©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Permeabilitätsversuche an Stengelepidermiszellen von Gentiana germanica und Gentiana ciliata

(Mit einer Studie über Anordnung von Permeabilitätsreihen)

Von Walter Url

(Aus dem Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Wien)

Mit 3 Textabbildungen

(Vorgelegt in der Sitzung am 14. Juni 1962)

Einleitung

Verschiedene Arten der Gattung *Gentiana* werden seit langer Zeit zu zellphysiologischen Untersuchungen, besonders Permeabilitätsversuchen herangezogen. Vielfach findet man für plasmometrische Messungen günstig geformte Zellen oder gut zu präparierende Korollen. Während Vertreter der Untergattung *Gentiana* (=*Eugentiana*) in der zellphysiologischen Literatur kaum eine Rolle spielen, sind solche der Untergattung *Gentianella* und hier besonders wieder Vertreter der Sektion Endotricha immer wieder untersucht worden (zur Systematik vgl. Janchen 1958). Hier spielt besonders *Gentiana Sturmiana*, nach Janchen genauer *G. aspera*, subsp. *Sturmiana*, in der Geschichte der Protoplasmatik eine große Rolle, weil an den Stengelepidermiszellen dieser Pflanze Höfler und Stiegler (1921, 1930) die sogenannte „rapide Harnstoffpermeabilität" entdeckt haben, also jenen auffallenden Tatbestand, daß bei manchen Plasmasorten Harnstoff sehr schnell permeiert, ja sogar — wie man später (z. B. Höfler 1936) sah — schneller als der lipoidlöslichere wenngleich größermolekulare Methylharnstoff. Im Anschluß an diese Beobachtungen setzte die planmäßige Untersuchung der Permeabilitätseigenschaften verschiedener pflanzlicher Plasmen ein. In der Folge kam es zur Aufstellung zahlreicher „Permeabilitätsreihen" (Hofmeister 1935, Marklund 1936, Elo 1937, Höfler 1942 u. a.), doch erfüllte sich die Hoffnung mit Hilfe dieser Reihen

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

größere oder kleinere systematische Gruppen kennzeichnen zu können — eine Hauptforderung der „vergleichenden Protoplasmatik" (HÖFLER 1932) — im wesentlichen nicht.

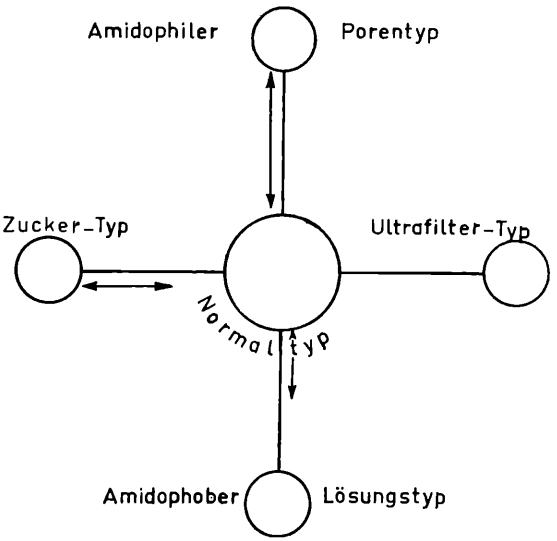
So zeigte es sich z. B., daß bei *Gentiana Sturmiana* Stengel- und Korollzellen scheinbar vollkommen verschiedene Permeabilitätsreihen besitzen oder daß die Reihen am selben Objekt, ja an derselben Zellsorte stark wechseln können.

Wichtiges Material haben dagegen die Permeabilitätsuntersuchungen für die protoplasmatische Pflanzenanatomie geliefert (WEBER 1929). Eine bedeutende frühe Beobachtung stammt von HÖFLER und STIEGLER (1921 — ausführlicher 1930). Sie stellten fest, daß die von ihnen entdeckte rasche Rückdehnung der Protoplaste der Stengelepidermis von *Gentiana Sturmiana* in Harnstofflösung nur diesen zukommt, nicht aber den Protoplasten der Subepidermis.

Die vergleichende Auswertung der vorliegenden Permeabilitätsreihen führte zur Aufstellung verschiedener Permeabilitätstypen. HÖFLER (1950, S. 678, 1958) hat dazu eine zusammenfassende graphische Darstellung gegeben (Abb. 1). Im Rahmen dieser Arbeit interessiert zunächst nur der senkrechte Ast in Abb. 1. Am unteren Ende steht der „*Rhoeo*-Typ", ein streng „amidophobes" Plasma. Für diesen wird ein basisches Plasma gefordert (vgl. COLLANDER u. BÄRLUND 1933, S. 90, HÖFLER 1936), welches die Permeation von Verbindungen vom Charakter des Glyzerins besonders fördert bzw. erleichtert oder besser ausgedrückt, der Permeation solcher Verbindungen weniger Widerstand entgegensetzt. Den Plasmen vom *Rhoeo*-Typ (amidophober Typ, Glyzerintyp) stehen nun „amidophile" Plasmen gegenüber. Diese haben mehr sauren Charakter und setzen dementsprechend der Permeation der basischen Amide weniger Widerstand entgegen. Der extreme Typ in Abb. 1 ist hier der *Gentiana-Sturmiana*-Typ. Das Plasma dieser Pflanze (Stengelepidermis) müßte also streng amidophil sein. Zwischen den Extremtypen liegen Plasmen vom „Normaltyp" bzw. solche mit nur schwach ausgeprägter Amidophilie und -phobie. Die einzelnen Typen sind nicht streng getrennt; wie die Pfeile andeuten, gibt es recht weitgehende (aber nicht alle!) Übergänge und Wandlungsmöglichkeiten. Es sei hier nur an die subepidermalen Stengelzellen von *Ranunculus repens* erinnert die je nach Jahreszeit amidophilen oder amidophoben Typ („Harnstofftyp" oder „Glyzerintyp") zeigen (HOFMEISTER 1938).

Doch zurück zum *Gentiana Sturmiana*-Typ. Dieser wird als amidophil und „hoch porenpermeabel" beschrieben. Letzteres deshalb, weil hier ja ein „rapider Harnstofftyp" gegeben ist und

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at



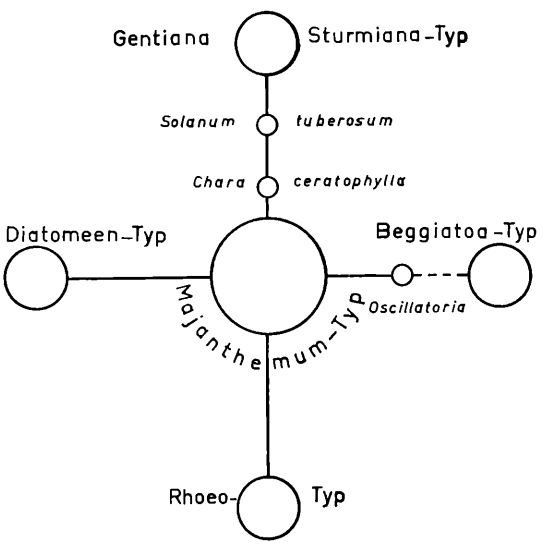


Abb. 1 (aus Höfler 1958)

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

angenommen werden kann, daß das kleine und sehr symmetrisch gebaute Harnstoffmolekül hier „Porenwege" benützt, besser ausgedrückt, daß für den Harnstoff hier neben dem Lösungsweg zusätzlich wassererfüllte Poren zur Verfügung stehen. Dieser zusätzliche Porenweg (=„Wasserweg") ermöglicht dem Harnstoff dann auch den für den rapiden Harnstofftyp kennzeichnenden schnelleren Durchtritt gegenüber Methylharnstoff der allein auf den Lösungsweg angewiesen ist. Der Ausdruck „Porenpermeabilität", der in dieser Arbeit weiter verwendet wird, soll aber nur die Tatsache an sich charakterisieren, daß eben in manchen Fällen Harnstoff schneller permeiert als Methylharnstoff (oder etwa Formamid schneller als Acetamid). Die Natur dieser Ultrafilterwirkung ist umstritten. Die finnische Schule bezweifelt in neuerer Zeit die Notwendigkeit der Annahme wassererfüllter Poren (WARTIOVAARA 1950, WARTIOVAARA und COLLANDER 1960).

Wenn man nochmals Abb. 1 betrachtet, so werden vom unteren Ende des senkrechten Astes — also vom *Rhoeo*-Typ aus — aufsteigend die Plasmen immer weniger amidophob und schließlich von der „Mitte" an bis zum oberen Ende immer amidophiler. In der Literatur zwar nicht ausdrücklich vermerkt, drängt sich aber außerdem noch der Gedanke auf, daß z. B. vom Mittelpunkt aus zum oberen Ende des senkrechten Astes die Plasmen immer mehr porenpermeabel werden, weil doch der Extremtyp — eben der *Gentiana Sturmiana*-Typ als „amidophil und hoch porenpermeabel" beschrieben wird.

Was nun den *Gentiana Sturmiana*-Typ, also das Plasma der Stengelepidermis, betrifft, habe ich schon vor längerer Zeit Grund gehabt zu zweifeln, ob dieses tatsächlich neben seiner großen Porenpermeabilität auch amidophil ist. Im Zusammenhang mit Untersuchungen über Permeabilitätsunterschiede zwischen Epidermen und Subepidermen hatte ich im Spätsommer 1950 Gelegenheit, *Gentiana Sturmiana* aus der Ramsau in Wien orientierend zu untersuchen (URL 1951). Die Epidermis zeigte den beschriebenen rapiden Harnstofftyp, die Subepidermis wies aber einen schwachen Glyzerintyp auf. Eigenartigerweise waren von den sonst so vieluntersuchten *Gentiana*-Stengeln nie Glyzerinwerte der Subepidermis veröffentlicht worden, doch kam der Befund trotzdem recht überraschend. Ich habe damals die Frage aufgeworfen (l. c., S. 498), ob man der Epidermis ein mehr saures Plasma und der Subepidermis ein mehr basisches Plasma zuschreiben soll, oder ob der Harnstoff in der Epidermis trotz des amidophoben Plasmas nur durch eine stark entwickelte Porenphase so stark gefördert ist. Eine für diese Fragestellung richtungweisende Mitteilung (HÖFLER

1949) lag damals schon vor. HÖFLER hatte festgestellt, daß zuweilen — etwa während regnerischer, kühler Tage — die Harnstoffpermeabilität der Stengelepidermis von *Gentiana Sturmiana* starke Depressionen erfährt, die oft schnell wieder abklingen. Solche „Schlechtwetterpflanzen" zeigten in der Epidermis Harnstoffwerte von ΔG 0,5 und darunter, gegenüber einem Mittel bei gutem Wetter von 4,0 und weit darüber. HÖFLER hatte 1949 leider nicht gleichzeitig Glyzerin gemessen, doch war es wahrscheinlich, daß so starke, plötzliche und kurzfristige Permeabilitätsänderungen im wesentlichen nur Stoffe betreffen, für welche auf Grund ihrer Größe und ihres Molekülbaues zusätzliche Porenpermeation wahrscheinlich ist. Es ist sehr wahrscheinlich, daß diese kurzfristigen Veränderungen auf alleinige Veränderungen in der Porenphase zurückzuführen sind. Da nun der ΔG-Wert der *Gentiana Sturmiana*-Stengelepidermis für Glyzerin um 1,0 liegt, war es möglich, für diese zunächst theoretisch ein amidophobes Plasma anzunehmen. Die Annahme, daß eine Plasmasorte die normal rapiden Harnstofftyp zeigt, amidophob sein könne, war nicht neu, denn schon MARKLUND (1936, S. 87) hatte darauf hingewiesen, daß Amidophilie und Porenphase Faktoren sind, die voneinander unabhängig sind und nicht gekoppelt auftreten müssen; HÖFLER hat aber diesen Gedanken nicht aufgegriffen.

Erst 1957 hatte ich anläßlich eines Arbeitsaufenthaltes in der Ramsau bei Schladming Gelegenheit, dort Stengelepidermen von *Gentiana Sturmiana* zu untersuchen. Die Pflanzen waren an einem kühlen, regnerischen Tag gesammelt und es ergab sich prompt ein Glyzerintyp. Da der Arbeitsaufenthalt der Bearbeitung eines anderen Themas (Einwirkung von Atmungsgiften auf die Plasmapermeabilität von Blechnum spicant, vgl. URL 1958) gewidmet war, wurden nur drei Versuche gemacht, doch sollen diese hier mitgeteilt werden. S. 264 und 266.

Die Glyzerinwerte stimmen recht genau mit den bekannten überein. Der Harnstoffwert liegt deutlich darunter. Die beiden Versuche am 25. 9. wurden an Schwesterschnitten ausgeführt. Nach Deplasmolyse kamen die Schnitte in 1,0 molare Traubenzuckerlösung. Nach etwa einer Stunde war in allen Fällen wieder Plasmolyse eingetreten, viele Zellen zeigten Plastidensystrophe.

Im folgenden soll nun über Versuche berichtet werden, die ich im September 1961 in Bayreuth an anderen Gentiana-Arten der Untergattung Gentianella ausführte. Es handelt sich um Stengelepidermen von *Gentiana germanica* (wohl *G. germanica* subsp. *germanica*) aus der Sektion Endotricha und um *Gentiana ciliata* aus der Sektion Crossopetalum.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Gentiana Sturmiana, 24. 9. 1957
C (Konzentration des Plasmolytikums) 1,2 mol Glyzerin. In die Lösung eingetragen $16^h 37$, t = 17,8°C. 1. Messung $16^h 45$, 2. Messung $16^h 50$, 3. Messung $16^h 55$, 4. Messung $17^h 00$, 5. Messung $17^h 05$, 6. Messung $17^h 10$, 7. Messung $17^h 15$.

Zelle	h	b	l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	l_6	l_7	G_1	G_2	G_3	G_4	G_5	G_6	G_7	ΔG_{1-2}	ΔG_{2-3}	ΔG_{3-4}	ΔG_{4-5}	ΔG_{5-6}	ΔG_{6-7}
1	47	12,9	32	33,3	36	39,5	42	43	—	0,589	0,617	0,674	0,749	0,802	0,824	—	0,336	0,804	0,900	0,636	0,264	—
2	63	9,9	39	40,6	46,2	47,5	51	53,5	55,5	0,566	0,592	0,680	0,702	0,757	0,796	0,829	0,312	1,056	0,264	0,660	0,468	0,396
3	53	9,9	33	35,9	40	44,8	46	50,2	52	0,560	0,616	0,692	0,782	0,805	0,877	0,912	0,672	0,912	1,080	0,276	0,864	0,420
4	43	10,5	26,8	30	33,4	36,5	40	43	—	0,542	0,616	0,695	0,768	0,849	0,918	—	0,888	0,948	0,876	0,972	0,828	—
5	49	12	29,5	32	35	38,1	41,8	45,1	—	0,520	0,571	0,633	0,696	0,771	0,839	—	0,612	0,744	0,756	0,900	0,816	—

Deplasmolysezeit ~45 min. $\Delta G_d = 0,83$ (0 – ~0,45) ΔG (Mittel) = **0,802**

Gentiana Sturmiana, 25. 9. 1957
C = 1,2 mol Harnstoff. Schnitt um $17^h 28$ in die Lösung. t = 17°C.
1. Messung $17^h 38$, 2. Messung $17^h 43$, 3. Messung $17^h 48$, 4. Messung $17^h 53$, 5. Messung $17^h 58$, 6. Messung $18^h 03$, 7. Messung $18^h 08$.

Zelle	h	b	l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	l_6	l_7	G_1	G_2	G_3	G_4	G_5	G_6	G_7	ΔG_{1-2}	ΔG_{2-3}	ΔG_{3-4}	ΔG_{4-5}	ΔG_{5-6}	ΔG_{6-7}
1	44	10,5	27,5	30	32,1	34,7	37,1	39	41,5	0,545	0,602	0,650	0,709	0,763	0,806	0,863	0,684	0,576	0,708	0,648	0,516	0,684
2	32	9	21	23,1	24,9	27	28,7	31,1	32,5	0,562	0,628	0,684	0,750	0,803	0,877	0,922	0,792	0,672	0,792	0,636	0,888	0,540
3	38	9	26	27,9	30,1	32	34,1	—	—	0,605	0,655	0,714	0,760	0,818	—	—	0,600	0,708	0,552	0,696	—	—
4	42	9,9	31,9	34,4	37	39,5	42	—	—	0,681	0,741	0,802	0,861	0,921	—	—	0,720	0,732	0,708	0,720	—	—
5	41	9,9	25,8	27,8	29,9	33,1	36	39	—	0,549	0,598	0,649	0,728	0,798	0,870	—	0,588	0,612	0,948	0,840	0,864	—
6	34	9,9	23	25	26,6	28	29,5	31	—	0,580	0,638	0,685	0,726	0,770	0,815	—	0,696	0,564	0,492	0,528	0,540	—

Deplasmolysezeit ~50 min. $\Delta G_d = 0,75$ (0 = ~0,45) ΔG (Mittel) = **0,675**

Material und Methodik

Die untersuchten Pflanzen stammen aus dem Weißjura in der südlichen Umgebung Bayreuths, waren teils blühend, teils fruchtend und wurden mit großen Erdballen eingebracht. Bei *Gentiana ciliata* wurden sowohl langstielige Exemplare von schattigeren Standorten wie auch kurzstieligere „Lichtpflanzen" untersucht. Es ergaben sich aber keine auffälligen Unterschiede. Während die Stengelepidermiszellen von *Gentiana germanica* meist durch Anthokyan rot gefärbt sind, ist dies bei *G. ciliata* nur selten der Fall und dann nur schwach. Versuchstechnisch sind die Stengelepidermiszellen von *G. germanica* das ungleich günstigere Objekt.

Die Permeabilitätsbestimmung erfolgte nach der plasmometrischen Methode (Höfler 1918a, b, 1934, 1958, Strugger 1949 u. v. a.). Als Maß genügte ΔG, die Änderung des Plasmolysegrades pro Stunde. In einigen Versuchen wurde der Zeitpunkt der Deplasmolyse mit einiger Genauigkeit erfaßt. Obwohl mit den plasmometrischen Werten aus prinzipiellen Gründen nicht glatt vergleichbar, wurden in diesen Fällen Werte für ΔG_d gesetzt. Sie ergaben sich aus $\Delta G_d = \frac{(C-O) \cdot 60}{C \cdot T}$. Hierin bedeutet C = Konzentration des Plasmolytikums, O = osmotischer Wert der Zellen, T = Deplasmolysezeit (vgl. Hofmeister 1948, Url 1951).

Die Versuche fielen in die Zeit einer spätsommerlichen Schönwetter- und Warmwetterperiode. Die Temperatur der Versuchslösungen betrug im allgemeinen 21,5—23,5°C. Darauf wurde bei den Versuchen Rücksicht genommen. In vielen Fällen erfolgte die Ausmessung der Zellen in Abständen von 15″, um die Liegezeit unter dem Deckglas abzukürzen; sofortiges Übertragen der Schnitte ins Fläschchen bzw. in einen frischen Lösungstropfen war nach Beendigung der Messung selbstverständlich. Die in den Tabellen und Versuchsprotokollen verwendeten Zeichen bedeuten folgendes: h = Länge der Zelle, b = Breite der Zelle (immer auf eine durch 3 teilbare Zahl auf- oder abgerundet), l = Länge des Protoplasten, G = Plasmolysegrad, O = osmotischer Wert, T = Deplasmolysezeit.

Versuche

a) *Gentiana germanica*

Tabelle 1 (S. 269) gibt einen Überblick über die Versuche an *Gentiana germanica* in chronologischer Reihenfolge. Die Permeabilität der Stengelhautzellen ist im allgemeinen recht hoch, doch zeigt sich nirgends ein rapider Harnstofftyp. Das vorstehende

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Gentiana Sturmiana, 25. 9. 1957
C = 1,2 mol Glyzerin. Schnitt um 18h 19 in die Lösung. t = 17° C.
1. Messung 18h 32, 2. Messung 18h 38, 3. Messung 18h 42, 4. Messung 18h 46, 5. Messung 18h 50.

Zelle	h	b	l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	G_1	G_2	G_3	G_4	G_5	ΔG_{1-2}	ΔG_{2-3}	ΔG_{3-4}	ΔG_{4-5}
1	37	8,1	28,5	33	37	—	—	0,716	0,841	0,952	—	—	1,250	1,665	—	—
2	43	6,9	28	30,5	34,5	38,2	41,8	0,598	0,666	0,760	0,846	0,907	0,680	1,410	1,290	0,915
3	42	8,1	27,2	30,6	34,5	39,1	42	0,583	0,640	0,734	0,842	0,912	0,570	1,410	1,620	1,050
4	34	6,9	22,9	25	27,7	29,7	31,3	0,606	0,666	0,746	0,805	0,853	0,600	1,200	0,885	0,720
5	39	8,1	26,5	29	32	34,8	37	0,610	0,674	0,751	0,823	0,879	0,640	1,155	1,080	0,840
6	54	8,1	32	35,4	40	45,5	49	0,542	0,605	0,690	0,792	0,857	0,630	1,275	1,530	0,975
7	47	9	28,9	32,6	36	39	41,5	0,551	0,630	0,702	0,765	0,818	0,790	1,080	0,945	0,795
8	45	9	27,5	31,9	35,8	38,5	40	0,544	0,637	0,729	0,789	0,822	0,930	1,380	0,900	0,495

Deplasmolysezeit ~ 34 min. $\Delta G_d = 1,1$ (0 = ~ 0,45) ΔG (Mittel) = **1,023**

Versuch Nr. 15

Zelle	h	b	l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	G_1	G_2	G_3	G_4	G_5	ΔG_{1-2}	ΔG_{2-3}	ΔG_{3-4}	ΔG_{4-5}
1	58	6,9	43	45	48	51,5	54	0,701	0,735	0,788	0,847	0,908	2,04	2,12	3,54	3,66
2	44	5,1	35	37,1	40	42	44	0,756	0,804	0,870	0,916	0,962	2,88	2,64	2,76	2,76
3	49	6	42	44	48	—	—	0,816	0,857	0,938			2,46	3,24	—	—

ΔG (Mittel) = **2,81**

Protokoll gibt einen Versuch mit Methylharnstoff wieder (Nr. 15). Der Schnitt kam um $12^h 36$ in 1,0 mol Methylharnstoff. 1. Messung $12^h 43$, 2. Messung $12^h 44$, 3. Messung $12^h 45' 30''$, 4. Messung $12^h 46' 30''$, 5. Messung $12^h 47' 30''$. S. 266.

Nach dem Versuch in 1,0 Traubenzucker übertragen, zeigten alle Zellen um $13^h 15$ wieder schöne Plasmolyse und gute Systrophen.

Harnstoff permeiert immer langsamer als Methylharnstoff, meist aber doch recht schnell, nur in einem Fall recht langsam. Jedenfalls erreichen hier im Frühherbst die Harnstoffwerte nie die Höhe der von *Gentiana Sturmiana* her bekannte Permeabilität, obwohl die *G. Sturmiana*-Werte von Versuchen stammen, die bei wesentlich niedrigerer Temperatur ausgeführt wurden. Das folgende Protokoll (Versuch Nr. 16) gibt einen Harnstoffversuch wieder. In die 1,5 molare Lösung wurde der Schnitt um $12^h 50$ eingetragen, 1. Messung $12^h 58$, 2. Messung $13^h 01$, 3. Messung $13^h 03$, 4. Messung $13^h 06$, 5. Messung $13^h 08$. S. 268.

Wie bei hohen Durchtrittsgeschwindigkeiten immer, schwanken auch hier die Werte. Die Permeabilität ist aber nicht pathologisch erhöht.

Auffällig ist die nur in einem Versuch gemessene recht niedrige Harnstoffpermeabilität (Nr. 8). Der Schnitt wurde um $15^h 45$ in 1,5 molare Lösung eingetragen. 1. Messung $15^h 51$, 2. Messung $15^h 53$, 3. Messung $15^h 56$, 4. Messung $15^h 01$, 5. Messung $16^h 06$. S. 268.

Der Versuchsverlauf ist fast ideal, in 0,7 mol Traubenzuckerlösung nach dem Versuch übertragen, plasmolysieren alle Zellen. Es soll natürlich diesem Versuch kein besonderer Wert beigemessen werden, doch sagt er immerhin, wie stark die Harnstoffpermeabilität schwanken kann. Versuche mit Glyzerin an Schnitten derselben Pflanze zeigten übrigens normal hohe Werte.

Wie die Werte für Methylharnstoff liegen auch die Glyzerinwerte recht gleichmäßig und hoch. Bei dem schnellen Durchtritt verwundern auch hier die größeren Schwankungen nicht. Der Schnitt des folgenden Versuchs (Nr. 9) wurde um $11^h 44$ in 1,2 molare Glyzerinlösung gebracht, 1. Messung $11^h 54$, 2. Messung $11^h 57$, 3. Messung 12^h, 4. Messung $12^h 03$. S. 268.

Wie das folgende Protokoll zeigt, liegen die Malonamidwerte recht hoch. Der Schnitt (Versuch Nr. 7) wurde um $14^h 34$ in die 0,7 molare Lösung eingelegt. 1. Messung $14^h 57$, 2. Messung 15^h, 3. Messung $15^h 03$, 4. Messung $15^h 06$, 5. Messung $15^h 09$. S. 269.

Der Erythritwert stimmt recht genau mit dem von *Gentiana Sturmiana* her bekannten (Höfler 1936) überein (Versuch Nr. 3).

Zusammenfassend kann man sagen, daß die Permeabilität der Stengelepidermis von *Gentiana germanica* hoch ist und in der

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Versuch Nr. 16

Zelle	h	b	l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	G_1	G_2	G_3	G_4	G_5	ΔG_{1-2}	ΔG_{2-3}	ΔG_{3-4}	ΔG_{4-5}
1	61	6	51	56	57,5	60	—	0,802	0,885	0,910	0,950	—	1,66	0,75	0,80	—
2	67	7,2	43,2	48	49,8	52	53,3	0,610	0,680	0,708	0,740	0,759	1,40	0,84	0,64	0,57
3	60	6	43,7	47	49	51	52,6	0,695	0,750	0,783	0,816	0,844	1,10	0,99	0,66	0,84
4	35	6	25,1	30	31,3	33,1	34,5	0,660	0,800	0,837	0,889	0,930	2,80	1,11	1,04	1,23
5	54	6	39	42	43,9	47	48	0,685	0,741	0,776	0,834	0,852	1,12	1,05	1,16	0,54

ΔG (Mittel) = **1,06**

Versuch Nr. 8

Zelle	h	b	l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	G_1	G_2	G_3	G_4	G_5	ΔG_{1-2}	ΔG_{2-3}	ΔG_{3-4}	ΔG_{4-5}
1	36	6	—	27,8	29,4	30,6	31	—	0,717	0,761	0,795	0,806	—	0,880	0,408	0,132
2	42	6,6	31	32	32,5	33,1	34	0,686	0,710	0,721	0,735	0,756	0,720	0,220	0,168	0,252
3	65	7,2	37,3	38,1	38,6	39,2	39,9	0,537	0,549	0,557	0,566	0,577	0,360	0,160	0,108	0,132
4	53	6	40	40,8	42	43	43,9	0,717	0,732	0,755	0,775	0,790	0,450	0,460	0,240	0,180

ΔG (Mittel) = **0,325**

Versuch Nr. 9

Zelle	h	b	l_1	l_2	l_3	l_4	G_1	G_2	G_3	G_4	ΔG_{1-2}	ΔG_{2-3}	ΔG_{3-4}
1	51	8,1	35,5	39,2	41,6	43	0,643	0,716	0,763	0,790	1,46	0,94	0,54
2	68	8,1	49	54,3	58,6	60,1	0,681	0,759	0,821	0,844	1,56	1,24	0,46
3	36	6	28	31,5	33	34,2	0,722	0,820	0,861	0,895	1,96	0,82	0,68
4	77	7,2	46	51,9	57,6	60	0,566	0,642	0,716	0,748	1,52	1,48	0,64
5	46	7,2	33,8	36,7	41,8	43,9	0,683	0,745	0,856	0,902	1,24	2,22	0,92

ΔG (Mittel) = **1,18**

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Versuch Nr. 7

Zelle	h	b	l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	G_1	G_2	G_3	G_4	G_5	ΔG_{1-2}	ΔG_{2-3}	ΔG_{3-4}	ΔG_{4-5}
1	48	6	37,8	39,4	41	42,6	44,2	0,746	0,779	0,813	0,846	0,879	0,660	0,680	0,660	0,660
2	51	7,2	33	34,2	35,7	37	39	0,600	0,624	0,653	0,678	0,718	0,480	0,580	0,500	0,800
3	44	6	36,4	38,2	40	—	—	0,782	0,822	0,864	—	—	0,800	0,840	—	—
4	61	6,9	51,6	52	54,4	56	57,5	0,808	0,830	0,870	0,897	0,922	0,440	0,800	0,540	0,500

ΔG (Mittel) = **0,638**

Tabelle 1. *Gentiana germanica*

Nr.	Datum	Lösung	Zellen	Messungen	ΔG-Mittel	ΔG-Extreme	T	ΔG_d	O	t
1	20. 9. 1961	2,0 mol Harnstoff	4	6	1,97	1,1–2,85	18′	2,7	0,38	21,5°
2	20. 9. 1961	2,0 mol Methylharnstoff	3	4	2,66	2,04–3,24				
3	21. 9. 1961	0,9 mol Erythrit	6	3	0,047	0,023–0,081				
4	21. 9. 1961	1,2 mol Glyzerin	4	3	1,38	0,93–2,14				
5	21. 9. 1961	1,5 mol Methylharnstoff	5	5–8	2,13	1,2–3,29	12′	3,3	0,5	
6	21. 9. 1961	1,2 mol Glyzerin	3	4	1,93	1,12–3,33	14′	2,5	0,5	
7	21. 9. 1961	0,7 mol Malonamid	4	5	0,638	0,480–0,840				22,4°
8	21. 9. 1961	1,5 mol Harnstoff	4	5	0,325	0,108–0,880				
9	22. 9. 1961	1,2 mol Glyzerin	5	4	1,18	0,460–2,22	30′	1,16	0,5	22,4°
10	22. 9. 1961	1,5 mol Harnstoff					25′–30′	1,5	0,5	
11	22. 9. 1961	0,7 mol Malonamid					22′	0,78	0,5	
12	23. 9. 1961	1,5 mol Harnstoff	5	5	1,08	0,42–2,00	30′	1,3	0,52	
13	23. 9. 1961	1,0 mol Methylharnstoff	3	5	2,57	2,24–2,92	13′	2,1	0,52	22,5°
14	23. 9. 1961	0,7 mol Malonamid	6	6	0,349	0,105–0,624	75′	0,23	0,52	
15	23. 9. 1961	1,0 mol Methylharnstoff	3	5	2,81	2,04–3,66	14′	2,0	0,52	
16	23. 9. 1961	1,5 mol Harnstoff	5	5	1,06	0,54–2,80			0,52	23°
17	23. 9. 1961	1,2 mol Glyzerin	4	4	1,41	0,56–2,76				

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Größenordnung der der nah verwandten *G. Sturmiana* ähnlich. Es ist aber kein rapider Harnstofftyp zu beobachten und außerdem permeiert Glyzerin schneller oder zumindest gleich schnell als Harnstoff Das Plasma ist also nicht dem amidophilen Typ zuzurechnen.

b) *Gentiana ciliata*

Das Permeabilitätsverhalten der Stengelepidermiszellen von *G. ciliata* (für welche im Schrifttum noch keine Messungen vorliegen) unterscheidet sich recht stark von den gleichen Zellen von *G. germanica*. Die Geschwindigkeit des Durchtritts der geprüften Diosmotika liegt wesentlich niedriger, im allgemeinen etwa eine Größenordnung. Die Versuche sind in Tabelle 2 (S. 272) zusammengestellt. Vor allem ist der Glyzerintyp bei *G. ciliata* ausgeprägter als bei *G. germanica*. Die wiedergegebenen Protokolle je eines Harnstoff- und eines Glyzerinversuchs wurden an Schwesterschnitten ausgeführt, die von einer kurzstieligen „Lichtpflanze" gewonnen wurden (Versuch Nr. 23 und 24).

Versuch Nr. 23: Schnitt in 1,0 mol Harnstoff eingetragen 13^h16. 1. Messung 13^h29, 2. Messung 13^h39, 3. Messung 13^h59, 4. Messung 14^h29, 5. Messung 14^h59.

Das Protokoll von Versuch Nr. 24 (Glyzerin) ist auf S. 271 wiedergegeben. Der Schnitt kam nachher in 0,7 molare Traubenzuckerlösung. Am nächsten Tag war alles wieder plasmolysiert und es war allgemein Systrophe eingetreten.

Mit Malonamid wurde nur ein Versuch gemacht (Nr. 27). Der Wert liegt recht niedrig, jedenfalls niedriger im Vergleich zu Harnstoff als dies bei *Gentiana germanica* der Fall ist.

Methylharnstoff permeiert in der Versuchsreihe vom 21. 9. etwa 4mal schneller als Harnstoff, am 22. 9. dagegen über 10mal schneller. Dieses Verhältnis ist aber wahrscheinlich nicht normal, es ist entweder der Harnstoffwert zu niedrig oder der Methylharnstoffwert zu hoch (vgl. COLLANDER und WIKSTRÖM 1949, HÖFLER 1958, S. 282).

Auch mit Erythrit wurde nur ein kurzer orientierender Versuch ausgeführt. Der Wert ist ähnlich dem von *G. germanica*, also im Verhältnis zu den anderen Diosomotika bei *Gentiana ciliata* recht hoch. Wenn der Wert stimmt, würde er — neben der größeren Überlegenheit von Glyzerin über Harnstoff bei *G. ciliata* — ebenfalls für ein relativ amidophobes Plasma sprechen.

* *

*

Versuch Nr. 23

Zelle	h	b	l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	G_1	G_2	G_3	G_4	G_5	ΔG_{1-2}	ΔG_{2-3}	ΔG_{3-4}	ΔG_{4-5}
1	48	6	37	37,3	38,5	40,4	44	0,729	0,735	0,760	0,800	0,875	0,036	0,075	0,080	0,150
2	36	6	28,2	28,8	29,5	31,8	33,1	0,728	0,745	0,764	0,829	0,864	0,102	0,057	0,130	0,070
3	32	5,1	26,9	27,2	27,9	29,5	30,8	0,787	0,797	0,819	0,868	0,910	0,060	0,066	0,098	0,084
4	41	6	32,1	32,7	34,1	36,8	39	0,735	0,749	0,783	0,850	0,903	0,084	0,102	0,134	0,106

ΔG (Mittel) = **0,102**

Gentiana ciliata, 19. 9. 1961 (Versuch Nr. 24)

C = 1,0 mol Glyzerin, Schnitt in die Lösung um 15^h 15. 1. Messung 15^h 30, 2. Messung 15^h 34, 3. Messung 15^h 38, 4. Messung 15^h 43, 5. Messung 15^h 49, 6. Messung 15^h 55, 7. Messung 16^h 01

Zelle	h	b	l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	l_6	l_7	G_1	G_2	G_3	G_4	G_5	G_6	G_7	ΔG_{1-2}	ΔG_{2-3}	ΔG_{3-4}	ΔG_{4-5}	ΔG_{5-6}	ΔG_{6-7}
1	56	8,1	44	46,7	47,1	48	49,1	50,1	52	0,737	0,784	0,791	0,809	0,826	0,845	0,879	0,705	0,105	0,216	0,170	0,190	0,340
2	41	8,1	29,7	32	32,9	33,2	34	34,7	35,3	0,659	0,715	0,736	0,745	0,765	0,781	0,795	0,840	0,315	0,108	0,200	0,160	0,140
3	48	9	37	38,5	39	—	39,8	40,9	41,5	0,709	0,739	0,750	—	0,766	0,789	0,802	0,450	0,165	0,160	—	0,230	0,130
4	51	9	41,4	44,5	45	45,9	47	48	49,2	0,752	0,814	0,824	0,841	0,863	0,882	0,905	0,930	0,150	0,204	0,220	0,190	0,230
5	58	9	47,4	48	48,5	49,3	51,2	54	56	0,765	0,776	0,785	0,799	0,832	0,879	0,913	0,165	0,135	0,168	0,330	0,470	0,340

ΔG (Mittel) = **0,281**

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 2. *Gentiana ciliata*

Nr.	Datum	Lösung	Zellen	Messungen	ΔG-Mittel	ΔG-Extreme	T	ΔG_d	O	t
18	18. 9. 1961	1,2 mol Glyzerin					60′	0,62	0,45	24°
19	18. 9. 1961	1,0 mol Harnstoff	2	3	0,185	0,080–0,320				24°
20	18. 9. 1961	1,0 mol Glyzerin	2	8	0,402	0,260–0,60				24°
21	19. 9. 1961	1,0 mol Glyzerin	5	5	0,190	0,048–0,624	100′	0,31	0,48	
22	19. 9. 1961	1,0 mol Harnstoff	5	4	0,240	0,144–0,402				
23	19. 9. 1961	1,0 mol Harnstoff	4	5	0,120	0,036–0,150				24°
24	19. 9. 1961	1,0 mol Glyzerin	5	7	0,281	0,108–0,930				
25	21. 9. 1961	1,0 mol Harnstoff	5	6	0,218	0,072–0,332	110′	0,27	0,49	20,5°
26	21. 9. 1961	1,2 mol Glyzerin	4	6	0,211	0,102–0,444	90′	0,39		
27	21. 9. 1961	0,7 mol Malonamid	5	3	0,019	0,007–0,037				
28	21. 9. 1961	1,0 mol Methylharnstoff	4	4	0,913	0,420–1,950	26′	1,2		22,4°
29	21. 9. 1961	1,0 mol Erythrit	3	3	0,045	0,022–0,064				
30	22. 9. 1961	1,2 mol Glyzerin	4	3	0,134	0,088–0,184				
31	22. 9. 1961	1,2 mol Harnstoff	6	6	0,031	0,009–0,102				
32	22. 9. 1961	1,0 mol Glyzerin					50′	0,6	0,5	
33	22. 9. 1961	1,0 mol Methylharnstoff	3	5	0,40	0,24–0,50				17°
34	22. 9. 1961	1,2 mol Glyzerin	6	7	0,134	0,064–0,288				

Interessant ist in diesem Zusammenhang ein Versuch an *Gentiana austriaca* (wohl *G. austriaca* subsp. *austriaca*, die Herbstrasse der Voralpen und der pannonischen Ebene), der am 9. 10. 1961 im Wiener Institut von Frl. cand. phil. E. Mayer durchgeführt wurde. Schwesterschnitte wurden in Harnstoff und Glyzerinlösung gebracht und die Permeabilität gemessen. Die beiden Protokolle sollen wiedergegeben werden. Beim Harnstoffversuch wurde der Schnitt um 10^h55 in eine 1,5 molare Lösung gebracht. 1. Messung 12^h40, 2. Messung 13^h, 3. Messung 13^h20, 4. Messung 13^h50, 5. Messung 14^h20. Die Temperatur der Lösung betrug 19,5°C.

Zum Glyzerinversuch wurde der Schnitt um 14^h25 in 1,5 molare Lösung gelegt. 1. Messung 14^h32, 2. Messung 14^h42, 3. Messung 14^h57, 4. Messung 15^h27. (Protokolle auf S. 274.)

Besprechung

In der kurzen zur Verfügung stehenden Zeit konnte natürlich keine erschöpfende Analyse des Permeabilitätsverhaltens der Stengelepidermen von *Gentiana germanica* und *G. ciliata* durchgeführt werden. Das Hauptaugenmerk wurde auch auf das Verhältnis von Glyzerin- und Harnstoffpermeabilität gerichtet. Die Werte für die anderen Substanzen besitzen mehr orientierende Natur, ebenso die für *Gentiana Sturmiana* und *G. austriaca* mitgeteilten Versuche. Mit großer Sicherheit zeigt sich aber, daß in allen untersuchten Fällen die Stengelepidermen für Glyzerin durchlässiger sind als für Harnstoff, wir es also mit amidophoben Plasmen zu tun haben, nicht mit amidophilen. Vom Standpunkt der vergleichenden Protoplasmatik aus ist es interessant, daß nicht alle Gentiana-Arten hoch permeable Stengelepidermen besitzen. *G. ciliata* und wohl auch *G. austriaca** haben recht niedrige Durchlässigkeit.

Wie in der Einleitung dargetan, waren zunächst theoretische Überlegungen der Ausgangspunkt für die Vermutung, daß das Plasma der Stengelepidermis von *Gentiana Sturmiana* amidophob sein müßte. Diese Vermutung hat sich in der Folge für alle bis jetzt daraufhin untersuchten Gentiana-Stengelepidermen bestätigt. Daß die Korollzellen von *G. Sturmiana* ein stark amidophobes Plasma haben, ist schon lange bekannt (Höfler 1936), auch Unterschiede in der Plasmapermeabilität von Zellsorten derselben Pflanze kennt

* Rottenburg (1943) hat an dieser Pflanze allerdings rapiden Harnstofftyp beobachtet.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Gentiana austriaca, 1,5 mol Harnstoff (vgl. S. 273)

Zelle	h	b	l_1	l_2	l_3	l_4	l_5	G_1	G_2	G_3	G_4	G_5	ΔG_{1-2}	ΔG_{2-3}	ΔG_{3-4}	ΔG_{4-5}
1	33	12	19	21	21,9	22,5	23	0,454	0,515	0,542	0,561	0,575	0,183	0,081	0,038	0,028
2	27	12,9	17,3	18,8	20	21	21,5	0,482	0,537	0,582	0,619	0,638	0,165	0,175	0,074	0,038
3	30	11,4	17,5	19	20	21	22	0,467	0,517	0,550	0,583	0,617	0,150	0,099	0,066	0,068
4	30	12	18,2	20	20,7	21,2	21,8	0,473	0,553	0,557	0,573	0,594	0,180	0,072	0,032	0,042

ΔG (Mittel) = **0,098**

Gentiana austriaca, 1,5 mol Glyzerin (vgl. S. 273)

Zelle	h	b	l_1	l_2	l_3	l_4	G_1	G_2	G_3	G_4	ΔG_{1-2}	ΔG_{2-3}	ΔG_{3-4}
1	58	9,9	30	35	39,5	44	0,460	0,546	0,624	0,700	0,516	0,232	0,152
2	39	9,9	20	23	25,8	31	0,438	0,530	0,603	0,736	0,576	0,292	0,252
3	41	11,1	22	26	29	32,3	0,448	0,546	0,619	0,748	0,588	0,292	0,258
4	37	11,1	20,5	23	26	30,5	0,457	0,524	0,606	0,700	0,402	0,328	0,238
5	35	11,1	21,5	25	28	—	0,511	0,611	0,697	—	0,600	0,308	—
6	36	11,1	20,3	23,5	27	—	0,455	0,542	0,638	—	0,522	0,384	—
7	38	11,1	22	25,5	28	—	0,484	0,550	0,616	—	0,406	0,264	—

ΔG (Mittel) = **0,367**

man schon lange. Doch erschienen so große Unterschiede, wie sie für Stengelepidermis- und Korollzellen von *Gentiana Sturmiana* beschrieben wurden (HÖFLER 1936), doch recht ungewöhnlich. Nun ist aber wohl das Plasma aller (herbstlichen) Gentianazellen amidophob. Nur haben eben die Plasmen der Stengelepidermiszellen die Eigenschaft, unter bestimmten physiologischen Zuständen einen „Poreneffekt" in der Weise ausüben zu können, daß der kleinmolekulare Harnstoff beschleunigt permeiert, im speziellen Fall schneller als sein lipoidlöslicheres Derivat Methylharnstoff.

Außer in einem Fall (*Gentiana cruciata*, URL 1952, S. 289) habe ich Epidermen von Gentiana-Arten nie in einem solchen physiologischen Zustand angetroffen, wo Harnstoff schneller permeiert als Methylharnstoff. An anderen Objekten scheint mir der rapide Harnstofftyp gleichmäßiger vorzukommen, etwa bei *Physalis Alkekengi* oder *Campanula trachelium* und *rapunculoides*. Bei den in der vorliegenden Arbeit verwendeten Gentiana-Pflanzen hat es sich jedenfalls nicht um „Schlechtwetterpflanzen" gehandelt, das Fehlen einer rapiden Harnstoffpermeabilität ist also nicht auf eine „Depression" nach Regen oder kühler Witterung zurückzuführen. Von Depression sollte man außerdem nur sprechen, wenn vorher und nachher die gewohnte — nämlich die rapide Harnstoffpermeabilität — herrscht. Das war aber nicht der Fall. Was die untersuchten Gentiana-Arten betrifft, so ist es, den ΔG-Werten nach zu urteilen, möglich, daß bei *Gentiana germanica* rapider Harnstofftyp auftreten kann, kaum aber bei *Gentiana ciliata*. Nach einer mündlichen Mitteilung Prof. HÖFLERS hat dieser tatsächlich in verschiedenen Jahren an *Gentiana germanica* aus der Umgebung Bayreuths rapiden Harnstofftyp beobachtet. Seine Versuche hatten allerdings früher im Jahr stattgefunden. Daß in meinen Versuchen, die im späten Teil der Vegetationsperiode stattfanden, nie rapider Harnstofftyp beobachtet werden konnte, kann übrigens seinen Grund auch in der hohen Temperatur haben, die während der Versuche herrschte. Nach Überlegungen WARTIOVAARAS (1951), auf die hier nicht näher eingegangen werden soll, ist nämlich mit Siebeffekten, also mit „Porenpermeabilität", vor allem bei tieferen Temperaturen zu rechnen.

Wenn man speziell die hochpermeablen Gentiana-Stengelepidermen betrachtet, so ist es sicher, daß sie zuweilen rapiden Harnstofftyp zeigen, sie sind aber darum nicht extrem amidophil. Schon aus diesem Grund muß das Permeabilitätsschema von HÖFLER (Abb. 1) einer Korrektur unterzogen werden. Vor allem muß die Bezeichnung „*Gentiana Sturmiana*-Typ" als Kennzeichnung

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

für ein „amidophiles und hoch porenpermeables" Plasma fallengelassen werden, denn *Gentiana Sturmiana* ist ja nicht (oder nicht immer) amidophil. Wie schon in der Einleitung erwähnt, ist aber im Schema der Abb. 1 vor allem irreführend, daß *Gentiana Sturmiana* am oberen Ende des senkrechten Astes steht, erstens weil es dann extrem amidophil sein müßte und dann, weil der Eindruck entsteht, als würde mit zunehmender Amidophilie auch die Porenpermeabilität größer werden oder gar letztere an erstere gebunden sein. All das kommt nun daher, weil das Schema auf einem Ordnungsprinzip beruht, welches immer wieder angewendet wurde, nämlich der Anordnung der Permeabilitätsreihen nach steigenden oder fallenden Harnstoff- bzw. Glyzerinwerten oder aber dem Vergleich der Werte dieser beiden Stoffe. Harnstoff ist aber als Ordnungsfaktor in keiner Weise geeignet. Vom biochemischen Standpunkt wird ihm viel Nachteiliges nachgesagt (BOGEN 1938, 1940, 1950), im konkreten Fall ist ungünstig vor allem aber sein schnell wechselndes und auch kurzzeitig stark modifizierbares Permeationsverhalten, Dinge, die wohl mit seinem kleinen Molekül zusammenhängen und der damit im Zusammenhang stehenden Porenpermeabilität (=Ultrafiltereffekt, Siebwirkung).

Um die Amidophilie bzw. Amidophobie eines Plasmas zu kennzeichnen, ist es notwendig, sich nach einer anderen Stoffkombination umzuschauen. Glyzerin kann und muß beibehalten werden. Es ist trotz verschiedener (widerlegter) Einwände eines der unschädlichsten und am meisten verwendeten Plasmolytika. Als Amid steht an Stelle des Harnstoffs eigentlich nur ein Stoff zur Verfügung, nämlich Malonamid. Es besitzt mittlere bis niedrige Permeabilität, zeigt wegen der Größe des Moleküls (MG =102) keine Porenpermeabilität und ist weitgehend unschädlich. Aus diesem Grund hat es auch BOGEN (1950) als Basis für einen Vergleich verschiedener Permeationstypen gebraucht. Andere Amide (Acetamid, Laktamid usw.) permeieren zu schnell und sind auch nicht ganz ungiftig. Malonamid hat auch den Vorteil einer günstigen Lage zum Glyzerin. Während es bei sehr amidophoben Plasmen vielmals langsamer als Glyzerin permeiert (z. B. *Rhoeo*), dringt es in stark amidophile Plasmen (*Oedogonium*, *Plagiothecium*) schneller ein als dieses.

Auf Grund dieser Überlegungen sind in Tabelle 3 Objekte zusammengestellt, gereiht nach dem jeweiligen Verhältnis Glyzerin:Malonamid. Neben dem Autor sind das Permeabilitätsmaß, in dem die absoluten Werte angegeben sind, eingetragen und dann die Werte für Methylharnstoff, Harnstoff, Glyzerin, Malonamid und — soweit vorhanden — Erythrit. Unter den Absolutwerten

stehen die Verhältnisse der Permeabilitätswerte für Glyzerin = 1 gesetzt. Die Tabelle bildet die Grundlage für Abb. 2. Im logarithmischen Maßstab gezeichnet liegen auf der waagrechten Geraden die Glyzerinwerte. Auf der von links nach rechts ansteigenden Geraden sind die Malonamidwerte im Verhältnis zu Glyzerin aufgetragen. Das Verhältnis der Malonamidwerte zu den Glyzerinwerten bestimmt also die Lage der einzelnen Reihen im Diagramm. Die Neigung der Malonamidgeraden ist von den beiden Extremverhältniswerten zu Glyzerin bestimmt. Ganz links steht daher *Rhoeo*, ganz rechts das amidophilste Plasma — *Oedogonium Itzigsohnii*. Die Werte für Harnstoff — durch die ausgezogene Linie verbunden — und für Methylharnstoff — durch die strichlierte Linie verbunden — zeigen selbstverständlich nur ungefähre Symbasie mit den Malonamidwerten, doch ist trotzdem das Prinzip der gruppengebundenen Löslichkeit (Höber 1926, Wilbrandt 1931) deutlich ersichtlich. Immer ist ja zu bedenken, daß die Lage der Reihen im Diagramm durch das Verhältnis von Glyzerin zu Malonamid fixiert ist. Schon ohne allzu große Änderung der Werte dieser beiden Stoffe wäre es möglich, eine Anordnung der Reihen zu erreichen, die das starke Auf und Ab der Harnstoff- und Methylharnstoffkurve einigermaßen glättet. In das Diagramm sind — soweit vorliegend — auch die Erythritwerte eingetragen. Sie sind durch die zuunterst liegende ausgezogene Linie verbunden. Im wesentlichen geht sie der Glyzerinlinie symbat, ebenfalls einigermaßen der gruppengebundenen Löslichkeit gehorchend. Da bei *Rhoeo* der Erythritwert höher liegt als der Malonamidwert, schneiden sich vorher die Linien. Die Symbasie der Glyzerin- und der Erythritlinie wird dadurch besonders betont (und gleichzeitig das Extreme der *Rhoeo*-Reihe). Der orientierende Erythritwert von *Gentiana ciliata* (35) ist mit einem Fragezeichen versehen. Obwohl er einigermaßen ins Diagramm passen würde, ist seine Gültigkeit fraglich. Es wäre außer *Rhoeo* der einzige Fall, wo Erythrit schneller permeiert als Malonamid.

Was zeigt uns das Diagramm im Hinblick auf Amidophilie, Amidophobie und Porenpermeabilität? Wenn wir als Maß der Amidophilie das Verhältnis der Permeationsgeschwindigkeiten von Glyzerin und Malonamid gebrauchen — und es wurde dargetan, warum das besser ist als der hergebrachte Vergleich von Harnstoff und Glyzerin —, sehen wir zunächst eine Häufung der Reihen in der Mitte des Diagramms. Also grob gesprochen etwa zwischen einem Glyzerin/Malonamid-Verhältnis von 1:0,46 und 1:0,132 (*Elodea*, Zone II, und *Lamium* bewässert). Es liegt wohl nahe, hier einen „Normaltyp" der Permeabilität zu suchen. In diesem

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 3

Objekt	Autor	Permeabilitätsmaß	Methylharnstoff	Harnstoff	Glyzerin	Malonamid	Erythrit
1. Oedogonium Itzigsohnii	LENK 1956	ΔG	4,485 77	0,770 13,2	0,058 1	0,278 4,8	— —
2. Oedogonium sp.	MARKLUND 1936	P. 10^4	10,4 17	5,2 8,6	0,61 1	2,1 3,5	— —
3. Plagiothecium denticulatum	MARKLUND 1936	P. 10^4	3,1 29	1,1 10	0,11 1	0,23 2,1	0,02 0,19
4. Ceramium diaphanum	ELO 1937	P. 10^4	38 5,2	32 4,4	7,3 1	8,9 1,2	0,68 0,093
5. Zygnema cyanosporum	MARKLUND 1936	P. 10^4	5,2 20	1,7 6,3	0,27 1	0,27 1	0,06 0,21
6. Blechnum spicant	HÖFLER 1958	ΔG	0,076 4,7	0,030 2	0,016 1	0,017 1	0,008 0,5
7. Pylaiella litoralis	MARKLUND 1936	P. 10^4	11 14	2,3 2,8	0,82 1	0,55 0,67	0,04 0,05
8. Elodea densa „Hauptreihe“	MARKLUND 1936	P. 10^4	16 12	6,4 4,8	1,3 1	0,82 0,61	0,14 0,11
9. Oedogonium echinosporum	LENK 1956	ΔG	2,952 210	1,140 81	0,14 1	0,081 0,58	— —
10. Maianthemum bifolium	HÖFLER 1934	P′	0,527 8	0,183 2,75	0,066 1	0,037 0,56	0,005 0,131
11. Cladophora glomerata	LENK 1956	ΔG	1,375 6,3	0,205 0,95	0,216 1	0,122 0,56	— —
12. Elodea „Zone II“	MARKLUND 1936	P. 10^4	30 4,9	69 11,3	6,1 1	2,8 0,46	— —
13. Mougeotia scalaris	LENK 1956	ΔG	1,426 10,6	0,277 2	0,135 1	0,059 0,44	— —

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

14. Spirogyra sp.	Elo 1937	P. 10^4	10 9,1	5,8 5,3	1,1 1	0,48 0,44	0,13 0,12
15. Oscillatoria Lloydiana	Kusel 1962	P. 10^4	612 3	172 0,73	203 1	86 0,425	33 0,164
16. Spirogyra cf. dubia	Lenk 1956	ΔG	2,527 20	0,521 4,3	0,122 1	0,048 0,39	— —
17. Pleurotaenium Ehrenbergii	Krebs 1952	ΔG	2,68 67	0,55 12,5	0,044 1	0,017 0,385	0,0043 0,1
18. Oedogonium Pringsheimii veg. Zellen	Lenk 1956	ΔG	1,611 9,7	1,945 12	0,156 1	0,059 0,38	— —
19. Gentiana germanica	Url 1962	ΔG	2,54 1,77	1,38 0,965	1,43 1	0,493 0,345	0,047 0,033
20. Hippuris, Wasserblatt	Elo 1938	P. 10^4	2,5 13	0,41 2,1	0,20 1	0,065 0,33	0,012 0,060
21. Taraxacum pectinatiforme „Blatt 1“	Marklund 1936	P. 10^4	210 28,3	79 10,6	74 1	2,1 0,28	— —
22. Oedogonium sp.	Lenk 1956	ΔG	2,546 11,2	0,961 4,2	0,227 1	0,062 0,27	— —
23. Gentiana Sturmiana Stengelepidermis	Höfler 1936	ΔG	1,40 1,4	4,0 4	1,04 1	0,277 0,265	0,036 0,034
24. Lemna minor	Marklund 1936	P. 10^4	7,2 6,8	14 13,7	1,1 1	0,24 0,23	0,032 0,031
25. Elodea „Zone I“	Marklund 1936	P. 10^4	8,5 12	1,5 2,1	0,71 1	0,15 0,21	— —
26. Curcuma rubescens	Marklund 1936	P. 10^4	3,2 5,1	0,53 0,84	0,63 1	0,13 0,21	0,11 0,18
27. Hippuris, Luftblatt	Elo 1938	P. 10^4	1,1 3,5	0,39 1,3	0,31 1	0,066 0,21	0,038 0,12

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 3 *(Fortsetzung)*

Objekt	Autor	Permeabilitätsmaß	Methylharnstoff	Harnstoff	Glyzerin	Malonamid	Erythrit
28. Oscillatoria princeps	ELO 1937	P. 10^4	300 3,2	96 1	92 1	20 0,21	3,4 0,038
29. Zygnema sp.	HOFMEISTER 1935	P′	5,87 2,76	1,560 0,736	2,12 1	0,41 0,194	0,05 0,0225
30. Solanum tuberosum	BIEBL 1948	ΔG	2,73 4,9	2,0 3,6	0,55 1	0,098 0,18	0,0069 0,012
31. Chara ceratophylla	COLLANDER u. BÄRLUND 1933	P	0,0068 9,2	0,0040 5,4	0,00074 1	0,00014 0,17	0,000046 0,06
32. Taraxacum pectinatiforme „Hauptreihe“	MARKLUND 1936	P. 10^4	14 4	2,2 0,62	3,5 1	0,53 0,15	0,20 0,056
33. Lamium, bewässert	SCHMIDT 1939	P′	0,915 0,69	1,54 1,16	1,32 1	0,175 0,132	— —
34. Tradescantia elongata	HOFMEISTER 1935	P′	0,150 3,57	0,038 0,905	0,042 1	0,0038 0,0905	— —
35. Gentiana ciliata	URL 1962	ΔG	0,656 2,9	0,241 1,07	0,225 1	0,019 0,084	0,049 0,22
36. Gentiana Sturmiana Korolle	HÖFLER 1936	ΔG	0,246 0,35	0,088 0,126	0,695 1	0,047 0,068	0,031 0,042
37. Muscari racemosum	HOFMEISTER 1935	P′	1,825 2,65	0,377 0,546	0,69 1	0,04 0,058	— —
38. Lamium, trocken	SCHMIDT 1939	P′	0,839 0,25	1,04 0,31	3,38 1	0,125 0,037	0,0219 0,0065
39. Rhoeo discolor	BÄRLUND 1929	P′	0,185 0,71	0,059 0,225	0,260 1	~0,004 0,015	~0,008 0,03

„Normalbereich" — und dieser ist doch recht weit gespannt — liegt im Diagramm nun *Maianthemum bifolium* nicht, welches im alten Schema (Abb. 1) im Zentrum den Normaltyp darstellt. Auch *Blechnum spicant*, in jüngster Zeit von HÖFLER (1958) als Normaltyp vorgeschlagen, liegt nicht im Normalbereich. Die Blechnum-Reihe ist überhaupt auffallend eng. Eine Verschiebung der Blechnum-Reihe wäre im Gedankenexperiment natürlich möglich, wenn man z. B. nur eine niedrigere Permeabilitätskonstante für Malonamid annimmt. Dann käme aber der Erythritwert zu nahe an die Malonamidlinie oder schneidet sie gar, was in diesem Bereich aber sehr unwahrscheinlich ist. Die Bezeichnung „Maianthemum-Typ" oder „Blechnum-Typ" für einen Normaltyp sollte danach wohl ausscheiden.

Wie das Diagramm zeigt, ist auch die Eintragung von *Solanum tuberosum* und *Chara ceratophylla* im alten Permeabilitätsschema (Abb. 1) zu korrigieren. Wenn man für den senkrechten Ast von der Mitte an aufwärts nämlich steigende Amidophilie annimmt, gehören die beiden Pflanzen nicht dahin. Auf Grund ihres Glyzerin/Malonamid-Verhältnisses liegen sie nämlich im Diagramm deutlich auf der amidophoben Seite des Normalbereiches.

Wo liegen im Diagramm (Abb. 2) nun die rapiden Harnstofftypen? Diese sind mit einem Pfeil bezeichnet und es fällt auf, daß rapide Harnstofftypen im wesentlichen nur im Normalbereich auftreten. Im wirklich amidophilen Bereich findet sich dagegen kein einziger rapider Harnstofftyp. Es ist klar, daß dem Diagramm große Schwächen anhaften, Schwächen, die vor allem aus ungenauen Messungen stammen können und dann stark verzerrend wirken. Wenn aber doch noch einige Gedanken und Folgerungen daraus entnommen werden dürfen, dann vielleicht folgende: Rapide Harnstofftypen treten nur im Normalbereich auf. Das ist mit ein Grund für das starke Auf und Ab der Harnstoff- und Methylharnstofflinie. Außerdem schwankt auch die „Weite" der Reihen im Normalbereich besonders stark. In den Extrembereichen dagegen, besonders deutlich auf der amidophilen Seite, bietet sich ein viel ruhigeres Bild, vor allem wegen des schönen Gleichlaufs der Amide. So scheint es, als wären gerade die Extremtypen besonders starr, besonders wenig variabel und vielleicht auch besonders wenig modifizierbar. Von *Rhoeo* ist das ja lange bekannt. Im Normalbereich ist den Plasmen dagegen großer Spielraum im Durchlässigkeitsverhalten eigen, sowohl was die Löslichkeitseigenschaften (große Differenz in der Weite der Reihen) als auch was die Porenpermeabilität betrifft (Auftreten von rapiden Harnstofftypen mit ihrer großen Labilität).

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Wenn man das Diagramm in Hinblick auf „Harnstofftypen" bzw. „Glyzerintypen" (HOFMEISTER 1935, MARKLUND 1936 u. a.) betrachtet, so sieht man wohl, daß im extrem amidophilen Bereich keine Glyzerintypen zu finden sind, während sie im amidophoben Bereich gehäuft stehen. Immerhin sind die Glyzerintypen aber recht gestreut. Der erste Glyzerintyp (*Cladophora glomerata*, Nr. 11) liegt noch recht weit im amidophilen Bereich.

Ein weiterer Umstand gibt der in Abb. 2 gewählten Zusammenstellung der Permeabilitätsreihen auf Grund des Verhältnisses der Permeationsgeschwindigkeiten von Glyzerin und Malonamid Gewicht. Es zeigt sich hier ja deutlich eine Häufung der Reihen in einem bestimmten Bereich. Von diesem in der Mitte gelegenen Normalbereich nach den Seiten hin, also nach rechts zum extrem amidophilen und nach links zum extrem amidophoben Bereich hin werden die Reihen spärlicher. Besonders scharf abgesetzt ist zumal die Rhoeo-Reihe, wie ja in der Literatur seit langem immer wieder betont wird. Die Tatsache, daß die Mehrzahl der Reihen mehr oder weniger einem Normaltyp angehören, ist natürlich lange klar, doch geht das aus Diagrammen, welche als Basis einen Vergleich von Glyzerin- und Harnstoffpermeabilität wählen, nicht hervor.

Abb. 2 kann noch einem anderen Zweck dienen. Man kann sie nämlich als „Lehre" für neu aufzustellende Reihen benützen. Neu ermittelte Werte müssen einigermaßen in die Kurvenschar passen. Stark abweichende Punkte zeigen Meßfehler an oder überhaupt gänzlich abweichende Permeationsverhältnisse. Deshalb wurden z. B. die Reihen von *Beggiatoa* (RUHLAND und HOFFMANN 1925) und *Melosira* (MARKLUND 1936) nicht in das Diagramm aufgenommen. Die besonders engen Reihen dieser Pflanzen würden das Bild des Diagramms stark verzerren. Diese Reihen liegen ja auch auf dem Schema von HÖFLER (Abb. 1) auf einer eigenen Achse. Abb. 2 aber, und das sei besonders betont, korrespondiert nur mit der senkrechten Achse von Abb. 1. *Oscillatoria* liegt im HÖFLER-Schema auf der waagrechten Achse, rechts von der Mitte. Eine jüngst bekannt gewordene Reihe einer *Oscillatoria* (*O. Lloydiana*, KUSEL 1962) wurde dennoch ins Diagramm aufgenommen und paßt sich gut ein (Nr. 15). Die Reihe ist relativ eng und nimmt etwa — mit Annäherung an „normales" Verhalten — eine Mittelstellung ein zwischen Extremtypen wie *Beggiatoa* und Plasmen höherer Pflanzen. Daß *Oscillatoria* eher zum Verhalten der höheren Pflanzen tendiert, hat auch HÖFLER in seinem Schema angedeutet, indem er *Oscillatoria* mit einem durchgehenden Strich in der Nähe des Normaltyps placierte, *Beggiatoa* aber weitab davon und nur strichliert verbunden.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

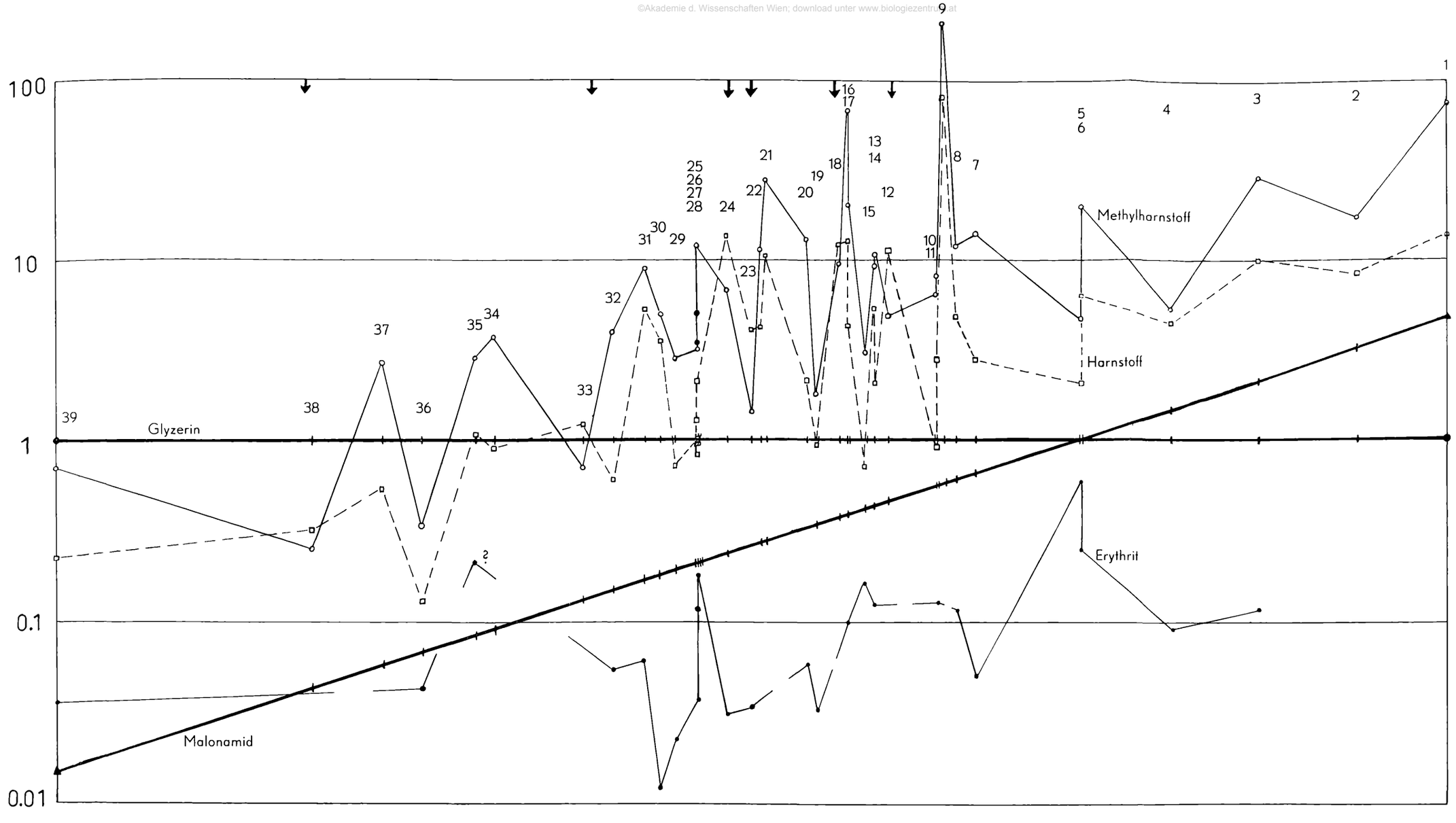


Abb. 2

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Auf Grund der vorangegangenen Erörterungen soll nun versucht werden, ein neues Permeabilitätsschema aufzustellen (Abb. 3). Dieses revidiert allerdings nur den senkrechten Ast des alten Schemas. Abgeleitete oder fragliche Reihen, wie Diatomeen und *Beggiatoa*, sind ausgeschlossen. Am unteren Ende steht der extreme amidophobe Lösungstyp (Rhoeo-Typ), am oberen Ende der extreme amidophile Lösungstyp (Oedogonium-Typ). Für die Bezeichnung „Oedogonium-Typ" spricht der Umstand, daß hohe Amidophilie bei dieser Gattung von verschiedenen Autoren gefunden wurde, und die auch vergleichend-protoplasmatisch interessante Tatsache, daß innerhalb der Gattung *Oedogonium* starke Amidophilie wohl weit verbreitet ist. Wahrscheinlich gehört nämlich auch *Oedogonium echinosporum* zu den extrem amidophilen Typen. Seine Stellung im Diagramm (Nr. 9) ist wahrscheinlich durch einen falschen Malonamid-Wert hervorgerufen. Eine extreme Amidophilie zeigt sich bei dieser Reihe deutlich durch den großen Abstand zwischen Glyzerin einerseits und Harnstoff-Methylharnstoff andererseits. Der Doppelpfeil links neben der Senkrechten in Abb. 3 deutet — gleich den Pfeilen in Abb. 1 — die Variabilität der Reihen an. Diese Variabilität ist nicht beliebig, sondern etwa auf den Bereich des Doppelpfeils beschränkt. In diesem Zusammenhang wäre es übrigens von großem Interesse, die bekannten jahreszeitlichen Änderungen des Permeabilitätsverhalten mancher Plasmen (*Spirogyra*, LENK 1953, *Ranunculus repens*, HOFMEISTER 1938) vom Harnstoff- zum Glyzerintyp unter dem Aspekt des jeweiligen Glyzerin/Malonamid-Verhältnisses zu untersuchen. Auf der senkrechten Geraden in Abb. 3 stehen im Bereich des Normaltyps Gerade, die waagrecht nach rechts weisen. Sie deuten die rapiden Harnstofftypen an, ihre verschiedene Länge das verschiedene Ausmaß der Porenpermeation, die an ihnen angebrachten gegeneinandergerichteten Doppelpfeile die starke Variabilität des Ausmaßes der Porenpermeation.

Zusammenfassung

Die Permeabilität der Stengelepidermiszellen der beiden *Gentiana*-Arten aus der Untergattung Gentianella, *G. germanica* (Sektion Endotricha) und *G. ciliata* (Sektion Crossopetalum) für Methylharnstoff, Harnstoff, Glyzerin, Malonamid und Erythrit wurde untersucht. Die Versuche, die im späten Teil der Vegetationsperiode durchgeführt wurden, bestätigten früher geäußerte Vermutungen (URL 1951), nach denen die oft hoch harnstoffpermeablen Stengelepidermisprotoplaste — zunächst von *G. Stur-*

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

miana — eigentlich amidophoben Charakter hätten In orientierenden Beobachtungen bestätigte sich dasselbe auch bei den Stengelepidermiszellen von *G. Sturmiana* und *G. austriaca*.

Vom Standpunkt der vergleichenden Protoplasmatik aus ist es interessant, daß die Stengelepidermiszellen von *G. ciliata* eine recht niedrige Durchlässigkeit besitzen. Diese liegt etwa eine Größenordnung unter jener der Stengelepidermiszellen von *G. germanica*. An *Gentiana ciliata* wurde nie rapide Harnstoffpermeabilität beobachtet, an den Stengelepidermen der anderen erwähnten *Gentiana*-Arten — von anderer Seite — jedoch vielfach. Überall permeiert Harnstoff nur dann schneller als Glyzerin, wenn ihm „Porenwege" (Wasserwege) offenstehen. Betrachtet man die Permeation der auf den Lipoidlösungsweg zu verweisenden Nichtleiter, so erscheinen alle von mir untersuchten *Gentiana*-Stengelepidermen mehr oder weniger amidophob. Jedenfalls sind die beiden Faktoren Porenpermeabilität und Amidophilie-Amidophobie voneinander unabhängig.

Im Anschluß an diese Ergebnisse wird ein neues Ordnungsprinzip für die Permeabilitätsreihen vorgeschlagen. Die Reihen werden nach fallender Amidophilie bzw. steigender Amidophobie angeordnet, wobei als Maß für die Amidophobie-Amidophilie das Verhältnis der Permeationskonstanten zwischen Glyzerin und Malonamid gesetzt wird. Bei den amidophilsten Plasmen (*Oedogonium*-Typ, amidophiler Lösungstyp) permeiert Malonamid schneller als Glyzerin. Beim am stärksten amidophoben Plasma (*Rhoeo*-Typ, amidophober Lösungstyp) permeiert Malonamid viel langsamer als Glyzerin, ja sogar langsamer als Erythrit. In Tabelle 3, welche die Grundlage für Abbildung 2 ist, sind 39 Reihen nach dem vorstehenden Gesichtspunkt zusammengestellt. Als besonders auffallendes Ergebnis ist daraus zu entnehmen, daß alle bisher bekannt gewordenen rapiden Harnstofftypen in einem mittleren „Normalbereich" liegen. Hier ist auch die Ungleichmäßigkeit der Reihen besonders groß, die Reihen der Extrembereiche scheinen dagegen gleichmäßiger, starrer. Im extrem amidophilen Bereich treten gar keine rapiden Harnstofftypen auf. Porenpermeabilität und hohe Amidophilie sind also nicht gekoppelt, sie scheinen sich sogar direkt auszuschließen.

Mit Abb. 3 wird ein neues Schema der Permeabilitätsreihen vorgeschlagen, welches ein älteres von HÖFLER (Abb. 1) ersetzen soll. Das neue Schema bezieht sich jedoch nur auf „normale" Permeabilitätsreihen. Vom vorgeschlagenen Schema bleiben so Extremtypen wie manche Diatomeenreihen oder die *Beggiatoa*-Reihe ausgeschlossen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

OEDOGONIUM TYP
(amidophiler Lösungstyp)

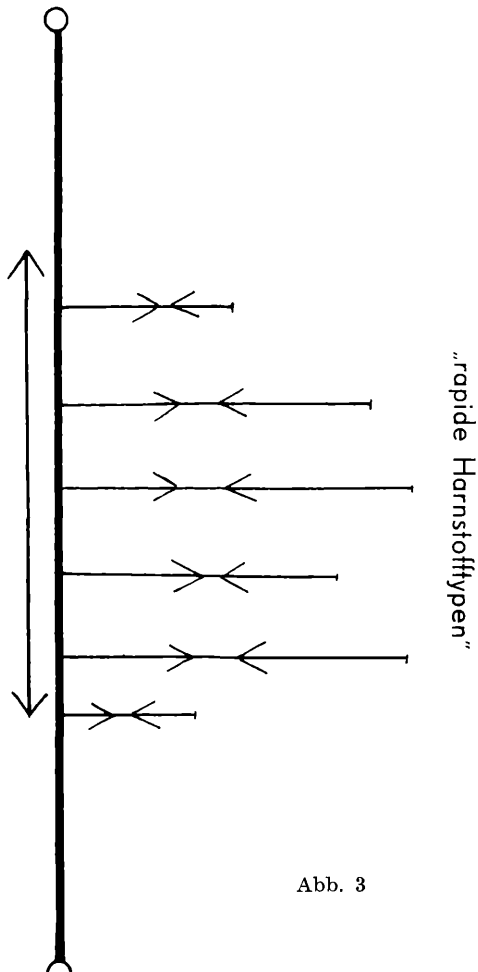


Abb. 3

RHOEO TYP
(amidophober Lösungstyp)

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Literatur

BÄRLUND, H., 1929: Permeabilitätsstudien an Epidermiszellen von *Rhoeo discolor*. Acta bot. Fennica *5*, 1.

BIEBL, R., 1948: Permeabilitätsversuche an der Kartoffelpflanze. Öst. Bot. Zeitschr. *93*, 129.

BOGEN, H. J., 1938: Untersuchungen zu den „spezifischen Permeabilitätsreihen" HÖFLERS. II. Harnstoff und Glyzerin. Planta *28*, 535.

— 1940: Untersuchungen über den Quellungseffekt permeieren der Anelektrolyte. I. Ionenwirkung auf die Permeabilität von *Rhoeo discolor*. Zeitschr. f. Bot. *36*, 65.

— 1941: Desgl. II. Ionenwirkung auf die Permeabilität von *Gentiana cruciata*. Planta *32*, 150.

— 1950: Kritische Untersuchungen über Permeabilitätsreihen. Planta *38*, 65.

COLLANDER, R., und BÄRLUND, H., 1933: Permeabilitätsstudien an *Chara ceratophylla*. II. Die Permeabilität für Anelektrolyte. Acta bot. Fenn. *11*, 1.

— und WIKSTRÖM, B., 1949: Die Permeabilität pflanzlicher Protoplaste für Harnstoffe und Alkylharnstoffe. Physiologia Plantarum *2*, 235.

ELO, J. E., 1937: Vergleichende Permeabilitätsstudien, besonders an niederen Pflanzen. Anal. bot. Soc. Zool.-bot. Fenn. *8*, Nr. 6.

— 1938: Zur Kenntnis der Permeabilitätseigenschaften von *Hippuris vulgaris* L. Protoplasma *32*, 423.

HÖBER, R., 1926: Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 6. Aufl.

HÖFLER, K., 1918a: Eine plasmolytisch-volumetrische Methode zur Bestimmung des osmotischen Wertes von Pflanzenzellen. Denkschr. d. Kais. Akad. d. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. I., *95*, 99.

— 1918b: Permeabilitätsbestimmung nach der plasmometrischen Methode. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. *36*, 414.

— 1932: Vergleichende Protoplasmatik. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. *50*, 53.

— 1934: Permeabilitätsstudien an Stengelzellen von *Maianthemum bifolium*. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. I., Abt. *143*, 213.

— 1936: Permeabilitätsunterschiede in verschiedenen Geweben einer Pflanze und ihre vermutlichen chemischen Ursachen. Mikrochemie, Molisch-Festschrift, S. 224.

— 1942: Unsere derzeitige Kenntnis von den spezifischen Permeabilitätsreihen. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. *60*, 179.

— 1949: Über Wasser- und Harnstoffpermeabilität des Protoplasmas. Phyton *1*, 105.

— 1950: New Facts on Water Permeability. Protoplasma *39*, 677.

— 1958: Permeabilitätsstudien an Parenchymzellen der Blattrippe von *Blechnum spicant*. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. I, *167*, 237.

— und STIEGLER, A., 1921: Ein auffälliger Permeabilitätsversuch in Harnstofflösung. Ber. d. deutsch. Got. Ges. *39*, 157.

— 1930: Permeabilitätsverteilung m verschiedenen Geweben einer Pflanze. Protoplasma *9*, 469.

HOFMEISTER, L., 1935: Vergleichende Untersuchungen über spezifische Permeabilitätsreihen. Bibliotheca Botanica *133*, 1.
— 1938: Verschiedene Permeabilitätsreihen bei einer und derselben Zellsorte von Ranunculus repens. Jahrb. f. wiss. Bot. *86*, 401.
— 1948: Über die Permeabilitätsbestimmung nach der Deplasmolysezeit. Sitzber. d. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. I, *157*, 83.
JANCHEN, E., 1956: Pteridophyten und Anthophyten. In: Catalogus Florae Austriae (hrsg. v. K. HÖFLER und F. KNOLL im Auftrag der Österr. Akademie der Wissensch.) Wien.
KUSEL, H., 1962: Permeabilitätsstudien an Oscillatorien. Protoplasma *56*, 141.
KREBS, I., 1952: Beiträge zur Kenntnis des Desmidiaceen-Protoplasten. III. Permeabilität für Nichtleiter. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., I. Abt. *161*, 291.
LENK, I., 1953: Über die Plasmapermeabilität einer Spirogyra in verschiedenen Entwicklungsstadien und zu verschiedener Jahreszeit. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. I, *162*, 235.
— 1956: Vergleichende Permeabilitätsstudien an Süßwasseralgen. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. I, *165*, 173.
MARKLUND, G., 1936: Vergleichende Permeabilitätsstudien an pflanzlichen Protoplasten. Acta bot. Fenn. *18*, 1.
RUHLAND, W., und HOFFMANN, C., 1925: Die Permeabilität von *Beggiatoa mirabilis*, ein Beitrag zur Ultrafiltertheorie des Plasmas. Planta *1*, 1.
ROTTENBURG, W., 1943: Die Plasmapermeabilität für Harnstoff und Glyzerin in ihrer Abhängigkeit von der Wasserstoffionenkonzentration. Flora *37*, 231.
SCHMIDT, H., 1939: Plasmazustand und Wasserhaushalt bei *Lamium maculatum*. Protoplasma *33*, 25.
STRUGGER, S., 1949: Praktikum der Zell- und Gewebephysiologie der Pflanze. 2. Aufl.
URL, W., 1951: Permeabilitätsverteilung in den Zellen des Stengels von *Taraxacum officinale* und anderer krautiger Pflanzen. Protoplasma *40*, 475.
— 1958: Zur Wirkung der Atmungsgifte Natriumazid und Dinitrophenol auf die Permeabilität von *Blechnum spicant*-Zellen. Sitzber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl., Abt. I, *167*, 297.
WARTIOVAARA, V., 1950: Zur Erklärung der Ultrafilterwirkung der Plasmahaut. Physiologia Plantarum *3*, 462.
— und COLLANDER, R., 1960: Permeabilitätstheorien. Protoplasmatologia IIC, 8d.
— und TIKKANEN R., 1951: Zur Permeation des Harnstoffs in Pflanzenzellen. Arch. Soc. Zool.-bot. Fenn. Vanamo *6*, 19.
WEBER, F., 1929: Protoplasmatische Pflanzenanatomie. Protoplasma *8*, 291.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse

Jahr/Year: 1962

Band/Volume: 171

Autor(en)/Author(s): Url Walter Gustav

Artikel/Article: Permeabilitätsversuche an Stengelepidermiszellen von Gentiana germanica und Gentiana ciliata. 259-287