Weitere Mitteilungen über die Regulation der Stoffaufnahme.

Von

Alexander Nathansohn.

Da die im folgenden mitzuteilenden Versuche die unmittelbare Fortsetzung der vor kurzem publizierten Experimente an dem Gewebe der Knollen von *Dahlia variabilis*[1]) darstellen, sehe ich mich veranlaßt, zunächst auf die Kritik, die jene Versuche durch Jost[2]) erfahren haben, einzugehen. Ich setze das zugrunde liegende Tatsachenmaterial als bekannt voraus und bemerke, daß Jost, ebenso wie ich, den Punkt, an dem die Kritik einzusetzen hat, in der Frage erblickt, wie die in dem Preßsafte gefundenen Salze im lebenden Objekte verteilt waren; und zwar hat diese Frage zwei Seiten: erstens, wie die Verteilung unter den Zellen des Gewebes, und zweitens, wie sie in den verschiedenen Teilen der Zelle zu denken ist. Wesentlich neue Gesichtspunkte hat Jost für die Kritik nicht aufgestellt, ist jedoch mit meiner Beweisführung nicht einverstanden, wenn er auch meine Schlußfolgerungen nicht geradezu ablehnt.

Betrachten wir zunächst den ersten Punkt. Ich hatte hervorgehoben, daß unter gewissen Voraussetzungen die beobachteten Phänomene durch ungleiche Verteilung des Salzes unter den Zellen rein physikalisch erklärbar seien: wenn nämlich in einem Objekt, welches das Salz zB. in einer Menge von 20 % der Außenkonzentration enthält, es jede fünfte Zelle bis zum Diffusionsgleichgewicht,

---

1) Nathansohn, Über die Regulation der Aufnahme anorganischer Salze usw. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. XXXIX (1904), p. 601 ff.

2) Botan. Zeitung 1904, II, p. 129 ff.

alle übrigen aber garnicht aufgenommen hätten. Jost meint nun, daß neben dieser Annahme noch eine andere in Betracht komme: das Salz könnte nur sehr langsam eindringen, es könnte in den peripheren Zellen bei Abbruch der Versuche in viel größerer Konzentration vorhanden sein als in den eingeschlossenen. Dieser Einwand widerspricht jedoch den fundamentalen Ergebnissen, auf denen sich die Untersuchung aufbaut. Träfe er zu, dann wären die betreffenden Gewebe für die untersuchten Salze schlechthin permeabel, und wir würden bei den sukzessiven Untersuchungen des Preßsaftes ein sukzessives Ansteigen des Salzgehaltes bis zur Erreichung des Konzentrationsgleichgewichtes mit der Außenlösung beobachten. Und „langsam" könnte wenigstens in vielen Fällen das Ansteigen auch nicht sein. Finden wir doch manchmal schon bei der ersten Analyse einen beträchtlichen Prozentsatz der Außenkonzentration im Preßsafte wieder, wenn wir etwa die Tabelle auf p. 611 durchsehen. Wir müßten demnach eine baldige Annäherung an das Diffusionsgleichgewicht erwarten, die selbst bei den am längsten dauernden Eisschrankversuchen (vgl. 7*b* und 7*c* der Tabelle) nicht zu beobachten ist. Im Gegenteil ist das charakteristische Ergebnis aller Versuche die Tatsache, daß sich nach einer ziemlich raschen Aufnahme am Anfang einige Zeitlang der gleiche Salzgehalt mit geringen Oszillationen beobachten läßt. Sowie späterhin eine Schädigung des Objektes eintritt, beginnt er von neuem anzusteigen (vgl. 7*b*). Diese Ergebnisse schließen den Jostschen Einwand von vornherein aus.

Wenn Jost ihm aber trotz alledem Bedeutung beimaß, so mußten ihm die in Abschnitt III mitgeteilten Versuchsreihen von Wichtigkeit sein; in seinem Referat hat er sie jedoch nicht besprochen, sondern sich mit einem Hinweis auf meine Zusammenstellung und Diskussion der Ergebnisse begnügt.

Es handelt sich dort um Versuche mit Ammonsalzen, deren Ergebnis ist, daß sich die beiden Ionen eines Salzes bei der Aufnahme unabhängig voneinander verhalten. Sie finden sich in verschiedenen Bruchteilen der Außenkonzentration im Preßsafte wieder, und mitunter äußert sich, was für uns besonders wichtig ist, die Unabhängigkeit auch in einer zeitlichen Verschiedenheit bezüglich der Erreichung des physiologischen Gleichgewichtes. Ich führe zwei prägnante Fälle aus diesen Versuchsreihen an; bei dem ersten ist die zeitliche Verschiedenheit der Aufnahme beider Ionen besonders stark. 1. Vers. I, 2, p. 624 und die dazugehörigen Salpeterbestim-

mungen Vers. 3, p. 619. Wir sehen hier, daß nach 2 Tagen der Salpetergehalt des Preßsaftes den Betrag von 31,2 % der Außenkonzentration erreicht hat und diesen noch nach weiteren 4 Tagen unverändert aufweist; der Ammongehalt betrug nach 2 Tagen 39,3 % und stieg während der folgenden 4 Tage auf 50 % der Außenkonzentration. Betrachten wir Vers. I, 3*b*, p. 625 und Vers. 4*b*, p. 620, so sehen wir, wie beide Ionen nach Ablauf des zweiten Tages bis zu einer Gleichgewichtslage aufgenommen sind, die aber für jedes eine andere Lage hat. Es ist nun schlechthin unmöglich, ein derartiges Ergebnis durch ein allmähliches Vordringen des Salzes von der Peripherie aus zu erklären. Für alle diese Tatsachen finden sich in dieser Mitteilung neue, eindeutige Belege.

Dies würde genügen, um die Unhaltbarkeit des Jostschen Einwandes darzutun; man kann sich davon aber auch leicht durch ein direktes Experiment überzeugen. Zu diesem Zwecke stellte ich einen Versuch mit 5 mm dicken Scheiben von *Dahlia* an, die zwei Tage in 2 % $Na_2S_2O_3$-Lösung verblieben. Nach Ablauf dieser Zeit wurde ein Teil des Materials derart untersucht, daß ich die Scheiben in drei annähernd gleiche Teile spaltete; von den inneren Scheiben wurde ein etwa 2 mm breiter Rand entfernt, und sodann die inneren und die äußeren Scheiben getrennt verarbeitet. Die Untersuchung ergab folgende Werte:

Außenlösung	2,5 ccm	=	21,0 ccm	$\frac{n}{100}$ J.
Preßsaft der äußeren Scheiben	2,5 „	=	3,7 „	„
„ „ inneren „	2,5 „	=	3,35 „	„

also einen sehr geringen Unterschied zwischen dem Salzgehalte der Rand- und dem der mittleren Partien, der, wie aus dem folgenden ersichtlich werden wird, vermutlich auf das Anhaften der Außenlösung in den angeschnittenen Zellen der Peripherie zurückzuführen ist.

Nunmehr wurde der Rest des Versuchsmaterials in eine Lösung übertragen, von dem Titer des Preßsaftes aus den äußeren Scheiben. Nach zwei Tagen ergab eine analog ausgeführte Untersuchung folgende Zahlen:

Außenlösung	5 ccm	=	8,7 ccm	$\frac{n}{100}$ J.
Preßsaft der äußeren Scheiben .	5 „	=	3,4 „	„
„ „ inneren „ .	5 „	=	3,1 „	„

Es haben also sowohl die zentralen als die peripheren Gewebsteile Salz in die konzentriertere Außenlösung abgegeben. Daß auch hier die letzteren einen etwas höheren Titer aufweisen, veranlaßt mich zu der obigen Deutung der Erscheinung. Daß übrigens die Rückregulation nicht so weit ging, wie es mitunter der Fall ist, liegt an der für diese Versuche nicht günstigen Jahreszeit.

Wenn man mit Stücken von 1 cm Dicke arbeitet, dann findet man allerdings nach zwei Tagen beträchtlich höhere Salzkonzentrationen in den Randpartien. So ergab ein entsprechend angestellter Versuch:

Außenlösung	2 ccm	=	14,7 ccm	$\frac{n}{100}$ J.
Preßsaft der äußeren Scheiben .	2 „	=	4,0 „	„
„ „ inneren „ .	2 „	=	2,65 „	„

Es wurde nun ein Teil der in der oben beschriebenen Weise präparierten Scheiben in eine Lösung gebracht von dem Titer des Preßsaftes der Randpartien. Da wir hier einen allmählichen Konzentrationsabfall von außen nach innen anzunehmen haben, ist dieser Mittelwert sicher höher als der Salzgehalt der äußersten Zellschichten der inneren Scheiben. Trotzdem findet ein beträchtlicher Salzaustritt aus diesen statt, wie die folgenden Details des Versuches lehren:

15 g des Materials werden in 30 ccm der Lösung versetzt, von der 2 ccm 4 ccm $\frac{n}{100}$ J. entsprechen. Nach 24 Stunden ist deren Titer auf 2 ccm = 4,6 ccm $\frac{n}{100}$ J. erhöht; der Preßsaft der Versuchsobjekte ergibt den Titer 3 ccm = 2,4 ccm $\frac{n}{100}$ J.; also auch hier eine deutliche Wanderung des Salzes in die konzentriertere Außenlösung.

Diese Versuche zeigen in eindeutiger Weise, daß die fraglichen Ergebnisse nicht auf unzureichender Versuchsanstellung, sondern auf den physiologischen Eigentümlichkeiten des Objektes beruhen.

Da haben wir zunächst die oben erwähnte Möglichkeit zu berücksichtigen, daß ein bestimmter Bruchteil der Zellen das Salz bis zum Diffusionsgleichgewicht aufnimmt, die übrigen dagegen garnicht. Diesen Einwand habe ich jedoch durch Anwendung des mikrochemischen Thiosulfatnachweises mittels $AgNO_3$ ausgeschlossen,

welcher lehrt, daß das Salz in allen Zellen vorhanden ist. Da zitiert nun Jost einen Passus meiner Arbeit, der außerhalb des Zusammenhanges den Eindruck erweckt, als ob ich selbst zu der angewandten Methode kein Zutrauen hätte. Demgegenüber bemerke ich, daß ich im Gegenteil viel Wert auf den mit ihrer Hilfe geführten Nachweis lege. Gewiß ist eine mikrochemische Methode nicht sehr exakt; und ich würde sie nicht anwenden, wenn es mir zB. darauf ankäme, nach kleinen individuellen Differenzen zwischen benachbarten Zellen zu suchen, die hier sicherlich ebensogut vorhanden sind wie etwa bezüglich des osmotischen Druckes. Wenn aber Jost sagt, man dürfe bei Fragen von prinzipieller Bedeutung nur die exaktesten Methoden anwenden, so möchte ich folgendes dazu bemerken: über die Anwendbarkeit einer Methode entscheidet nicht die Wichtigkeit des vorliegenden Problems, sondern die Frage, ob jene das leistet, was im vorliegenden Falle von ihr zu verlangen ist. Das trifft hier zu; denn eine physikalische Erklärung wäre nur unter der schon erwähnten Voraussetzung möglich, daß die Zellen teils garnichts, teils sehr viel von dem Salze enthalten; diese Annahme läßt sich mit Hilfe der mikrochemischen Methode mit Sicherheit widerlegen.

Es wäre nun noch die Frage nach der Verteilung des Salzes innerhalb der Zelle zu erörtern. Auf p. 634 f. meiner Arbeit ist diese Frage behandelt. Es kommt dabei darauf an, wie das Salz sich zwischen der plasmatischen Wandbekleidung und dem Zellsaftraum verteilt. Daß in dieser Verteilung kleine Differenzen wahrscheinlich bestehen, habe ich dort betont; von diesem Punkte wird weiterhin noch ausführlich die Rede sein. Doch kann für uns hier nur eine Eventualität von Bedeutung sein, die ich bereits in meinen „Regulationserscheinungen im Stoffaustausch“ p. 256 erörtert habe: daß nämlich das Salz nur in den Plasmakörper, nicht aber in den Zellsaft aufgenommen wird. Es wäre dann die äußere Plasmahaut für das Salz permeabel, die Vakuolenhaut impermeabel, und auf die Weise eine physikalische Erklärung für die Abweichungen vom Diffusionsgleichgewicht möglich. Ich wies nun betreffs der *Dahlia*-Versuche darauf hin, daß wir, um deren Resultate auf diese Weise zu erklären, ein sehr starkes Speicherungsvermögen der Plasmaschicht für die fraglichen Salze anzunehmen hätten, da zwar beim Auspressen die im Plasma imbibierte Lösung in den Preßsaft mit übergehe, aber bei der geringen Menge von Protoplasma gegenüber

dem großen Zellsaftraum einen äußerst geringen Anteil an dessen Gesamtmenge ausmache.

Daß diese Annahme von vornherein wenig Wahrscheinlichkeit für sich hat, leuchtet ein. Ich habe sie außerdem durch Betrachtungen, die an die Ergebnisse mit Ammonformiat anknüpfen, widerlegt. Jost hat an der Beweisführung auszusetzen, daß sie zu indirekt sei; solange ich an ihr keinen logischen und materiellen Fehler entdecken kann, erachte ich sie für stichhaltig. Für die ihr zugrunde liegenden Tatsachen werden wir im folgenden neue Beispiele kennen lernen.

Auf Grund dieser Erfahrungen und Betrachtungen halte ich also alle früher gezogenen Schlußfolgerungen in vollem Umfange aufrecht.

Auf den Irrtum, der in der *Codium*-Arbeit enthalten ist, habe ich bereits l. c., p. 618 hingewiesen. Daß jedoch die Schlußfolgerungen aus jenen Versuchen durch die Erfahrungen an *Dahlia* völlig bestätigt werden, kann ich nur wiederholen.

Wenn Jost die Proportionalität der Konzentration von Preßsaft und Außenlösung nicht immer überzeugend findet, so liegt das daran, daß er Zahlen zusammenstellt, die nicht zusammengehören; p. 610 f. ist die Ungleichheit des Materials betont, und hervorgehoben, daß man die mit Teilen des gleichen Materials angestellten Versuche zu vergleichen hat. Die Unterschiede, die sich dabei ergeben, sind bei weitem geringer und berechtigen, wie ich es ausdrücklich tat, von einer angenäherten Proportionalität zu reden.

Schließlich bemerke ich, daß Jost irrt, wenn er aus meiner Bemerkung auf p. 618 schließt, die Versuche an *Valonia* seien „anscheinend mißglückt". Da sich infolge der dort erwähnten Umstände eine Abänderung der anfangs gewählten Methodik nötig machte, habe ich sie nicht zu Ende führen können. Im nächsten Frühjahr hoffe ich sie zu vervollständigen.

Im folgenden will ich nun einige wenige Versuchsreihen mit *Helianthus* und *Beta* mitteilen, die lediglich die an *Dahlia* gewonnenen Ergebnisse in einigen Punkten ergänzen, und namentlich die Frage nach dem Ionenaustausch weiterhin aufklären. Auf eine Anzahl weiterer Fragen, die sich anschließen, gedenke ich späterhin zurückzukommen, da ich anderer Studien wegen diese noch nicht abgeschlossenen Versuchsserien zeitweilig unterbrochen habe.

I. Die Aufnahme des NH_4-Ions aus verschiedenen Ammonsalzen.

Mit dem Wunsche nach Bestätigung der gewonnenen Erfahrungen an anderen Objekten trat ich zunächst an eine Versuchsserie mit den Knollen von *Helianthus tuberosus* heran. Dabei

machte ich zunächst die Erfahrung, daß in der einfachen Weise wie *Dahlia* sich dieses Objekt nicht verwenden läßt: es gelingt schlechterdings nicht, eine genügende Menge Preßsaft durch einfaches Zerquetschen des Objektes im Mörser zu gewinnen. Auch der von de Vries[1]) empfohlene und mit Erfolg angewandte Weg, das Objekt vorher durch Erhitzen zu töten, erwies sich als ungangbar, da das Objekt hierbei eine schleimige Konsistenz annimmt, die es für unseren Zweck völlig unbrauchbar macht. Es bliebe demnach noch die Möglichkeit, aus einer gewogenen Menge des Materials die Salze durch Auskochen zu gewinnen, und die Konzentration durch Umrechnung auf den Wassergehalt zu ermitteln. Leider erwies sich auch dies als untunlich. Mit Thiosulfaten wollte ich der Zersetzlichkeit des Salzes wegen so nicht arbeiten. Die übrigen in Betracht kommenden Ionen sind aber schon von vornherein im Preßsafte vorhanden; die Zahlen hätten also stets einer nicht ganz sicheren Korrektion durch Vergleich mit dem normalen Material bedurft. Namentlich ist das auch bezüglich des Ammoniaks der Fall: während der Preßsaft von *Dahlia* zu keiner Zeit bei der Destillation mit Magnesia NH_3 lieferte, verhält sich das Dekokt der Knollen von *Helianthus* anders. Ich erhielt zB. einmal aus 16 g des Materials 2,4 mg NH_3; ein anderesmal aus 20 g 3,1 mg; das sind Werte, die nicht zu vernachlässigen sind, weil, wie wir sehen werden, die Stoffaufnahme sich in engeren Grenzen hält als bei *Dahlia*. Zudem enthalten diese Werte eine weitere Unsicherheit dadurch, daß man nicht weiß, ob der Preßsaft präformiertes Ammoniak enthält, oder nur einen Körper, der bei der Destillation mit $MgO\ NH_3$ abspaltet.

Ich verfuhr daher schließlich so, daß ich die Veränderungen untersuchte, die die Außenflüssigkeit durch das Objekt erfährt. Um genügende Ausschläge zu erhalten, ist es in diesem Falle notwendig, verhältnismäßig viel Material und wenig Flüssigkeit zu verwenden. Ich nahm gewöhnlich 100 g Material und 200 ccm Flüssigkeit, die ich in einem bedeckten Glasgefäß im Eisschrank stehen ließ. Letzteres ist empfehlenswert, weil die Natur des Verfahrens einen Wechsel der Flüssigkeit ausschließt. Erforderlichenfalls erfolgte die Kontrolle der Resultate durch Untersuchung der Dekokte.

---

1) De Vries, Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XIV (1884), p. 545.

Dieser Methode haftet ein Fehler insofern an, daß die etwaige Wasseraufnahme resp. -Abgabe, die bei dem Einbringen der Objekte in die Salzlösungen erfolgt, eine Konzentrationsänderung der Außenflüssigkeit veranlaßt, die durch Wägungen des Objektes sich wohl nicht mit großer Genauigkeit feststellen läßt. Desgleichen erfolgt eine Herabsetzung der Außenkonzentration dadurch, daß das die Membranen durchtränkende Wasser sich mit jener in Diffusionsgleichgewicht setzt; ohne Einfluß ist jedoch eine etwa eintretende Injektion lufterfüllter Interzellularräume.

Die eben genannten Fehlerquellen können das Resultat in der Weise beeinflussen, daß sie die durch Salzaufnahme in die lebenden Zellen des Objektes bewirkte Herabsetzung der Außenkonzentration um einen geringen Bruchteil vergrößern oder verkleinern, je nachdem Wasserabgabe seitens des Objektes eintritt oder Wasseraufnahme den entgegengesetzten, durch die Imbibition der Membranen bewirkten Fehler überkompensiert. Unter allen Umständen muß aber dieser Fehler für beide Ionen des Salzes den gleichen Bruchteil von dessen Konzentration ausmachen. Wenn nun, wie es sich bei den mitzuteilenden Versuchen verhält, die Werte der Konzentrationsabnahme für die beiden Ionen eine große Verschiedenheit aufweisen, so sind zwar die absoluten Werte ein wenig durch die oben genannten Umstände verschoben, die Differenz entfällt aber völlig auf die bei Aufnahme des Salzes in die Zellen stattfindenden Vorgänge.

Vorversuche mit Natriumthiosulfat, in denen nur die Abnahme der S_2O_3-Konzentration in der Außenflüssigkeit kontrolliert wurde, zeigten, daß dieser Wert die Fehlergrenze nicht überschritt und mithin ein Eindringen des Salzes bei diesem Objekte zunächst nicht nachweisbar war. Eine 2proz. Lösung des Salzes hatte vor Beginn des Versuches den Titer: 10 ccm = 15,75 $\frac{n}{20}$ J. In 100 ccm der Lösung wurden 50 g des Versuchsmaterials, in 2 mm dicken Scheiben, gebracht. Nach 48 Stunden betrug der entsprechende Titer 15,7, nach 3 Tagen 15,55, nach 4 Tagen 15,6; es sind also nur geringe Schwankungen nachzuweisen, die vielleicht gänzlich auf den oben genannten Fehlerquellen beruhen. Entsprechend fiel ein Versuch mit 1proz. Lösung aus. Der Titerwert betrug am Anfang für 10 ccm Lösung 7,9 ccm $\frac{n}{20}$ J.; nach 2 Tagen 8,0 ccm, nach 3 Tagen 8,0 ccm, nach 5 Tagen 7,9 ccm.

In den nun folgenden Versuchen mit verschiedenen Ammonsalzen zeigte sich, daß allgemein dieses Objekt von dem Anion wenig, von dem NH_4-Ion dagegen beträchtliche Mengen aufnimmt. Die Konzentrationsabnahme für das erstere ist bei allen untersuchten Salzen gering, oft wie in den oben angeführten Beispielen, innerhalb der Fehlergrenzen, während die Ammonaufnahme stets klar und deutlich hervortritt.

Bei den nun mitzuteilenden Versuchen versetzte ich 100 g des Materials in 200 ccm Lösung. Nun entfallen, wie ich fand, auf 100 g Frischgewicht des Objektes 84 g Wasser. Um also die Konzentrationszunahme in den Zellen aus der in der Außenflüssigkeit gefundenen Konzentrationsabnahme zu berechnen, ist dieser Wert mit $\frac{200}{84}$, d. h. 2,38 zu multiplizieren. Die so erhaltene Zahl wurde schließlich in Prozente der Anfangskonzentration der Außenflüssigkeit umgerechnet, um den Vergleich der relativen Aufnahme der beiden Ionen zu erleichtern. Die auf diese Weise berechneten Prozentwerte stehen in Klammern hinter den entsprechenden Analysenzahlen.

1. Ich beginne mit einem Versuch mit 1 % NH_4NO_3.

NO_3-Bestimmungen in 10 ccm.

Vor dem Versuch . . .	$V_0 = 22{,}7$ ccm,	
Nach 2 Tagen	$V_0 = 22{,}3$ „	
„ 4 „	$V_0 = 22{,}1$ „	(5,4 %).

NH_4-Bestimmungen in 10 ccm.

Vor dem Versuch . . .	= 12,4 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH,	
Nach 2 Tagen	= 10,95 „ „	
„ 4 „	= 10,85 „ „	(29,3 %).

Die Untersuchung des Dekoktes nach Beendigung des Versuches ergab für beide Ionen höhere Werte, als die aus der Konzentrationsabnahme der Außenflüssigkeit berechneten. So erhielt ich aus 10 g des Materials 7,2 mg NH_3, was einem Betrage von 45 % der schließlich erreichten Außenkonzentration entsprechen würde. Das rührt von dem oben erwähnten Vorhandensein von NH_3 oder NH_3-abspaltender Substanz im Objekte her. Auch Salpeter ist von vornherein in den Zellen vorhanden. Aus 10 g des Materials erhielt ich 3,6 ccm NO, was einem Konzentrationsverhältnis der Innenflüssigkeit zur Außenflüssigkeit von 19,4 % entspricht.

2. 1 % NH_4Cl.

Cl-Bestimmungen an 5 ccm Flüssigkeit:

Titer vor dem Versuch . .	9,2 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$,		
„ nach 2 Tagen . . .	8,9 „	„	
„ „ 4 „ . . .	8,85 „	„	(9,1 %).

NH_4-Bestimmungen an 10 ccm Flüssigkeit:

Vor dem Versuch . . .	18,6 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH,		
Nach 2 Tagen	16,2 „	„	(30,1 %)
„ 4 „	16,3 „	„	„

3. 1,5 % $(NH_4)_2S_2O_3$.

S_2O_3-Bestimmung an 5 ccm Flüssigkeit:

Titer vor dem Versuch . .	10,2 ccm $\frac{n}{20}$ J.		
„ nach 2 Tagen . . .	10,0 „	„	
„ „ 4 „ . . .	9,85 „	„	
„ „ 6 „ . . .	9,8 „	„	(9,3 %).

NH_4-Bestimmung an 10 ccm Flüssigkeit:

Vor dem Versuch . . .	19,7 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH,		
Nach 4 Tagen	18,05 „	„	
„ 6 „	16,4 „	„	(39,9 %)
„ 8 „	16,2 „	„	

4. 1,5 % $(NH_4)_2S_2O_3$.

S_2O_3-Bestimmung an 5 ccm Flüssigkeit:

Vor dem Versuch . . .	9,9 ccm $\frac{n}{20}$ J.		
Nach 2 Tagen	9,85 „	„	
„ 4 „	9,8 „	„	(2,4 %).

NH_4-Bestimmung an 10 ccm Flüssigkeit:

Vor dem Versuch . . .	19,4 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH,		
Nach 2 Tagen	17,75 „	„	
„ 4 „	17,8 „	„	(19,6 %).

5. 1 % $(NH_4)_2SO_4$.

SO_4-Bestimmung an 10 ccm Flüssigkeit:

Vor dem Versuch . . .	0,1830 g	$BaSO_4$,	
Nach 2 Tagen	0,1818 g	„	
„ 6 „	0,1815 g	„	(0,2 %).

NH_4-Bestimmung aus 10 ccm Flüssigkeit:

Vor dem Versuch . . .	15,1 ccm	$\frac{n}{10}$ NaOH,	
Nach 2 Tagen	14,55 „	„	
„ 4 „	13,4 „	„	
„ 6 „	13,5 „	„	(25,2 %).

6. 1 % $(NH_4)_2SO_4$.

SO_4-Bestimmung an 10 ccm Flüssigkeit:

Vor dem Versuch . . .	0,1833 g	$BaSO_4$,	
Nach 3 Tagen	0,1821 g	„	(1,5 %)
„ 5 „	0,1825 g	„	„

NH_4-Bestimmung an 10 ccm Flüssigkeit:

Vor dem Versuch . . .	15,1 ccm	$\frac{n}{10}$ NaOH.	
Nach 3 Tagen	13,6 „	„	
„ 5 „	13,5 „	„	(25,2 %)
„ 7 „	13,45 „	„	

7. 1 % $(NH_4)_2HPO_4$.

PO_4-Bestimmung an 10 ccm Flüssigkeit:

Vor dem Versuch . . .	0,0865 g	$Mg_2P_2O_7$,	
Nach 5 Tagen	0,0860 g	„	(1,4 %).

NH_4-Bestimmung an 10 ccm Flüssigkeit:

Vor dem Versuch . . .	13,3 ccm	$\frac{n}{10}$ NaOH,	
Nach 3 Tagen	10,7 „	„	
„ 5 „	10,7 „	„	(46,6 %).

Aus all' diesen Versuchen ist der große Unterschied deutlich zu ersehen, der bezüglich der Aufnahme beider Ionen besteht.

Die Konzentration des Anion in der Außenlösung erfährt in einer Anzahl von Fällen eine so geringe Verminderung, daß sich überhaupt nichts sicheres über Aufnahme oder Nichtaufnahme aussagen läßt (Vers. 1, 4, 5, 6 und 7); in Vers. 2 und 3 ist sie ein

wenig größer; hier ist wohl eine gewisse Aufnahme anzunehmen, die sich jedoch in engen Grenzen hält. Das S_2O_3-Ion, von dem in dem Objekte garnichts vorhanden ist, verhält sich nicht anders, als die übrigen Anionen, die in geringen Mengen normalerweise im Zellsaft vertreten sind.

Anders das NH_4-Ion. Hier sehen wir eine rasche Aufnahme, welche zu einem nicht unbeträchtlichen, vom Diffusionsgleichgewicht abweichenden Grenzwerte führt. Nach dessen Erreichung bleibt die Konzentration der Aussenflüssigkeit konstant, mit einer Schärfe, die nichts zu wünschen übrig läßt. Was nun das wirkliche Konzentrationsverhältnis zwischen Innen- und Außenflüssigkeit betrifft, so ist, wie bereits ausgeführt wurde, eine gewisse Unsicherheit nicht zu eliminieren. Ist der Ammongehalt im Destillat des normalen Preßsaftes auf Abspaltung aus organischen Verbindungen zurückzuführen, dann stimmt die erreichte Konzentration mit den aus den Analysen berechneten Werten für die prozentuale Aufnahme überein[1]); ist das Ammon bereits präformiert, so sind diese Zahlen noch um rund 6—10% zu erhöhen; denn unsere Außenflüssigkeiten enthalten in 10 ccm zwischen 21,1 und 33,5 mg Ammon; in der Pflanze fanden wir, auf 10 g Wasser berechnet, 1,8 und 1,9 mg (vgl. die Bestimmungen zu Vers. 1). Diese Unsicherheit macht diese Versuche zu einer weiteren Verfolgung der Beziehungen zwischen Innen- und Außenkonzentration, die sich bei den Thiosulfatversuchen mit *Dahlia* klar demonstrieren lassen, ungeeignet.

Bevor wir nun dazu übergehen, die Vorgänge, die sich bei der ungleichen Aufnahme der Ionen abspielen, weiter zu verfolgen, will ich noch erwähnen, daß ich mit Ammonformiat die gleichen abweichenden Ergebnisse fand, wie bei den Knollen von *Dahlia*. Bei gleicher Versuchsanordnung fand ich folgende Werte:

Vor dem Versuch	in	10 ccm	1proz.	Lösung:		15,6 ccm	$\frac{n}{10}$	NaOH,
Nach 4 Tagen	„	„	„	„		11,0	„	„
„ 6 „	„	„	„	„		10,8	„	„
„ 8 „	„	„	„	„		10,8	„	„

1) Nur wäre dann die Innenkonzentration mit der schließlichen Außenkonzentration zu vergleichen, statt mit der anfänglichen, wie es der besseren Übersicht über das Verhalten der beiden Ionen halber geschah. Die Werte würden sich dadurch um einige Prozente erhöhen.

Nach 6 Tagen würde die Innenkonzentration, in der bekannten Weise berechnet, 97,2 % der Außenkonzentration betragen; ob die kleine Differenz auf das Vorhandensein präformierten Ammons in den Zellen zurückzuführen ist, wage ich nicht zu entscheiden. Ein analoges Ergebnis habe ich mit Ammonacetat erhalten. In meiner vorigen Arbeit sprach ich die Vermutung aus, dies Ergebnis sei auf die stärkere Hydrolyse des Salzes und ein getrenntes Eintreten freier Säure und freier Base zurückzuführen. In Anbetracht des Ergebnisses mit Ammonphosphat, das doch auch nicht unbeträchtlich hydrolysiert ist und sich doch verhält, wie die übrigen Salze, ist diese Vermutung nicht haltbar. Die beiden erwähnten fettsauren Salze verhalten sich bei der Aufnahme wie lipoidlösliche Körper, obwohl sie nicht zu ihnen gehören; sie werden ohne Regulation aufgenommen. Wenn wir über ausgedehntere Erfahrungen auf Grund quantitativer Methoden verfügen werden, wird sich zeigen, inwieweit unsere Ansichten über die Natur der Imprägnationsstoffe zu modifizieren sind.

II. Die Mechanik des Ionenaustausches.

Schon bei früherer Gelegenheit habe ich kurz erörtert, wie man sich die Vorgänge bei der Aufnahme von Ammonsalzen zu denken hat. Es ist unbedingt notwendig, daß dabei Kationen aus der Zelle in die Außenflüssigkeit übergehen, weil die Summen positiver und negativer Äquivalente in jeder Flüssigkeit gleich sind, und demnach die im Überschusse aufgenommenen NH_4-Ionen durch eine entsprechende Menge Kationen ersetzt werden müssen. Da nun eine Ansäuerung der Ammonnitratlösungen, aus denen *Dahlia*-Stücke das Ammon im Überschusse aufgenommen hatten, nie zu bemerken war, mußte notwendigerweise diese Aufnahme von einem entsprechenden Austritt von Metallionen begleitet sein. Für den Nachweis dieses Vorganges ist *Dahlia* nicht geeignet, da dieses Objekt auch in Leitungswasser eine nicht unbeträchtliche Menge seiner Salze austreten läßt, und die Bestimmung der Gesamtsumme positiver und negativer Ionen nicht tunlich ist, weil ein Teil der Basen an organische Säuren gebunden sein muß.

Auch bei den Versuchen mit *Helianthus* konnte ich das Neutralbleiben der Ammonsalzlösungen beobachten, mit Ausnahme der des Ammonphosphates, wovon späterhin die Rede sein soll. Jedoch stellten sich hier der weiteren Untersuchung die gleichen

Schwierigkeiten entgegen, wie bei *Dahlia*, während ich ein ausgezeichnetes Objekt für diese Zwecke in der roten Rübe fand.

Daß dieses Objekt nur außerordentlich schwer aus den lebenden Zellen Stoffe nach außen treten läßt, ist ja lange bekannt; ist es doch ein klassisches Beispiel für den Nachweis der „Impermeabilität“ des lebenden Protoplasmas und den Verlust dieser Eigenschaft beim Absterben. Wenn man Scheiben gut abwäscht, um den Inhalt der angeschnittenen Zellen zu entfernen, so kann man sie tagelang im Eisschranke[1]) stehen lassen, ohne daß das Wasser eine Färbung annimmt; die qualitative Probe zeigt nun, daß K und Mg nur in Spuren austreten. Gleichzeitige qualitative Vorversuche mit Objekten in NH_4Cl-Lösung lehrten nun, daß hier zwar auch keine deutlichere Menge von K, als in Wasser, dagegen Mg in beträchtlicheren Quantitäten austrat.

In den folgenden Versuchen wurde nun das Material, das aus sorgfältig abgewaschenen, 3 mm dicken Scheiben bestand, in zwei Teile geteilt, von denen der eine in destilliertes Wasser, der andere in 1 % oder 2 % NH_4Cl-Lösung versetzt wurde. Auf 100 g des Materials kamen 200 ccm Flüssigkeit. Die Objekte verblieben so zwei Tage im Eisschrank, nach deren Ablauf die erforderlichen Analysen ausgeführt wurden. Die Flüssigkeit war stets völlig ungefärbt geblieben.

Das Ergebnis bezüglich der Aufnahme der Ionen ist im wesentlichen das gleiche, wie bei *Helianthus*. Nur bewegt sich die Ammonaufnahme in etwas engeren Grenzen wie dort, und darum ist der Unterschied zwischen Anion und Kation nicht so groß. Immerhin genügt er, um die in Frage kommende Erscheinung scharf genug zu demonstrieren.

Es folgen die analytischen Belege:

1. 1 % NH_4Cl.

Cl-Bestimmung in 5 ccm:	Vor dem Versuch:	9,35 ccm	$\frac{n}{10}$ $AgNO_3$,
	Nach 2 Tagen:	8,95 „	„
NH_4-Bestimmung in 10 ccm:	Vor dem Versuch:	18,6 ccm	$\frac{n}{10}$ NaOH,
	Nach 2 Tagen:	16,75 „	„

1) Bei Zimmertemperatur stirbt das Objekt dagegen im Wasser ab, während es in Salzlösungen von einer gewissen Konzentration sehr lange am Leben bleibt. Die Kenntnis dieser Tatsache, die für meine Versuchsanordnung maßgebend war, verdanke ich einer freundlichen Mitteilung des Herrn Dr. Wächter.

Die Abnahme in Prozenten der ursprünglichen Konzentration beträgt mithin für Cl 4,2%, für NH_3 9,95%.

Bei dem Kontrollversuch in destilliertem Wasser erhielt ich aus

75 ccm Flüssigkeit . . . . 0,0023 g $Mg_2P_2O_7$,
75 ccm NH_4Cl-Lösg. dagegen 0,0322 g „

Die K-Reaktion war in beiden Fällen gleich minimal. Dasselbe gilt auch für die zwei folgenden Versuche.

2. 1% NH_4Cl.

Cl-Bestimmung in 5 ccm: Vor dem Versuch: 9,2 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$,
Nach 2 Tagen: 8,95 „ „

NH_4-Bestimmung in 10 ccm: Vor dem Versuch: 18,5 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH,
Nach 2 Tagen: 16,3 „ „

Die prozentuale Abnahme beträgt mithin für Cl 3,8%, für NH_4 11,8%.

Die Mg-Bestimmung ergab aus

75 ccm destillierten Wassers der Parallelprobe 0,0028 g $M_2P_2O_7$,
75 ccm der Versuchsflüssigkeit . . . . . 0,0232 g „

3. In der Hoffnung, vielleicht noch größere Ausschläge zu erhalten, stellte ich einen Versuch mit 2% NH_4Cl-Lösung an; der prozentuale Unterschied zwischen der Aufnahme der beiden Ionen war aber hier etwas geringer, und die Mg-Menge etwa die gleiche wie in den vorigen Versuchen.

Cl-Bestimmung aus 5 ccm: Vor dem Versuch: 18,45 ccm $\frac{n}{10}$ $AgNO_3$,
Nach 2 Tagen: 16,7 „ „

NH_4-Bestimmung aus 5 ccm: Vor dem Versuch: 18,6 ccm $\frac{n}{10}$ NaOH,
Nach 2 Tagen: 16,15 „ „

Die Werte für die prozentuale Abnahme betragen mithin für Cl 9,4%, für NH_4 13,2%.

Die Mg-Bestimmung im Kontrollversuch ergab mit destilliertem Wasser aus

75 ccm Flüssigkeit . . . . 0,0017 g $Mg_2P_2O_7$,
75 ccm der NH_4Cl-Lösung . 0,0255 g „

Diese Versuche lehren, daß die im Überschuß über das dazugehörige Anion stattfindende NH_4-Aufnahme von einer Abgabe metallischer Ionen aus der Zelle begleitet ist, und zwar fällt diese Rolle dem Mg zu. Ein nachweisbarer Austritt von Anionen findet hierbei

nicht statt: Schwefelsäure ist in Versuch und Kontrolle nur in unbestimmbaren Spuren, Salpetersäure qualitativ garnicht nachzuweisen.

Was die quantitativen Verhältnisse anbelangt, so ergibt die Berechnung, daß die gefundene Mg-Menge nicht völlig der im Überschuß über das Anion eintretenden Ammonmenge genügt. Für 100 ccm der Flüssigkeit berechnet sich diese zB. in Versuch 1 zu 18,1 mg NH_3; dem würden 12,84 mg Mg entsprechen, während wir in der Analyse nur 9,5 mg finden; es muß also noch ein anderes Ion in geringerem Maße an dem Austausche beteiligt sein. Das ist um so wahrscheinlicher, als, wie die folgenden Versuche lehren, die ausgeschiedene Mg-Menge und das aufgenommene Ammon keine ganz konstante Relation zeigen. Was dabei nun noch eine Rolle spielt, vermag ich nicht zu sagen; K und Ca werden in ganz minimalen Spuren an die Außenflüssigkeit abgegeben; vielleicht ist Na an dem Austausch noch beteiligt, vielleicht auch eine von den organischen Basen, die sich ja auch häufig im Zellsaft finden.

Eine Reihe qualitativer Versuche hat mir gezeigt, daß man ebenso wie durch Ammonsalze auch durch Kalisalze den Austritt beträchtlicher Mg-Mengen hervorrufen kann, während es umgekehrt nicht gelang, durch Mg-Salze K aus der Zelle austreten zu lassen. Dieses Ion wird von den Zellen der roten Rübe offenbar sehr fest gehalten, während Mg als Hilfsmittel bei der Stoffaufnahme dient.

Wie ist nun der Mechanismus dieses Vorganges zu denken, und ist es notwendig, auch hier eine regulatorische Änderung der Permeabilität anzunehmen? Die folgenden Betrachtungen werden zeigen, daß dies zwar vom physikalischen Standpunkte aus nicht notwendig, aus physiologischen Gründen aber wahrscheinlich ist.

Stellen wir uns der Einfachheit halber vor, daß auf einer Seite der trennenden Membran sich die Ionen Mg und SO_4, auf der anderen NH_4 und Cl befinden. Die Membran sei impermeabel für alle, mit Ausnahme des Mg-Ions. Ein Austausch wird unter diesen Umständen nicht stattfinden, weil das Mg-Ion die Wand nicht passieren kann, ohne daß gleichzeitig äquivalente Mengen eines Anions in der gleichen Richtung oder eines andern Kations in entgegengesetzter wandern. Das wird nun ermöglicht, sobald die Membran für NH_4-Ion permeabel wird. In diesem Falle wird ein Austausch der beiden Ionen eintreten, der so lange andauert, bis etwa die Permeabilität für NH_4 wieder aufgehoben wird. Nach

diesem Schema sind unsere Versuchsresultate verständlich und erfordern somit nicht die Annahme einer besonderen Regulation in bezug auf das Mg-Ion. Immerhin ist es mit Rücksicht auf dessen physiologische Bedeutung nicht unwahrscheinlich, daß eine solche trotzdem besteht; wir müßten sonst annehmen, daß unter normalen Verhältnissen die Plasmahaut konstant für Mg permeabel ist und daß dessen Austritt nur durch die Impermeabilität für die übrigen Ionen verhindert wird, dagegen sofort beim Hinzutreten irgend eines anderen permeïerenden Kations von außen stattfindet. Etwas sicheres läßt sich unter den obwaltenden Umständen nicht aussagen.

Zweifellos geht aus all' diesen Versuchen hervor, daß bei der Aufnahme der Salze die Ionen und nicht die undissoziierten Anteile die Hauptrolle spielen; und wenn wir beobachten, daß zeitweilig nur ein Ion eines Salzes durch die Plasmahaut durchtritt, so kommt dieser eine auswählende Löslichkeit für die verschiedenen Ionen zu. Daraus ergibt sich rein physikalisch eine Folgerung, die Beachtung verdient. Ist eine Membran von solchen Eigenschaften mit einer Salzlösung in Berührung, von der sie nur ein Ion aufzunehmen vermag, dann wird sich an ihrer Berührungsfläche mit der Flüssigkeit eine elektrostatische Spannung ausbilden. Denn das eine Ion tritt in die Membran ein, aber nicht bis ein Verteilungsgleichgewicht hergestellt ist, sondern bis die durch die Trennung der Ionen bewirkte, rasch steigende Spannung dem Diffusionsbestreben das Gleichgewicht hält. Die Quelle für solche Spannungen ist, wie meine Versuche zeigen, tatsächlich vorhanden, und es ist möglich, daß diese bei der Erzeugung von Pflanzenströmen eine Rolle spielen[1]). Wenn freilich Brünings[2]) sämtliche Eigentümlichkeiten der elektrophysiologischen Erscheinungen auf ein solches Prinzip zurückzuführen sucht, so stehen dem Schwierigkeiten entgegen, die hier zu entwickeln uns zu weit führen würde.

Auf der Ionenpermeabilität beruht die Tatsache, daß Pflanzen aus Salzlösungen die Bestandteile in einem völlig anderen Verhältnis aufnehmen, als sie ihnen dargeboten sind, und die Agrikulturchemiker des vorigen Jahrhunderts verfuhren bei dem damaligen Stande der Kenntnisse durchaus konsequent, wenn sie aus den Versuchen schlossen, die Pflanze hätte die Fähigkeit, die ihr dar-

---

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie II (2. Aufl., 904), p. 863.

2) Brünings, Reizung und Ruhestrom. Pflügers Archiv, Bd. 101 (1904).

gebotenen Salze zu zersetzen. Heute wissen wir, daß eine solche Zersetzung nicht notwendig ist, sondern daß die bloße Auswahl unter den vorhandenen Ionen zur Erzielung des beobachteten Effektes genügt. Wie weit bei der Salzaufnahme in der Natur ein Ionenaustausch in der oben beschriebenen Weise stattfindet, ist nicht ohne weiteres zu entscheiden. Bei der komplizierten Zusammensetzung der dort gebotenen Außenlösung bietet sich natürlich eine unendliche Zahl von Möglichkeiten zum Eintritt der Ionen in einem von der gegebenen Zusammensetzung abweichenden Verhältnis unter gleichzeitiger Erfüllung des Gesetzes der gleichen Summen positiver und negativer Äquivalente. Unser solchen Umständen ist ja natürlich ein gleichzeitiger Ionenaustritt nicht notwendig.

Ein solcher findet aber dann statt, wenn eine NH_4Cl-haltige Lösung allmählich durch die darin vegetierende Pflanze angesäuert wird[1]). Dieser Prozeß kommt dadurch zustande, daß mit der Zeit größere Mengen von NH_4 als von Cl verbraucht, und mithin aufgenommen werden; der dadurch sich notwendig machende Ersatz von Kationen in der Außenflüssigkeit wird dann durch Ausscheidung von H-Ionen bewirkt, die im Stoffwechsel der Pflanze geschaffen wurden.

In unseren Versuchen mit Ammonsalzen war eine Säuerung, wie bemerkt, nicht eingetreten, weil der Ersatz für das NH_4-Ion durch Mg und andere Kationen bewirkt wurde. Nur bei Ammonphosphat zeigte sich, wie bemerkt, ein etwas abweichendes Verhalten: die ursprüngliche Alkaleszenz der Flüssigkeit wurde bis zu einem Grenzwert herabgedrückt, um dann konstant zu bleiben. Die Größe dieser Reaktion, die in noch ausgesprochenerer Weise in Karbonatlösungen eintritt, zeigt, daß es sich nicht um ein bloßes Stoffaustauschphänomen handelt. Ich werde diese Erscheinung, die in das Gebiet der Stoffwechselregulation gehört, späterhin ausführlicher behandeln.

III. Konsequenzen bezüglich der Verteilung von Wasser und gelösten Stoffen in der Zelle.

Die Schlußfolgerungen, die sich aus den beobachteten Tatsachen bezüglich der Vorgänge des Stoffaustausches im einzelnen

1) Rautenberg u. Kühn, Vegetationsversuche in Lösungen. Landwirtschaftl. Versuchsstationen 1864, Bd. 6, p. 355 ff.

ergeben, haben in den vorigen Abschnitten ausführliche Besprechung gefunden; jetzt wollen wir die Erscheinungen von allgemeinen Gesichtspunkten aus betrachten.

Als einen wesentlichen Bestandteil unserer Kenntnis der Stoffaustauschvorgänge haben wir die Tatsache zu betrachten, daß diese bei verschiedenen Körpern nach zwei fundamental verschiedenen Gesetzmäßigkeiten vor sich gehen: Aufnahme und Austritt einer gelösten Substanz erfolgen entweder nach den einfachen Gesetzen der Diosmose bis zur Herstellung des physikalischen Gleichgewichts, wie aus dem Verhalten bei der Plasmolyse hervorgeht, oder aber nach komplizierteren physiologischen Gesetzen, deren Einhaltung durch Veränderungen der Permeabilität, oder unter Umständen auch durch Überwindung der diosmotischen Kräfte ermöglicht wird. Bezüglich der Körper der ersten Gruppe kam Overton[1]) zu dem Schlusse, daß ihr Durchtritt geregelt würde durch das auswählende Lösungsvermögen eines in der Plasmahaut supponierten, cholesterinartigen Körpers. Übrigens sehen wir, daß sich die Ammonsalze gewisser organischer Säuren dem Schema nicht ganz fügen, und daß auch hier noch etwas kompliziertere Verhältnisse anzunehmen sind. Bezüglich der zweiten Gruppe von Körpern kamen wir zu dem Schlusse, daß ihr Durchtritt durch die Plasmateilchen der Hautschicht erfolgen müsse, deren regulatorische Veränderlichkeit allein imstande ist, die komplizierten Erscheinungen verständlich zu machen, denen wir hier begegnen.

Was nun die Permeabilität dieser lebenden Plasmateilchen anbelangt, so haben wir dazu ein Analogon in den Verhältnissen, die wir an einer Ferrocyankupfermembran antreffen; auch diese ist ja für Wasser stets leicht durchlässig, übt aber trotzdem in bezug auf die wasserlöslichen Stoffe eine Auswahl aus, indem sie zB. NaCl, nicht aber Rohrzucker in nachweisbarer Menge durchtreten läßt. Nur kommt eben bei der lebenden Plasmahaut noch die regulatorische Veränderlichkeit dazu.

Eine derartige Membran, zB. eine Ferrocyankupferhaut, hat also die Fähigkeit, Wasser in sich aufzunehmen, was ja die erste Bedingung für dessen Durchtritt ist, und gleichzeitig den sonst so leicht in Wasser löslichen Rohrzucker auszuschließen, da ja mit dessen Aufnahme auch die Bedingung für seinen Durchtritt durch

---

1) Vgl. über diesen Punkt Nathansohn, Über regulatorische Aufnahme anorganischer Salze etc. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXIX (1904), p. 638 ff.

die Membran gegeben wäre. Also folgt daraus mit Notwendigkeit, daß das Wasser, welches zwischen die Membranteilchen aufgenommen wird, unter deren Einfluß sein Lösungsvermögen verändert[1]). Wenn wir auf diese Frage hier eingehen, so können wir dabei doch von der Diskussion über die physikalische Natur der Quellungsvorgänge — denn um solche handelt es sich auch bei den kolloidalen Ferrocyankupfermembranen — absehen[2]). Für uns kommt es lediglich auf die Tatsache an, daß das in die Membran eindringende Wasser bei diesem Vorgange sein Lösungsvermögen ändert, woraus wir weiterhin den Schluß ziehen, daß alle diese Wassermoleküle in die molekulare Wirkungssphäre der Membranteilchen geraten. Wäre dies nicht der Fall, so hätten wir „kapillares Imbibitionswasser“[3]) vor uns, bei dem eine derartige einschneidende Veränderung seiner physikalischen Eigenschaften nicht möglich wäre. Diese Schlußfolgerung bleibt bestehen, mögen wir uns im einzelnen die Struktur der Membran des Quellungsvorganges vorstellen wie wir wollen.

Das gleiche hat nun auch für die plasmatischen Teile der Plasmahaut Geltung, durch welche wasserlösliche, fettunlösliche Stoffe je nach Umständen in die Zelle eindringen oder nicht. Auch hier haben wir es mit einer Haut zu tun, die trotz ihres wasserdurchtränkten Zustandes wasserlöslichen Stoffen gegenüber ein Auswahlvermögen besitzt. Auch hier haben wir demgemäß anzunehmen, daß dies Wasser sich in der Wirkungssphäre der Plasmateilchen befindet, die sich einem bestimmten Stoff gegenüber in regulatorischer Weise veränderlich erweisen und bald seinen Durchtritt, bald dessen Hemmung veranlassen.

An und für sich ergeben sich diese Schlußfolgerungen in einwandfreier Weise aus den beobachteten Tatsachen. Da sich jedoch, wie wir sehen werden, daraus Konsequenzen von physiologischer Bedeutung ergeben, so ist es sehr vorteilhaft, daß wir sie durch einige alte experimentelle Erfahrungen zu illustrieren vermögen, welche wir in der Hauptsache Brücke und Ludwig verdanken[4]).

---

1) Eine eingehende Diskussion dieser Verhältnisse findet sich bei Pfeffer, Osmotische Untersuchungen (1877), p. 30 ff.

2) Vgl. darüber Pfeffer, Pflanzenphysiologie 1, 2. Auflage, 1897, p. 59 ff. (§§ 12—14).

3) Vgl. Pfeffer, Osmotische Untersuchungen (1877), p. 39.

4) Vgl. darüber Du Bois-Reymond, Vorlesungen über die Physik des organischen Stoffwechsels (1900), p. 111 ff., und die dort zitierte Literatur.

Der demonstrativste unter diesen Versuchen ist derjenige, in welchem man eine lufttrockene Tierblase in die gesättigte Lösung eines Salzes (etwa Na_2SO_4) bringt. Die Membran nimmt Wasser auf, und auch einen Teil des Salzes, aber nicht in dem Verhältnis der dargebotenen Lösungskonzentration: es tritt das Salz zu einem relativ geringeren Anteile ein, als in der Außenlösung geboten ist. Die Folge davon ist, daß aus der gesättigten Lösung ein Teil des Salzes auskristallisiert. Das kommt daher, daß die Teilchen der Membran eine größere „Affinität" zum Wasser haben, als zum gelösten Salze, und daß diese Affinitätsdifferenz dazu hinreicht, einen Teil des Lösungsmittels von dem gelösten Stoffe zu trennen. Quantitativ kann man diese Verhältnisse verfolgen durch Bestimmung der Proportion, in welcher eine lufttrockene Blase Wasser und Salz aus einer Lösung von bekannter Konzentration aufnimmt. Diese Untersuchungen haben ergeben, daß die tierischen Membranen stets Salzlösungen aufnehmen, deren Konzentration geringer ist, als die des umspülenden Mediums. Die Gesetzmäßigkeiten, welche diese Konzentrationsverhältnisse regeln, sind bei verschiedenen Salzen ungleich. Von NaCl werden zB. Lösungen aufgenommen, deren Konzentration zu denen des Außenmediums in einem konstanten Verhältnisse stehen, unabhängig von der jeweils herrschenden absoluten Konzentrationshöhe. Von Na_2SO_4 wird aus verdünnteren Lösungen eine relativ größere Menge aufgenommen als aus konzentrierteren. Bei den bekannten engen Beziehungen zwischen der Verteilung eines gelösten Stoffes zwischen zwei „Phasen" und dessen Löslichkeit in denselben[1]) folgt daraus, daß das Lösungsvermögen des eintretenden Wassers durch deren Teilchen gewissen Modifikationen unterliegt.

Im besonderen wurde von den zitierten älteren Autoren die Annahme gemacht, daß die in der gequollenen Membran enthaltene Lösung nicht homogen sei, sondern aus zwei Anteilen bestehe: einem verdünnteren im Bereiche der von den Membranteilchen ausgeübten Molekularkräfte — der im Grenzfalle aus reinem Wasser bestehen könnte — und einem zweiten, von gleicher Konzentration wie die Außenlösung, der die „Poren und Kanäle" zwischen den Membranteilchen erfüllen soll. Wenn diese Auffassung auch sehr plausibel ist, so folgt sie doch nicht mit Notwendigkeit aus den Tatsachen, die dafür geltend gemacht werden.

---

1) Vgl. Van't Hoff, Vorlesungen über theoretische Chemie I (1898), p. 217 ff.

Es handelt sich dabei um folgende Erscheinungen: 1. Preßt man eine gequollene Membran aus, so ist die zurückbleibende Flüssigkeit von geringerem Prozentgehalte als die ausgepreßte, und diese von gleichem wie die umspülende. 2. Treibt man gesättigte Lösung unter Druck durch eine Membran, so fließt die Lösung in gesättigtem Zustande ab, obschon die Blase nur verdünnte Lösung aufnimmt. Diese Tatsachen sind aber durchaus auch mit der Vorstellung vereinbar, daß die in der gequollenen Membran enthaltene Lösung homogen ist; es würde dann daraus nur hervorgehen, daß, wie zu erwarten ist, die Verteilung des Salzes zwischen Membran und Außenflüssigkeit ein umkehrbarer Prozeß ist. Die Teilchen der Membran haben eine relativ geringere Affinität zum Salze als zum Wasser, darum werden wir durch Anwendung eines bestimmten Druckes relativ mehr von den ersteren auspressen, und es tritt eine Lösung aus, die konzentrierter ist, als die imbibierte. Daß hierbei die gleichen Konzentrationsverhältnisse eingehalten werden, wie bei der Quellung einer lufttrockenen Membran in Salzlösung, erklärt sich eben aus der Reversibilität des Vorganges.

Doch wie dem auch sei, von den Verhältnissen, welche die direkte Beobachtung an der Tierblase kennen lehrt, zu denen, auf die wir betreffs der semipermeabeln Membran indirekt schließen müssen, ist nur ein Schritt. Wir müssen für sie nur die Forderungen aufstellen, daß erstens „Poren und Kanäle“ außerhalb der molekularen Wirkungssphäre der Membranteilchen nicht existieren, und daß zweitens innerhalb dieses Bereiches für gewisse Stoffe die „Lösungsaffinität“ auf einen unendlich kleinen Wert herabgedrückt ist. Sind diese Voraussetzungen erfüllt, dann ist aus der Diffusionsmembran eine in gewissen Grenzen semipermeable Membran geworden.

Was nun speziell die Plasmahaut betrifft, so ist es denkbar, daß bei der Erfüllung der ersten Forderung das eingelagerte Cholesterin eine Rolle spielt. Zu der zweiten kommt, wie sich aus den Versuchen ergiebt, die Forderung der Veränderlichkeit hinzu. Durch eine koordinierte Reaktion aller diese Haut aufbauenden Teilchen kann je nach den Umständen, zB. je nach dem Konzentrationsverhältnis zwischen Innen- und Außenlösung, die erforderliche Modifikation der Permeabilität erreicht werden. Eine derartige Koordination bei den Veränderungen der einzelnen Teilchen ist namentlich dann nötig, wenn es sich um die Hemmung des weiteren Durchtritts einer bestimmten Substanz handelt. Dieser

Effekt ist naturgemäß nur dann zu erzielen, wenn alle in Betracht kommenden Partikel der Plasmahaut gleichsinnig reagieren.

Daraus ergeben sich aber weitere Folgerungen, die nicht ohne Bedeutung sind. Plasmahaut und Vakuolenhaut sind, wie Pfeffer[1]) gezeigt hat, keine stets von ihresgleichen abstammenden Organe; sie werden im Gegenteil durch Differenzierung aus dem gewöhnlichen Protoplasma überall da gebildet, wo dieses mit einer wässerigen Flüssigkeit in Berührung kommt. Was liegt nun näher, als den Teilchen des gesamten Protoplasmakörpers, die an jeder beliebigen Stelle zur Bildung einer Plasmahaut zusammentreten können, die gleichen prinzipiellen Eigenschaften zuzuschreiben, die an jener zum Ausdrucke gelangen? In der Hauptsache handelt es sich um die Fähigkeit, das Wasser in relativ fester Weise an sich zu binden und diesem durch Molekularkräfte gebundenen Wasser besondere, und vor allem variable Lösungseigenschaften zu erteilen. Bei der Plasmahaut kommen diese Fähigkeiten in den Stoffaustauschvorgängen zum Ausdruck, weil einmal, wie wir sahen, ihre Teilchen notwendigerweise sehr dicht aneinander gelagert sind und dann ihre Eigenschaften in koordinierter Weise ändern. Für die Teilchen des Protoplasmas haben wir nun keinen Grund, diese Annahmen zu machen, und es ist sehr wohl möglich, daß Unterschiede, die dort in zeitlicher Aufeinanderfolge auftreten, im Plasmakörper gleichzeitig nebeneinander in seinen verschiedenen Teilen bestehen. Es fragt sich nun, was jene Fähigkeiten dann für Folgen bezüglich der Verteilung von Wasser und gelösten Stoffen haben werden, und ob wir auch diese theoretisch abgeleiteten Konsequenzen durch die Beobachtung bestätigt finden.

Was zunächst die Verteilung des Wassers im Protoplasmakörper anlangt, so ist bei seinem größeren Wasserreichtum, seinem sich dem flüssigen nähernden Aggregatzustand von vornherein wahrscheinlich, daß hier ein Teil als „kapillares Imbibitionswasser", also außerhalb der molekularen Wirkungssphäre der Plasmateilchen, sich befindet. Dementsprechend ist, wie Pfeffer dargelegt hat, für Aufnahme oder Nichtaufnahme eines gelösten Körpers in die Zelle sein Verhalten zu der äußersten Plasmaschicht entscheidend; hat er diese passiert, so verteilt er sich, ohne Widerstand zu finden, im Protoplasma. Am klarsten geht dies aus Pfeffers Erfahrungen an getöteten Protoplasten hervor, die noch tagelang für

1) Pfeffer, Plasmahaut und Vakuolen. Abh. d. K. s. Ges. d. Wiss., 1890.

gewisse Farbstoffe impermeabel bleiben können, wenn man nur sorgfältig jede Volumenveränderung ausschließt; tritt aber durch Verdünnung der Außenlösung eine Ausdehnung des Protoplasten ein, so reißt die Plasmahaut, und die übrige Plasmaschicht kann dem Farbstoffe den Durchtritt nicht verwehren.

Hiernach würde also zwischen Plasmahaut und Plasmakörper der Unterschied bestehen, daß die erstere nur „Quellungswasser", der letztere außerdem auch kapillares Imbibitionswasser enthält. Es ist nicht ohne Interesse, bei dieser Gelegenheit kurz die Frage zu erörtern, ob eine quantitative Bestimmung dieser Anteile möglich ist. Als Ausgangspunkt könnten zB. die Erscheinungen dienen, die bei der Übertragung eines Protoplasten aus einer verdünnteren Lösung eines nicht eindringenden Stoffes in eine konzentriertere sich abspielen. Der Protoplasmakörper wird hierbei solange Wasser verlieren, bis sein Wasseranziehungsvermögen aufs neue sich mit demjenigen der Außenlösung ins Gleichgewicht gesetzt hat. Das wird aber in bezug auf das Quellungswasser weit früher der Fall sein, als bezüglich des anderen Anteiles. Denn das Anziehungsvermögen für diesen letzteren folgt den Gesetzen des osmotischen Druckes, steigt also im umgekehrten Verhältnis zu der festgehaltenen Wassermenge, während die Kraft, mit der das Quellungswasser festgehalten ist, beim Wasserverlust nicht entsprechend jenem Proportionalitätsgesetz, sondern bedeutend rascher zunimmt; das geht aus allen Erfahrungen über den Quellungsdruck hervor[1]). Unter Umständen wird also der Verlust einer minimalen Quellungswassermenge die gleiche Druckschwankung kompensieren, wie die Abgabe eines großen Anteiles des Imbibitionswassers. Von welcher Bedeutung das für die Ökonomie des Protoplasmas ist, leuchtet ohne weiteres ein; je mehr Quellungswasser vorhanden ist, um so leichter ist es möglich, bei beträchtlichen Veränderungen der Außenlösung die Schwankungen des Wassergehaltes im Protoplasma auf ein geringes Maß zu reduzieren. Bei der Wichtigkeit dieses Umstandes ist jede Untersuchung, die uns positive Ergebnisse über die Abhängigkeit des Wassergehaltes von der Außenkonzentration liefert, von größter Bedeutung. Was aber die quantitative Bestimmung der beiden Anteile des Wassers anbelangt, so ist sie kaum auf Grund derartiger Erfahrungen durchzuführen, weil die Änderung der Menge des Quellungswassers nach einem uns unbekannten

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie I (1897), p. 63.

Gesetz erfolgt, und wir so eine Unbekannte zuviel in den Gleichungen haben. Immerhin ist ein kurzer Hinweis auf die in dieser Richtung vorliegenden Tatsachen nicht ohne Interesse. Bei pflanzlichen Protoplasten stoßen wir auf unüberwindliche Hindernisse, weil wir zwar imstande wären, die Volumänderungen gewisser Teile, zB. des Zellkernes, unter dem Einflusse verschieden konzentrierter Lösungen genau zu bestimmen, uns aber die unbedingt notwendige Kenntnis eines Gesamtwassergehaltes fehlt. Insofern sind wir bei tierischen Elementen besser daran, weil sie oft in ihrer Gesamtheit aus plasmatischer Substanz bestehen, und wir uns größere Mengen des zu prüfenden Plasmas für alle notwendigen Bestimmungen verschaffen können.

So tauchte zB. Overton[1]) Froschmuskeln in hypertonische Kochsalzlösungen und konstatierte, daß die Volumabnahme geringer war, als sie hätte ausfallen müssen, wenn das gesamte Wasser des Gewebes den osmotischen Gesetzen folgen würde. Daraus zieht er denn auch die Schlußfolgerung, daß im Muskel das Wasser in zwei verschiedenen Phasen vorhanden ist, von denen die eine den osmotischen Gesetzen folgt, die andere, das „Quellungswasser", etwa in Gestalt einer festen Lösung in der quellungsfähigen Substanz anzunehmen wäre.

Nicht minder deutlich sprechen die Tatsachen, welche Hamburger[2]) an roten und weißen Blutkörperchen konstatiert hat, ohne freilich mit genügender Klarheit die entsprechenden Schlüsse daraus zu ziehen. Mit Hilfe von Methoden, über die näheres in dem zitierten Buche nachgelesen werden möge, untersuchte Hamburger, welcher Anteil des Blutkörpervolumens sich an der durch hypertonische Lösungen veranlaßten Volumabnahme beteiligt. Er bestimmte diesen Wert zu etwa 45%; so groß soll nun der Wassergehalt der Blutkörperchen sein, während mit 55% das feste Plasmagerüst und die gelösten Hämoglobinmoleküle in Anschlag gebracht werden. Nun ergeben aber die direkten Wasserbestimmungen den bedeutend höheren Wert von 60 Gewichtsprozenten. Diesen Umstand erklärt Hamburger durch die Annahme, daß „bei der gebräuchlichen Methode zur Bestimmung des Wassers (Austrocknen bei etwa 105°) infolge sekundärer Zersetzungen Wasser

1) Overton, Beiträge zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie. Pflügers Archiv, Bd. 92 (1902).

2) Vgl. die Zusammenstellung der diesbezüglichen Untersuchungen bei Hamburger, Osmotischer Druck und Ionenlehre in der Medizin, Bd. I (Wiesbaden 1903).

neu gebildet oder frei geworden sein muß, das im normalen Zustande nicht als solches in freiem Zustand vorhanden war". Das Freiwerden derartig großer Wassermengen durch chemische Umsetzungen bei 105° ist von vornherein so gut wie ausgeschlossen, und so werden wir mit der Annahme nicht fehl gehen, daß dieser Überschuß an Wasser, der sich an den osmotischen Vorgängen nicht beteiligt, aber beim Trocknen nachweisbar ist, auf Quellungswasser entfällt. Immerhin wäre es von Interesse, die Wasserbestimmungen durch Trocknen im Vakuum bei niedrigerer Temperatur durchzuführen.

Diese Untersuchungen sind eine willkommene Ausfüllung der Lücke, die beim Studium pflanzlicher Protoplaste notwendigerweise bestehen bleibt, und wir dürfen wohl die an Blutkörpern, Muskeln usw. gewonnenen Resultate auf das lebende Protoplasma im allgemeinen übertragen.

Was nun die Verteilung der gelösten Stoffe in der Zelle anbelangt, so ergibt sich als erste wichtige Konsequenz aus der obigen Betrachtung, daß deren molekulare Konzentration im Zellsaft und der das Protoplasma durchtränkenden Lösung nicht notwendig die gleiche sein muß. Gleich wird stets nur das Wasseranziehungsvermögen dieser beiden Teile sein, da jede Differenz unmittelbar durch eine entsprechende Wasserbewegung ausgeglichen wird. Da aber, wie wir sahen, die kolloidalen Bausteine des Protoplasmas selbst ein Quantum Wasser in relativ fester Weise an sich zu binden vermögen, kann die wasseranziehende Kraft des Protoplasmaleibes dem osmotischen Anziehungsvermögen des Zellsaftes ohne entsprechende Konzentration der gelösten Stoffe das Gleichgewicht halten. Illustriert wird dieses Verhalten durch die oben ausführlich besprochenen Versuche an der Tierblase. Es ist nur noch darauf hinzuweisen, daß physiologisch diese Erscheinung von großer Bedeutung sein kann, namentlich in Fällen, wo ein Organismus, zB. ein Schimmelpilz, sich an das Leben in hochkonzentrierten Lösungen anpaßt. Der Zellsaft muß in solchen Fällen eine molekulare Konzentration erhalten, welche diejenige der Außenlösung um ein gewisses Maß übertrifft; im Protoplasmakörper kann aber ebenso wie der Wassergehalt auch der Gehalt an gelösten Stoffen reguliert werden, ohne daß beträchtliche Abweichungen vom normalen Zustand einzutreten brauchen. Hierzu ist nur eine entsprechende Modifikation der Affinitäten des kolloiden Protoplasmas notwendig.

Nun wollen wir nach dieser summarischen Betrachtung des gesamten Protoplasmakörpers dazu übergehen, dessen einzelne Teilchen in ihrem Verhalten gegenüber gelösten Stoffen zu prüfen. Wenn wir in dem oben angedeuteten Umfange die Erfahrungen an der Plasmahaut auf die den übrigen Protoplasten aufbauenden Micelle übertragen, so würde sich folgendes ergeben:

Die gelösten Stoffe, die in den Protoplasmakörper eindringen, verbreiten sich zunächst gleichmäßig innerhalb des oben näher charakterisierten kapillaren Imbibitionswassers. Ob sie nun von hier aus in die molekulare Wirkungssphäre der Protoplasmateilchen einzudringen vermögen, hängt von deren Eigenschaften ab, die, wie uns die Permeabilitätsversuche lehrten, veränderlich sind. Nun betonten wir schon oben, daß die Verschiedenheiten im Verhalten, die wir an der Plasmahaut nacheinander beobachten können, im übrigen Protoplasmakörper sehr wohl nebeneinander zu bestehen vermögen. Es können also sehr wohl zwei benachbarte „Micelle" zu verschiedenen im Imbibitionswasser gelösten Körpern Affinität besitzen und so aus diesem Gemisch gelöster Stoffe eine Auswahl treffen. Bei dem eminent regulatorischen Charakter, den wir an jenen Veränderungen der Lösungsaffinität bei den Stoffaustauschvorgängen konstatieren, liegt die Annahme nahe, daß sie auch im Stoffwechsel zur Anwendung gelangen, wo sie, wie gleich ausführlicher darzulegen ist, von großer Wichtigkeit sein können.

Wir wollen zunächst noch eine andere Frage diskutieren, die sich eng an die besprochenen Probleme anschließt. Schon früher[1]) hatte ich Gelegenheit, auf Hofmeisters Anschauungen über die Speicherung gelöster Stoffe im Protoplasma hinzuweisen. Wir sahen, wie dieser Autor, ausgehend von der Betrachtung des Speicherungsvermögens von Leim- und Agarplatten für gewisse Farbstoffe, auch dem kolloidalen Protoplasma eine analoge Fähigkeit bezüglich der im Stoffwechsel wichtigen Substanzen zuschreibt, und mit Recht betont, daß solche Eigenschaften von großer Wichtigkeit für das Leben der Zelle sein würden[2]). Es fragt sich nun, ob

---

1) Nathansohn, Regulationserscheinungen im Stoffaustausch. Jahrb. f. wiss. Botan., Bd. XXXVIII (1902), p. 246. Vgl. die dort zitierte Literatur.

2) Eine große Bedeutung gewinnt dieser Gesichtspunkt für die tierische Physiologie dadurch, daß er eine Erklärung gibt, wie sich lokal gelöste Stoffe anhäufen können ohne Erzeugung osmotischen Druckes. Die tierischen Zellen und Gewebe sind nicht wie die pflanzlichen imstande, einen solchen durch den elastischen Gegendruck fester Membranen zu äquilibrieren. Tritt aber Speicherung gelöster Stoffe vermöge ihrer Affinität

die Vorgänge, die wir an der Plasmahaut konstatieren, etwa eine Stütze für diese Auffassung abzugeben vermögen. Nun haben derartige Speicherungsvorgänge im Sinne Hofmeisters zur Voraussetzung, daß die fraglichen kolloidalen Teilchen eine größere Affinität zum gelösten Stoffe besitzen, als das Wasser. Über diese Relation besagen uns aber die Stoffaustauschversuche garnichts. Für die Permeabilität ist es nur unbedingte Voraussetzung, daß der betreffende gelöste Körper in die Wirkungssphäre der Membranteilchen aufgenommen wird. Die Konzentration, in der er sich dort befindet, hat, wie ich schon ausdrücklich betonte (l. c., p. 257), keinerlei Einfluß auf das Resultat des Austausches. Umgekehrt läßt sich also auch aus diesem nichts in bezug auf die Konzentrationsverhältnisse innerhalb des Diffusionshäutchens entnehmen.

Scheiden wir also, um sichere Grundlagen für die folgenden Ausführungen zu gewinnen, klar das hypothetische von den auf empirischer Grundlage beruhenden Schlüssen, so ergibt sich folgendes: Wir haben den Teilchen des Protoplasmas die Fähigkeit zuzuschreiben, der in ihrer Wirkungssphäre befindlichen wässerigen Lösung eine von der des Imbibitionswassers qualitativ und quantitativ verschiedene Zusammensetzung zu erteilen. Wir wissen ferner, daß diese nicht konstant zu sein braucht, sondern regulatorisch veränderlich ist. Bei den Teilchen der Plasmahaut läßt sich die gleichsinnige Veränderung aller ihrer „Micelle“ an der Variation der Durchlässigkeit erkennen. Es ist aber die Möglichkeit für noch kompliziertere Regulationen durch koordiniertes Zusammenarbeiten der Teilchen des Protoplasten, für eine unerschöpfliche Mannigfaltigkeit und fortwährenden Wechsel der Verteilung gelöster Stoffe innerhalb desselben gegeben, deren Bedeutung für die Dynamik des Stoffwechsels im folgenden Kapitel erörtert werden soll.

---

zu den kolloidalen Plasmateilchen ein, so ist die Bedingung zur Erzeugung osmotischen Druckes nicht erfüllt, da die betreffenden Moleküle nicht in freiem Zustande gelöst, sondern in irgendwelcher Weise gebunden sind. So mag oft die Entstehung zu hoher osmotischer Drucke verhütet werden, wenn auch keineswegs alle einschlägigen Fragen durch die oben angeführte Hypothese zu erklären sind; eine nähere Erörterung würde jedoch zu weit führen. Bei behäuteten Pflanzenzellen wird die Vermeidung zu hoher Drucke keine besonders große Rolle spielen, da ja die Möglichkeit zu deren Äquilibrierung gegeben ist. Demgemäß ist auch in Reservestoffe führenden Zellen, die oft sehr große Mengen gelöster Stoffe gespeichert enthalten, mit Hilfe der plasmolytischen Methode ein entsprechend hoher Druck nachzuweisen

Träfe Hofmeisters Annahme zu, so würde noch die Fähigkeit der Plasmateilchen hinzukommen, gewisse gelöste Stoffe an sich zu reißen und so aus dem kapillaren Imbibitionswasser so gut wie völlig zu entfernen, etwa wie eine Leimplatte verdünnter Farblösung fast allen Farbstoff zu entziehen vermag. Dies wäre von großer Bedeutung für die notwendigerweise in der Zelle häufig stattfindende Separierung verschiedener Stoffe, deren Einwirkung aufeinander garnicht oder nur unter dem regulierenden Einflusse des Protoplasmas stattfinden soll. Wenn zB. ein Teil der Micelle zu einem Enzym, ein anderer zu dem Stoff, auf den es wirkt, besondere Affinität hätte, so würden beide Substanzen aus dem Imbibitionswasser entfernt und von einander getrennt werden können, solange es die Ökonomie des Stoffwechsels erfordert. Das wäre von großer Wichtigkeit für das Verständnis vieler Erscheinungen des Stoffwechsels, doch beruht diese Betrachtung, wie ausdrücklich betont wurde, auf hypothetischer Grundlage.

IV. Ausblicke auf die Dynamik des Stoffwechsels.

Die Bedeutung der Verteilung gelöster Stoffe im Plasmakörper für den Stoffwechsel liegt darin, daß sie, wie ausführlich dargelegt werden soll, auf die chemischen Gleichgewichte zwischen den dort in Reaktion tretenden Stoffen von Einfluß ist, und mithin für den Verlauf des Stoffumsatzes ein maßgebender Faktor werden kann.

Die ausführliche Diskussion dieses schwierigen Punktes erscheint mir an dieser Stelle um so mehr berechtigt, als wir auch von einer anderen Seite her zu einer Betrachtung der Gleichgewichtserscheinungen im Stoffwechsel im Anschluß an unsere Erfahrungen über die Regulation des Stoffaustausches gedrängt werden. Wir lernten eine Anzahl von Gleichgewichtserscheinungen zwischen der Zusammensetzung von Außen- und Innenflüssigkeit kennen, die mit physikalischen Gleichgewichten die äußere Ähnlichkeit gemein haben, daß sie bei Störungen nach beiden Richtungen hin wieder hergestellt werden. Sie zeigen aber doch einen fundamentalen Unterschied von jenen: ihre Lage ist nicht von der Beschaffenheit der beiden Flüssigkeiten, sondern von den Eigenschaften der trennenden Membran, d. h. der zwischen ihnen liegenden Protoplasmaschicht abhängig: durch sie wird das Konzentrationsverhältnis zwischen beiden Lösungen bestimmt und entweder durch Hemmung

der Aufnahme oder Abgabe gegen die Kräfte der Diffusion hergestellt. Das ist ein fundamentaler Unterschied gegenüber den physikalischen Diffusions- und Verteilungsgleichgewichten, die, wie wiederholt betont wurde, völlig unabhängig sind von den Eigenschaften der trennenden Membran.

Ich habe nun schon früher auf die Ähnlichkeit dieser physiologischen Phänomene mit gewissen Parallelerscheinungen im Stoffumsatz hingewiesen. Wir brauchen nur an den jedem geläufigen Vorgang zu erinnern, der sich an Chlorophyllkörnern und Stärkebildnern abspielt: die wechselnde Bildung und Wiederauflösung der Stärke. Wir wissen, daß bei Zufuhr einer genügenden Zuckermenge der Überschuß als Stärke niedergeschlagen wird; findet anderseits Verbrauch des Zuckers statt, so hat dies wieder die Lösung eines Teils der Stärke zur Folge, und so sehen wir, daß durch diesen Wechsel der entgegengesetzten Prozesse ein Gleichgewicht zwischen dem gelösten Zucker und der Stärke kontinuierlich erhalten wird. Die Menge des Zuckers, die dazu nötig ist, die Bildung von Stärke zu veranlassen, ist spezifisch verschieden. Wir wissen, daß bei manchen Pflanzen die Stärke sehr leicht gebildet wird, bei anderen aber erst bei einem sehr großen Überschuß an Zucker entsteht. Es ist niemals kritisch diskutiert worden, ob wir es hier mit einer dem Massenwirkungsgesetz folgenden Erscheinung zu tun haben, die den bekannten chemischen Gleichgewichten der leblosen Natur entspricht, oder mit einer komplizierten Reaktion des lebenden Plasmas. Die Ansichten hierüber dürften verschieden sein: während wir vielfach die Neigung erkennen, diese Erscheinungen als physiologische Phänomene zu betrachten[1]), hat zB. Overton gelegentlich die Gesetze für das bewegliche chemische Gleichgewicht und seine Abhängigkeit von der Temperatur auf die Relationen zwischen Zucker und Stärke in der Zelle angewandt, ohne die Berechtigung dieser Übertragung in Frage zu stellen.

Werfen wir nun zunächst einen Blick auf die Gleichgewichtserscheinungen der chemischen Reaktionen in der leblosen Natur. Die erste eingehend studierte reversible Reaktion, das heißt eine solche, die je nach den Umständen in entgegengesetzter Richtung zu verlaufen vermag, ist die von Berthelot und Jungfleisch untersuchte Bildung und Verseifung der Ester. Das eigentümliche

1) Vgl. Pfeffer, Pflanzenphysiologie, Bd. I (2. Aufl. 1897), p. 301 f. Berthold, Physiologie der pflanzlichen Organisation II (1904).

daran ist das, daß, wenn Alkohol und Säure in äquimolekularem Verhältnis gemischt sich zu Ester und Wasser umsetzen, dieser Prozeß nicht zu Ende verläuft, sondern von selbst aufhört, wenn $^2/_3$ der Ausgangsprodukte verbraucht sind. Jetzt befinden sich die reagierenden Stoffe in einem Gleichgewichtszustand, der anderseits auch hergestellt wird, wenn wir umgekehrt von Ester und Wasser ausgehen und diese Stoffe in äquimolekularen Mengen aufeinander wirken lassen. Jetzt findet unter Wasseraufnahme Spaltung des Esters statt, die sich am dritten Teile seiner ursprünglichen Menge vollzieht, sodaß nach Beendigung des Prozesses das Reaktionsgemisch die gleiche Zusammensetzung hat, wie dasjenige, das aus Säure und Alkohol sich bildet. Der chemische Vorgang verläuft also hier von selbst je nach den Umständen bald in dieser und bald in jener Richtung.

Während man früher derartige Fälle als Ausnahmen ansah, ist man allmählich zu der Ansicht gekommen, daß sie im Gegenteil die Regel darstellen; nur entzieht sich aus zwei Gründen oft der chemische Gleichgewichtspunkt unserer Erkenntnis: einmal dann, wenn er dermaßen nach einer Seite hin verschoben ist, daß wir den gegenläufigen Vorgang mit unseren analytischen Mitteln nicht mehr nachzuweisen vermögen, zum andern dann, wenn durch feste oder gasförmige Ausscheidung eines Teils der Reaktionsprodukte eine beständige Störung des Gleichgewichtes bewirkt wird; und so kommt es, daß so viele Reaktionen scheinbar nur in einer Richtung verlaufen können.

Der oben erwähnte Vorgang der Bildung und Wiederauflösung der Stärke, der zur Erhaltung einer bestimmten Zuckerkonzentration in der Zelle führt, hat nun eine nicht zu verkennende Ähnlichkeit mit den in der leblosen Natur ablaufenden reversiblen Reaktionen: liegt nun in der Tat eine tiefere Analogie vor, oder ist die Ähnlichkeit nur äußerlich? Diese Frage wollen wir nunmehr prüfen. Außerhalb des Organismus, in wässeriger Lösung, findet die Umsetzung zwischen Stärke und Zucker stets nur in einer Richtung statt: wir können Stärke in Zucker überführen, niemals aber den umgekehrten Prozeß veranlassen. Die Zerlegung geht unter dem Einflusse verdünnter Säuren in der Wärme bis zur Dextrosebildung, unter dem gewisser Enzyme in der Kälte bis zur Maltosebildung vor sich. In beiden Fällen ist durch Jod, das feine Reagens auf Stärke, keine Spur davon nachzuweisen. Die Lage des chemischen Gleichgewichts begünstigt also dermaßen die Bildung

des Zuckers, daß wir von der Ausgangssubstanz mit unsern feinsten Methoden keine Spur mehr nachzuweisen vermögen.

Anders in der Pflanzenzelle. Hier steht die Lösung der Stärke still, wenn der Zuckergehalt eine nur relativ niedrige Grenze erreicht hat. Steigt er durch Zufuhr von außen über diesen Grenzwert, dann findet sogar die Bildung von Stärke statt, bis das Gleichgewicht von neuem hergestellt ist. Ist es nun möglich, daß unter den in der lebenden Zelle herrschenden Bedingungen das chemische Gleichgewicht des Systems Stärke—Zucker sich dermaßen gegenüber dem in wässeriger Lösung bestehenden verschoben hat, daß der Bildungs- und Lösungsprozeß sich nach Analogie der oben besprochenen reversiblen Reaktionen von selbst vollzieht, bis ein bestimmter Gleichgewichtszustand hergestellt ist?

Um diese Frage zu beantworten, müssen wir uns darüber klar werden, welche der in Betracht kommenden Faktoren überhaupt eine Verschiebung des chemischen Gleichgewichtes herbeizuführen vermögen.

Unser Augenmerk richtet sich im ersten Augenblick auf die Enzyme, denen gerade in neuerer Zeit eine bedeutende Rolle bei den Synthesen im Organismus zugeschrieben wird. Definieren wir zunächst scharf, was wir unter jener Bezeichnung verstehen, und halten uns dabei streng an die empirischen Tatsachen. Wir nennen Enzyme solche aus dem tierischen oder pflanzlichen Organismus isolierbare Körper, welche den Ablauf gewisser chemischer Reaktionen veranlassen resp. beschleunigen können, ohne sich selbst an der Bildung der Endprodukte zu beteiligen. Mit anderen Worten: sie gehören in diejenige Kategorie von Körpern, die die physikalische Chemie als Katalysatoren bezeichnet.

Nun glaubte man früher, daß Enzyme stets nur Spaltungen zu veranlassen vermögen. Diese Anschauung wurde schlagend widerlegt durch den von Croft Hill geführten Nachweis, daß die Maltose, das aus keimender Gerste isolierte, Malzzucker spaltende Ferment, imstande ist, unter Umständen diesen Zucker aus Dextrose aufzubauen. Später ist es freilich wahrscheinlich gemacht worden, daß es sich dabei nicht um die Maltose selbst, sondern um einen ihr stereoisomeren Zucker, die Isomaltose, handelt; doch das ist für uns nicht von Belang; die Hauptsache bleibt der Nachweis einer durch Enzymwirkung veranlaßten Synthese. Die Einzelheiten dieses Vorganges sind folgende: Unterwerfen wir die Maltose der enzymatischen Spaltung, so verläuft der Prozeß nicht zu Ende,

d. h. bis zum völligen Verschwinden dieses Zuckers; er kommt vielmehr zum Stillstand, wenn dessen Konzentration zu der des entstehenden Traubenzuckers in einem gewissen Verhältnis steht, dessen Wert wiederum von der absoluten Konzentration des Ausgangsmateriales abhängt. Konzentriertere Maltoselösungen unterliegen einer weniger weitgehenden Hydrolyse als verdünntere. Lassen wir nun umgekehrt das Enzym auf reine Dextroselösung wirken, so findet nunmehr der rückläufige Prozeß statt: die Synthese des Malzzuckers, resp. einer ihm stereoisomeren Zuckerart.

Dieser Vorgang gleicht den oben beschriebenen reversiblen Prozessen, und seine völlige Analogie tritt deutlich hervor, wenn wir bedenken, daß er genau in der gleichen Weise sich ohne Mitwirkung des Enzyms abspielt, wenn wir als anorganischen Katalysator verdünnte Säure anwenden. In der Tat unterliegt auch die Spaltung der Maltose durch Salzsäure den oben angeführten Gesetzen; und daß man durch Wirkung von Säuren auf Traubenzucker die Synthese von Isomaltose bewerkstelligen kann, hat Emil Fischer[1]) schon vor der Entdeckung Croft Hills gezeigt. Das Enzym hat also an den in der wässerigen Lösung herrschenden Gleichgewichtszuständen nichts geändert und nur dasselbe bewirkt, was auch anorganische Katalysatoren vermögen.

Wir können aber auch den Nachweis führen, daß dies nicht nur für den vorliegenden Fall gilt, sondern ein allgemeines Gesetz ist, das aus dem zweiten Hauptsatze der mechanischen Wärmelehre folgt. Das gilt generell für alle katalytischen oder „Kontakt"-Wirkungen[2]). „Theoretisch würde man bei Annahme von Einfluß derartiger Kontaktwirkungen auf das Gleichgewicht auf ein perpetuum mobile stoßen, indem das eine Mal die Kontaktsubstanz weggenommen, das andere Mal zugegeben wird; ein fortwährendes Hin- und Hergehen der Umwandlung wäre dann die Folge, was zu irgend einer Arbeitsleistung ohne Temperaturerniedrigung verwendbar wäre und so im Gegensatz zu den Forderungen der Thermodynamik stände. Aus dieser Unfähigkeit derartiger Kontaktsubstanzen, Bewirkung einer Gleichgewichtsverschiebung, geht nun aber unmittelbar die Notwendigkeit hervor, daß die Kontaktsubstanz, falls sie eine der beiden zum Gleichgewicht führenden Reaktionen beschleunigt, sie das auch mit dem reziproken Vorgang tun muß."

1) Emil Fischer, Ber. d. d. chem. Gesellsch., 1890, p. 368 f.

2) Van't Hoff, Vorlesungen über theoretische und physikalische Chemie, I (1897), p. 104.

In diesen Worten Van't Hoffs finden wir die Grenze dessen, was durch Enzymwirkung allein erreichbar ist, scharf gezogen. Die Forderung des letzten Satzes findet sich, wie oben ausgeführt, bei der Maltosewirkung erfüllt. Die Unmöglichkeit der Gleichgewichtsverschiebung können wir uns klar vor Augen führen, wenn wir uns folgenden Vorgang denken: In einer Menge wässerigen Lösung werde die Hydrolyse des Malzzuckers durch Säure, in einer anderen durch Maltase ausgeführt. Die Flüssigkeiten stehen in Verbindung mittels einer Membran, die durchlässig ist für die Reaktionsprodukte, undurchlässig für die Katalysatoren. Würde nun der Prozeß nicht in beiden Fällen zu demselben Gleichgewichte führen, so wäre am Schluß des Prozesses eine Störung des Diffusionsgleichgewichtes vorhanden. Dessen Ausgleich würde nun wiederum das chemische Gleichgewicht stören usf.; wir würden also einen immerfort von selbst verlaufenden Kreisprozeß haben, der nach dem zweiten Hauptsatze der Thermodynamik unmöglich ist.

Diese Betrachtungen mögen uns davor warnen, die Resultate der Croft Hillschen Untersuchungen, so interessant sie auch sind, ohne weiteres zu verallgemeinern. Gewiß, ein Enzym kann eine Synthese veranlassen; aber bloß dann, wenn ihr Verlauf zum chemischen Gleichgewichte führt und in gleicher Weise auch durch irgend einen anderen Katalysator bewerkstelligt werden könnte. Wenn wir aber sehen, daß im Protoplasma Synthesen ausgeführt werden, die den außerhalb des Organismus herrschenden Gleichgewichtsbedingungen nicht entsprechen, so kann das nicht daran liegen, daß das Protoplasma über besondere Enzyme verfügt, die gerade die Fähigkeit haben, jene Synthese auszuführen; es ist dazu notwendig, daß die Gleichgewichte in irgend einer anderen Weise verschoben werden. Wäre zB. auf irgend eine Weise das Gleichgewicht für die Stärkelösung so verändert, daß dieser Prozeß nicht mehr ganz zu Ende geht, sondern bei einer gewissen Konzentration des Zuckers von selbst aufhört, dann würde unter entsprechenden Umständen, wie oben gezeigt, die Diastase, das stärkelösende Enzym, auch den Stärkeaufbau vollziehen können.

Wir haben bisher die Stoffwechselvorgänge mit den entsprechenden, in wässeriger Lösung stattfindenden Prozessen verglichen. Es drängt sich nun die Frage auf, ob nicht der Umstand, daß sie im Protoplasma, also in einem Medium von abweichenden physikalischen Eigenschaften, verlaufen, von Bedeutung sein kann. Diese Frage werden wir bejahen müssen, und bei ihrer Diskussion

den Einfluß der Verteilung der gelösten Stoffe auf ihre Reaktionen zu erörtern haben.

Jedes chemische Gleichgewicht ist nämlich in hohem Maße verschiebbar durch Änderung des Mediums, in dem die Reaktion vor sich geht, und zwar wird diese Gleichgewichtsverschiebung beherrscht von den Löslichkeitsverhältnissen der in Betracht kommenden Stoffe in den verschiedenen Medien. Diese Beziehungen sind in folgender Weise abzuleiten: Jeder Körper verteilt sich zwischen zwei in Berührung stehenden Lösungsmitteln in einem konstanten, von der absoluten Konzentration unabhängigen Verhältnis, dem sog. Teilungsverhältnis. Hat nun in einem dieser Lösungsmittel, etwa Wasser, eine chemische Reaktion zu einem Gleichgewicht geführt, so werden in das andere, etwa Schwefelkohlenstoff, die reagierenden Stoffe, jedes seinem besonderen Teilungskoeffizienten entsprechend, übergegangen sein, und zum Schluß im Schwefelkohlenstoff in einem anderen Konzentrationsverhältnis zueinander stehen als im Wasser. Nun müssen aber die im Schwefelkohlenstoff gelösten Stoffe, die dem Teilungsgesetz entsprechend sich mit den im Wasser befindlichen ins Diffusionsgleichgewicht gesetzt haben, untereinander im chemischen Gleichgewichte stehen. Sonst wäre nämlich wiederum die Möglichkeit zu chemischen Umsetzungen gegeben, die ihrerseits zu Störungen des Diffusionsgleichgewichtes führen würden. Dadurch wäre aber ähnlich wie in dem bereits oben angeführten Beispiel die Möglichkeit zu einem Prozeß gegeben, der dem zweiten Hauptsatz der Thermodynamik widerspricht. In dessen Unmöglichkeit ist also die eben dargelegte Beziehung zwischen Gleichgewichtsverschiebung durch das Medium und Teilungsverhältnis gegeben.

Das Teilungsverhältnis steht aber seinerseits zu den Löslichkeitskonstanten in Beziehung. Diese wird am klarsten hervortreten, wenn wir uns den gelösten Körper im Überschusse vorhanden und demnach in beiden Lösungsmitteln bis zur Sättigung gelöst denken. In diesem Falle ist nun das „Teilungsverhältnis“, d. h. das Konzentrationsverhältnis in beiden Medien, gleich dem Verhältnis seiner Löslichkeitswerte in diesen. Da nun bei Anwendung verdünnter Lösungen der Teilungskoeffizient der gleiche bleibt, so verteilt sich auch hier der gelöste Stoff zwischen den Lösungsmitteln im Verhältnis seiner Löslichkeitskonstanten in denselben. Wenigstens gilt dies als Grenzgesetz, das bei schwer löslichen Körpern genau, für andere angenähert zutrifft.

Wir wollen uns die Folgerungen dieser Deduktion an konkreten Beispielen klarmachen, die für unsere stoffwechselphysiologische Betrachtung von Bedeutung sind, und wenden uns zunächst zu dem bereits besprochenen Falle des Gleichgewichtes zwischen Maltose und Glukose. Denken wir uns eine im chemischen Gleichgewichte stehende Lösung dieser beiden Zucker in Berührung mit einer Plasmaschicht, deren Lösungsvermögen für Glukose in der im vorigen Abschnitt erörterten Weise stark abgeschwächt ist. Dann wird dem Verteilungsgesetz entsprechend in das Plasma relativ weniger von dieser Zuckerart übergehen, als von der Maltose, das Konzentrationsverhältnis demgemäß zugunsten dieser letzteren verschoben sein. Nach den oben entwickelten Prinzipien geht damit eine gleichsinnige Verschiebung des chemischen Gleichgewichtes Hand in Hand. Daraus ergibt sich die Folgerung, daß in einem Plasmakörper mit den supponierten Eigenschaften die Hydrolyse der Maltose nicht so weit gehen würde, wie in wässeriger Lösung, und anderseits die Möglichkeit zu einer ausgiebigeren Synthese dieses Zuckers aus Glukose durch Enzymwirkung möglich wäre.

Können wir nun auf den gleichen Prinzipien fußend auch solche Synthesen erklären, die außerhalb des Organismus überhaupt nicht durchzuführen sind? Denken wir zB. an die Hydrolyse des Rohrzuckers, die bekanntlich „quantitativ“ verläuft. Wir können nach Ablauf des Prozesses im Reaktionsgemisch keine Spur von den Ausgangssubstanzen mehr nachweisen, und demgemäß gelingt uns die Synthese des Rohrzuckers aus Invertzucker weder durch Anwendung des Invertin, noch eines anorganischen Katalysators. Nun ist aber auch in dem Inversionsgemisch noch eine geringe Menge von Rohrzucker anzunehmen, die wir nur mit Hilfe unserer analytischen Methoden nicht nachzuweisen vermögen. Theoretisch ist es daher sehr wohl möglich, daß in einem anderen Medium mit entsprechendem Lösungsvermögen das Gleichgewicht dermaßen verschoben wird, daß die Hydrolyse noch merkliche Mengen von Rohrzucker unberührt läßt, und demgemäß dessen Synthese aus Invertzucker bis zu jener Grenze möglich ist.

Wenden wir uns also zur Betrachtung der Eigenschaften einer Plasmaschicht, in der sich auf Grund unserer Prinzipien die Synthese nachweisbarer Rohrzuckermengen vollziehen soll. In erster Linie würden wir eine Herabdrückung des Lösungsvermögens für Invertzucker anzunehmen haben. Schon diese würde eine Ver-

schiebung des Gleichgewichtes zugunsten des Rohrzuckers zur Folge haben. In diesem Falle ist aber, wenn der Vorgang physiologisch irgendwie von Bedeutung sein soll, eine außerordentlich starke Verschiebung des Gleichgewichtes notwendig; erst dann könnte es zur Bildung merklicher Rohrzuckermengen kommen; und da anderseits der Invertzucker das Material zur Synthese darstellt, so kann das Lösungs- oder Aufnahmevermögen des Protoplasmas nicht unter ein gewisses Maß sinken. Es würde also wohl noch ein beträchtliches Speicherungsvermögen des Protoplasmas für Rohrzucker hinzutreten müssen. Diese beiden Umstände im Verein könnten allerdings imstande sein, das Gleichgewicht Rohrzucker—Invertzucker so stark zu verschieben, daß eine enzymatische Synthese des ersteren ermöglicht wäre. Es erhellt daraus, welche Bedeutung dem Hofmeisterschen Prinzip zukommt, und wie sehr experimentelle Untersuchungen über diesen Punkt erwünscht sind.

Wir haben also gesehen, daß unter bestimmten Voraussetzungen im Protoplasma Gleichgewichtszustände herrschen können, die von den in wässeriger Lösung bestehenden völlig verschieden sind. Wäre aber selbst eine derartig große Verschiebung imstande, die Phänomene, von denen wir bei unserer Betrachtung ausgingen, verständlich zu machen? Stellen wir uns in weiterer Verfolgung des eben besprochenen Beispieles die Zelle einer Zuckerrübe vor, die aus zugeführtem reduzierendem Zucker Saccharose bildet. Am Schlusse der Vegetationsperiode finden wir schließlich im Zellsafte eine reichliche Menge von Rohrzucker neben geringen Quantitäten reduzierenden Zuckers. Nehmen wir nun an, der Plasmakörper jener Zellen habe in der oben dargelegten Weise die Fähigkeit zur Rohrzuckerbildung, so würde in ihm sich die Synthese aus Invertzucker vollziehen, bis die Zuckerarten in ein bestimmtes, von den Lösungskonstanten abhängiges Konzentrationsverhältnis gelangt sind. Dieser so gebildete Rohrzucker kann aber nicht von selbst durch Diffusion in den Zellsaft gelangen. Denn die Verschiebung des Gleichgewichtes ist ja dadurch bedingt, daß das im Plasmakörper angenommene Rohrzucker-Invertzuckergemisch im Diffusionsgleichgewicht steht mit einer im Gleichgewicht befindlichen wässerigen Lösung, also einer solchen, deren Rohrzuckergehalt unterhalb der analytischen Grenze liegt. Nehmen wir also selbst eine so beträchtliche Gleichgewichtsverschiebung an, so würde sie dennoch nicht die allmähliche Anhäufung des Rohrzuckers im Zellsafte erklären. Es wäre dazu die Annahme eines aktiven Eingreifens des

Plasmakörpers nötig, der entgegen dem Diffusionsgleichgewicht Rohrzucker in den Zellsaftraum beförderte, um so stetig die Möglichkeit zur Bildung neuer Zuckermoleküle zu schaffen. Genau wie in diesem Falle würden die Verhältnisse bei der wechselnden Bildung und Hydrolyse der Stärke liegen. Hier wird das Produkt der Synthese in fester Form ausgeschieden, also gleichfalls aus der molekularen Wirkungssphäre des Plasmas entfernt. Es kann also unter den obigen Annahmen auch hier das beobachtete Gleichgewicht zwischen Zucker und Stärke in der Zelle kein rein physikalisches sein, weil seine Erhaltung durchaus das Eingreifen des lebenden Protoplasmas erfordert.

Der Zweck der vorstehenden Betrachtungen war zunächst der Nachweis, daß, selbst wenn die durch Veränderungen des Mediums bedingten Gleichgewichtsverschiebungen in einem für die Synthese möglichst günstigen Masse in Anschlag gebracht werden, die an der lebenden Zelle beobachteten Phänomene dennoch nicht restlos in physikalisch-chemischem Sinne aufgehen, sondern daß auch dann noch ein Punkt zurückbleibt, der das aktive Eingreifen des lebenden Plasmas erfordert. Jetzt wollen wir die einschlägigen Tatsachen unter Entkleidung alles Hypothetischen ins Auge fassen. Sicher ist zunächst, daß die Verteilung der gelösten Stoffe im Plasmakörper, dessen Lösungseigenschaften von denen wässeriger Lösungen verschieden sind, auf die in ihm herrschenden chemischen Gleichgewichte von Einfluß ist. Ob nun dieser Einfluß so weit geht, Synthesen zu ermöglichen, können wir auf Grund des Tatsachenmaterials zurzeit nicht entscheiden; und so sollen unsere Ausführungen keine Theorie der Synthesen im Plasma darstellen, sondern ein Beispiel, wie man sich auf Grund von möglichen, aber unbewiesenen Voraussetzungen den Verlauf vorstellen kann. Dieses Beispiel ermöglicht es aber, zu erkennen, worauf es unter allen Umständen bei diesen Synthesen ankommt: in erster Linie ist eine Verschiebung des chemischen Gleichgewichtes in irgendwelcher Weise notwendig, damit diese Prozesse, die außerhalb des Plasmas nicht verlaufen, dort stattfinden. Da aber die synthetischen Produkte nicht am Orte des veränderten Gleichgewichtes verbleiben, sondern schließlich eine Anhäufung außerhalb des Plasmakörpers stattfindet, so ist zweitens eine stetige Störung des Gleichgewichtes nötig.

Nun bedeutet aber diese Anhäufung gleichzeitig eine Speicherung chemischer Energie. Denn diese synthetisch erzeugten Produkte vermögen sich in der wässerigen Lösung durch bloße kata-

lytische Wirkung ohne Energiezufuhr zu zersetzen und dabei in irgend welcher Weise Arbeit zu leisten. Es muß also bei ihrer Herstellung Energie verbraucht worden, und der synthetische Prozeß mit dem energieliefernden, der Atmung, verknüpft gewesen sein. In dem oben erörterten Beispiele fand diese Verknüpfung so statt, daß zwar die Gleichgewichtsverschiebung durch die statischen Eigenschaften des Protoplasmas gegeben war, aber zwecks Anhäufung der Synthesenprodukte außerhalb des Plasmas eine ständige Störung dieses Gleichgewichtes durch den Plasmakörper stattfand, der die entstehenden Stoffe dem Diffusionsgleichgewicht entgegen in den Zellsaft befördern mußte. Das erfordert einen Arbeitsaufwand, dessen Deckung nur durch den Atmungsprozeß erfolgen kann.

Wie nun real die Verknüpfung der Synthesen mit dem Atmungsprozeß erfolgt, ist zurzeit nicht abzusehen. Das angeführte Beispiel ist nur eine Möglichkeit unter anderen, die bei der komplizierten „maschinellen Struktur" des Plasmas, d. h. der Einrichtungen zur Energietransformation, vorhanden sind. Außerhalb des Organismus, wo jene fehlt, kann ein energiespeichernder Prozeß auf Kosten eines energieliefernden, etwa eine Reduktion durch gleichzeitige Oxydation, nur erfolgen, wenn beide stöchiometrisch gekoppelt sind, d. h. wenn die betreffenden Stoffe direkt miteinander in Beziehung treten (Ostwald).

Unter allen Umständen lehrt aber die notwendige Beziehung der synthetischen Vorgänge zum energieliefernden Atmungsprozeß, daß es sich bei Gleichgewichtserscheinungen, wie wir sie zB. an der Stärke beobachten, nicht um rein physikalisch-chemische Phänomene handelt. Es werden dabei außerhalb des Protoplasmas Stoffe in Konzentrationsverhältnissen erhalten, die den dort herrschenden chemischen Gleichgewichten nicht entsprechen, und dadurch sind die fraglichen Erscheinungen hinreichend als physiologische Reaktionen charakterisiert.

Über die Rolle der Enzyme bei den Synthesen im Organismus können wir mit Bestimmtheit sagen, daß sie allein die notwendigen Gleichgewichtsverschiebungen nicht vornehmen können. Ist aber in der beschriebenen oder in irgend einer anderen Weise jene Verschiebung zustande gekommen, dann wird jedes Enzym allerdings auch entsprechende Synthesen auszuführen vermögen. Aus theoretischen Betrachtungen ergab sich ja mit notwendiger Konsequenz, daß jeder Katalysator, der einen Vorgang beschleunigt,

auch den reziproken beschleunigen muß, sofern er zum chemischen Gleichgewicht führt, und tatsächlich finden wir ja bei der Maltase diese Forderung erfüllt. Somit würde zB. das Invertin, das unter gewöhnlichen Verhältnissen Rohrzucker nur hydrolysiert, diesen auch bilden können, wenn, wie es ja tatsächlich eintritt, in der Zelle die zu dieser Synthese nötigen Gleichgewichtsbedingungen erfüllt sind. Aus den früheren Ausführungen geht aber genugsam hervor, daß die Enzymwirkung bei den Synthesen nur ein Glied in der ganzen Kette ausmachen kann, und die vom Protoplasma dabei aufzuwendende Energieleistung nicht überflüssig macht.

Zum Schluß sei noch kurz darauf hingewiesen, daß auch das Problem der Kohlensäureassimilation in den so gekennzeichneten Rahmen gehört, nur daß hier die Energie nicht von der Atmung, sondern von der Energie des Lichtes herstammt.. Alle Theorien, die aufgestellt worden sind, um die Assimilation chemisch zu erklären, sind Theorien der Bildung von Kohlehydraten aus den unmittelbaren Reduktionsprodukten der Kohlensäure. Dieser Vorgang ist aber keineswegs für den Assimilationsprozeß charakteristisch und findet auch bei einem Pilze statt, der sich auf Kosten von Ameisensäure als einzige C-Quelle ernährt. Es ist sehr wohl möglich, daß, wie es sich Reinke vorstellt, das Licht auf diesen Prozeß garnicht einwirkt, sondern nur auf den hauptsächlichen, der durch die Reduktion der Kohlensäure repräsentiert wird. Dieser Vorgang erfordert eine Verschiebung des Gleichgewichtes zwischen CO_2 und ihren Reduktionsprodukten, die hier durch das Licht bewirkt wird, während die notwendige Störung durch die ständige Weiterverarbeitung und Abfuhr erfolgt. Wie sich im einzelnen der Prozeß abspielt, wissen wir freilich ebensowenig, wie bei den außerhalb des Organismus stattfindenden photochemischen Gleichgewichtsverschiebungen, und es ist daher ein weiteres Eingehen auf den Gegenstand nicht geboten.

Leipzig, Juni 1904.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik

Jahr/Year: 1904

Band/Volume: 40

Autor(en)/Author(s): Nathansohn Alexander

Artikel/Article: Weitere Mitteilungen über die Regulation der Stoffaufnähme. 403-442