Centralbl., Beihefte.

Krüger (1894), Zopf's Beitr.

© Biodiversity Heritage Library, http://www.biodiversitylibrary.org/; www.zobodat.at

Laurent, Marchal, Carpiaux (1896), Recherches experimentelles sur l'assimilation de l'azote ammoniacal et de l'azote nitrique par les plantes supérieures. (Bullet. Acad. Bruxelles, IV. Ser., T. 32.)
Loew (1896), Chemikerzeitung. Ref.: Bot. Centralbl., 65, 302.
Lutz (1899), Rech. sur la nutrition des végétaux à l'aide de substances azotées de nature organique. (Ann. sc. nat., ser. VIII, Bd. 7.)
Monteverde (1890), Referat in bot. Centralbl., Bd. 45.
Nobbe und Hiltner (1898), Landw. Versuchsstationen, 51.
Palladin (1899), Revue de Botanique, Bd. 11.
Pfeffer (1872), Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 8.
Derselbe (1873), Sitzungsber. d. Berliner Akademie.
Derselbe (1897), Pflanzenphysiologie, 2. Aufl., 1. Band.
Reinitzer (1900), Botan. Zeitung.
Sachs (1862), Botan. Zeitg. (Ges. Abhandl., I, S. 332.)
Derselbe (1882), Vorlesungen über Pflanzenphysiologie.
Schimper (1888), Botan. Zeitung.
Derselbe (1890), Flora.
Schulze (1898), Ueber den Umsatz der Eiweißstoffe in der lebenden Pflanze. Zeitschr. f. physiol. Chemie, Bd. 24, 18 (kürzer auch in landw. Jahrb., Bd. 27).
Derselbe, Zeitschr. f. phys. Chemie, *24*, 276; *26*, 1; *26*, 411; *28*, 465; *29*, 4.
Derselbe (1900), Berichte der deutsch. bot. Gesellsch., *18*, 36.
Suzuki (1898), Botan. Centralbl., 75.
Zaleski (1897), Zur Kenntnis der Eiweißbildung. (Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. 15.)
Derselbe (1898), Keimung der Zwiebeln von *Allium Cepa* und Eiweißbildung. (Ber. d. deutsch. bot. Ges., Bd. 16.)

Nach Abschluss des Manuskripts wurden mir noch folgende Arbeiten bekannt:

Rongger (1899), Landw. Versuchsstationen, Bd. *51*, 89.
Prianischnikow (1889), ebenda Bd. *51*, 137.
Derselbe (1899), ebenda Bd. *51*, 347.
Emmerling (1900), ebenda Bd. 54. [70]

Ueber die Bildungsweise und das Wachstum der Muschel- und Schneckenschalen.

Eine kritische Erörterung der bisherigen Forschungsergebnisse.

Von Dr. **Walter Stempell**, Privatdozent in Greifswald.

(Zweites Stück.)

Die Frage nach den feineren Vorgängen bei der Schalengenese durch Sekretion ist besonders in der neueren Litteratur eingehend diskutiert worden. In nachfolgendem will ich versuchen, die allgemeinen Ergebnisse dieser Forschungen im Zusammenhang darzulegen, und zwar werde ich zunächst die allgemeinen morphologischen und physiologischen Beziehungen zwischen Schale und Weichkörper, dann die mechanischen und chemischen Vorgänge bei der Sekretbildung und schließlich die Verwandlung dieses Sekretes in die fertige Schale besprechen.

Durch genaue histologische Untersuchungen der gesamten Manteloberfläche und Schale wiesen vor allem Tullberg (1881), Moynier de Villepoix (1892 c) und ich (1897 a, b u. 1899) nach, dass überall ein Epithel vorhanden sei, welches — von einigen noch zu erwähnenden Ausnahmen abgesehen — durch einen einfachen Sekretionsvorgang die

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Biologisches Zentralblatt

Jahr/Year: 1900

Band/Volume: 20

Autor(en)/Author(s): Jost Ludwig

Artikel/Article: Die Stickstoffassimilation der grulˆnen Pflanzen. 625-637