

PHYTON

ANNALES REI BOTANICAE

VOL. I. FASC. 2—4 PAG. 105—328

15. VI. 1949

Über Wasser- und Harnstoffpermeabilität des Protoplasmas

Von

Karl HÖFLER (Wien)

Eingelangt am 12. November 1948

Das lebende Protoplasma ist als physikalisch-chemisches System gekennzeichnet durch seinen Diffusionswiderstand. COLLANDER berechnet, daß das Plasma von *Chara ceratophylla* den Durchtritt des Harnstoffs gegenüber der freien Diffusion in Wasser etwa um das 800fache, den des Erythrits etwa um das 100.000fache verzögert. Man bezeichnet das lebende Protoplasma zunächst als halbdurchlässig oder semipermeabel (DE VRIES 1871), d. h. leicht wegsam für Wasser, schwer oder nicht permeabel für darin gelöste Stoffe. Wir kennen aber längst schon ganze Reihen lebensunschädlicher Substanzen mit abgestuftem Permeiervermögen (OVERTON 1895). Wir wissen andererseits, daß das Plasma auch das Wasser nicht widerstandslos diffundieren läßt und daß die Wasserpermeabilität verschiedener Plasmasorten sehr ungleich ist, sich über zwei Größenordnungen verteilt (HUBER u. HÖFLER 1930).

Was den Durchtritt gelöster Stoffe betrifft, so werden die bekannten Beobachtungstatsachen z. Zt. wohl am besten durch COLLANDERs Lipoidfiltertheorie verständlich, die aus der Synthese von OVERTONs Lösungs- und RUHLANDs Ultrafilterprinzip hervorgegangen ist. Nach dieser Vorstellung permeieren die meisten gelösten Stoffe durchs Plasma gemäß ihrer relativen Lipoidlöslichkeit, welche im Teilungsverhältnis zwischen den jeweiligen Lipoiden und Wasser (COLLANDER 1947) ihren Ausdruck findet. Nur kleinmolekulare Stoffe permeieren vielfach bedeutend leichter, als nach ihrer Lipoidlöslichkeit zu erwarten wäre (COLLANDER u. BÄRLUND 1933), und scheinen also bei ihrem Durchtritt durch das Plasma nicht nur den Lösungsweg, sondern auch den Poren-(Wasser-)weg zu benützen. Dem Wasser selbst steht wohl nur dieser letztere offen.

Bei meinen Bemühungen um die vergleichende Permeabilitätsforschung habe ich wiederholt auf die Bedeutung der Verschiedenartigkeit, der Spezifität der Permeabilitätsreihen hingewiesen, — seitdem bekannt geworden war, daß die quantitativen Vergleichsreihen der Permeationskonstanten zumal der organischen Nichtleiter vielfach von Plasma zu Plasma verschieden, aber für einzelne Zellsorten charakteristisch, oft auch für verschiedene Gewebe derselben Pflanze spezifisch sind. Nicht als wären nun die Durchlässigkeitseigenschaften und damit die Reihen konstant für gegebene Zell- und Plasmasorten; die Reihen unterliegen vielmehr einem gewissen Wandel mit dem Alter und dem Entwicklungszustand der Zellen und können sich modifikativ ändern mit den Standorts-(Kultur-)bedingungen und unter dem Einfluß äußerer Faktoren.

Der häufigste Typ der Reihen, man möchte ihn als den Normaltyp bezeichnen, ist der Harnstofftyp oder amidophile Typ. Er findet sich bei *Chara* (COLLANDER u. BÄRLUND 1933) und *Majanthemum* (HÖFLER 1934 b) und der Mehrzahl der anderen bisher studierten Objekte (HOFMEISTER 1935, MARKLUND 1936, ELO 1937). In deutlichem Gegensatz dazu stehen einige andere Reihentypen. Als solche, die sich wesentlich unterscheiden, glaubte ich (1942) vier herausheben zu dürfen. Es sind dies

1. der *Gentianatyp* (rapider Harnstofftyp)
2. der *Rhocotyp* (Glyzerintyp)
3. der *Diatomeentyp* (Zuckertyp)
4. der *Beggiatootyp* (extremer Porentyp).

BIEBL (1948, S. 131) hat diese Typen jüngst durch kurze Diagnosen gekennzeichnet.

Es sei betont, daß die Einteilung sich auf die zu gegebener Zeit gemessenen Reihen, nicht auf die Plasmen als solche bezieht. Denn eine und dieselbe Zell- und Plasmensorte kann fallweise verschiedene Permeabilitätsreihen zeigen. Das erweisen z. B. Erfahrungen HOFMEISTERS (1938) für Stengelzellen von *Ranunculus repens*, wo nach Alter und Jahreszeit Harnstoff- (Normal-) und Glyzerintyp wechselt, und die Befunde Helmut SCHMIDTs für die modifikative Änderung der Reihe bei bewässertem und trocken gezogenem *Lamium maculatum*.

Wie sich die Wasserpermeabilitätswerte in die Reihen einbauen, darüber ist leider erst noch wenig bekannt (vgl. HÖFLER 1934 b, BOCHSLER 1948, S. 120).

1. Zur Harnstoffpermeabilität der Stengelepidermiszellen von *Gentiana Sturmiiana*

Die Stengelhautzellen von *Gentiana Sturmiiana* (KERN.) WETTST., mit denen ich mich jahrelang beschäftigt habe, zeigen meistens den „rapi-

den Harnstofftyp^{*)}), d. h. in hypertonischer Harnstofflösung geht starke Plasmolyse in wenigen Minuten zurück und der Harnstoff dringt sogar rascher durchs Plasma als der besser lipoidlösliche und bei anderen Zellobjekten meist schneller permeirende Methylharnstoff. Doch auch für diese so viel untersuchten Zellen ist die rapide Harnstoffdurchlässigkeit nicht konstant. Man findet die Zellen mitunter recht schwach permeabel.

Ich suchte nun nach solchen Fällen, die früher nur dann und wann gelegentlich beobachtet worden waren, in einer kleineren Versuchsreihe, die ich im Spätsommer 1948 in Golling, 26 km südlich von Salzburg, durchführte. Im feuchtmilden Klima des Gollinger Wasserfallgebietes (vgl. HERZOG u. HÖFLER 1943) wuchs bei geringer Seehöhe (um 500 m) *Gentiana Sturmiiana* auf einer windgeschützten, halb sonnigen, halb von Fichtenhochwald beschatteten Halde; die üppig hygromorphen Pflanzen wurden um 40 cm hoch. Bei warmem, sonnigem Wetter fand ich gewöhnlich eine recht hohe Harnstoffdurchlässigkeit der roten Stengelhautzellen^{**)} ($dg = 0,03-0,10$) und grüne anthokyanfreie Epidermen in Schattenlagen erwachsener Pflanzen standen wenig zurück. Bei düsterem Regenwetter brachte ich am 2. IX. eine Pflanze ein, deren Stengelzellen bei genau gleicher Behandlung die Harnstoffplasmolyse nur ganz langsam zurückgehen ließ (Pflanze D).

Gentiana Sturmiiana, Pflanze B, Stengelepidermis 31. VIII. 1948
C = Konz. des Plasmolytikums = 1,2 mol Harnstoff, l = jeweilige Protoplastenlänge h = (korr.) Zelllänge, b = Zellbreite, hier $7\frac{1}{2}'$, G = Plasmolysegrad, dg = Rückdehnung des Protoplasten pro Min. (daraus Rückdehnung pro Stunde $\Delta G = 60$ dg; Permeationskonstante des Protoplasten $P' \gtrsim \Delta G$). — Messung in Teilstrichen des Okularmikrometers, $1' = 3,8 \mu$. Schnitt 82 Min. gewässert, 18 Uhr 07 in die Lösung, T = 20° C.

	l	h	G	dg (pro Min.)
nach 1 Min. 25''	(4—32)	: 38	0,671	
2 Min.	(3—33,2)		0,729	0,0995
2½ Min.	(2—34)		0,777	0,096
3 Min.	(1—34,9)		0,826	0,098
3½ Min.	(0—35,3)		0,868	0,084

4—4½ Min.: meist deplasmolysiert

Mittel $dg = 0,094$, $\Delta G = 5,6$, $P' \gtrsim \Delta G$

*) Andere, bequem zugängliche, schon gut studierte Objekte dieses Typs sind die Stengelhautzellen der Kartoffelpflanze (BIEBL 1948), von *Campanula trachelium* (KREUZ 1941), Lebermoose der Gattung *Chiloscyphus* (PECK-SIEDER 1948).

***) Doch sind mir keine so extrem hohen Werte begegnet, wie ich sie früher in der Ramsau bei Schladming (1100 m Seehöhe) an niederen, mehr xeromorphen Landpflanzen, auch bei niedrigerer Temperatur, oft gefunden habe.

Schnitte, die ohne Wässerung direkt ins Plasmolytikum kommen, zeigen im Harnstoff gleich rasche Deplasmolyse, aber konkav-buch-tige Plasmolyseformen, die sich bis zum Rückgang nicht abrunden.

Desgl., Pflanze A, 31. VIII. 1948
Schnitt nach 30 Min., Wässerung um 17 Uhr 14 in 1,20 mol Harnstoff, $b = 7,5$

nach 2	Min.	(6,8—34,5) :	39	0,628	
	2½	Min.	(5,8—35,4)	0,677	0,098
	3	Min.	(4,8—36)	0,718	0,092
	3½	Min.	(3,8—36,7)	0,761	0,096
	4	Min.	(2,8—37)	0,795	0,068
	4½	Min.	(2 —37,8)	0,830	0,070
	5	Min.	(0,8—38)	0,872	0,084

Mittel $dg = 0,082$, $\Delta G = 5,0$, $P' \gtrsim 5,0$

Gentiana Sturmiiana, Pflanze D, Stengelepidermis 2. IX. 1948
Mit Erdballen vom Standort eingebracht, Schnitt ungewässert, 17 Uhr 45 in 1,2 mol Harnstoff. Stengelhautzellen s c h w a c h p e r m e a b e l! Da die Zellen im vielschichtigen Teil des Schnittes liegen, erscheint Wundhemmung vgl. (HÖFLER u. STIEGLER 1930, S. 483) ausgeschlossen. $b = 6,6$, $T = 17^{\circ} \text{C}$.

	l	h	G	dg (pro Min.)	
nach 22	Min.	(11—37) :	52	0,457	
	26	Min.	(9—37,6)	0,507	0,0125
	30	Min.	(8—39)	0,554	0,0118
	34	Min.	(7—40,2)	0,596	0,0105
	38	Min.	(6—41)	0,631	0,0088
	42	Min.	(5—42,9)	0,686	0,0137
	47	Min.	(4—45)	0,748	0,0125

Bei der vorletzten Messung tritt der Protoplast in die verschmälerten Zellenden. Für die vier ersten Messungsintervalle

Mittel $dg = 0,0109$, $\Delta G = 0,65$, $P' = 1,4$ *)

Zelle 2: Mittel in 25 Min. $dg = 0,0056$

Zelle 3: Mittel in 20 Min. $dg = 0,0084$;

nach 70 Min. alles noch plasmolysiert.

Um 18 Uhr kommen mehrere Stengelschnitte von Pflanze D in H_2O , einer davon um 18 Uhr 25 in 1,2 mol Harnstoff, die Stengel-hautzellen sind minimal permeabel; in Z. 1 $dg = 0,0018$, in Z. 2 $dg = 0,0014$.

*) Bei so kleiner Permeabilität kann das Harnstoffgefälle berücksichtigt, die Partialkonzentration im Zellsaft durch Extrapolation annähernd berechnet werden.

Die übrigen Schnitte bis zum folgenden Tag gewässert. Das Wetter war am 3. 9. wieder strahlend schön. Einer der Schnitte um 11 Uhr 45, also nach 18stündiger Wässerung in 1,0 mol Harnstoff. $T = 17^{\circ} \text{C}$.

Die schmalen Zellen im mehrschichtigen Teil, nahe an den Längsseiten des Schnittes, zeigten folgendes Rückdehnungstempo.

Z. 1: nach $4\frac{1}{2}$ Min.	(14—54,2) : 60	0,670	
6 Min.	(10—56,2)	0,768	0,065
$7\frac{1}{2}$ Min.	(8—58,8)	0,843	0,050
9 Min.	(6—59)	0,880	0,025

Z. 2: Mittel in 5 Min. $dg = 0,030$, $\Delta G = 1,8$.

Man sah in hübscher Weise, daß die Permeabilitätshemmung in den gestreckten Epidermiszellen nun ausgeklungen war. Die Rückdehnung erfolgte etwa dreimal so schnell als am Vortag. Die Erhöhung ist aber nicht gleichmäßig in allen Zellen der Präparate eingetreten, welche die ganzen breiten Flanken des abgeflachten vierkantigen Stengels umfassen. Die kürzeren, breiten Epidermiszellen aus der Mitte der Präparate sind deutlich schwächer durchlässig verblieben. Als in den schmalen Zellen der den Kanten genäherten Anteile nach 12 Min. die Deplasmolyse im allgemeinen beendet war, waren diese breiteren Zellen noch stark plasmolysiert. Die Messungen ergaben folgendes

Z. 3: nach $16\frac{1}{2}$ Min.	(14 —49) : 65	0,486	
$26\frac{1}{2}$ Min.	(14 —52,0)	0,532	0,0046
Z. 4: nach $17\frac{1}{2}$ Min.	(22 —53,5) : 59	0,493	
$27\frac{1}{2}$ Min.	(11 —54,3)	0,524	0,0031
Z. 5: nach $18\frac{1}{2}$ Min.	(22 —58,2) : 64	0,517	
$28\frac{1}{2}$ Min.	(19 —59)	0,577	0,0060
Z. 6: nach 19 Min.	(11 —28,5) : 32	0,472	
29 Min.	(9,8—27)	0,495	0,0023

Mittel $dg = 0,0040$, $\Delta G = 0,24$, $P' = 0,35$

Die Rückdehnung in Harnstoff erfolgt in diesen Zellen normal, aber eben langsamer, die Plasmolysegradänderung pro Minute dg beträgt nur um 0,004 die Stunden-Permeationskonstante um 0,35. Der Umstand, daß die relative Protoplasmaoberfläche der breiten Zellen kleiner ist, kann solche Unterschiede allein nicht bedingen. Das geht auch daraus hervor, daß sonst bei *Gentiana* gewöhnlich die Deplasmolyse in den breiten mittleren und schmalen seitlichen Zellen der Stengelflächen gleich oder annähernd gleich schnell erreicht wird. Dann und wann waren mir auch in früheren Jahren solche Präparate begegnet, bei denen die Schmalzellen eine wesentlich höhere Harnstoffdurchlässigkeit aufwiesen, auch wo die Fehlerquelle durch ungleiche Schnittdicke und „Wundhemmung“ der mittleren Zellen (vgl. HÖFLER u. STIEGLER 1930, S. 484) vermieden ist; doch läßt sich die Ätiologie solcher Unterschiede noch nicht

übersehen. Im angeführten Versuchsbeispiel wird nun das bessere Ausklingen der, — vielleicht durch ökologische Außenfaktoren bedingten, — Durchlässigkeitshemmung in den Schmalzellen zahlenmäßig erfaßt *).

Es war nun aber für diesmal nicht meine Aufgabe, den ökologischen Bedingungen des Permeabilitätswechsels nachzuforschen, noch auch der „protoplasmatischen Anatomie“ der Stengelepidermis von *Gentiana Sturmiiana*, die noch der Bearbeitung harret. Wir halten nur fest, daß an den gleichen Zellen rapide Harnstoffdurchlässigkeit und geringe, etwa anderen Plasmen vom normalen, amidophilen Typ entsprechende Harnstoffdurchlässigkeit in reversibler Weise wechseln können. —

2. Die Wasserpermeabilität der Stengel-epidermiszellen

Wir fragen nun vor allem, ob der Wechsel der Harnstoffpermeabilität mit annähernd ähnlichen Änderungen der Wasserpermeabilität derselben Zelle Hand in Hand geht oder nicht. Die qualitative Beobachtung der Volumverkleinerung bei Plasmolyseeintritt, dessen Tempo bei unserem Objekt nicht von der Durchlässigkeit der Zellwand für gelöste Substanz sondern von der des Plasmas für Wasser bestimmt wird (vgl. HUBER u. HÖFLER 1930), zeigte, daß die Verkleinerung in beiden Zuständen gleich oder annähernd gleich schnell erfolgt und jedenfalls keine auch nur annähernd so großen Unterschiede erkennen läßt, wie wir sie für die Harnstoffpermeabilität aus dem Tempo der Rückdehnung ermittelt haben.

Aufschlußreich zur Frage der Symbasie der Änderung von Wasser- und Harnstoffpermeabilität ist das Verhalten lange gewässerter Stengelabschnitte von gut harnstoffdurchlässigen Enzian-Individuen. Am 3. IX. wurden solche seit drei Tagen gewässerte Vergleichsschnitte der Pflanze A untersucht. Sie wurden wie gewöhnlich mit der Pinzette erfaßt und $\frac{1}{2}$ Min. lang im Fläschchen mit 1 mol Harnstoff kreisend umherbewegt und dann im Mikroskop bei starker Vergrößerung beobachtet; die Plas-

*) Die eingetopfte Pflanze D wurde am folgenden Tag eine halbe Stunde der vollen Sonne ausgesetzt. Dann wurden Stengelabschnitte von unverletzten Internodien hergestellt. Einer wurde ohne Wässerung, ein zweiter nach kurzer Wässerung in 1,0 Harnstoff untersucht: Messungen in Abständen von 2 Min.
Desgl. Pflanze D, 3. IX. 1948
Schnitt um 13 Uhr 27 in 1,0 mol Harnstoff
Zelle 1: Mittel in 12 Min. $dg = 0,012$
Zelle 2: Mittel in 18 Min. $dg = 0,005$
Zelle 3: Mittel in 20 Min. $dg = 0,017$
Die Durchlässigkeit ist also niedrig geblieben.

Eine am 4. 9. bei sonnigem Wetter gesammelte Pflanze E war wieder hochpermeabel für Harnstoff, $dg = 0,058$.

molyse beginnt langsam nach $1\frac{1}{4}$ bis 2 Min. und nimmt gleichmäßig zu in Epidermis und Parenchym. Das ist wesentlich später als beim frischen Material. In der Epidermis beginnt aber dann bald die Rückdehnung, in der vierten Min. ist sie schon im Gang und von der fünften Min. an erfolgt sie meßbar mit gleichmäßigem Tempo. In einer typischen Epidermiszelle, zwei Reihen vom Längsrand des lebenden Zellfeldes entfernt, ergab sich $dg = 0,049$. Die Plasmolyse geht überall schön und gleichmäßig zurück. Nach etwa 10 Min. erfolgt die Deplasmolyse und Zellen im Inneren, die wegen schlechterer Plasmolyseformen anfangs nicht meßbar waren, sind schon längst deplasmolysiert.

Die Wasserpermeabilität der Plasmen ist also durch die dreitägige Wässerung der Schnitte stark herabgesetzt, die Harnstoffpermeabilität ist schwach, bloß etwa im Verhältnis 5 : 8, herabgesetzt, was mit älteren Beobachtungen am Objekt im Einklang steht.

3. Die Wasserpermeabilität der Stengelparenchymzellen

Im weiteren wurde vor allem die Wasserpermeabilität der Epidermis- und der darunter liegenden Parenchymzellen des Stengels von *Gentiana Sturmiiana* verglichen.

Längst ist bekannt, daß für den Harnstoff nur die meist roten Epidermiszellen stark permeabel, die stets anthokyanfreien Parenchymzellen aber ausnahmslos vielmal langsamer durchlässig sind (HÖFLER u. STIEGLER 1921). Wenn in den Oberhautzellen die anfängliche Plasmolyse zurückgegangen ist, zeigen am selben Schnitt die Parenchymzellen noch starke Plasmolyse, die sich meist stundenlang erhält. Der Nachweis des ungleichen Deplasmolysetempos in Epidermis und Parenchym gelingt mit der Sicherheit eines physikalischen Versuches und in ausführlicher Analyse wurde seinerzeit der Beweis erbracht (HÖFLER u. STIEGLER 1930), daß die krassen Unterschiede im Rückdehnungstempo wirklich auf der unterschiedlichen Permeabilität des Plasmas der Haut- und der Grundgewebszellen für den Harnstoff und nicht auf anderen Ursachen (Hemmung in wundnahen Zellen, „Anatonose“ usw.) beruhen. Es war dies der erste Nachweis einer Permeabilitätsdifferenz verschiedener Zellsorten derselben Pflanze.

Als später die Permeabilitätsreihen geprüft wurden (HÖFLER 1936/37), die für „artgleiches Plasma keineswegs gleichmäßig, sondern vielmehr für verschiedene Gewebe einer Pflanze spezifisch verschieden“ sind, da zeigte sich, daß nur die Reihe der Stengelepidermis in der Regel dem rapiden Harnstofftyp angehört, die der damals vorzüglich zum Vergleich herangezogenen Zellen der Blütencorollröhre aber deutlich dem Glycerintyp. Die Permeabilität ist also „kein durchgreifendes Merkmal

des genetisch einheitlichen Plasmas der Species, doch ist sie typisch für die einzelnen histologischen Zellsorten“.

Für die Zellen des Stengelparenchyms liegen keine gleich ausführlichen Messungen der ganzen Permeabilitätsreihe vor wie für die Blütenzellen, doch lassen schon die alten Messungen erkennen, daß die Durchlässigkeitseigenschaften beider Zellsorten zumindest für Harnstoff einander beiläufig entsprechen. Wir fragen nun nach der Wasserpermeabilität. Ihre Stellung in den Permeabilitätsreihen quantitativ festzulegen, war programmatisch längst gefordert (HÖFLER u. STIEGLER 1930, S. 509, HUBER u. HÖFLER 1930, S. 498). In jüngerer Zeit hat zumal FREY-WYSSLING (1945, 1946) auf die Bedeutung der Sache hingewiesen und die formal-mathematischen Grundlagen der Versuchsberechnung sehr wesentlich vervollkommen (vgl. BOCHSLER 1948). Genauere Zahlenwerte waren zuerst für die Stengelzellen von *Majanthemum* gegeben worden (HÖFLER 1934 b, S. 259). Die Konstante der Wasserpermeabilität erschien dort etwa 44- bis 66mal so groß wie die Permeationskonstante des Harnstoffs; wogegen für die hochdurchlässigen *Gentiana*-Stengelhautzellen eine bloß etwa 5—15mal größere Wasserpermeabilität vermerkt wurde (HÖFLER 1934 a, S. 362). Waren auch die durch ungünstigere Plasmolyseeintrittsformen erschwerten Messungen bei *Gentiana* nur vorläufigen Charakters und die gemessenen Werte vielleicht zu klein gegenüber dem Durchschnitt, weil Fälle relativ langsamen Plasmolyseeintrittes der Messung leichter zugänglich gewesen waren, so ließ sich doch aussagen, daß die Wasserdurchlässigkeit der Stengelhautzellen von *Gentiana Sturmiiana* nur von mittlerer Größenordnung ist. — Das ist eigentlich überraschend. Denn von der Warte der Lipoidfiltertheorie muß doch dem Wasser bei seinem Durchtritt durchs Protoplasma zweifellos nicht der Lipoid- sondern der Porenweg zugewiesen werden, und man möchte daher für die hoch harnstoffdurchlässigen, also porenpermeablen Plasmen auch eine besonders hohe Wasserpermeabilität erwarten. Und doch hatte schon die qualitative Beobachtung des Plasmolyseeintritts gelehrt, „daß von einer auch nur annähernd äquivalenten Höhe der letzteren gar keine Rede sein kann“ (HUBER u. HÖFLER 1930, S. 499).

Wie verhält sich nun also die Wasserpermeabilität der Epidermiszellen zu der der angrenzenden Parenchymzellen? Die Frage stand bei meinen weiteren Versuchsreihen vom Sommer 1948 im Vordergrund. Was die Versuchstechnik betrifft, so sei nur kurz bemerkt, daß ich, um den Plasmolyseeintritt zu beobachten, anfangs die früher ausgearbeitete und dann viel benutzte Eiltechnik (l. c., S. 359) anzuwenden suchte, bei der kleine Zellobjekte mit ganz wenig Wasser unter gestützte Deckgläser gebracht und dann, während man mikroskopisch beobachtet, die Tropfen des Plasmolytikums zugesetzt werden. Die Technik bewährte sich bei den mehrschichtigen Geweben nicht, da die Zufluß-

schwierigkeiten noch allzu störend wirken. Ich faßte also größere, zuvor gewässerte Schnitte mit der Pinzette und brachte sie in die Fläschchen mit der Lösung, während im Moment des Eintauchens mit der linken Hand die Stoppuhr gedrückt wurde, bewegte sodann die Schnitte, ohne sie loszulassen, langsam kreisend in der Lösung, brachte sie in den mit der linken Hand vorbereiteten Beobachtungstropfen, bedeckte mit dem Deckglas und beobachtete erst bei schwacher, dann bei starker Vergrößerung. Was die Dauer des Eintauchens betrifft, so erwies sich 15—20 Sekunden als optimal. Wirkte die Lösung nur 10 Sek. ein, so trat die Plasmolyse eher später auf. Nach 30—35 Sek. konnte die wirksame Beobachtung einsetzen. Bei Versuchen, wo Eile nicht nottat, teilte ich die Schnitte mit einem kleinen Scherchen und beobachtete die eine Hälfte von der Außenseite, die andere von der Innenseite.

Es wurde zunächst der Eintritt in 0,7 mol Traubenzucker verfolgt. Nach 1, 1½ und 2 Min. war im Parenchym die Plasmolyse entschieden schon ebenso stark wie in der Epidermis, auch dann, wenn einschichtige Schnitteile zum Vergleich verwendet wurden, wo der Zufluß zur Epidermis nicht erschwert sein konnte. Ich verzichte auf die Mitteilung von Zahlenwerten, die ja bei den ziemlich ungünstigen Plasmolyseeintrittsformen des Materials doch nur beschränkte Geltung haben. Die Messungen bestätigen, was auch schon die einfache Beobachtung lehrt, daß der Plasmolyseeintritt in Epidermis und Parenchym etwa gleich schnell erfolgt.

Eine Reihe von Versuchen führte ich weiter mit KCl-Lösungen (0,5 n) durch. Die Plasmolyse tritt hier wieder ähnlich rasch in Haut- und Grundgewebszellen, aber deutlich rascher als im Zucker ein, was bei unserem Objekt z. T. auf der leichteren Wegsamkeit der Zellmembranen für das Salz beruhen mag; außerdem kommt freilich auch eine Erhöhung der natürlichen Wasserpermeabilität durch das Alkalisalz als Fehlerquelle ernstlich in Frage, worauf schon von mehreren Seiten, zumal von DE HAAN (1933, 1935) nachdrücklich hingewiesen worden ist. Ich fand (in Versuchen vom 9. IX.) an Schnitten, die 15 Sek. in Fläschchen gekreist, nach 30 Sek. wirksam beobachtet wurden, zu dieser Zeit in Epidermis und Parenchym schon eine recht starke Plasmolyse, die weiterhin zunahm.

Für die Hauptversuche wählte ich daher diesmal den Harnstoff als Plasmolytikum auch für die Eintrittsversuche. Sein Molekularvolumen ist so klein, daß der Filterwiderstand der Zellwände gewiß kaum in Frage kommt. Die Unschädlichkeit des Harnstoffes für die *Gentianazellen*, die nachweislich auch in stark hypertonschen Konzentrationen von 1,0 und 1,2 mol wochenlang am Leben erhalten werden können, ist durch vieljährige Erfahrung verbürgt. Die Hauptversuchsreihe wurde am 11. IX. ausgeführt. Die Versuchspflanze war nach tagelangem klarem Wetter

am halbbesonnten Standort mit Erdballen ausgehoben und frisch eingebracht worden. Elf lange, die Länge eines Internodiums umfassende, sorgfältig hergestellte Schnitte wurden um 11 Uhr 43—50 auf bidest. H₂O gebracht und um 12 Uhr 07 bis 13 Uhr 30 nacheinander teils in 1,20, teils in 0,90 mol Harnstoff untersucht, wobei der Plasmolyseeintritt und jedesmal auch die folgende Deplasmolyse beobachtet und die Daten diktiert wurden. Das Gesamtbild ist folgendes:

Schnitte 15 Sek. in 1,2 mol Harnstoff gekreist. Nach 25 Sek. zeigt die rote Epidermis, bei schwacher Vergrößerung sichtbar, sehr deutliche Plasmolyse, die zunimmt und etwa nach 1¼ Min. den stärksten Grad erreicht; Rückdehnung wird nach 1½—2 Min. meßbar. Nach 30 Sek. zeigt auch das Parenchym, das bei mittlerer Vergrößerung beobachtet werden muß, schon Plasmolyse, die weiterhin rasch zunimmt. Von der 40. zur 50. Sek. ist stets eine recht rasche, zur 60. eine auch noch rasche Volumverkleinerung zu sehen, die bis zur 80. noch deutlich fortschreitet. Nach 1½ Min. ist das osmotische Gleichgewicht annähernd erreicht, die Protoplaste schikken sich zur Rundung und in längeren Zellen zur Durchschnürung an. (Daß die erste Plasmolyse in den Parenchymzellen etwas später beginnt, beruht nur auf vorheriger stärkerer Turgordehnung.) Die erste Loslösung des Plasmas von der Zellwand erfolgt in der Epidermis glatter, während im Parenchym konkavbuchtige, dann wellige Plasmolyseformen vorherrschen. Auch wenn nach 4—5 Min. in der Epidermis die Deplasmolyse erreicht wird, sind die Parenchymprotoplasten, die sich ja nicht sichtbar rückdehnen, von den Seitenwänden der Zellen noch abgehoben, sie erreichen die perfekte Rundung viel später.

Die Versuche beweisen, daß die Volumkontraktion beim Plasmolyseeintritt am frischen Material in Epidermis- und Rindenprotoplasten, trotz des größeren „Haftvermögens“ (WEBER) der letzteren, etwa gleich schnell, und im Parenchym entschieden nicht langsamer, ja vielleicht selbst ein wenig rascher erfolgt. Ich will die Einzeldiskussion über Zellwand- oder Plasmawiderstand, die früher (HUBER u. HÖFLER 1930) breit geführt wurde, hier nicht wiederholen, wir dürfen aus dem ähnlichen Eintrittstempo der Plasmolyse schließen, daß die Wasserpermeabilität der verglichenen Plasmen von Haut- und Grundgewebe etwa gleich hoch ist.

Das ist insofern unerwartet, als in dem Falle, wo zuerst die Wasserpermeabilität aneinandergrenzenden Haut- und Grundgewebes quantitativ verglichen wurde, für Epidermis und Mesophyll des *Vallisneria*-Blattes von HUBER (1933) ausdrücklich eine bedeutend geringere Wasserdurchlässigkeit des Plasmas der Mesophyllzellen nachgewiesen wurde; bei *Vallisneria* ist übrigens die Harnstoff- und Glycerindurchlässigkeit

der Epidermis- und Grundgewebszellen, wenn man auf gleiche Oberflächen umrechnet, nur etwa im Verhältnis 2:1 verschieden (HURCH 1933), ein „Porentyp“ liegt dort in der Epidermis nicht vor.

Mein Befund an *Gentiana Sturmiana* weist aber darauf hin, daß hier beim Plasma der Epidermiszellen vom rapiden Harnstoff-, also vom Porentyp, die Wasserpermeabilität nicht höher ist als beim Plasma der Grundgewebszellen, welches solcher Poren entbehrt.

Um diesen letzten Satz zu beweisen, ist allerdings noch der Nachweis nötig, daß im vorliegenden Fall der „Porentyp“ wirklich realisiert war. Denn in noch unveröffentlichten Versuchsreihen vom Jahre 1941 und 1943 habe ich gefunden, daß die hohe Porenpermeabilität auch für die *Gentiana*-Stengelhaut nicht konstant ist. Durch Dauerwässerung ließ sich mehrfach die Permeabilitätskonstante des Harnstoffs unter die des Methylharnstoffs herabdrücken (vgl. 1942, S. 197). Gerade das Verhältnis der Permeationskonstanten dieser zwei Diosmotica ist aber entscheidend, denn die Methylharnstoffmoleküle sind besser lipoidlöslich, aber größer als die des Harnstoffs. Entscheidet also für die Permeation im Einzelfall die „Porengröße“, so geht der Harnstoff rascher, entscheidet die Löslichkeit in Lipoiden, so geht der Methylharnstoff rascher durchs Plasma.

Im Vergleichsversuch mit Schnitten derselben Pflanze ergab sich folgendes:

Gentiana Sturmiana, Stengelepidermis, Schnitthälften 11. IX. 1948

a) 1,2 mol Harnstoff, typische Zelle, 6' breit, T = 21° C				
	1	h	G	dg (pro Min.)
nach 3 Min.	noch schlecht meßbar, Rückdehnung im Gang			
4½ Min.	(dpl. — 58,5)	: 64	0,899	
5 Min.	(dpl. — 60,7)		0,933	0,068
5½ Min.	(dpl. — 64)		0,985	< 0,10
	(Zellende verschmälert)			

(Der höchste, an einem anderen Schnitt gemessene Harnstoffwert war dg = 0,11.)

b) 1,20 mol Methylharnstoff, typische Zelle, 7,5' breit.

nach 5¾ Min.	(4 — 62)	: 64	0,86,8	
7¾ Min.	(2 — 63,2)		0,918	0,025
9½ Min.	Grenzpl.			

Deplasmolysezeit i. allg. 8—9 Min.

Also Harnstoff: Methylharnstoff ca. = 2,7 : 1.

Hier liegt also wirklich der Porentyp oder rapide Harnstofftyp vor. Trotzdem übertrifft die Wasserpermeabilität der Stengelhautzellen nicht die der für den Harnstoff nur minimal durchlässigen Parenchymzellen.

Wie ist das Ergebnis zu deuten? Soll auf die gut fundierte Vorstellung verzichtet werden, nach der wir für den Wasserdurchtritt die Porenphase in Anspruch nehmen? Dafür besteht wohl keine Notwendigkeit. Denn es können ja in den lipoiden Grenzschichten der Plasmen langsam harnstoffdurchlässiger Zellsorten (selbst vom amidophoben Typ, vgl. HOFMEISTER 1935, HÖFLER 1936 u. a.) Poren existieren, die weit genug für die kleinen Wassermoleküle, aber zu eng für die viel größeren Moleküle der üblichen organischen Diosmotika sind, sodaß diese allein auf den Lipoidweg angewiesen sind und der Porenweg eben nur dem Wasser offen steht.

Allein daß die Existenz so weiter Poren und der Besitz einer so mächtig entwickelten Porenphase, die den rapiden Harnstoffdurchtritt ermöglicht, in der Größe der Wasserdurchlässigkeit quantitativ nicht zum Ausdruck kommt, ist doch überraschend und bedarf einer Erklärung. Die Tatsache bleibt unverständlich, solange wir uns an die Vorstellung binden, daß auch der Wasserdurchtritt durch den Permeationswiderstand der Plasma h a u t schichten begrenzt wird.

Ich habe vor Jahren (1932, S. 474) die programmatische Forderung ausgesprochen, zu prüfen, wie der Gesamtwiderstand, den das Plasma der Diffusion gelöster Stoffe entgegensetzt, sich wohl auf die einzelnen Schichten des Plasmas, auf Außenhaut (Plasmalemma), Binnenplasma (Mesoplasma) und Innenhaut (Tonoplast) verteilt. Bezeichnen wir diese noch unbekanntenen Teilwiderstände mit L, M und T, bzw. l, m und t, wobei große Lettern als Symbole die erwartete relative Größe der Summanden andeuten, dann kann der Gesamtwiderstand durch die Gleichung

$$W = L + m + T$$

ausgedrückt werden, d. h. für durchs Plasma diffundierende gelöste Stoffe liegt nach der allgemeinen, auf die Klassiker der Permeabilitätsforschung zurückgehenden Meinung der Hauptteil des Diffusionswiderstandes in den Hautschichten.

Daß Gleiches auch für das Wasser gelten sollte, dafür gibt es bisher wohl keine Beweise. Die mitgeteilten Befunde werden aber verständlich, wenn wir uns zur Annahme entschließen, daß der maßgebende Permeationswiderstand für den Wasserdurchtritt nicht in den Hautschichten, sondern im Binnenplasma seinen Sitz hat. Dann würde, wenn es sich um den Wasserdurchtritt handelt, die obige Gleichung die Form annehmen:

$$W = l + M + t$$

Ehe man mit dieser Vorstellung Ernst macht, muß notwendig noch die Frage nach der Rolle des Tonoplasten bei der Wasserpermeation erhoben werden. Durch CHAMBERS und HÖFLER (1931) ist bewiesen worden, daß der Tonoplast, zunächst bei *Allium cepa*, eine flüssige, mit Wasser nicht mischbare, vorwiegend aus Lipoiden aufgebaute

Schicht darstellt, und mehrfach wurde betont, daß die Innenhautschicht sich vom Binnenplasma stärker absetzt als die Außengrenzschicht, das Plasmalemma. Man würde darnach vielleicht erwarten, daß auch das Wasser bei seinem Durchtritt durchs Plasma erst am Tonoplasten den entscheidenden Widerstand findet. Daß dies nicht der Fall ist, läßt sich aber aufs leichteste experimentell erweisen. Auf solche Versuche wurde von HUBER und von mir mehrfach hingewiesen, doch ist die prinzipielle Bedeutung im neueren Schrifttum noch nicht zu Recht gewürdigt worden. Bringt man Flächenschnitte von der Außenseite der Zwiebel-schuppen von *Allium cepa* in ein Plasmolytikum und beobachtet das Tempo des Plasmolyseeintrittes im Mikroskop, so läßt sich leicht feststellen, daß alle diejenigen geschädigten Randzellen, die eine Tonoplastenplasmolyse, d. h. alleinige osmotische Volumverkleinerung der überdauernden semipermeablen Vakuolenhülle eintreten lassen, vielmal rascher ins osmotische Gleichgewicht kommen als die normal plasmolysierenden Zellen, bei denen das gesamte Zytoplasma intakt erhalten bleibt. Diese einfache Beobachtung beweist nun eindeutig, daß die Wegsamkeit des frisch isolierten Tonoplasten für Wasser viel größer ist als die des Gesamtplasmas. Daraus folgt aber, daß das Eintrittstempo der Plasmolyse und die gesamte Wasserpermeabilität des Plasmas nicht durch den Diffusionswiderstand des Tonoplasten für Wasser begrenzend bestimmt wird. Im übrigen hat HUBER (1943) dargetan, daß dieser Versuch allein genügt, um das Nichtzutreffen der Vorstellungen BACHMANNs (1939) zu beweisen, wonach langsamer Plasmolyseeintritt nicht wie wir meinen durch den Widerstand des Plasmas gegen den Wasserdurchtritt, sondern durch Diffusionsverzug, im besonderen den „Diffusionsweg“ innerhalb der Vakuole bedingt sei.

Es ist nun von Wert, auch für die *Gentianazellen*, speziell die Grundgewebszellen mit ihrer relativ hohen Wasserpermeabilität doch nachzuweisen, daß das Plasmolyseeintrittstempo durch den Permeationswiderstand des Plasmas und nicht bloß durch die Lösungsdiffusion bestimmt wird. Tonoplastenplasmolyse ist beim Enzian seltener als bei der Zwiebel, aber in einem der Versuche der erwähnten Reihe vom 11. IX. wurde ein solcher Fall erfaßt. Schon in der ersten Minute, während in den intakten Parenchymzellen die Plasmolyse noch lebhaft zunahm, waren in einer wundnahen Zelle zwei Teiltonoplasten perfekt kontrahiert und konvex-meßbar gerundet; sie dehnten sich während der folgenden Beobachtung in 3 Min. in der Harnstofflösung ein wenig (um $\frac{1}{6}$ vom Zellumen) aus und platzten nach 4 Min. bzw. 4 Min. 15 Sek. Auch im Rindengewebe von *Gentiana* verkleinern sich also die Tonoplasten allein unter der Wirkung des eindringenden Diosmotikums vielmal rascher als die intakten Gesamtprotoplasten, auch hier begrenzt also nicht der Diffusionsweg, sondern der Diffusionswiderstand des

Gesamtplasmas für Wasser das Tempo des Plasmolyseeintritts, wie ja zu erwarten war. —

Was neu hinzukommt ist die grundsätzliche wichtige Vorstellung, deren Berechtigung der Prüfung von anderer Seite empfohlen sei, daß es vornehmlich der Diffusionswiderstand des Binnenplasmas*) und nicht allein der der Hautschichten, auch nicht der der Außenhautschicht ist, der den Permeationswiderstand des ganzen Protoplasten für Wasser und damit die Wasserpermeabilität des Protoplasmas bestimmt.

Z u s a m m e n f a s s u n g

1. Bei Stengelhautzellen von *Gentiana Sturmi* kann rapide Harnstoffpermeabilität mit mittlerer oder geringer in reversibler Weise wechseln.

2. Während die Harnstoffdurchlässigkeit der Stengelepidermis meist 5—10mal höher ist als die des darunterliegenden Stengelparenchyms, ist die Wasserpermeabilität beider Zellsorten nur etwa gleich hoch.

3. Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas wird in erster Linie durch den Diffusionswiderstand des Binnenplasmas, nicht durch den der Plasmahautschichten bestimmt.

* * *

Das erste Heft der Zeitschrift *Phyton* erschien im Jahre 1948, in dem sich der Geburtstag Hugo DE VRIES', des größten Botanikers seiner Zeit und Begründers der Permeabilitätsforschung, zum hundertsten Male jährt. DE VRIES hat die erste Hälfte seiner Lebensarbeit der Zellforschung, die zweite der Genetik gewidmet; sein Buch „Intrazelluläre Pangenese“ (1889) bezeichnet den Wendepunkt. Er hat später in keiner Veröffentlichung mehr zur Entwicklung der Protoplasmatik Stellung genommen. Aber persönlich war sein Anteil an dieser erblühenden botanischen Teildisziplin rege bis ins höchste Alter. Es sei erlaubt, — die Bedenken, die sich mir aus allzu gütiger Beurteilung meiner Bestrebungen ergeben, zurückstellend — einen Brief des großen Naturforschers vom Jahre 1931 zu veröffentlichen, in dem er zu Problemen der Permeabilität noch einmal Stellung nimmt.

*) Diese Vorstellung liegt zugrunde, wenn man versucht, die Wasserpermeabilität, bzw. den Permeationswiderstand auf die Schichtdicke des Protoplasmas zu beziehen. Doch fehlten bisher wohl experimentelle Stützen für die Ansicht von der relativen Bedeutungslosigkeit der Hautschichten für den Wasserdurchtritt.

Lunternen, 19. Sept. 1931.

Hochgeehrter Herr Kollege!

Durch die liebenswürdige Übersendung Ihrer zahlreichen und so wertvollen Arbeiten haben Sie mir eine große Freude gemacht. Leider habe ich diese, in Folge eines botanischen Ausfluges, erst in den letzten Tagen studieren können; jetzt beeile ich mich aber, Ihnen dafür meinen aufrichtigen Dank zu bringen.

Es freute mich zu sehen, wie sich Ihre plasmometrische Methode bewährt. Die Studien über die Wasserpermeabilität eröffnen ganz neue Gesichtspunkte, und belehren uns über manches, von dem wir früher keine Ahnung hatten. Daß diese Durchlässigkeit so sehr verschieden sein kann in verschiedenen Pflanzen und in verschiedenen Geweben, war für mich ganz neu. Daß sie aber, in ihrem Verhältnis zu der Permeabilität für Harnstoff und für Rohrzucker so genau gemessen werden kann, — dieser Fund scheint mir eine Grundlage für weitgehende Anschauungen auf diesem Gebiete zu sein. Handelt es sich hier um Molekulargröße, oder sind noch andre Faktoren im Spiel und falls ja, welche? Und wie wird am Ende die Permeabilität so verändert, daß sie allmählich zunimmt? Wie wirken die Säuren und Alkalien? Es ist ja sehr verführerisch, sich hier allerhand Vorstellungen zu machen. Und nach meiner Erfahrung hat man fast noch mehr Freude an dem, was man nicht publizieren darf, als an den wirklich festgestellten Entdeckungen.

Eine Überraschung war es mir, in dem Aufsätze in den Naturwissenschaften *) meine alte Zeichnung über die Anfänge der Plasmolyse in wachsenden Zellen zurück zu finden! Überhaupt bin ich Ihnen dankbar für die freundliche Art und Weise, in der Sie meiner Beiträge stets gedenken. Für mich war diese Zeit, wo ich in SACHS' Laboratorium und unter seinem erregenden Einfluß arbeitete, wohl eine der herrlichsten meines Lebens. Nachher hatte ich mit ihm jahrelang eine fleißige Korrespondenz, die ich noch bewahre und sehr liebe.

Es war damals für meine Frau und mich selbst eine wahre Enttäuschung, als Sie uns nicht besuchen konnten. Nun lese ich in Ihrem Briefe, daß Sie uns vielleicht im nächsten Sommer aufsuchen werden, und freue mich sehr darauf. Hoffentlich kann ich Ihnen dann noch etwas von meinen Oenotheren-Kulturen zeigen.

Mit den besten Wünschen und Grüßen

Hochachtungsvoll
Ihr ergebener
Hugo de Vries.

*) Vgl. HUBER (1931, 649).

Literatur

- BACHMANN, Fr. 1939: Zur Analyse von Permeabilitätsmessungen. I. Wasserpermeabilität. *Planta* **30**, 224.
- BIEBL, R. 1948: Permeabilitätsversuche an der Kartoffelpflanze. *Österr. bot. Z.* **95**, 129.
- BOCHSLER, A. 1948: Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas auf Grund des Fickschen Diffusionsgesetzes. *Ber. Schweizer Bot. Ges.*, **58**, 73, und Büchler u. Co., Bern.
- CHAMBERS, R. u. HÖFLER, K. 1931: Micrurgical studies on the tonoplast of *Allium cepa*. *Protoplasma*, **12**, 338—355.
- COLLANDER, R. 1932: Permeabilität. *Handwörterb. d. Naturw.*, **7**, 805.
- 1937: The permeability of plant protoplasts to nonelectrolytes. *Transactions of the Faraday Soc.*, **23**, 985.
- 1947: On lipid solubility. *Acta Physiol. Scandinavica*, **13**, 363.
- COLLANDER, R. u. BÄRLUND, H. 1926: Über die Protoplasmapermeabilität von *Rhoeo discolor*. *Soc. Scient. Fenn. Comment. Biol.*, **2**, Nr. 9.
- — 1933: Permeabilitätsstudien an *Chara ceratophylla*. II. Permeabilität für Nichtelektrolyte. *Acta bot. Fenn.*, **11**, 1.
- ELO, J. E. 1937: Vergleichende Permeabilitätsstudien, besonders an niederen Pflanzen. *Annal. Soc. Zool. Bot. Fenn.*, **8**, Nr. 6.
- FREY-WYSSLING, A. 1945: Die Turgorschwankung bei Permeabilitätsversuchen. *Verh. naturforsch. Ges. Basel*, **56**, II. T. 330.
- 1946: Zur Wasserpermeabilität des Protoplasmas. *Experientia*, **2**, H. 4.
- HAAN, Iz. de 1933: Protoplasmaquellung und Wasserpermeabilität. *Rec. de trav. bot. Néerl.*, **30**, 234.
- 1935: Ionenwirkung und Wasserpermeabilität. *Protoplasma*, **24**, 186.
- HERZOG, Th. u. HÖFLER, K. 1944: Kalkmoosgesellschaften um Golling. *Hedwigia*, **82**, 1.
- HÖFLER, K. 1932: Zur Tonoplastenfrage. *Protoplasma*, **15**, 462.
- 1934 a: Neuere Ergebnisse der vergleichenden Permeabilitätsforschung. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, **52**, 355.
- 1934 b: Permeabilitätsstudien an Stengelzellen von *Majanthemum bifolium*. (Zur Kenntnis spezifischer Permeabilitätsreihen, I.) *Sitzungsber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., 1. Abt.*, **143**, 213.
- 1936: Permeabilitätsunterschiede in verschiedenen Geweben einer Pflanze. *Mikrochemie (MOLISCH-Festschrift)*, 224.
- 1937: Spezifische Permeabilitätsreihen verschiedener Zellsorten derselben Pflanze. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, **55**, 133.
- 1942: Unsere derzeitige Kenntnis von den spezifischen Permeabilitätsreihen. *Ebenda*, **60**, 179.
- HÖFLER, K. u. STIEGLER, A. 1921: Ein auffälliger Permeabilitätsversuch in Harnstofflösung. *Ber. Deutsch. Bot. Ges.*, **39**, 157.
- — 1930: Permeabilitätsverteilung in verschiedenen Geweben der Pflanze. *Protoplasma*, **9**, 469.
- HOFMEISTER, L., 1935, Vergleichende Untersuchungen über spezifische Permeabilitätsreihen. *Bibliotheca Botanica*, Heft 113.
- 1938: Verschiedene Permeabilitätsreihen bei einer und derselben Zellsorte von *Ranunculus repens*. *Jahrb. f. wiss. Bot.*, **86**, 401.

- HUBER, B. 1931: Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Naturwissenschaften, **19**, 469.
- 1933: Beiträge zur Kenntnis der Wasserpermeabilität des Protoplasmas. I. Permeabilitätsunterschiede zwischen Epidermis und Mesophyll im *Vallisneria*-Blatt. Ber. Deutsch. Bot. Ges., **41**, 439.
- 1943: Zur Theorie der spezifischen Permeabilitätsreihen. Protoplasma, **37**, 439.
- HUBER, B. u. HÖFLER, K. 1930: Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Jb. f. wiss. Bot., **73**, 351.
- HURCH, H. 1933: Beiträge zur Kenntnis der Permeabilitätsverteilung in den verschiedenen Geweben des Blattes. Beih. Bot. Centralbl., **50**, Abt. 211.
- KREUZ, J. 1940: Der Einfluß von Calcium- und Kalium-Salzen auf die Permeabilität des Protoplasmas für Harnstoff und Glycerin. Österr. bot. Z., **90**, 1.
- MARKLUND, G. 1936: Vergleichende Permeabilitätsstudien an pflanzlichen Protoplasten. Acta bot. Fenn., **18**, 1.
- OVERTON, E. 1895: Über die osmotischen Eigenschaften der lebenden Pflanzen- und Tierzelle. Vierteljahrssch. naturf. Ges., Zürich, **40**, 159.
- 1899: Über die allgemeinen osmotischen Eigenschaften der Zelle, ihre vermutlichen Ursachen und ihre Bedeutung für die Physiologie. Ebenda, **44**, 88.
- PECKSIEDER, M. E. 1948: Permeabilitätsstudien an Lebermoosen. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., math.-nat. Kl., 1. Abt. **156**, 521.
- RUHLAND, W. 1912: Studien über die Aufnahme von Kolloiden durch die pflanzliche Plasmahaut. Jahrb. f. wiss. Bot., **51**, 376.
- RUHLAND, W. u. HOFFMANN, C. 1925: Die Permeabilität von *Beggiatoa mirabilis*. Ein Beitrag zur Ultrafiltertheorie des Plasmas. Planta, **1**, 1.
- SCHMIDT, H. 1939: Plasmazustand und Wasserhaushalt bei *Lamium maculatum*. Protoplasma, **33**, 25.
- De VRIES, H. 1871: Sur la perméabilité du protoplasme des betteraves rouges. Arch. Néerland **6**, 117. (Opera collata **1**, 86.)
- 1889: Intracelluläre Pangenese. G. Fischer, Jena.
- WEBER, F. 1931: Plasmolyseresistenz und -Permeabilität bei Narkose. Protoplasma, **14**, 179.
- 1932: Plasmolyse-Permeabilität bei Kälte. Ebenda, **15**, 517.
- WETTSTEIN, R. v. 1896: Die europäischen Arten der Gattung *Gentiana* aus der Sektion *Endotricha* Froel. und ihr entwicklungsgeschichtlicher Zusammenhang. Denkschr. kais. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., **64**, 309.

* * *

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn](#)

Jahr/Year: 1949

Band/Volume: [1_2-4](#)

Autor(en)/Author(s): Höfler Karl

Artikel/Article: [Wasser- und Harnstoffpermeabilität des Protoplasmas. 105-121](#)