

Copyright ©

Es gilt deutsches Urheberrecht.

Die Schrift darf zum eigenen Gebrauch kostenfrei heruntergeladen, konsumiert, gespeichert oder ausgedruckt, aber nicht im Internet bereitgestellt oder an Außenstehende weitergegeben werden ohne die schriftliche Einwilligung des Urheberrechtinhabers. Es ist nicht gestattet, Kopien oder gedruckte Fassungen der freien Onlineversion zu veräußern.

German copyright law applies.

The work or content may be downloaded, consumed, stored or printed for your own use but it may not be distributed via the internet or passed on to external parties without the formal permission of the copyright holders. It is prohibited to take money for copies or printed versions of the free online version.

Beiträge zur Physiologie der Meeresalgen.

I. Permeabilitäts-Untersuchungen an der Grünalge *Chaetomorpha aerea*.

Von CURT HOFFMANN.

Meereskundliche Arbeiten der Universität Kiel Nr. 4 (ab 1936).

A. Einleitung.

Im Rahmen von Studien zur physiologischen Bedeutung des Salzgehaltes für Meeresalgen erhob sich die Frage nach der Charakteristik protoplasmatischer Zustände und Eigenschaften. Es schien lohnend hierbei den Permeabilitätseigenschaften das Augenmerk zuzuwenden, da sich die Permeabilität des Plasmas in vielen Fällen als ein von Außenfaktoren weitgehend abhängiger und beeinflussbarer physiologischer Prozeß erweist, und daher zu erwarten war, daß auch Salzgehaltsschwankungen des Milieus nicht ohne Einfluß bleiben würden. Systematisch sind derartige Untersuchungen noch nirgends in Angriff genommen worden, nur vereinzelt finden sich in der Literatur einige Angaben. So berichtet ILJIN (1928) bei seinen Untersuchungen an *Valonia*, daß bei verringertem Salzgehalt mehr NaCl aufgenommen wurde, d. h. also, daß die Durchlässigkeit gegenüber dem Normalmilieu erhöht war. HOMÈS (1933) kommt bei etwas ausführlicheren, leider mit sehr anfechtbarer Methodik ausgeführten Versuchen bei verschiedenen Meeresalgen zu gleichem Resultat für die Aufnahme von Farbstoffen. Vor kurzem berichtete ferner BÜNNING (1934), daß er bei Konzentrations-erhöhung des Salzgehaltes ebenfalls eine Permeabilitätssteigerung beobachten konnte. Die Beobachtung von OSTERHOUT (1913), daß bei Überführung von Wurzelhaaren von *Zostera marina* in destilliertes Wasser eine Art „Reizplasmolyse“ eintrat, die auf eine außerordentlich starke, rasch zum Absterben führende Permeabilitätserhöhung zurückgeführt wurde, ist wohl richtig gedeutet, spielt aber in Anbetracht der völlig unbiologischen Versuchsbedingungen für unsere Fragestellung kaum eine wesentliche Rolle. Bedeutsam sind dagegen die kürzlich erschienenen Untersuchungen RESÜHR'S (1935) an unbefruchteten Fucuseiern. RESÜHR konnte für die Wasserpermeabilität seines Objektes zeigen, daß diese zwar unabhängig vom Hydratationsgrad des Plasmas, aber sehr abhängig vom Alterungszustand der Zellen war. Die Alterung der Fucuseier verläuft nun im Ostseewasser erheblich rascher als im Nordseewasser, so daß also ein Unterschied in der Wasserpermeabilität zwischen Nordsee- und Ostseepflanzen mittelbar gegeben sein kann. Für Anelektrolyte untersuchte dieser Autor nur die Permeabilität im Nordseewasser mit Ausnahme des Harnstoffes. Dieser zeigte im Ostseewasser eine nur unwesentlich niedrigere Permeationskonstante als im Nordseewasser.

Soweit die wenigen Literaturangaben zur Frage des Einflusses von Salzgehaltsänderungen auf die Durchlässigkeit des Plasmas. Etwas mehr ist über die Permeabilität im Normalmilieu bekannt. Hier sind vor allem die zahlreichen Studien über die Elektro-

lytpermeation an *Valonia* zu erwähnen (vor allem OSTERHOUT und seine Schule, ferner BROOKS, R. HÖBER und J. HÖBER, ULLRICH u. v. a.), die zumeist der besonderen methodischen Gunst dieses Objektes ihre Entstehung verdanken. An anderen Meeresalgen sind entsprechende Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen kaum und nie systematisch vorgenommen worden. Fast stets handelt es sich um mehr gelegentliche Mitteilungen anlässlich von Untersuchungen anderer Fragestellung (z. B. JANSE 1887, REEDS 1906, TRUE 1918), am eingehendsten sind die Studien von DREVS (1896). Für Anelektrolyte fehlen fast gänzlich Angaben, wenn wir von den ausführlichen Studien von RUHLAND und HOFFMANN (1929) an dem marinen Schwefelbakterium *Beggiatoa mirabilis* absehen. Da aber Permeabilitätsstudien bei wechselndem Salzgehalt aus methodischen Gründen für Anelektrolyte günstiger erschienen, war es geboten, zunächst an einem Objekt die Plasmapermeabilität für Anelektrolyte im Normalmilieu eingehend zu studieren. Über die Versuche soll hier berichtet werden. Die inzwischen erschienenen ausgezeichneten Untersuchungen von COLLANDER und BÄRLUND (1933) über die Anelektrolytpermeabilität der Brackwasser-alge *Chara ceratophylla* bieten dank ihrer großen methodischen Überlegenheit eine willkommene und wertvolle Ergänzung.

Osmotischen Untersuchungen, insbesondere Permeabilitätsmessungen an Meeresalgen stehen gewisse Schwierigkeiten entgegen, auf die wiederholt ausführlich hingewiesen wurde (KOTTE 1914, HOFFMANN 1932). Ich beschrieb daher eine etwas modifizierte Methode, die eine Anzahl Fehlerquellen vermeidet. Sie beruht auf der Bestimmung derjenigen Konzentration eines Plasmolytikums, bei der die erste meßbare Volumabnahme infolge Turgorverkürzung oder Membranquellung der Zellen beobachtet wurde. Wie aber an anderer Stelle gezeigt werden konnte (HOFFMANN 1935), stellen die so bestimmten Werte keine physiologisch besonders charakterisierten Zustandsgrößen der Zellen dar, wie etwa die physiologisch scharf bestimmten grenzplasmolytischen Werte, sie sind vielmehr lediglich jene Grenzwerte, bei denen eine Volumänderung der Zellen bei der angewandten Meßtechnik zuerst erfaßbar wird. Sind wir nun berechtigt, derartige Grenzwerte ebenso wie die physiologisch bestimmten grenzplasmolytischen Werte zur Berechnung von Permeabilitätskoeffizienten zu verwenden? Diese Frage ist ohne weiteres zu bejahen, sofern keine Beeinflussung der Membrandehnung oder -quellung durch die jeweils angewandten Stoffe erfolgt. Eine solche ist aber für die Membrandehnung schon wegen der kurzen Versuchsdauer und den verhältnismäßig niedrigen Konzentrationen kaum wahrscheinlich¹⁾, während Einflüsse auf den Quellungs-zustand der Membran bei der geringen Größe der Grenzkonzentrationen, wenn überhaupt erst nach längerer Zeit auftreten. Bestimme ich also die Quellungs- oder Verkürzungswerte für einen nichtpermeierenden und einen permeierenden Stoff, so wird die erste meßbare Volumänderung für beide Stoffe bei der gleichen Entspannung der Membran beobachtet werden. Nur wird bei den permeierenden Stoffen dieser Punkt infolge des Eindringens erst bei einer höheren Außenkonzentration erreicht werden. Die beiden ermittelten Werte sind also ebenso wie grenzplasmolytisch bestimmte Werte zur Berechnung des Permeabilitätskoeffizienten

¹⁾ An Pilzen konnte von HOFÉ (1933) zeigen, daß keine Beeinflussung der Membrandehnung durch verschiedene Plasmolytika nachweisbar war.

μ verwendbar. Ja, da sie an ein und derselben Zelle bestimmt werden, gewinnen sie an Sicherheit.

Bezüglich der technischen Einzelheiten der Bestimmungen sei auf die bereits erwähnten Arbeiten hingewiesen (HOFFMANN 1932 a, b). Um die Bestimmungen möglichst genau zu machen, müssen für das Material einige Voraussetzungen erfüllt sein, die nicht bei jeder Alge gleich gut gegeben sind. Die Zellen müssen entweder eine gut meßbare Turgordehnung aufweisen, oder durch die für die Meeresalgen charakteristische Membranquellung ausgezeichnet sein. Nach Möglichkeit sollen die Zellen oder die Alge selbst gut meßbar sein, um die Feinheit der Bestimmung zu erhöhen. Als eine Form, die diesen Anforderungen in besonderem Maße entsprach, stellte sich die Grünalge *Chaetomorpha aerea* heraus. Ihre Membranen sind sehr quellbar (KOTTE 1914), so daß sich die Methode der Messung der Membranquellung ausgezeichnet anwenden ließ. Die großen, schon mit bloßem Auge sichtbaren, regelmäßigen zylindrischen Zellen sind außerdem meist sehr exakt meßbar. Zu den Versuchen wurde Nordseematerial verwendet, das in reichhaltiger Menge an den von NIENBURG (1926) für die Westmole Helgolands angegebenen Stellen zu finden war, doch kamen auch Pflanzen zur Verwendung, die von Steindämmen etwas südlich von Westerland auf Sylt stammten. Die Versuche wurden vorwiegend im September 1932 und 1933 an der biologischen Anstalt auf Helgoland, zum geringsten Teil in Kiel mit Helgoländer und Sylter Material ausgeführt. Besonders im Winter hielt sich die Alge ausgezeichnet im Algenhaus des Kieler Instituts, so daß bis zum Ende April Versuche möglich waren. Doch handelte es sich bei derartigen Versuchen nur um Wiederholungen irgendwelcher Helgoländer Bestimmungen an frisch gepflücktem Material oder um Versuche an abgetöteten Zellen.

B. Die Grundwerte nichtpermeierender Stoffe.

Voraussetzung für die Brauchbarkeit einer Pflanze zur Bestimmung des Permeabilitätskoeffizienten ist die Konstanz des Grundwertes nicht oder wenig permeierender Stoffe bei verschiedenen Individuen. Wie verhält sich in dieser Hinsicht unser Objekt? Bereits die ersten Bestimmungen ergaben, daß die Voraussetzung nicht immer so befriedigend erfüllt ist wie etwa bei *Beggiatoa mirabilis*. Die Mehrzahl der untersuchten Fäden weist einen Grundwert von 0,13 und 0,14 GM Saccharose auf, doch können sowohl nach oben wie unten Abweichungen vorkommen. Fürs erste mag das überraschend erscheinen, wenn man bedenkt, daß die Zahlen ja die Grenzwerte für die Anwendbarkeit der Meßmethode darstellen, und daher bei gleicher Methodik konstant sein müßten. Man darf aber nicht vergessen, daß die Grenze teilweise physiologisch bestimmt ist durch die Quellungs- bzw. Dehnungseigenschaften der Membran (cf. HOFFMANN 1935). Diese können bei den einzelnen Fäden infolge physiologischer Veränderungen wie Alter, Wachstum u. ä. verschieden sein, ohne daß ich allerdings dafür Anhaltspunkte habe finden können. Ebenso gut denkbar ist aber auch, daß die bei Sättigung vorhandene Wasserkapazität der Zellen durch Änderung der osmotisch wirksamen Konzentration des Zellsaftes bei gleichen Membraneigenschaften variiert wird. War z. B., wie es infolge langdauernder Versuche oder bei Verwendung schäd-

licher Stoffe beobachtet wurde, Exosmose eingetreten, so wird die Wassersättigung der Zelle bei einem geringeren Wanddruck — ganz gleich, ob er sich als Quellungsdruck oder Spannung auswirkt — eintreten als vorher bei der ungeschädigten Zelle. Wie aber an anderer Stelle (HOFFMANN 1935) dargelegt wurde, steigt mit abnehmendem Turgor die Empfindlichkeit der Membranspannung. Es wird also bei weniger turgeszenten und daher auf Wasserentzug empfindlicher reagierenden Zellwandungen bereits in etwas niedrigeren Zuckerkonzentrationen des Außenmilieus eine Volumabnahme meßbar werden. Das Umgekehrte ist ebenso denkbar, so daß die beobachteten Erhöhungen gegenüber den bei der Mehrzahl der Fäden ermittelten Werten von 0,13 und 0,14 GM dadurch ihre Klärung finden. Unverständlich sind allerdings einige wenige vereinzelt beobachtete sehr hohe Werte von 0,22 und mehr. Auch ist es nicht gelungen, die äußeren Bedingungen festzulegen, unter denen die Grundwerte erhöht erscheinen. Zwischen Basis und Spitze der Fäden ist ein Unterschied derart nachweisbar, daß die Spitzenwerte meist etwas höher als die der Basis liegen, doch ist der Unterschied meist nicht größer als 0,02 GM und genügt daher nicht, alle Abweichungen zu erklären. Jahreszeitliche Temperatur- oder Lichteinflüsse waren nicht erkennbar.

Die Ungleichheit der Grundwerte der einzelnen Fäden ließ einen Vergleich der an verschiedenen Fäden gewonnenen Bestimmungen der jeweiligen Versuchsstoffe nicht ohne weiteres zu, aber ein anderer Vorteil des Objektes gleicht diesen Nachteil völlig aus. Die große Resistenz der Alge zusammen mit der geringen Versuchsdauer gestattet es nämlich, an denselben Zellen eines einzigen Fadens in einer Versuchsreihe bis zu 6 oder 7 Stoffen zu untersuchen, deren Werte dann direkt zueinander in Beziehung gesetzt werden können. Auf die Vergleichbarkeit solcher Reihen untereinander wird im nächsten Abschnitt zurückzukommen sein.

Es mag noch erwähnt werden, daß der Grundwert stets mit Saccharose bestimmt wurde, obwohl die Zellen auch für diesen Stoff nachweisbar permeabel sind. Die Anwendung der Raffinose verbot sich aber, da die Zellmembran diesem Stoff gegenüber bereits in Konzentrationen in Höhe der Grenzwerte semipermeable Eigenschaften aufwies, die eine genaue Bestimmung störten (vgl. dazu Abschnitt D.). Es wurde daher die geringe Permeation der Saccharose in Kauf genommen, ein Fehler, der sicherlich bei der kurzen Versuchsdauer innerhalb der Fehlergrenzen der Bestimmungen liegen dürfte.

C. Die Permeabilitätskoeffizienten.

Die Grundlage und die Berechnung der Permeabilitätskoeffizienten ist so oft erörtert worden (LEPESCHKIN 1909/1923, RUHLAND und HOFFMANN 1925, besonders SCHÖNFELDER 1931 und VON HOFÉ 1933), daß hier nicht näher darauf eingegangen wird. Die Berechnung erfolgt nach der Formel $\mu = 1 - C/C_1$, worin C die Grenzkonzentration eines nicht oder praktischer nicht permeierenden Stoffes, C_1 die des zu untersuchenden Stoffes darstellt. Die Wahl der Stoffe wurde im Anschluß an die Untersuchungen von RUHLAND und HOFFMANN, BÄRLUND, SCHÖNFELDER und COLLANDER vorgenommen. Leider konnten Triäthylcitrat, Salicin, Propylurethan und Butyramid ihrer zu geringen Löslichkeit wegen nicht untersucht werden, auch nicht bei Anwendung

der Methode der Partialdrucke. Auch auf die Bestimmung von Trimethylcitrat, das genügend löslich war, mußte verzichtet werden, da dieses schon in sehr geringer Konzentration eine außerordentliche Wirkung auf die Zellmembran entfaltet. Diese beginnt plötzlich rapide nach außen hin aufzuquellen und die Zelle erscheint alsbald gestört. Ähnliches konnte ich auch bei *Elachista fucicola* bei Untersuchung des Kalium-Zitrates beobachten, das dort ebenfalls eine rapide Vergrößerung der ganzen Zelle zur Folge hatte, die schließlich zum Absterben führte.

Die Bestimmung der Grenzwerte wurde sowohl direkt, wie auch nach der Methode der Partialdrucke (vgl. SCHÖNFELDER 1930, p. 427) vorgenommen. Dabei deckten sich die Werte, soweit beide Methoden für den gleichen Stoff zur Anwendung kamen, innerhalb der Fehlergrenzen völlig. Nur bei α -Monochlorhydrin ergab die Partialdruckmethode etwas niedrigere Werte. Da bei diesem Stoff in höheren Konzentrationen sich oft schon nach kurzer Zeit Quellungserscheinungen an der Membran zeigten, wurden die nach der Partialmethode ermittelten Werte als zuverlässiger angesehen. Bezüglich der Fehlergrenzen der Bestimmungen ist noch zu bemerken, daß diese bei 0,005 GM lag.

Die gesamte Untersuchung erstreckte sich auf etwa 60 Versuchsreihen, von denen jede mit einer Saccharosebestimmung begann, dann wurde an den gleichen Zellen die Grenzwertbestimmung weiterer Stoffe ausgeführt. Stets ließen sich mehrere Stoffe (meist 5—6) an einem Faden bestimmen, wobei nach 3—4 Stoffen und am Schluß der Reihe die Saccharosebestimmung nochmals kontrolliert wurde. Wie schon erwähnt, ließen sich die Werte einer Versuchsreihe direkt miteinander vergleichen. Die einzelnen Reihen wurden dann dadurch vergleichbar gemacht, daß bestimmte Vergleichsstoffe (meist Glukose, Glycerin oder Harnstoff) in jeder Reihe neben den anderen Stoffen mit zur Verwendung kam. Die für diese Vergleichsstoffe berechneten μ -Werte ließen dann trotz wechselnder Saccharosegrundwerte erkennen, ob die in den verschiedenen Versuchsreihen verwandten Fäden gleiche Permeabilität zeigten oder nicht ¹⁾. Da zu den Untersuchungen möglichst frisches Material zur Verwendung kam, haben sich nur sehr vereinzelt Störungen ergeben. Einige Reihen mußten verworfen werden, da die Saccharosebestimmung am Ende des Versuches niedrigere Werte ergab als am Anfang. Hier war offensichtlich eine Schädigung eingetreten. Im allgemeinen wurde aber die Bestimmung von mehreren Stoffen ohne jede sichtbare oder nachweisbare Schädigung

¹⁾ Es wird allerdings von COLLANDER und BÄRLUND (1933 p. 51) darauf hingewiesen, daß es nicht feststeht, „daß, wenn eine Verbindung schneller oder langsamer als sonst in die Zellen eindringt, auch die anderen Verbindungen unter denselben Umständen in entsprechendem Grade schneller oder langsamer als sonst permeieren müssen“, und von HOFÉ (1933 p. 367) gibt sogar ein Beispiel, wie Rohrzucker die Permeabilität der Psalliotazellen für Glycerin, nicht aber für Pinakonhydrat und Succinimid herabsetzt, doch zeigen einige der Versuchsreihen an *Chaetomorpha*, in denen mehrere schon öfter untersuchte Stoffe geprüft wurden, und bei denen die μ -Werte über bzw. unter dem Durchschnitt der sonst für diese Stoffe beobachteten μ -Werte lagen, daß diese Abweichungen gleichmäßig für alle Stoffe dieser Reihe beobachtet wurde. BÄRLUND (1929 p. 85) kommt zu ähnlichem Ergebnis. Die Beobachtung von Frl. von HOFÉ dürfte andererseits wohl dadurch ihre Erklärung finden, daß es sich bei den beiden genannten Stoffen um Substanzen handelt, deren Molekularvolumen größer als die mit der dort angewandten Methode nachweisbaren Plasmaporen sind und daher vermutlich nur auf dem Lösungswege durch die micellare Phase des Plasmas ins Zellinnere gelangen, während Glycerin als kleinmolekularer Stoff auf intermicellarem Wege permeiert und nur diese Phase von der Saccharosewirkung betroffen war. Es verdiente übrigens diese Frage eingehender Untersuchung.

ertragen. Nicht nur, daß die Zuckerwerte am Ende des Versuchs genau mit den Anfangswerten übereinstimmten, sondern auch die an den Versuch fast stets anschließenden Wachstumsmessungen zeigten, daß die Fäden nicht geschädigt waren und sich ganz normal verhielten. Bei sehr vielen Versuchsreihen ergaben außerdem meist 6—8 Stunden nach Versuchsende ausgeführte nochmalige Zuckerbestimmungen, daß die Fäden sich auch da noch normal verhielten.

Auf eine ausführliche Darstellung aller Versuchsreihen muß verzichtet werden. Es seien daher nur kurz einige Reihen näher angeführt, die das Prinzip der Versuchsanstellung zeigen. Alle übrigen Ergebnisse, die analog gewonnen wurden, sind dann in gemeinsamer Tabelle zur Darstellung gebracht.

Stoff	Grenzkonz.	μ
Versuchsreihe 11. 19. IX. 32. 6 Zellen.		
Saccharose	0,16	—
Glukose	0,21	0,238
Saccharose	0,16	—
Arabinose	0,22	0,273
Mannit	0,20	0,200
Erythrit	0,25	0,360
Glycol	0,33	0,516
Saccharose	0,16	—
Versuchsreihe 13. 21. IX. 32. 6 Zellen.		
Saccharose	0,15	—
Malonamid	0,26	0,423
Glukose	0,195	0,230
Acetamid	0,30	0,500
Saccharose	0,15	—
Versuchsreihe 18. 25. IX. 32. 7 Zellen.		
Saccharose	0,13	—
Glycerin	0,27	0,519
Methylharnstoff	0,30	(Partialmeth.) 0,571
Saccharose	0,13	—
Glycerin	0,27	„ 0,519
α -Monochlorhydrin	0,26	„ 0,500
Saccharose	0,13	—
Versuchsreihe 3. 10. IX. 32. 6 Zellen.		
Saccharose	0,16	—
Glukose	0,21	0,238
Glycerin	0,32	0,500
Harnstoff	0,33	0,516
Antipyrin	0,34	0,529
Saccharose	0,16	—

Stoff	Grenzkonz.	μ
Versuchsreihe 20. 25. IX. 32. 6 Zellen.		
Saccharose	0,135	—
Glukose	0,175	0,228
Raffinose	0,135 (Partialmeth.)	—
Harnstoff	0,27 „	0,500
Saccharose	0,135	—
Harnstoff	0,27 (direkt)	0,500
Monacetin	0,23 (Partialmeth.)	0,413
Saccharose	0,135	—
Succinimid	(0,260)	(0,500)
Saccharose	(0,130)	—
Versuchsreihe 33. 29. IX. 33. 6 Zellen.		
Saccharose	0,14	—
Propionamid	0,315 (Partialmeth.)	0,548
Aethylurethan	0,82 „	0,830
Saccharose	0,14	—
Methylurethan	0,77 „	0,819
Saccharose	0,14	—
Harnstoff	0,28 „	0,500
Saccharose	0,14	—

Die angeführten Reihen mögen zur Erklärung der Versuchsanstellung genügen. Man sieht, für die Reihe 11, 13, 3 und 20 war Glukose der Vergleichsstoff. Glukose wurde in Reihe 3 mit Glycerin und Harnstoff kombiniert, die einerseits den Anschluß von Reihe 18, andererseits mit Reihe 20 und 32 ermöglichen. In der Tabelle 1 sind nun die Ergebnisse aller Versuchsreihen für die einzelnen Stoffe zusammengestellt. Die Anordnung der Stoffe erfolgte nach abnehmenden μ -Werten. Die in Kolumne 4, 5 und 6 gemachten Angaben sind den Arbeiten von SCHÖNFELDER (1931), BÄRLUND (1929) und COLLANDER und BÄRLUND (1933) entnommen. Der Übersichtlichkeit wegen wurden für alle Zahlenwerte der Reihe 4—6 nach dem Beispiel von SCHÖNFELDER einheitliche Zeichen eingeführt (Reihe 7—9), die folgenden Zahlenwerten entsprechen.

Es bedeutet	Mol. Vol = MR _D		Relative Aetherlöslichkeit	Relative Öllöslichkeit
	<90	<20	<0,002	<0,0005
—	<90	<20	<0,002	<0,0005
+	90—145	20—30	0,002—0,02	0,0005—0,005
++	145—200	30—50	0,02 —0,2	0,005 —0,05
+++	>200	>50	>0,2	>0,05

Die sonst bei derartigen Zusammenstellungen angeführten Angaben über die Oberflächenaktivität der Stoffe wurden beiseite gelassen. Es mag der Hinweis genügen, daß die gegen Luft bestimmten Werte ein den Teilungskoeffizienten Aether/Wasser sehr ähnliches Verhalten zeigen. Im übrigen muß daran erinnert werden, daß aus dem Verhalten oberflächenaktiver Stoffe in wäßriger Lösung gegen Luft nicht auf deren Ver-

halten anderen Lösungen oder dem Plasma gegenüber geschlossen werden kann (vgl. dazu besonders STROGANOW 1936).

Tabelle 1.

	Stoff	μ	Molekular-Vol.	Rel. Aether-löslichkeit	Rel. Öl-löslichkeit	wie in Reihe 4	wie in Reihe 5	wie in Reihe 6
1	2	3	4	5	6	7	8	9
1	Aethylurethan	0,832	98,5	0,637	0,074	+	+++	+++
2	Methylurethan	0,820	76,5	0,143	x	-	++	x
3	Formamid	>0,750	46,7	0,0014	0,00076	-	-	+
4	Diaethylharnstoff	0,650	147,2	0,019	0,0076	++	+(+)	++
5	Pinakonhydrat	0,594	158,6	0,0425	x	++	++	x
6	Aethylharnstoff	0,589	103,2	0,0041	0,0017	+	+	(+)
7	Dimethylharnstoff	0,582	103,2	0,0046	0,0023	+	+	+
8	Methylharnstoff	0,577	81,2	0,0012	0,00044	-	-	-
9	Propionamid	0,557	90,7	0,013	0,0036	(+)	+	+
10	Antipyrin	0,533	213,2	0,073	0,032	+++	++	++
11	Glycol	0,522	65,5	0,0068	0,00049	-	+	(+)
12	Thioharnstoff	0,513	69,6	0,0063	0,0012	-	+	+
13	α -Monochlorhydrin	0,512	109,9	0,080	0,012	+	++	++
14	Harnstoff	0,507	59,2	0,00047	0,00015	-	-	-
15	Glycerin	0,506	87,8	0,00066	0,00007	(+)	-	-
16	Acetamid	0,500	68,7	0,0025	0,00083	-	(+)	+
17	Succinimid	0,500	102,9	0,031	0,0049	+	++	+(+)
18	Iso-Valeramid	0,444	134,7	0,1700	0,023	+	++	++
19	Malonamid	0,433	104,4	0,00030	0,00008	+	-	-
20	Monacetin	0,418	145,6	0,041	0,0095	-	++	++
21	Erythrit	0,373	130,2	0,00011	0,00003	+	-	-
22	Arabinose	0,273	153,4	0,00005	x	++	-	x
23	Glukose	0,230	183,2	<0,00001	x	++	-	x
24	Fruktose	0,208	183,2	x	x	++	x	x
25	Mannit	0,195	189,2	<0,00001	x	++	-	x
26	Maltose	0,022	345,6	<0,00001	x	+++	-	x
27	Saccharose	0,000	345,6	<0,00001	x	+++	-	x
28	Raffinose	0,000	498,8	x	x	+++	-	x

Zu den in der Tabelle angeführten μ -Werten ist noch zu bemerken, daß sie die Mittelwerte aus mehreren Bestimmungen (meist 4—6), für mehrere Stoffe auch 9—11, darstellen. Es ist bei der oben angeführten Fehlergrenze von 0,005 GM für C bzw. C' erklärlich, daß die μ -Werte um so stärker schwanken können, je näher einander die Konzentrationen von C und C' liegen, also bei den niedrigen μ -Werten. Um einen Anhaltspunkt über den mittleren Fehler dieser Schwankungen zu haben, wurden für Dimethylharnstoff, Glycerin und Glukose, als Stoffen mit hohen mittleren und niedrigen μ -Werten, die mittleren Fehler berechnet. Um dabei im Quotienten C/C' die maximalen

Schwankungen zu erfassen, wurde jeweils der Fehler für die Konzentrationsbestimmung von C oder C' in entgegengesetzter Richtung als C + 0,005 und C' - 0,005 und umgekehrt in Rechnung gesetzt. Es ergibt sich dann trotz dieser maximalen kaum jemals verwirklichten Fehlerbreite als mittlerer Fehler für μ nach der Formel

$$F m = \sqrt{\frac{\sum f^2}{n(n-1)}} :$$

Dimethylharnstoff:	$\mu = 0,582 \pm 6,46$
Glycerin:	$\mu = 0,507 \pm 6,57$
Glukose:	$\mu = 0,230 \pm 10,07$

Für die anderen Stoffe liegen dann die Fehler ganz analog. Daraus ist aber klar ersichtlich, daß für einige Stoffe die gefundenen Werte trotz numerischer Differenz doch in die Fehlergrenzen fallen. Es handelte sich um zwei Gruppen von Stoffen. Die eine umfaßt die Harnstoffderivate Methyl-, Dimethyl- und Aethylharnstoff, denen vielleicht noch Pinakonhydrat zuzurechnen ist, und die andere reicht etwa vom Thioharnstoff bis zum Succinimid; denn vom Glycerin aus gesehen, wird mit dessen mittlerem Fehler von 6,57 sowohl Thioharnstoff wie auch Succinimid mit erfaßt. Immerhin scheint innerhalb der beiden Gruppen die Reihenfolge wenigstens bezüglich der höchsten und niedrigsten Werte sicher zu sein.

Ein flüchtiger Blick auf die Tabelle zeigt, daß auch bei *Chaetomorpha aerea* keine der angeführten physikalisch-chemischen Eigenschaften der Stoffe allein die verschieden rasche Permeation erklären kann. Das kann nicht überraschen, denn nach den Ergebnissen der Permeabilitätsuntersuchungen der letzten Jahre hat sich immer klarer herausgestellt, daß die Permeation der Stoffe nicht von einem physikalisch-chemischen Prinzip allein bestimmt wird. So wurde von SCHÖNFELDER (1931) darauf hingewiesen, daß der Einfluß eines Faktors nur dann klar erkannt werden könne, wenn ein zweiter in Frage kommender Faktor entweder gar nicht oder bei allen Stoffen in gleicher Weise vorhanden sei. SCHÖNFELDER führte den Begriff der „indifferenten Stoffe“ für alle jenen Nichtelektrolyte ein, die keine oder nur sehr geringe Aetherlöslichkeit aufwiesen. VON HOFE und später E. BONTE sind der Autorin in dieser Auffassung gefolgt, wobei VON HOFE aber bereits darauf hinwies, daß Stoffe, die bei *Beggiatoa* trotz geringer Aetherlöslichkeit als „indifferent“ gelten konnten, bei *Psalliota* den geringen Einfluß ihrer Aetherlöslichkeit auf die Permeation erkennen ließen. Damit ist bereits gesagt, daß der Begriff der „Indifferenz“ kein absoluter sein kann, wie das auch HOFMEISTER zum Ausdruck bringt, während HÖFLER (1934b) sich dazu ablehnend verhält. Inwieweit bei einzelnen Stoffen die lipoiden Löslichkeits-eigenschaften für die Permeation fördernd sein werden, hängt von der Porenweite des Objektes ab. So wird niemand bezweifeln, daß bei der großporigen *Beggiatoa* für alle die von SCHÖNFELDER als indifferent bezeichneten Stoffe die in verschiedenem Grade vorhandene Lipoidlöslichkeit für die Permeation völlig belanglos ist. Die Stoffe erwiesen sich eben als „indifferent“ und permeierten nur entsprechend ihrem Molekularvolumen. Bei anderen Objekten, wie etwa *Rhoeo* oder im Extrem *Psalliota*, wird aber der Begriff der „Indifferenz“ enger gefaßt werden müssen. Gleichwohl gibt es auch da

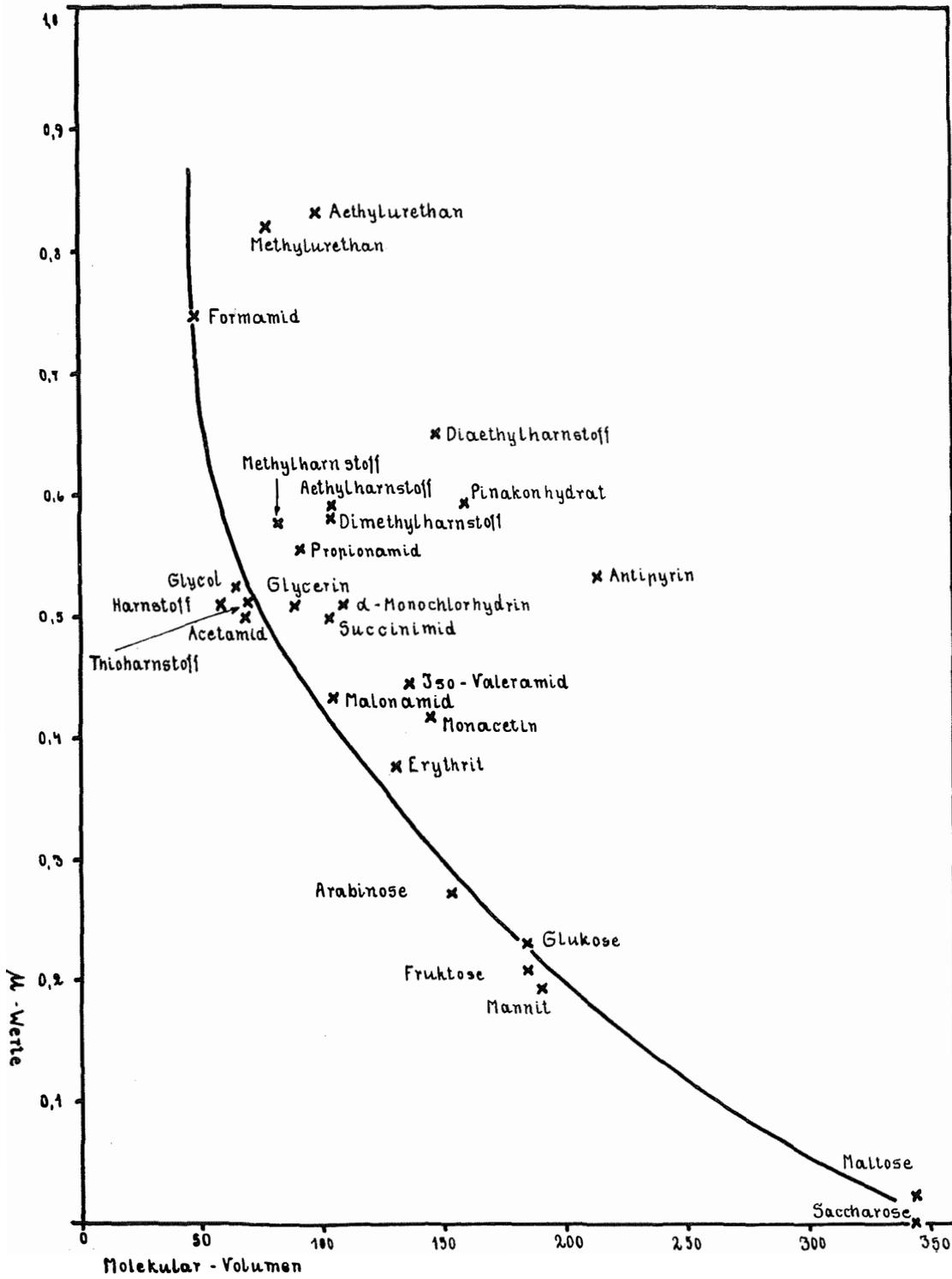


Abb. 1. Permeiervermögen (μ -Werte) und Molekülgröße.

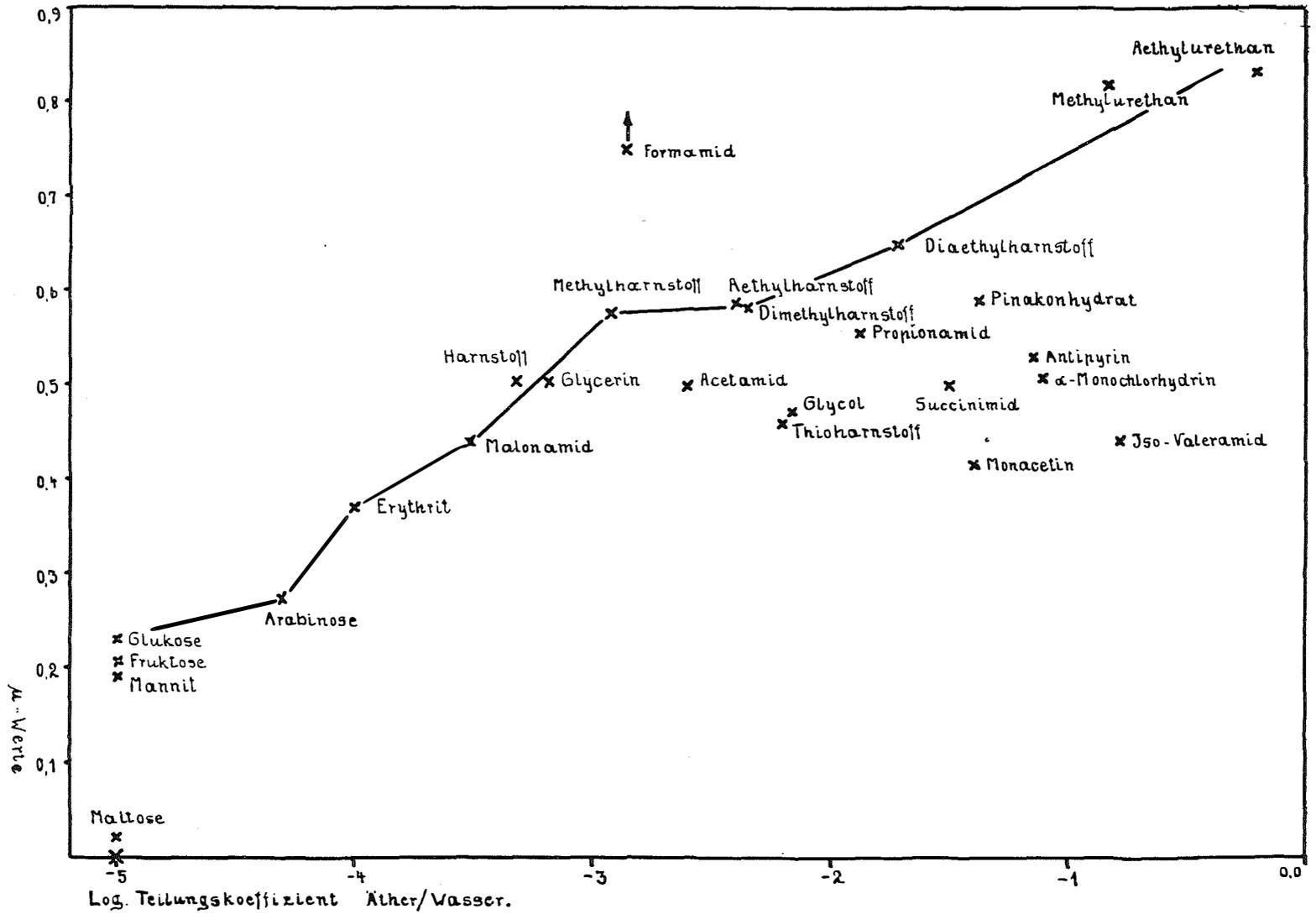


Abb. 2. Permeiervermögen (μ -Werte) und relative Aetherlöslichkeit.

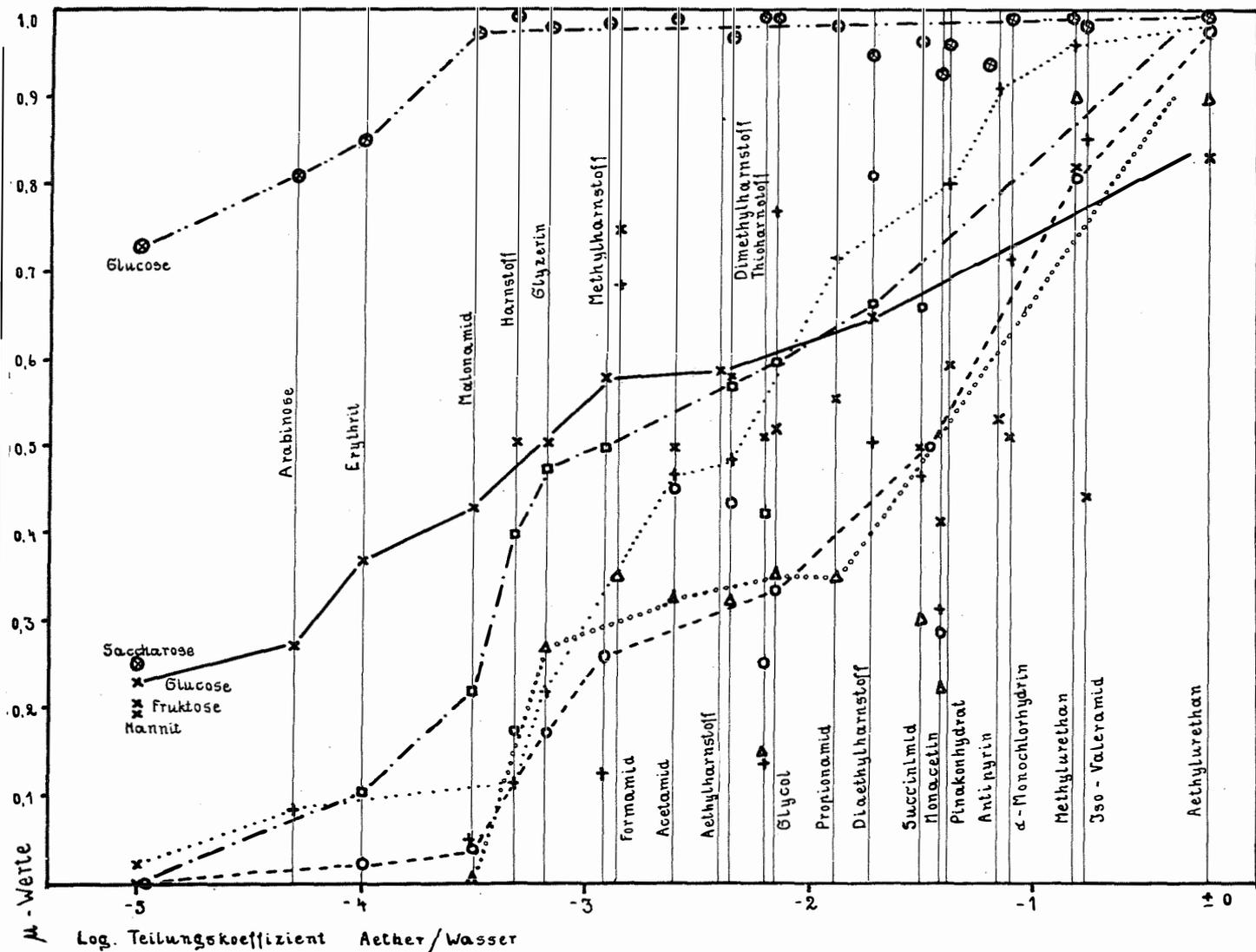


Abb. 3A. Permeiervermögen (μ -Werte) und relative Aetherlöslichkeit für *Chaetomorpha* ×———×, *Rhoeo* +.....+, *Beggiatoa* ⊕-----⊕, *Hydrodictyon* o-----o, *Basidiobolus* □-----□ und *Psalliota* Δ○○○○○○○Δ.

Stoffe, die trotz geringer Aetherlöslichkeit, wie etwa Erythrit oder Arabinose, ganz als indifferent bezeichnet werden müssen. Man könnte das als Regel so ausdrücken, daß es auf das Verhältnis von Plasmaporengröße und Molekularvolumen des betreffenden Stoffes ankommt. Je kleiner dieses Verhältnis ist, um so mehr wird sich die Lipoidlöslichkeit des Stoffes für die Permeation bemerkbar machen. Das gilt aber auch nicht absolut, sondern je nach der Stärke der Lipoidlöslichkeit wird auch die Größe der Verhältniszahlen, bei denen die Löslichkeitseigenschaften merkbar die der Molekularvolumina überdecken, sich ändern. Sinkt das Verhältnis unter 1, d. h. ist der Stoff größer als die Plasmaporen, dann wird eine Aufnahme überhaupt nur dann beobachtet werden, wenn eine genügend große Lipoidlöslichkeit vorhanden ist. Bei *Beggiatoa* und der vorliegenden *Chaetomorpha* ist kein solcher Fall bekannt, für *Rhoeo* aber, ebenso wie für *Chara* sind hier Triäthyl- und Trimethylcitrat zu nennen mit 0,75 bzw. 0,59 als Verhältniszahl, ebenso Antipyrin mit 0,86, Arbutin mit 0,65 und Salicin mit 0,62. Am schärfsten kommt das bei *Psalliota* zum Ausdruck, da die dort mit der verwandten Methodik beobachtete Porengröße verhältnismäßig sehr klein ist und trotzdem eine ganze Anzahl Stoffe mit größerem Molekularvolumen rasch aufgenommen werden.

Für *Chaetomorpha* ist die Permeabilität verhältnismäßig groß, da selbst Saccharose deutlich nachweisbar in die Zellen eindringt, wie aus den Ausgleichsversuchen (vgl. p. 153) hervorgeht. Das Objekt nimmt also eine Mittelstellung zwischen *Beggiatoa* einerseits und *Chara* und *Rhoeo* andererseits ein. Es ist daher auch nicht überraschend, wenn die indifferenten Stoffe hier klar das Ultrafilterprinzip erkennen lassen, wie das aus Abb. 1 besonders für die großmolekularen Stoffe hervorgeht. Nur bei den Stoffen mit kleinerem Molekularvolumen wird insofern eine gewisse Abweichung beobachtet, als diese alle ziemlich gleich schnell eindringen. Hierbei ist zunächst nicht ersichtlich, ob die Gruppe Harnstoff, Glycoll, Acetamid und Thioharnstoff langsamer oder Glycerin rascher als dem Molekularvolumen nach zu erwarten wäre, eindringen. Sicherlich zu rasch permeiert Methylharnstoff, von dessen Molekülgröße an sich vermutlich die Löslichkeitseigenschaften bemerkbar machen. Daraus ist aber der Schluß abzuleiten, daß auch Glycerin mit etwas größerem Molekül und nur wenig schwächeren lipoiden Löslichkeitseigenschaften zu rasch eindringen muß und daher die Kurve in Abb. 1 über die Gruppe Harnstoff, Glycol, Acetamid und Thioharnstoff geführt werden muß. Es erscheint mir gleichwohl nicht ausgeschlossen, daß auch die Werte dieser 4 Stoffe aus vorläufig nicht ersichtlichen Gründen etwas zu niedrig liegen. Dahin deuten vor allem die später zu besprechenden Ausgleichsversuche, in denen erheblich größere Unterschiede in den durch die Permeabilität des Plasmas bedingten Ausgleichszeiten für Glycol und Glycerin bestimmt werden konnten (vgl. p. 153). Ganz eindeutig wird der Kurvenverlauf erst wieder durch den Wert des Formamids angezeigt.

Auf der anderen Seite läßt sich bei Aufzeichnen der Ergebnisse in Abhängigkeit vom Teilungskoeffizienten Aether-Wasser, wie es in Abb. 2 geschehen ist, eine Beziehung zwischen Permeierfähigkeit und Aetherlöslichkeit ebensowenig ablehnen. Hierbei kommt das von COLLANDER (1933) gegen SCHÖNFELDER (1931) hervorgehobene Moment sehr schön zum Ausdruck, daß die ersten Punkte der Kurve durch Stoffe bestimmt sind, deren Reihenfolge auch bei Zugrundelegen der Molekularvolumina

die gleiche ist. Ohne weiteres ist hiernach nicht zu ersehen, welches Prinzip nun das entscheidende ist. Aus folgenden Erwägungen heraus scheint mir jedoch das Molekularvolumen zu überwiegen.

In Abb. 3 sind die Permeationskurven verschiedener genauer untersuchter Objekte in Abhängigkeit von der Aetherlöslichkeit zusammengestellt. Hierbei wurden in Abb. 3A eine Anzahl Objekte zusammengefaßt, bei denen μ -Werte ermittelt wurden [*Beggiatoa* (RUHLAND und HOFFMANN 1925), *Rhoeo* (BÄRLUND 1929), *Hydrodictyon*, *Basidiobolus* (BONTE 1934) und *Psalliota* (VON HOFE 1933)]. Um eine gewisse Übersichtlichkeit zu behalten, wurden nicht alle für ein Objekt untersuchten Stoffe berücksichtigt, sondern nur die an *Chaetomorpha* geprüften, denen in 3B noch Lactamid und Dicyandiamid zugefügt wurde. In Abb. 3B dagegen wurden diejenigen Objekte eingezeichnet, deren Permeationskonstanten ermittelt wurden. Da nicht von allen Autoren absolute Konstanten vorliegen, wurden für alle Objekte die Protoplastenkonstanten P' , die also nicht auf die Flächeneinheit bezogen sind, verwendet, die zur besseren Vergleichbarkeit so aufgezeichnet wurden, daß als Ausgangspunkt der Kurven die am geringsten permeierenden Monosaccharide gewählt wurden. Verwendet wurden folgende Objekte: *Chara* (COLLANDER und BÄRLUND 1933), *Majanthemum* (HÖFLER 1934a), *Muscari racemosem*, *Anemone hepatica*, *Caltha palustris*, *Potamogeton* und *Taraxacum* (HOFMEISTER 1935). Zu den Kurven sei noch bemerkt, daß ihre Führung bei der oft weiten Streuung der Einzelwerte einer gewissen Willkür unterworfen war. Im allgemeinen wird durch sie die im Durchschnitt herrschende Steigung ausgedrückt, wobei fast stets der Verlauf durch einzelne Punkte festgelegt bleibt. Nur bei *Anemone hepatica* wurde die Kurve in Abb. 3B vom Malonamid an doppelt geführt, da sich hier sowohl die höher gelegenen Punkte über Harnstoff, Methylharnstoff usw., bis zum Pinakonhydrat hin durch einen Kurvenzug verbinden lassen als auch Glycerin, Dicyandiamid bis zum Monacetin. Alle sowohl in 3A wie in 3B eingezeichneten Kurven zeigen nun deutlich bis zum Malonamid einen flachen Verlauf, der von da an plötzlich zum Teil sogar ziemlich scharf nach oben ansteigt. Das heißt aber nichts anderes, als daß erst von diesem Punkt an, die Aetherlöslichkeit entscheidende Bedeutung gewinnt. Der erste flache Anstieg scheint dagegen lediglich durch die Molekülgröße bestimmt, denn er findet sich fast bei allen Objekten ganz gleichmäßig, vor allem aber auch bei *Beggiatoa*, bei der bezüglich der überragenden Bedeutung der Molekülgröße für die Permeation kein Zweifel besteht, und bei *Chaetomorpha*, bei der wie wir sahen der Einfluß der Molekülgröße auch noch deutlich erkennbar ist. Bei beiden Objekten wird daher, und das ist bedeutsam, die schwache durch die Molekülgröße bestimmte anfänglich flache Steigung der Kurve auch im weiteren Verlauf, soweit das möglich war, beibehalten. Daran ändert auch nichts die Tatsache, daß in Abb. 3A μ -Werte, in 3B aber Protoplastenkonstanten eingezeichnet sind. Wie später gezeigt wird, lassen sich auch für *Chaetomorpha* Konstanten berechnen. Würden wir diese aber in der Abb. 3B einzeichnen, so würde die Kurve von den Monosacchariden bis zum Aethylurethan, das die höchste Konstante besitzt, nur sehr flach verlaufen, da der Urethanwert etwa in Höhe des Malonamidwertes für *Majanthemum* zu liegen käme. Das abweichende Verhalten würde also auch dann hervortreten.

COLLANDER und BÄRLUND fanden für *Chara* eine noch engere Beziehung zwischen relativer Öllöslichkeit der Stoffe und der Permeation. Für unser Objekt wird mit dieser Bezugsgröße nichts gewonnen, eher im Gegenteil, es würde sich bei Aufzeichnung der μ -Werte in Abhängigkeit von der Öllöslichkeit ein weit weniger regelmäßiger Kurvenverlauf ergeben als in Abb. 2. Wenn daher HÖFLER (1934b) schreibt: „COLLANDER und BÄRLUND haben aber seither in dem Verteilungskoeffizienten Olivenöl/Wasser und Öl-Ölsäure/Wasser ein zum Teil noch besseres Modell der Permeierfähigkeit für den Lösungsweg erkannt“, so muß hinzugefügt werden „für *Chara*“. Es ist durchaus möglich und wahrscheinlich, daß sich an anderen Objekten gerade die Öllöslichkeit weniger brauchbar als Lösungsmodell zeigen kann als die Aetherlöslichkeit.

Auf einzelne Abweichungen und Ausnahmen, die sich bald bei der Molekularvolumen-Kurve, bald bei der Aetherlöslichkeits-Kurve ergeben, soll hier nicht näher eingegangen werden. Es würde das nur eine Wiederholung von Vielem bedeuten, das bei ähnlichen Erörterungen von anderen Autoren (vgl. SCHÖNFELDER, VON HOFE u. a.) gesagt worden ist, ohne stets eine restlos befriedigende völlig einheitliche Erklärung bringen zu können. Es sei lediglich hervorgehoben, daß einige Ausnahmen ganz übereinstimmend mit anderen Objekten gefunden wurden. Das sind in erster Linie Succinimid und Monacetin, die ihrem Molekularvolumen nach entschieden zu rasch, gemäß ihrer Aetherlöslichkeit aber zu langsam eindringen. Abweichend gegenüber anderen Objekten ist dagegen der Befund, daß Acetamid langsamer als seiner Aetherlöslichkeit nach und wahrscheinlich auch seiner Molekülgröße nach zu erwarten wäre, permeiert. Auch Glycol scheint verhältnismäßig langsam einzudringen, doch findet sich Gleiches nach HOFMEISTER auch bei *Muscari* und wohl auch bei *Taraxacum*. Schließlich sei noch hervorgehoben, daß Iso-Valeramid trotz seiner großen Fettlöslichkeit einen verhältnismäßig recht niedrigen μ -Wert aufweist. Vielleicht steht dieser Befund mit einer anderen Erscheinung im Zusammenhang. Von WILBRANDT (1931) wurde der Begriff der gruppengebundenen Löslichkeit eingeführt, der wiederholt besonders für die Amide als mehr oder weniger gültig erkannt wurde. Bei *Chara* sind die Amide in ihrer Permeation normal oder wenig beschleunigt, bei *Chaetomorpha* wird dagegen gerade umgekehrt eine Hemmung der Aufnahme beobachtet. Inwieweit sich unser Objekt sonst noch von den an *Chara* gemachten Befunden COLLANDER'S und BÄRLUND'S, „die wohl wegen ihrer methodischen Überlegenheit auf lange Zeit hinaus die Norm zu bilden berufen sein werden“ (HÖFLER 1934a, p. 253), unterscheidet oder mit ihnen übereinstimmt, soll später erörtert werden.

D. Versuche an abgetöteten Zellen.

Es hatte sich bei Versuchen mit sehr hohen Saccharose- und Glukose-Konzentrationen gezeigt, daß auch die Zellmembran den Stoffen gegenüber eine semipermeable Wirkung entfalten konnte. Schon in Lösungen von 0,4 GM Sacch. ergab sich, daß für kurze Zeit die Gesamtbreite der Algenfäden abnahm, um dann wieder auf das ursprüngliche Maß zurückzugehen. In noch höheren Lösungen, wie in 1,0 GM Saccharose in Seewasser kommt es in etwa 5—10 Minuten sogar zu vorübergehenden Eindellungen

der ganzen Zellen, ehe und während es zur Plasmolyse kommt. Wird die Konzentration noch mehr gesteigert, so erfahren die Zellen einen „osmotischen Kollaps“, eine Cytorhyse, die aber immer nach einiger Zeit wieder ausgeglichen wird, sobald sich das Plasma von den Wandungen gelöst hat. Dabei entstehen die von HÖFLER (1932) für *Chaetomorpha Linum* beschriebenen charakteristischen Plasmolysebilder. Bei Glukose treten alle diese Erscheinungen erst bei sehr viel höheren Konzentrationen als bei Saccharose auf. Mit kleinmolekularen Plasmolyticis dagegen, etwa mit Glycerin oder NaCl, wird auch bei hohen Konzentrationen ohne vorherige Cytorhyse Plasmolyse erzielt. Diesen Erscheinungen, bei denen es sich ohne Zweifel um Membraneffekte handelt, die in vieler Hinsicht an die von FÖRSTER (1933) an *Rhizoclonium* beobachteten Erscheinungen erinnern, veranlaßten Versuche an abgetöteten Zellen.

Da bei *Beggiatoa mirabilis* bei ähnlichen Versuchen die Feststellung gemacht worden war, daß die Membran durch die Abtötungsmittel in ihrer Beschaffenheit verändert werden konnte (RUHLAND und HOFFMANN 1925), wurde von vornherein die Abtötung auf verschiedene Weise vorgenommen. Es kamen zur Anwendung: 1. Erwärmen auf 70° während 10 Minuten, 2. mehrstündiges Einfrieren der Alge bei ca. 14—18° und rasches Auftauen, 3. Jod-Seewasser, 4. 3% Formalin in Seewasser, 5. PFEIFERSches Gemisch. Es sei gleich vorweg genommen, daß sich ein Einfluß der Abtötungsmittel mit Sicherheit nicht feststellen ließ. Das Ergebnis der angestellten Versuche war aber außerordentlich interessant, denn die Membran erwies sich als viel geringer durchlässig, als es nach den Versuchen an lebenden Zellen zu erwarten gewesen war. So bewirkten Saccharoselösungen von 0,5 GM einen so starken Kollaps der Zellen, wie er an lebenden Zellen kaum in 1,5 oder 2,0 normalen Lösungen erzielt werden konnte. Die abgetöteten Fäden zeigten dabei das von FÖRSTER für *Rhizoclonium*, von FRENZEL für *Verbascumhaare* und von RENNER für *Trentepolia* beschriebene Bild. Die Zellen schrumpfen nicht allseitig gleichmäßig oder knittern, sondern infolge der Starrheit der Quermembranen legen sich die Längsmembranen in der Mitte der Zellen mehr oder weniger vollständig flach aneinander, wobei die Ebene in der das Zusammendrücken erfolgt, bei aufeinanderfolgenden Zellen fast regelmäßig um 90° gedreht ist. Bei schwächeren Lösungen nähern sich die Wandungen nur oder es kommt bei einer ganzen Anzahl Zellen zu Eindellungen. Nach verhältnismäßig kurzer Zeit gehen diese Eindellungen und Kollabierungen wieder vollständig zurück. Es wurde nun versucht, für Saccharose und Glukose diejenige Konzentration zu ermitteln, bei der gerade noch die beschriebenen Eindellungen auftraten. Dabei ergab sich die zunächst verblüffende Tatsache, daß diese mit 0,08 GM für Saccharose viel niedriger als die am lebenden Faden bestimmte Grenzkonzentration lag. Für Glukose wurde sie mit 0,17—0,19 auch ein wenig niedriger oder auch gleich den Werten der lebenden Zellen gefunden. Diese Befunde, auf deren Erklärung später eingegangen wird, ließen es wünschenswert erscheinen, auch noch andere der an lebenden Zellen untersuchten Stoffe auf ihre Wirksamkeit an abgetöteten Zellen hin zu prüfen.

Die Bestimmungen, die unter Verwendung der gleichen Strömungskammern, wie bei den Versuchen an lebenden Algenzellen, geschahen, wurden nach dem gleichen Prinzip durchgeführt. Als Kriterium der Wirksamkeit der Lösung dienten die Eindellungen der Zellwandungen. Da diese in Nähe der Grenzkonzentrationen teilweise

außerordentlich schnell ausgeglichen wurden, muß unmittelbar nach Beginn des Durchströmens, das sehr kräftig erfolgen muß, beobachtet werden.

Die rasche Strömung wurde durch seitliches Anlegen zweier dicht aufeinander liegender Fließpapierstreifen erzielt. Mit dem Beginn der Durchströmung wurde eine Stoppuhr eingeschaltet. Die Reaktion an den Fäden trat etwa bei 5" ein, während vom Anlegen der Fließpapierstreifen an bis zum Beobachten kaum 2" verstrichen, so daß auch bei sehr raschem Strömen rechtzeitige Beobachtung gesichert war. Es muß noch erwähnt werden, daß die Eindellungen bei großmolekularen Stoffen leichter und schärfer zu ermitteln waren als bei kleinemolekularen, und daß außerdem auch bei einzelnen Stoffen, wie etwa Erythrit, vor allem auch Malonamid, Methylharnstoff und Aethylurethan die Bestimmung dadurch erschwert wurde, daß die angewandten Lösungsabstufungen von 0,02 GM zu fein waren. Infolge gröberer Abstufung erhalten daher einige Werte weniger Genauigkeit. Im übrigen machen sich auch von Algenfäden zu Algenfäden Differenzen bemerkbar.

Tabelle 2.

Stoff	M. V.	G. K.		μ
		(bt)	(lebend)	
Raffinose	498,8	0,04	0,13	—
Saccharose	345,6	0,08	0,13	0,500
Antipyrin	213,2	0,15	0,28	0,733
Mannit	189,2	0,17	0,161	0,765
Glukose	183,2	0,165	0,17	0,758
Pinakonhydrat	158,6	0,16	0,32	0,750
Arabinose	153,4	0,20	0,18	0,800
Diaethylharnstoff	147,2	0,21	0,37	0,810
Monacetin	145,6	0,205	0,224	0,805
Erythrit	130,2	0,27	0,21	0,852
Malonamid	104,4	1,00	0,23	—
Dimethylharnstoff	103,2	0,325	0,31	0,877
Succinimid	102,9	0,57	0,26	—
Aethylurethan	98,5	0,42	0,77	—
Propionamid	90,7	0,38	0,294	0,895
Glycerin	87,8	0,41	0,26	0,902
Methylharnstoff	81,2	0,70	0,307	0,943
Acetamid	68,7	0,65	0,26	0,939
Glycol	65,5	0,65	0,272	0,939
Harnstoff	59,2	>3,00	0,26	—
Formamid	46,7	4,00	0,7	0,990

Die Ergebnisse der Versuche sind in Tabelle 2 zusammengestellt. Die Anordnung der Stoffe geschah nach abnehmenden M. V. Die in Kolumne 4 angeführten Grenzwerte lebender Zellen stellen die auf Sacch. = 0,13 GM bezogenen Werte dar. Sie wurden aus den μ -Werten berechnet und nicht an den Fäden selbst vor dem Abtöten bestimmt. Entsprechend den Versuchen an lebenden Zellen wurde auch eine Berech-

nung der Permeabilitätskoeffizienten vorgenommen, wobei der für Raffinose erhaltene Wert als der eines nur sehr wenig permeablen Stoffes zugrunde gelegt wurde. Trotzdem darf nicht verschwiegen werden, daß auch dieser Stoff durchaus merkbar durch die Membran permeiert. Den Grenzwert für das viel größer molekulare Veratrin zu bestimmen, scheiterte an der zu geringen Löslichkeit. Schließlich ist aber noch zu bedenken, daß an toten Fäden der Grenzwert ja nicht nur von der Permeierfähigkeit des untersuchten Stoffes abhängt, sondern auch durch die Starrheit der Zellmembran bedingt ist. Es ist sehr wahrscheinlich, daß der für eine Eindellung notwendige Unterdruck in der Zelle dem der ermittelten Raffinoselösung ziemlich nahekommt. Selbstverständlich können daher die angegebenen μ -Werte nur angenähert die Durchlässigkeit der toten Zellwandung wiedergeben.

Im einzelnen ist zur Tabelle noch zu bemerken, daß der Wert für Malonamid sehr wenig genau bestimmbar war. Bei einer ganzen Anzahl Fäden war auch 1,0 GM unwirksam, während bei anderen schon bei 0,8 eine allerdings kaum deutlich wahrnehmbare Wirkung vorhanden war, die aber auch bei Verwendung von 1 molaren Lösungen am gleichen Faden nicht stärker war. Stärkere Lösungen wurden nicht geprüft. Ganz ähnlich verhielt sich Methylharnstoff, wenn auch da die Wirkung etwas klarer sich zeigte. Harnstoff selbst bewirkte auch in 3,0 molarer Lösung nicht die geringsten Eindellungen.

Sehen wir zunächst von den kursiv gedruckten Werten ab, so ergibt sich aus diesen Versuchen eine sehr schöne Gültigkeit des Ultrafilterprinzips. Die geringfügigen Unregelmäßigkeiten wie etwa bei der Reihenfolge Mannit-Glukose oder Acetamid-Glycol ändern daran gar nichts. Das wird besonders klar, wenn man die Ergebnisse graphisch darstellt, wie das in Abb. 4 geschehen ist. Eingezeichnet wurde auf dieser Abbildung ein Kurvenpaar, dessen eine Kurve a den gefundenen Grenzkonzentrationen entspricht, während die Kurve a' die Permeation angibt, wenn sie im umgekehrten Verhältnis der Molekularvolumina der jeweiligen Stoffe zu dem der Raffinose erfolgen würde.

Die Übereinstimmung der beiden Kurven ist außerordentlich groß, so daß an dem oben gezogenen Schluß kein Zweifel möglich ist, trotz einiger beobachteter Ausnahmen, die nun im besonderen Maße interessieren. Zu ihrer Erklärung sei auf die Untersuchungen FÖRSTER's (1933) an *Rhizoclonium* hingewiesen. FÖRSTER kommt dort zu dem Ergebnis, daß die Permeation der Stoffe durch die Zellwand durch ihr M. V. und ihre spezifische Quellungswirkung auf die Membran bestimmt wird. Es gelang ihm gerade wegen der quellungsfördernden oder auch quellungshemmenden Wirkung der verschiedensten Stoffe nicht, regelmäßige Permeationsreihen aufzustellen. Nun arbeitete FÖRSTER aber mit ungleich höheren Konzentrationen als in den vorliegenden Versuchen verwendet wurden. Die von ihm beobachteten Quellwirkungen, die zum Teil ausgesprochene Konzentrationswirkungen waren, fallen hier also weg, so daß es nun nicht überrascht, wenn jetzt die M. V.-Wirkung so klar hervortritt. Trotzdem war aber auch bei *Chaetomorpha* eine gewisse Bedeutung der Quellungswirkung der Stoffe nicht zu verkennen. So wurde fast bei allen Amiden eine mehr oder weniger auffallende Lockerung der die ganze Membran zusammensetzenden Schichten beobachtet; auch Methylurethan und die Harnstoffe waren nicht ohne Einfluß. Ja die

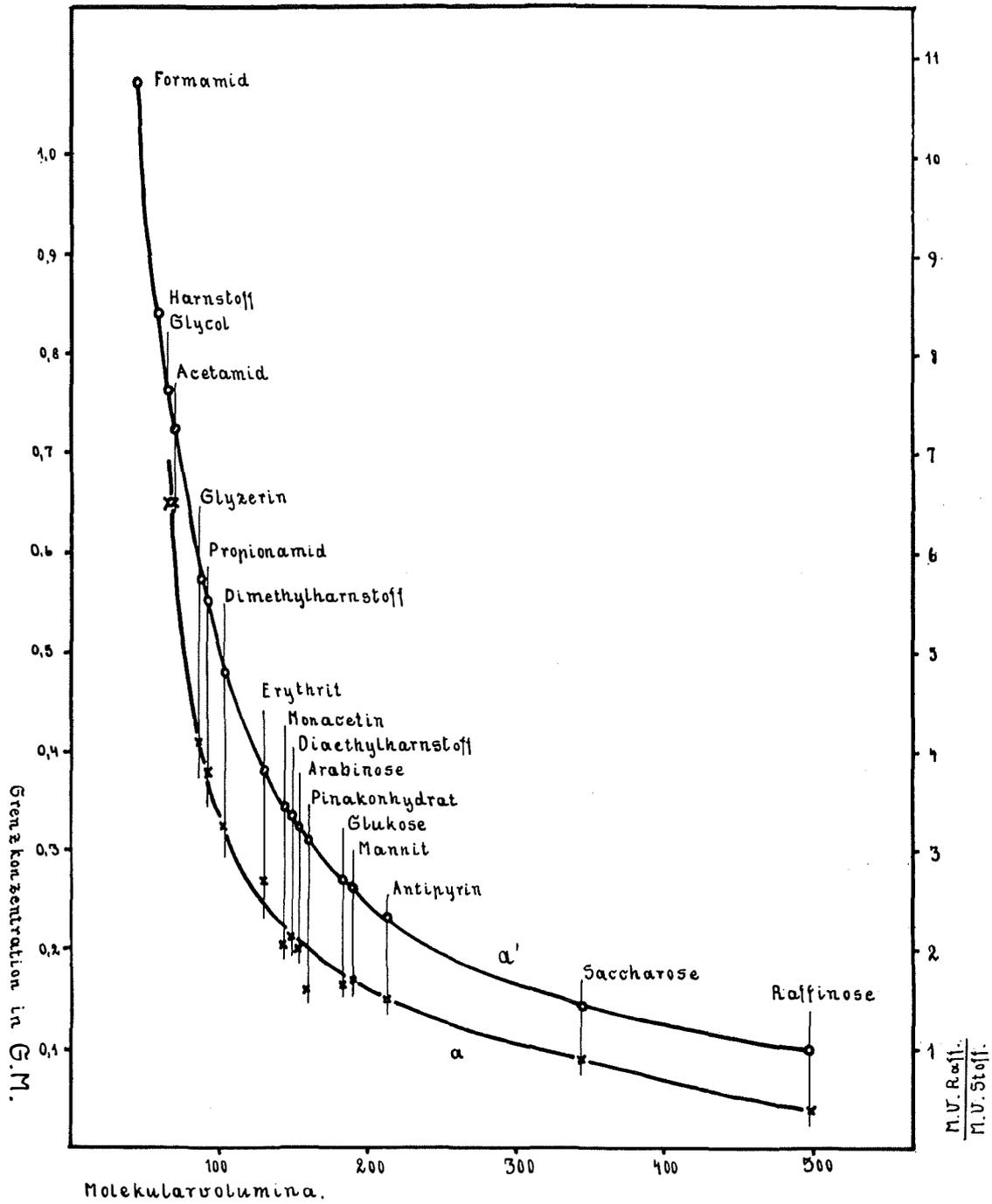


Abb. 4. Beziehung zwischen Permeierfähigkeit und Molekülgröße bei toten Zellen. a = Grenzkonzentration, a' = Verhältnis von Molekularvolumen Raffinose zu Molekularvolumen Stoff.

Bestimmung der Grenzwerte für α -Monochlorhydrin scheiterte, ähnlich wie bereits die Bestimmung von Trimethylzitat an den lebenden Fäden, an dieser starken quellenden Wirkung auf die Membran. Es kam dabei zu einem blasigen Abheben der Cuticula und rascher Trennung der Schichten. Eine eindeutige Beziehung zwischen Quellwirkung und Abweichung von der M.V.-Kurve wurde nicht beobachtet, denn trotz geringer Quellwirkung war etwa für Monacetin, Propionamid und Acetamid eine Bestimmung glatt möglich, während auf der anderen Seite bei Malonamid, ebenso auch bei Succinimid und vor allem bei Methylharnstoff die Messungen sehr erschwert waren. Leider war versäumt worden, über die Stärke der jeweilig beobachteten Wirkung auf die Membran Notizen zu machen. Sehr deutliche Konzentrationswirkungen machten sich, ähnlich, wie das FÖRSTER beobachtete, bei Harnstoff bemerkbar. In geringen Konzentrationen wirkt Harnstoff bei den Versuchen quellungsfördernd, in höheren Konzentrationen, wie 2 oder 3 molar, dagegen hemmend. Entsprechend seiner hohen Konzentration zeigte auch Formamid eine sehr starke Wirkung, die aber stets quellungsfördernd blieb. Obwohl keine eindeutige Beziehung zwischen Quellwirkung und Permeation beobachtet wurde, so steht ihre Bedeutung doch außer Zweifel und ich sehe in ihr die Ursache der erwähnten Abweichungen. Bei gegebener Gelegenheit sollen speziell zur Klärung dieser Fragen notwendige Versuche nachgeholt werden, von denen vorerst abgesehen wurde, da sie über den Rahmen der vorliegenden Studien hinausgingen. Dabei wäre auch die Wirkung des Pinakonhydrates besonders zu prüfen, das deutlich langsamer als seinem M.V. nach zu erwarten wäre, permeiert.

Neben der Bestimmung der Grenzkonzentrationen wurde für einige Stoffe noch auf andere Weise die Permeiergeschwindigkeit ermittelt, indem die Zeiten gemessen wurden, innerhalb deren die in bestimmter, für alle Stoffe isosmotischen Konzentration eingetretenen Schrumpfungen wieder ausgeglichen wurden. Das ist in 0,5 GM Lösungen für die folgenden Stoffe geschehen.

Tabelle 3.

Stoff	M. V.	G. K. (tot)	Ausgleichszeit in Sek. in 0,5 GM
Saccharose	345,8	0,08	270
Antipyrin	213,2	0,15	105
Mannit	189,2	0,17	90
Glukose	183,2	0,16	75
Arabinose	153,4	0,20	50
Diaethylharnstoff	147,2	0,21	60
Monacetin	145,6	0,21	60
Erythrit	130,2	0,27	45
Propionamid	90,7	0,38	20
Glycerin	87,8	0,41	20

Auch diese Versuche bestätigen das weiter oben gewonnene Ergebnis. Da die Zahl dieser Versuche zu gering ist, soll es unerörtert bleiben, wodurch die kleinen Unregelmäßigkeiten wie das umgekehrte Verhalten von Mannit im Ausgleichsversuch gegen-

über den Grenzwerten, oder der etwas zu geringe Wert für Arabinose bedingt sind. Es ist leicht möglich, daß sie bei einer größeren Anzahl von Versuchen gänzlich verschwinden.

Von besonderem Interesse ist nun ein Vergleich der an abgetöteten Zellen gewonnenen Ergebnisse mit den Befunden an lebenden Zellen. Eine Frage ist es, die sich da in erster Linie erhebt und deren Beantwortung von prinzipieller Bedeutung ist: Wie ist die Tatsache zu erklären, daß die Grenzwerte bei toten Zellen niedriger liegen können als an lebenden? Müßten nicht die Werte der lebenden Zellen mindestens gleich denen der toten sein, wenn die Zellwand selbst bei den abgetöteten Zellen schon in viel geringeren Konzentrationen semipermeable Eigenschaften zeigt?

Als am nächsten liegend könnte der Hinweis erscheinen, daß durch das Abtötungsmittel die Membran verändert worden ist. Dem steht aber entgegen, daß die chemisch und physikalisch so verschieden wirksamen angewandten Abtötungsmittel dann sämtlich die gleiche Beeinflussung hervorgerufen haben müßten, eine Annahme, die so gut wie keine Wahrscheinlichkeit für sich hat. Die Ursache ist vielmehr einerseits in der im Verhältnis zum lebenden Plasma außerordentlich hohen Durchlässigkeit der Zellwand für Wasser und gelöste Substanzen sowie in den besonderen Druckverhältnissen der wassergesättigten lebenden Zelle zu suchen. Die Membran ist im Verhältnis zur Zellwand vieler anderer Pflanzen engporig, so daß recht gering konzentrierte Lösungen osmotische Wirkungen entfalten können. Diese gehen aber rasch vorüber, da die infolge der sehr raschen Wasserexosmose aufgetretene Volumabnahme der Zellen bald durch die sofort einsetzende Stoffendosmose ausgeglichen wird. Bei den lebenden Zellen ist aber die Wasserexosmose durch das lebende Plasma so stark verzögert, daß die gelösten Substanzen schon durch die Zellwand permeiert sind, ehe eine der angewandten Konzentration entsprechende Zellwandwirkung, wie sie an der toten Zelle beobachtet werden würde, eingetreten ist. Die besonderen Druckverhältnisse der wassergesättigten Zellen (HOFFMANN 1935) bringen es dann mit sich, daß bei der Wirksamkeit des Zuckers an der Plasmagrenzschicht erst eine verhältnismäßig hohe Konzentration zu meßbaren Volumänderungen führt, die als Kriterien bei der Bestimmung der Grenzwerte an lebenden Zellen verwendet wurden. Es kann also mit Sicherheit angenommen werden, daß alle ermittelten Grenzwerte, auch die der großmolekularen Stoffe, wirklich Plasmawerte darstellen, die in keiner Weise von Einflüssen der Membran überlagert sind (vgl. dazu auch die Ausführungen auf Seite 148f.).

Noch in ganz anderer Hinsicht ist aber der Vergleich zwischen lebenden und toten Zellen lehrreich und interessant. Während die tote Membran den gelösten Stoffen gegenüber sich wie ein Ultrafilter verhält, konnten wir an den lebenden Zellen ganz zweifellos erhebliche Abweichungen von diesem Prinzip feststellen, deren Ursache im lebenden Plasma liegen muß. Stoffe, wie Antipyrin, Diaethylharnstoff oder etwa Aethylurethan, die das lebende Plasma ganz erheblich rascher, als ihrem M.V. nach zu erwarten war, durchwandern, folgen bei der Permeation durch die Zellwand streng dem M.V. Es ist kein Zufall, daß es sich dabei gerade um stark lipoidlösliche Stoffe handelt, deren besondere Löslichkeitseigenschaften eben nur dem lebenden Plasma als Lipoid-Eiweißgemisch gegenüber deutlich zur Geltung kommen, aber nicht an der Zellmembran mit ihrem mehr oder weniger ausgeprägten Kohlenhydratcharakter.

E. Die Permeabilitätskonstanten.

Das Bemühen, den Ergebnissen der Permeabilitätsuntersuchungen eine quantitativ vergleichbare und allgemein gültige Form zu geben, hat über die Permeabilitätskoeffizienten hinaus zur Berechnung der Permeabilitätskonstanten geführt. Unabhängig voneinander und fast gleichzeitig haben COLLANDER und BÄRLUND (1933) und ULLRICH (1933) eine Formel entwickelt, deren Grundlage das Ficksche Diffusionsgesetz darstellt. Die Formel lautet in der Form, wie sie COLLANDER und BÄRLUND gegeben haben,

$$k = \frac{v}{q \cdot t} \cdot \ln \frac{C}{C - c}$$

worin k eine Konstante bedeutet als Maß der Permeabilität der Zellgrenzschicht für den zu untersuchenden Stoff, v das Volum der Zelle, q die wirksame Zelloberfläche, t die Zeit, C die Gleichgewichtskonzentration des permeierenden Stoffes im Zellsaft und c seine jeweilige Konzentration daselbst während der Endosmose. Sowohl COLLANDER und BÄRLUND wie auch ULLRICH analysierten den Zellsaft großvakuoliger Zellen (*Chara* bzw. *Valonia*), deren Volumina gut meßbar waren, und konnten so quantitativ sehr exakte Grundlagen für die Größen C und c und damit für ihre weiteren Berechnungen gewinnen. Die Erkenntnis, daß allein die Permeabilitätskonstanten, die die Protoplasmapermeabilität der verschiedenen Zellarten wirklich exakt zum Ausdruck bringen, bei einem Vergleich der Permeabilität der verschiedenen Objekte quantitativ brauchbar sind, ließ zum mindesten den Versuch wünschenswert erscheinen, bei dem vorliegenden Objekt eine Berechnung der Konstanten durchzuführen, zumal die Bestimmung der Zellvolumina und der wirksamen Oberflächen der Zellen sehr exakt möglich war. Der Anwendung der erwähnten Konstantenformel stand also nichts im Wege, sofern aus den plasmolytischen Messungen Konzentrationsdaten für c genügend genau zu ermitteln sind, um die weitere Berechnung der Konstanten zu rechtfertigen.

BÄRLUND (1929) hat anlässlich seiner quantitativen Berechnungen aus den an *Rhoeo* gewonnenen plasmolytischen Daten auf eine Anzahl Bedingungen hingewiesen, die erfüllt sein müssen, um wirklich mit mathematischer Genauigkeit Schlüsse aus den Ergebnissen der Plasmolyseversuche zu ziehen. Die genannten Bedingungen sind:

1. daß die Konzentration der plasmolysierenden Verbindung unmittelbar außerhalb der äußeren Plasmahaut während der ganzen Versuchszeit ebenso groß ist wie in der übrigen Außenlösung;
2. daß äquimolekulare Lösungen von Nichtelektrolyten untereinander genau isosmotisch sind;
3. daß die osmotische Wirkung der gelösten Verbindung ausschließlich davon abhängt, wie groß ihre Konzentration an der Außenfläche des Protoplasten ist und demnach nur mittelbar, aber keineswegs unmittelbar davon abhängt, inwieweit das Plasma sie durchläßt;
4. daß das Protoplasma die ganze Versuchszeit hindurch leicht beweglich ist, so daß schon eine minimale Kraft hinreicht, um es von der Zellmembran abzuheben, und ebenso, um es während der Deplasmolyse wieder auszudehnen;

5. daß die Zellsaftkonzentration sich während des Versuches nicht unter dem Einfluß von Anatonose-, Katatonose- oder Exosmoseprozessen verändert;
6. daß die osmotische Wirksamkeit der in die Zelle eingedrungenen, plasmolysierenden Verbindung sich in der Zelle weder vergrößert noch verringert;
7. falls der Versuch unter Anwendung der Partialdrucke ausgeführt worden ist, muß man außerdem annehmen, daß der dazu verwandte Zucker während des Versuchs gar nicht in die Zellen permeiert.

Zu diesen 7 Punkten kommt für die in unseren Versuchen speziell angewandte modifizierte plasmolytische Methode noch hinzu:

8. daß sich die Quellungseigenschaften der Zellmembran unter dem Einfluß des Plasmolytikums während des Versuches nicht ändern.

Von den genannten 8 Bedingungen können wir für Nr. 2, 4, 5, 6 und 7 auf die von BÄRLUND angestellten Erörterungen verweisen und sie in gleicher Weise wie bei *Rhoeo* insoweit als erfüllt ansehen, daß etwaige Einflüsse innerhalb der Fehlergrenzen liegen. Anders ist es mit den restlichen drei Punkten.

Was zunächst die für die hier speziell verwandte Methode notwendige Bedingung angeht, so wurde schon gesagt, daß eine Beeinflussung der Quellung der Zellmembran, die sich in einer Zu- oder Abnahme der Dicke der entspannten also in reinem Seewasser maximal gequollenen Membran äußern müßte, während der kurzdauernden Grenzpunktsbestimmungen nicht nachweisen ließ. Auf die bei einigen Stoffen doch vorhandene Möglichkeit störender Quellungsinflüsse wurde oben (p. 129) schon hingewiesen. Durch Anwendung der Partialmethode konnte auch hier Sicherheit erzielt werden.

Die unter 1 genannten Bedingungen wurden von BÄRLUND für die Gewebeschnitte von *Rhoeo* nur sehr beschränkt als erfüllt angesehen, für die Mehrzahl der Stoffe aber abgelehnt. Für unser Objekt scheinen die Verhältnisse erheblich günstiger zu liegen, denn jede untersuchte Zelle wird unmittelbar von der Versuchslösung umspült. Da aber *Chaetomorpha* im Verhältnis zu vielen anderen Pflanzen eine recht engporige Zellwand besitzt, und die Bestimmungen einige Minuten nach Zusatz der plasmolysierenden Lösungen vorgenommen wurden, schien es dennoch möglich, daß eine merkliche Zeitspanne bis zum Konzentrationsgleichgewicht Außenlösung — Lösung an der Plasmaoberfläche entstehen konnte, die die Bestimmung beeinträchtigen müßte. Nun ist aus den Versuchen an abgetöteten Zellen die Durchlässigkeit der Membran annähernd bekannt, wir sind daher in der Lage, über das Vorhandensein und die Größe des durch die Diffusionshemmung der Membran entstehenden Fehlers Näheres auszusagen.

Ohne Zweifel wird der Fehler bei großmolekularen Stoffen am deutlichsten in Erscheinung treten. Betrachten wir deshalb zunächst die Saccharose. Es wurden an einer Anzahl toter Fäden möglichst genau die Ausgleichszeiten in 0,12, 0,16, 0,2 und 0,5 GM Saccharose bestimmt. Sie wurden mit 60", 80", 180" und 270" gefunden. Die innerhalb dieser Zeiten permeierte Stoffmenge ergibt sich als Differenz zwischen der Versuchskonzentration und der Grenzkonzentration des am geringsten permeierenden Stoffes, der Raffinose, wobei es dahingestellt bleiben muß, ob dieser mit 0,04 GM ermittelte Wert durch geringe endosmierte Raffinosemengen oder durch die

Starrheit der Membran oder beides bedingt ist (vgl. p. 17). Dadurch ist natürlich die für jeden Versuch errechnete endosmierte Zuckermenge mit Unsicherheit behaftet, doch kann der Fehler nur eine zu geringe Permeation vortäuschen, keinesfalls eine zu große. Weiter ist mit Sicherheit anzunehmen, daß die Permeation bis zum Konzentrationsgleichgewicht erfolgen wird. Ich kann daher nach der oben gegebenen Formel von COLLANDER und BÄRLUND die Permeationskonstanten der Zellwand für Saccharose annähernd ermitteln. Allerdings kenne ich das Verhältnis von v/q nicht genau bei diesen Versuchen, da ja v infolge der Eindellungen bei gleichbleibendem q kleiner wird. Bei der Berechnung wurde dem insofern Rechnung getragen, als nur die Konstanten für die beiden schwachen Lösungen, bei denen die auftretenden Eindellungen nur gering waren, berechnet wurden und außerdem die sicherlich zu weitgehende Annahme gemacht wurde, v habe sich um $\frac{1}{4}$ seines Normalwertes (Näheres dazu p. 29) verringert¹⁾. Die ermittelten Konstanten sind dann also Minimalwerte, während die wirklichen Werte sicherlich größer sind. Sie wurden auf die Sekunde als Zeiteinheit mit 0,00057 für 0,12 GM Saccharose und mit 0,00060 für 0,16 GM, im Mittel also mit 0,000585 gefunden. Trotzdem können diese Minimalwerte für uns von Nutzen sein, denn mit ihrer Hilfe läßt sich eine Vorstellung gewinnen, innerhalb welcher Zeiträume der außen gebotene Zucker durch die Zellmembranen permeiert. Die Zeit bis zur vollen Sättigung innerhalb der Membran, also die Zeit, die bis zum völligen Konzentrationsgleichgewicht verstreicht, läßt sich allerdings aus leicht begreiflichen Gründen nicht bestimmen. Es wurde daher die Zeit berechnet, in der die Sättigung bis zu 90% erfolgte, wenn außen eine Konzentration in Höhe der Grenzlösung des Stoffes geboten wurde. Es galt dann

$$t = \frac{1}{k} \cdot \frac{v}{q} \cdot \log \text{nat} \frac{C}{C-c} = \frac{1}{0,000585} \cdot 0,0431 \cdot \log \text{nat} \frac{0,14}{0,14-0,126}$$

$$t = 170''$$

v/q muß bei dieser Berechnung entsprechend den Verhältnissen an lebenden Zellen eingesetzt werden (vgl. p. 151), da ja bei den Messungen an lebenden Zellen Eindellungen nicht beobachtet werden. Der berechnete Zeitwert besagt also, daß innerhalb von etwa 3 Minuten im Zellinneren eine Sättigung von 90% eingetreten sein muß und zwar bei Zugrundelegen von Minimalwerten, die sicherlich in so weitgehendem Maße praktisch nicht erreicht werden. Die berechnete Zeit stimmt gut mit der experimentellen Beobachtung überein, daß bei den Saccharosebestimmungen etwa nach 3 Minuten die Volumabnahme zum Stillstand gekommen ist. Die Messungen wurden daher fast stets frühestens nach der 3. Minute begonnen, meist zwischen der 4. und 6. Minute durchgeführt. Damit ist sichergestellt, daß die bestimmten Zuckerwerte außerhalb der durch die diffusionshemmende Wirkung der Membran bedingten Fehlern gelegen sind.

In ganz analoger Weise ließ sich auch für andere Versuchsstoffe die Größe des Membraneinflusses wenigstens angenähert feststellen, da für eine ganze Anzahl Stoffe

¹⁾ Dabei wird die Tatsache außer acht gelassen, daß dieses angenommene v/q ja während der Endosmose sich stetig vergrößert und dem Normalwert nähert. Eine Berücksichtigung dieses Fehlers wäre aber bei der hier gebrauchten groben Überschlagsrechnung sinnlos.

die Ausgleichszeiten in 0,5 GM (bei einigen Stoffen auch in geringerer Konzentration) bekannt waren. Um das infolge der Einkerbungen sich ändernde Verhältnis von v/q auch hier zu berücksichtigen, wurde für Antipyrin, Mannit, Glukose, Arabinose, Diaethylharnstoff und Erythrit v/q mit $\frac{4}{5}$ des Normalwertes bei der Berechnung der Konstanten eingesetzt, für die übrigen Stoffe aber, bei denen nur eine sehr geringe Volumänderung eintritt, v/q als unverändert angenommen. Mit Hilfe der so gewonnenen Konstanten wurden die Zeiten berechnet, innerhalb deren eine Sättigung innerhalb der Membranen bis zu 90% eingetreten war. Diese t -Werte sind mitsamt den jeweils zugehörigen Konstantenwerten in Tabelle 4 zusammengestellt.

Tabelle 4.

Stoff	k	t für 90% Sättigung	Stoff	k	t für 90% Sättigung
Saccharose	0,000585	170"	Erythrit	0,00193	51"
Antipyrin	0,00083	120"	Dimethylharnstoff	0,00474	21"
Mannit	0,00098	100"	Propionamid	0,00543	18"
Glukose	0,0011	96"	Glycerin	0,00543	18"
Arabinose	0,0018	55"	Glycol	0,00634	16"
Diaethylharnstoff	0,0015	66"			

Da nun auch bei allen anderen Stoffen die Bestimmungen fast stets zwischen der 4. und 6. Minute ausgeführt wurden, ist ganz offensichtlich, daß die Messungen wie bei Saccharose sicherlich nach eingetretenem Gleichgewicht ausgeführt wurden. Andererseits geht aber daraus hervor, daß die geforderte Bedingung, daß der Protoplast während der ganzen Versuchszeit von der außen gebotenen Versuchslösung umspült ist, um so weniger erfüllt ist, je größer das Molekül ist. Für die Bestimmung der Grenzwerte der nichtpermeierenden Stoffe, wie Saccharose oder Raffinose, ist das gleichgültig, da die Messung ja doch erst nach Durchtritt der Lösung durch die Zellwand und dann folgendem Gleichgewicht des osmotischen Wasserentzugs erfolgt. Für alle permeierenden Stoffe aber entsteht dadurch ein Fehler, daß das Konzentrationsgefälle während der ersten Minute des Versuchs kleiner war und daher eine geringere Permeation durch das Plasma erfolgte, als bei dem hohen Gefälle der Versuchslösung, das für die Dauer des ganzen Versuchs bei der Auswertung zugrunde gelegt wird. Dieser Fehler wird um so größer, je langsamer der Stoff durch die Membran und je schneller er durch das Plasma permeiert, wie etwa bei Antipyrin, Pinakonhydrat oder Diaethylharnstoff. Für alle Stoffe, deren $M.V.$ kleiner als etwa 100 ist, dürfte es sich jedoch praktisch kaum noch bemerkbar machen, da ja die Permeation durch die Zellwand im Verhältnis zur durchschnittlichen Ablesezeit von 5' sehr rasch erfolgt. Wir kommen also zu dem Ergebnis, daß die Konzentration der Außenlösung auch bei *Chaetomorpha* nicht die während der ganzen Versuchszeit an der Plasmaoberfläche herrschende ist, und die dadurch entstehenden Fehler wenigstens bei kurzdauernden Versuchen, wie sie bei den Grenzwertbestimmungen gegeben sind, und bei Verwendung von Stoffen mit einem Molekularvolumen, das größer als 100 ist, beachtet werden müssen.

Als nicht erfüllt muß auch die oben unter 2 genannte Bedingung angesehen werden. Wie BÄRLUND bereits ausgeführt hat, muß aus rein theoretischen Gründen bei nicht völlig semipermeablen Membranen der osmotische Druck hinter der theoretisch berechneten Druckgröße zurückbleiben. Mit anderen Worten, der an der Plasmaoberfläche auch nach völliger Durchdringung der Zellwand herrschende Druck ist plasmolytisch weniger wirksam als bei den Berechnungen angenommen wird. Es muß sich also diese Fehlerquelle genau wie die eben erwähnte Membranhemmung auswirken, d. h. die berechneten Konstanten müssen zu niedrig erscheinen, und zwar je nach der rascheren oder langsameren Permeation mehr oder weniger. Einen Anhaltspunkt über die Größe dieses Fehlers, der im Gegensatz zum vorigen bei jeder Versuchszeit sich in gleicher Weise bemerkbar machen muß, haben wir gar nicht.

Nach allem ist es also auch bei einem verhältnismäßig so günstigen Objekt wie *Chaetomorpha* nicht möglich, mit völliger mathematischer Genauigkeit eine Auswertung der auf plasmolytischem Wege gewonnenen Daten ohne weiteres vorzunehmen. Wenn trotzdem eine Berechnung der Konstanten durchgeführt wird, so liegt die Berechtigung darin, daß zum mindesten die Größenordnung der Konstanten außer Zweifel steht und damit für Vergleiche manches gewonnen ist, ja daß sogar für eine Anzahl Stoffe mit mittleren und kleinen Molekülen die Konstanten mit ziemlicher Annäherung erfaßt werden können.

Die Berechnung wurde für den Fall der Grenzplasmolyse durchgeführt, wobei die schon genannte Formel

$$k = \frac{l v}{t q} \cdot \ln \frac{C}{C - c}$$

zugrunde gelegt wurde. Die Werte für C wurden auf Grund der Untersuchungen von BÄRLUND an *Rhoeo* und COLLANDER und BÄRLUND an *Chara* gleich der Außenkonzentration also gleich der Grenzkonzentration gesetzt. Entsprechend der theoretischen Grundlage der grenzplasmolytischen Permeabilitätsmessungen ergab sich dann c, die bei der Bestimmung endosmierte Stoffmenge, als Differenz der Grenzkonzentration des Versuchsstoffes zu der eines nichtpermeierenden, in unserem Fall der Saccharose. Für die Größe v/q wurden Durchschnittswerte aus sämtlichen Versuchen zugrunde gelegt, wobei die durchschnittliche Abweichung 3,4% betrug. Für 1 cm³ Zellvolumen errechnet sich die für die Stoffendosmose wirksame Zellfläche (ohne die Querwände) bei den zylindrischen Zellen mit 23,2 cm², v/q beträgt also 0,0431. t ergab sich fast genau in allen Versuchen mit 5' = 0,083 Stunden, da die Messungen fast stets zwischen der 4. und 6. Minute nach Beginn des Versuches ausgeführt wurden. Für Formamid mußte von der Berechnung abgesehen werden, da die Grenzkonzentration ja nicht genau ermittelt worden war. Die gefundenen k-Werte, die also pro Flächeneinheit (cm²) und Zeiteinheit (h) für ein Potentialgefälle von 1 Mol gelten, sind in Tabelle 5 zusammengestellt. In Rücksicht auf den oben erörterten Einfluß der Zellmembran auf die während des Versuches an der Plasmaoberfläche herrschende Konzentration der Versuchslösung wurden die Konstanten aller Stoffe bis zu einem M.V. von 130 (Erythrit) in Klammern gesetzt. Die Werte sind zu niedrig. Doch dürfte dieser Fehler auf die Reihenfolge der Stoffe kaum einen Einfluß haben mit Ausnahme des Antipyrens,

das vielleicht zwischen Methylharnstoff und Propionamid zu liegen kommt, da infolge der raschen Permeation dieses Stoffes durch das Plasma und der beträchtlichen Verzögerung des Konzentrationsausgleiches zwischen Außenlösung und Lösung an der Plasmaoberfläche der k -Wert stärker herabgedrückt sein muß als bei den übrigen. Obwohl Ähnliches auch für Diaethylharnstoff und Pinakonhydrat gilt, dürfte sich für deren Reihenfolge kaum etwas ändern, da der Fehler kaum soviel ausmachen wird, daß ihre Stellung vor der der Urethane anzusetzen wäre.

Tabelle 5.

Stoff	k	Stoff	k
1. Aethylurethan	0,950	14. Glycerin	0,362
2. Methylurethan	0,917	15. Acetamid	0,360
3. Diaethylharnstoff	(0,546)	16. Succinimid	0,360
4. Pinakonhydrat	(0,468)	17. Iso-Valeramid	(0,305)
5. Aethylharnstoff	0,461	18. Malonamid	0,295
6. Dimethylharnstoff	0,453	19. Monacetin	(0,281)
7. Methylharnstoff	0,446	20. Erythrit	(0,242)
8. Propionamid	0,423	21. Arabinose	(0,165)
9. Antipyrin	(0,400)	22. Glukose	(0,135)
10. Glycol	0,383	23. Fruktose	(0,121)
11. Thioharnstoff	0,375	24. Mannit	(0,112)
12. α -Monochlorhydrin	0,372	25. Maltose	(0,017)
13. Harnstoff	0,365		

Wie von COLLANDER und BÄRLUND dargelegt wurde, können die in der Tabelle berechneten Konstanten ohne weiteres den Permeationskonstanten gleichgesetzt werden. Nur für die am raschesten permeierenden Stoffe wird eine gewisse Einschränkung insofern gegeben, als hier die Permeationsgeschwindigkeit nicht vom Diffusionswiderstand des Plasmas allein abhängt, sondern „ebenso sehr, vielleicht sogar noch mehr von demjenigen des Zellsaftes“. „In solchen Fällen stellen die k -Werte bloß eine Mindestgrenze für das Vermögen der betreffenden Substanzen, durch das Plasma zu permeieren, dar“. Wir sind leider für unser Objekt nicht in der Lage, die Grenze der k -Werte anzugeben, von denen die genannten Verhältnisse zutreffen. Der Wert von $k = 0,37$, den die finnischen Autoren für *Chara* annehmen, erscheint mir auch für *Chara* zu niedrig. Immerhin sei hier darauf hingewiesen, daß die in Tabelle 5 angeführten ersten 9—10 Stoffe ebenfalls nur Mindestwerte für das Eindringungsvermögen darstellen. Da es sich nun bei den angeführten Zahlen um Permeationskonstanten bestimmter Bezugsgrößen handelt, können wir sie ohne weiteres mit Werten gleicher Bezugsgrößen, die an anderen Objekten gewonnen wurden, vergleichen. Das soll an anderer Stelle geschehen.

Von Interesse war es nun, daß es für eine Anzahl Stoffe möglich war, die Permeationsgeschwindigkeit noch auf anderem Wege zu ermitteln durch Bestimmung der Ausgleichszeiten. Unter Ausgleichszeiten sind wie schon bei den toten Zellen die Zeiten zu verstehen, innerhalb deren die unter dem Einfluß einer bestimmten für die verschiedenen Stoffe isosmotischen Konzentration erfolgte Volumabnahme der Zellen

wieder ausgeglichen wurde. Es war beabsichtigt, für alle untersuchten Substanzen diese Zeiten zu ermitteln, doch stellten sich alsbald unvorhergesehene Schwierigkeiten bei diesen längere Zeit dauernden Versuchen ein, da die rein osmotische Wirkung der Substanzen jetzt durch ihre spezifische Quellungs Wirkung überdeckt wurde. Einwandfrei, d. h. ohne daß durch Volumänderungen der entspannten Membran eine Quellungsbeeinflussung innerhalb der Versuchszeit nachweisbar war, gelang die Bestimmung nur bei Glycol, Glycerin und Arabinose, während für Malonamid, Glukose und Saccharose, gelegentlich übrigens auch schon für Glycerin und Arabinose eine deutliche, allerdings meist nur schwache Quellungsbeeinflussung nachweisbar war. Stets erschien die Quellung der Membran gefördert gegenüber dem reinen Seewasser, und das würde für die Bestimmung der Ausgleichszeiten eine Verlängerung bedeuten. Trotzdem war bei den genannten 6 Stoffen die Bestimmung überhaupt möglich, während bei der Mehrzahl der übrigen dieser Quellungs einfluß nach etwa 1 Stunde so erheblich werden konnte, daß die anfängliche auf rein osmotischer Wirkung beruhende Volumabnahme, die oft schon wieder infolge der Permeation der Stoffe abzunehmen begann, plötzlich infolge der verstärkten Quellung der Membran ganz erheblich wieder zunahm und dann kaum noch wesentliche Änderungen zeigte. Für die 6 verwendbaren Stoffe dürfte der Quellungs einfluß, nach der Stärke der Volumänderungen der entspannten Membran zu urteilen, etwa bei allen der gleiche sein, so daß mit einer gewissen Wahrscheinlichkeit die Ausgleichszeiten dieser Substanzen mit dem gleichen Fehler behaftet sein werden. In der Tabelle 6, in der die Ergebnisse der gelungenen Versuche zusammengestellt sind, wurden außerdem noch die aus den Ausgleichszeiten errechneten Permeationskonstanten sowie die entsprechenden μ -Werte angeführt.

Tabelle 6.

Stoff	μ	0,4 GM		0,3 GM		0,17 GM	
		t	P	t	P	t	P
Saccharose	0,000	—	—	1414'	0,0015	180'	0,0039
Glukose	0,230	—	—	293'	0,0074	0,22 GM	
Arabinose	0,273	—	—	170'	0,016	122'	0,012
Malonamid	0,435	96'	0,029	—	—	—	—
Glycerin	0,506	63'	0,045	46'	0,047	—	—
Glycol	0,522	18'	0,187	—	—	—	—

Betrachten wir zunächst die Ausgleichszeiten, so bestätigen diese trotz des Einflusses der Membran sehr deutlich die aus den Permeabilitätskoeffizienten gezogenen Schlüsse. Warum allerdings die μ -Werte von Glycerin und Glycol kaum voneinander differieren, die Ausgleichszeiten der beiden Stoffe aber erheblich, ist nicht ohne weiteres ersichtlich. Darauf wurde schon oben p.138 hingewiesen. Etwas sehr Überraschendes zeigen aber die Permeationskonstanten, die sich unter Zugrundelegen der Ausgleichszeiten errechnen ließen. Soweit untersucht, zeigen sie unabhängig von der Konzentration der Außenlösung recht befriedigende Übereinstimmung. Vergleicht man aber die Konstanten mit den aus den Grenzwertbestimmungen für $t = 5'$ erhaltenen Werten,

wie das in der folgenden Tabelle 7 geschehen ist, so zeigt sich, daß die letzteren ganz erheblich abweichen, ja sogar einer ganz anderen Größenordnung angehören können.

Tabelle 7.

Stoff	P aus Grenzwerten berechnet	P ₁ aus Ausgleichs- zeit berechnet	P/P ₁
Saccharose	—	0,0027	—
Glukose	0,135	0,0074	18,3
Arabinose	0,165	0,014	11,8
Malonamid	0,295	0,029	10,2
Glycerin	0,362	0,046	7,9
Glycol	0,383	0,187	2,1

Es tritt deutlich heraus, daß die Abweichungen um so größer sind, je größer das M.V. ist. Obwohl nun die für die aus den bei den Grenzwertbestimmungen errechneten Konstanten geltenden Fehlerquellen bei den Ausgleichsversuchen praktisch wegen der langen Versuchsdauer in Wegfall kommen, so sind doch gegen die aus den Ausgleichszeiten errechneten Konstantenwerte einige Bedenken zu erheben. Einmal sind wenigstens für einige Stoffe die Zeiten infolge der Quellungswirkung auf die Membran zu groß, und selbst wenn eine solche nicht nachweisbar war, ist die Möglichkeit einer Beeinflussung nicht ganz abzuweisen, da auch Glycol, Glycerin und vor allem Arabinose bei längerer Einwirkung deutlich die Membranquellung beeinflußten. Zweitens ist darauf hinzuweisen, daß die Ermittlung der Ausgleichszeiten leicht dadurch ungenau wird, daß mit zunehmender Verminderung des Potentialgefälles die infolge der Endosmose der Stoffe auftretende Volumänderungen immer geringer werden und daher der Zeitpunkt, an dem das Anfangsvolumen wieder erreicht ist, nur ungenau erfaßbar wird.

Besser wäre die Berechnung der k-Werte für Zwischenstufen der Wiederausdehnung, wobei zugleich auch ein Einblick in den zeitlichen Ablauf etwaiger Änderungen gewonnen würde. Das ist theoretisch auch ohne weiteres möglich, da aus anderen Untersuchungen (HOFFMANN 1935) die Beziehungen zwischen Volumänderung und Außenkonzentration für die Chaetomorphazellen bekannt war. Praktisch dürfte aber die Berechnung wenig genau ausfallen, da die beobachteten Volumänderungen meist nicht sehr groß sind. Voraussetzung bei der Berechnung war weiterhin, daß die bei der Bestimmung der stärksten Volumabnahme nach 5' sich ergebende endosmierte Stoffmenge entsprechend den bei den Grenzpunktsbestimmungen nach 5' endosmierten Mengen angenommen wurde, nur umgerechnet auf das höhere Potentialgefälle der Versuchslösung in den Ausgleichsversuchen. Von einer Mitteilung aller dieser Umrechnungen sei abgesehen, da die Genauigkeit wie gesagt nicht sehr groß ist. Es sei nur ein besonders günstiger Glycerinversuch angeführt, die übrigen Versuche ließen prinzipiell Gleiches erkennen.

Versuch 51. Glycerin 0,3 GM.

t	k	t	k
5'	0,362	30'	0,0672
20'	0,0942	45'	0,0468

Man sieht, die Zwischenwerte der Konstanten liegen in der gleichen Größenordnung wie die Ausgleichskonstanten von Tabelle 7, die Mittelwerte aus mehreren Versuchen darstellen¹⁾, das heißt aber, die Permeabilität des Plasmas wurde während des Versuches herabgesetzt. Man könnte aber auch daran denken, daß sich darin der bei dem längeren Einwirken des Plasmolytikums stärker werdende Einfluß der Membranquellung äußerte. Diese Frage ließe sich nur dann entscheiden, wenn es gelänge, noch auf anderen Wegen die Permeabilität der Zellen zu bestimmen. In erster Linie käme dafür die HÖFLER'sche plasmometrische Methode in Frage. Infolge des eigenartigen Plasmolyseverhaltens von *Chaetomorpha*, auf das auch HÖFLER (1932) für *Chaetomorpha Linum* schon hinwies, stoßen aber plasmometrische Bestimmungen auf erhebliche Schwierigkeiten. Nur bei Anwendung der von PRÄTT (1922) beschriebenen Modifikation der Methode ließen sich in 1 molaren Lösungen von Saccharose, Glukose und Glycerin freilich nur sehr grob der jeweilige Plasmolysegrad der Zellen ermitteln²⁾. Es ist mir vollkommen klar, daß derartige nach dem PRÄTT'schen Verfahren erhaltenen Plasmolysegrade keine brauchbare Grundlage zu Berechnungen, von Permeabilitätskonstanten nach dem Beispiel von HÖFLER (1934a) darstellen können. Trotzdem wurde im vorliegenden Falle eine Berechnung durchgeführt, weil zu hoffen war, daß daraus auf jeden Fall zu ersehen sein mußte, ob sich die Werte mehr den aus den Grenzwerten ermittelten Konstanten oder den aus den Ausgleichsversuchen errechneten näherten. Es ergaben sich die folgenden Werte, die ihrer Ungenauigkeit wegen nur eingeklammert und mit Fragezeichen versehen wiedergegeben werden.

Saccharose: $k = (0,0003 ?)$

Glukose: $k = (0,0003 ?)$

Glycerin: $k = (0,0023 ?)$

Aus diesen Zahlen scheint trotz der großen Ungenauigkeit doch soviel hervorzugehen, daß die Permeation der genannten Substanzen auch ohne den störenden Einfluß der Membran erheblich langsamer erfolgt als in den Versuchen der Grenzwertbestimmungen. Wir werden also bei aller Vorsicht zu dem Schluß geführt, daß bei *Chaetomorpha* die Plasmapermeabilität bei Beginn der Versuche erheblich größer ist als im weiteren Verlauf. Dabei scheint die Herabsetzung ziemlich rasch nach Beginn zu erfolgen.

Das Ergebnis findet eine Parallele in den Untersuchungen an *Beggiatoa* von RUHLAND und HOFFMANN (1925). Es heißt dort auf Seite 39: „Es erscheint wichtig, daß auch bei organischen Stoffen mit zunehmender Außenkonzentration eine Abnahme der pro Zeiteinheit aufgenommenen Mengen erfolgt“. Während es aber bei *Beggiatoa* nicht möglich war, den zeitlichen Verlauf der Endosmose zu erfassen, um zeigen zu können, daß auch die organischen Stoffe ähnlich den Salzen eine Herabsetzung der Permeabilität während des Versuches bedingten, konnte für *Chaetomorpha*

¹⁾ Die Übereinstimmung von k für 45' in Versuch 51 mit dem Mittelwert für Glycerin in Tabelle 7 ist rein zufällig.

²⁾ Bei diesen Versuchen, die ganz zu Anfang der Untersuchungen angestellt wurden, kam der Zeißsche große Zeichenapparat nach Abbé zur Verwendung. Die plasmolysierten Zellen wurden in bestimmten Zeitintervallen sehr genau gezeichnet und dann planimetriert.

dieser Nachweis erbracht werden. Es scheint kaum zweifelhaft, daß Gleiches auch für *Beggiatoa* gilt, wie von den beiden genannten Autoren auch bereits vermutet wurde. Als Beleg wurde für *Beggiatoa* bei drei Stoffen die pro Zeiteinheit aufgenommenen Stoffmengen bei wechselnder Höhe der Außenkonzentration angeführt. Auf Grund der Angaben von RUHLAND und HOFFMANN läßt sich aber leicht zeigen, daß für alle übrigen untersuchten organischen Stoffe ganz analoges gilt, wenn man, wie bei *Chaetomorpha*, Permeabilitätskonstanten berechnet. Das ist allerdings nur sehr angenähert möglich, wie ausdrücklich betont sei, da der Anwendung der oben genannten Konstantenformel gewisse Schwierigkeiten im Wege stehen. Für *Beggiatoa* wurden sog. „Momentanwerte“ ermittelt, die den Grenzwerten bei *Chaetomorpha* entsprechen, wobei aber die Zeit mit 10—20 Sekunden erheblich geringer war. Den Ausgleichswerten bei *Chaetomorpha* stehen die 5-Minutenwerte für *Beggiatoa* gegenüber. Die genaue Berechnung der Konstanten scheidet nun daran, daß wir bei den Ausgleichsversuchen infolge der auftretenden, zahlenmäßig nicht erfaßbaren Einknickungen das Verhältnis von v/q während des Versuches nicht kennen. Bei den Momentanversuchen hingegen ist t sehr klein, die Aufnahmegeschwindigkeit aber gerade zu Anfang sehr groß, so daß die für eine Durchschnittszeit von etwa 10" als Differenz von $C - C'$ (C = Grenzkonzentration der nichtpermeierenden Raffinose, C' = Grenzkonzentration des Versuchsstoffes) berechnete aufgenommene Menge c kaum genau dieser Zeit entsprechen dürfte. Außerdem macht sich die Turgordehnung störend bemerkbar. Lassen sich nun auch keine exakten Permeationskonstanten ermitteln, so lassen sich doch die bestehenden Fehlerquellen als Maximal- bzw. Minimalgrößen in Rechnung setzen und so Konstantenwerte errechnen, die erkennen lassen müssen, ob eine Differenz der Permeabilität zwischen Momentan- und Ausgleichsversuchen besteht. Es müßte nur für die Momentanversuche t sehr groß genommen werden, was mit 30", der dreifachen Normalzeit ohne Zweifel in genügendem Maße geschehen ist, und für die Ausgleichsversuche mußte v/q gleich dem Normalverhältnis der Zellen eingesetzt werden. Die so gewonnenen Konstantenwerte stellen dann für die Momentanversuche Mindestwerte dar, da ja t tatsächlich erheblich kleiner war, und für die Ausgleichsversuche Höchstwerte, denn das Verhältnis v/q war ja während des Versuches kleiner als angenommen. Die erhaltenen Werte sind in der Tabelle 9 zusammengestellt, wobei nochmals besonders hervorgehoben sei, daß es sich nur um angenäherte Konstantenwerte handelt, deren Größenordnung allerdings kaum außer Zweifel stehen dürfte.

Das Ergebnis ist ganz eindeutig. Obwohl es sich um Mindest- bzw. Höchstwerte handelt, sind die Momentanwerte im Durchschnitt fast um das 7fache höher als die Werte der Ausgleichsversuche, in Wirklichkeit also um noch erheblich mehr voneinander abweichend. Es ist der gleiche Befund wie bei *Chaetomorpha*. Ein Unterschied ist aber insofern festzustellen, als das Verhältnis der beiden Konstanten bei *Beggiatoa* etwa um 7 herum schwankt, wobei die + und - Abweichungen von diesem Wert ganz unregelmäßig verteilt liegen, während sich bei *Chaetomorpha* ganz deutlich ergab, daß das Verhältnis der Grenzwertkonstanten zu den Ausgleichskonstanten mit zunehmendem Molekularvolumen der Stoffe wächst. Die Ursache dieser Verschiedenheit liegt darin, daß bei *Beggiatoa* die Ausgleichskonstanten alle nach der gleichen Zeit

(nach 5 Minuten) ermittelt wurden, die Werte bei *Chaetomorpha* aber nach verschiedenen langen Zeiten. Da nun die Permeationsgeschwindigkeit nach einer anfangs sehr plötzlichen Herabsetzung auch während des Versuches weiterhin langsam absinkt (vgl. p. 155), wird das Abweichen der Anfangskonstanten um so größer sein, je länger die Ausgleichszeiten sind, d. h. also je größer die M. V. sind, sofern es sich wie in den angeführten Fällen um indifferente Stoffe handelt.

Tabelle 9.

Stoff	k aus Momentan- versuchen berechnet	k' aus Ausgleichs- versuchen berechnet	k/k'
Saccharose	0,42	0,109	3,86
Mannit	1,80	0,223	8,1
Fruktose	1,65	0,232	7,1
Glukose	1,80	0,232	7,75
Arabinose	2,30	0,319	7,2
Erythrit	2,60	0,686	3,9
•-Monochlorhydrin	6,80	0,870	7,7
Dimethylharnstoff	4,66	0,686	6,8
Succinimid	4,48	0,818	5,9
Glycerin	5,61	0,852	6,6
Methylharnstoff	5,80	0,948	6,1
Glycol	8,80	1,125	7,8
Harnstoff	10,30	1,275	8,3

Weiterhin muß daran erinnert werden, daß FITTING (1919) bei seinen Studien über die Aufnahme und anormalen osmotischen Koeffizienten von Glycerin und Harnstoff hatte feststellen müssen, daß die aus den Grenzwerten, d. h. den osmotischen Koeffizienten, berechnete Permeation größer als die aus dem Rückgang der Plasmolyse ermittelte war. Im Schlußkapitel seiner Arbeit erörtert FITTING ausführlich das Für und Wider zur Frage nach der anfänglich erhöhten Permeabilität des Plasmas. Besondere zur Klärung dieser Frage angestellte Versuche konnten bei *Ledenbergia*, *Basella* und *Strobilanthes* die erhöhte anfängliche Endosmose wahrscheinlich machen. Nach den inzwischen erschienenen ausführlichen Permeabilitätsstudien an *Rhoeo* von BÄRLUND und nach dessen eingehenden Erörterungen über die Verwertbarkeit plasmolytischer Messungen zur Berechnung permeierter Stoffmengen erscheint es heute kaum zweifelhaft, daß die Ergebnisse FITTING's durch die diffusionshemmende Wirkung der Zellmembranen getrübt sind, soweit es sich wenigstens um die nach der ersten Versuchsviertelstunde angestellten Messungen handelt. Da zu dieser Zeit sicherlich noch nicht die volle Außenkonzentration an den Protoplasten herrschte, müssen die Grenzwerte zu hoch erscheinen und dadurch erhöhte Endosmose vortäuschen. FITTING erörtert auch bereits den möglichen Einfluß der Membran, doch legt er ihm weniger Gewicht bei, da er gewisse Schwierigkeiten in der Erklärung des Verhaltens dünner und dicker Schnitte sieht und die Deutung in allen den Versuchen versagen würde,

„wo die Zellen nach dem Rückgang der Plasmolyse beurteilt so gut wie undurchlässig waren, aber gleichwohl sehr auffällige Anomalien der osmotischen Koeffizienten beobachtet wurden“. Es mögen bei den Befunden FITTING's mehrere Faktoren im Spiele sein, der Membran kommt jedenfalls eine recht erhebliche Rolle als Fehlerquelle zu, denn BÄRLUND (1929) konnte zeigen, daß bei Berücksichtigung des Membraneinflusses auch in den ersten Versuchsminuten bei *Rhoeo* die Glycerinendosmose die gleiche ist, wie in den späteren Versuchsstunden¹⁾. Die Beweisführung BÄRLUND's, die für vier Stoffe durchgeführt wird, kann wohl ohne Bedenken auch für die übrigen Stoffe als gültig angesehen werden. Wie verschieden sich aber selbst ein so gut untersuchtes Objekt wie *Rhoeo* verhalten kann, geht aus den kürzlich erschienenen Untersuchungen von Frl. BUHMANN (1935) hervor. Sie konnte zeigen, daß wenigstens unter bestimmten (jahreszeitlichen?) Bedingungen die Adhäsion des Plasmas an die Zellmembran so groß ist, daß die Bestimmung des osmotischen Wertes für Zucker 1—2 Atmosphären zu hoch ausfällt. BÄRLUND sowohl wie auch FITTING war es nicht gelungen, am gleichen Objekt bei analogen auf die Prüfung dieser Frage gerichteten Versuchen einen solchen Fehler festzustellen. Die Unsicherheit grenzplasmolytisch bestimmter Werte zur Berechnung der Permeation wird dadurch besonders unterstrichen, sofern nicht ganz eingehende Vorsichtsmaßregeln beachtet werden. Wie wir aber oben sahen, fallen gerade die eben erörterten Fehlerquellen bei *Chaetomorpha* und auch bei *Beggiatoa* fort. Wenn wir dann trotzdem zu dem Ergebnis gekommen sind, daß die Permeabilität der Zellen zu Beginn des Versuches erheblich von der während und am Ende des Versuches abweicht, so müssen andere Gründe dafür verantwortlich sein.

Man könnte an chemische oder absorptive Bindung der endosmierten Stoffe zu Versuchsbeginn denken, die die Anfangspermeabilität zu hoch erscheinen lassen müßte. Eine solche Deutung wird man ernstlich aber kaum zur Erklärung heranziehen können, da absolut keine Anhaltspunkte dafür zu finden sind. Weder wurde bei *Chaetomorpha* oder *Beggiatoa* eine Niederschlagsbildung in den Zellen noch sonst irgendeine Veränderung wahrgenommen, ganz abgesehen davon, daß chemische Bindung für eine ganze Reihe der untersuchten Stoffe von vornherein recht unwahrscheinlich ist. Ebenso wenig ließen sich für absorptive Bindungen irgendwelche Eigenschaften der Objekte finden, die eine solche Bindung wahrscheinlich machen konnte, wie es Frl. VON HÖFE bei *Psalliota* für die Harnstoffe tun konnte. Beide Erklärungsmöglichkeiten wurden übrigens auch bereits von anderen Autoren (vor allem BÄRLUND 1929, vgl. auch HÖFLER 1934a) abgelehnt.

Auch die von FITTING erörterten Grenzschichtenerscheinungen, d. h. daß sich unmittelbar am Plasma infolge H₂O-Exosmose außen geringer konzentrierte, bei Endosmose des Stoffes aber im Inneren etwas konzentriertere Schichten ausbilden, kommen zur Erklärung nicht in Frage. Denn abgesehen davon, daß für das Wasser und ebenso für die langsamer endosmierenden Stoffe die Diffusionshemmung durch das Plasma gegenüber der freien Diffusion außen oder im Zellsaft eine so erhebliche ist (vgl. HUBER und HÖFLER 1930, COLLANDER und BÄRLUND 1933, auch oben das auf p. 152 Gesagte) und daher die Erscheinung überhaupt kaum wesentlich in Frage

¹⁾ Die von BÄRLUND gegenüber *Chaetomorpha* und *Beggiatoa* nur minimale Abnahme der Permeabilitätskonstanten (p. 71) einiger Stoffe kann auf methodische Grundlage zurückgeführt werden.

kommt, müßte sie um so stärker hervortreten, je rascher die Stoffe permeieren. Davon kann aber keine Rede sein.

So bleibt vorläufig nichts anderes übrig, als die Ursache der Abweichungen im physiologischen Verhalten der Objekte zu suchen. Die Permeabilität der Zellen wird entweder unter dem Einfluß der Plasmolytika ziemlich rasch herabgesetzt, oder im Gegenteil augenblicklich stark erhöht, um allmählich während des Versuches wieder auf die Norm herabzusinken. Was den ersten Fall anbetrifft, so ist für Neutralsalze längst sichergestellt, daß sie in den hohen Versuchskonzentrationen die Permeabilität herabsetzen. Für die hier untersuchten Nichtelektrolyte überrascht der Befund besonders im Hinblick auf die Ergebnisse der schönen Untersuchungen von COLLANDER und BÄRLUND an *Chara*, wo sich ganz eindeutig vom ersten Beginn der Versuche an bis über viele Tage hin keine Änderung der Plasmapermeabilität zeigte. Wir müssen also annehmen, daß sich die einzelnen Objekte verschieden verhalten können. HOFMEISTER (1935) berichtet bei seinen vergleichenden Permeabilitätsstudien auch über Permeabilitätsänderungen für Nichtelektrolyte, doch wird eine Hemmung nur bei Dimethylharnstoff für *Taraxacum* angegeben, sehr viel häufiger Permeabilitätssteigerung ohne irreversible Schädigung. Auch sonst finden sich in der Literatur (vgl. HÖFLER u. a.) gelegentlich ähnliche Angaben. Aber nirgends ist für alle untersuchten Stoffe so allgemein wie bei *Chaetomorpha* und *Beggiatoa* eine Herabsetzung beobachtet. Daß dieses Verhalten der beiden Objekte in ihren Eigenschaften als marine Organismen begründet ist, ist kaum ohne weiteres anzunehmen, da nach COLLANDER (1930) *Chara ceratophylla* zwar in Brackwasser sehr viel geringerer Konzentration (ca. 4,5 ‰ gegen 35 ‰ des Nordseewassers) lebt, das aber in sich eine fast gleiche prozentuale Zusammensetzung der einzelnen Komponenten aufweist wie das Nordseewasser.

Andererseits geben die Studien von BÜNNING (1935) einen Hinweis, daß sich Meeresformen bezüglich ihrer Permeabilität recht auffallend verhalten können, nur sprechen seine Beobachtungen, daß unter dem Einfluß im Seewasser gelöster Stoffe oder bei einfacher Konzentrationssteigerung des Mediums durch Verdunsten eine plötzliche Erhöhung der Permeabilität zustande kommt, eher zugunsten der zweiten von uns gegebenen Erklärungsmöglichkeit. Die bei den Grenzwertbestimmungen ermittelte Permeabilität müßte dann eine unter dem Einfluß der Stoffe sekundär erhöhte sein, die sich allmählich wieder dem Normalwert nähert. Aber gerade diese Wiederherstellung trotz Fortbestehens des die Erhöhung auslösenden Faktors wird nicht leicht verständlich. Außerdem dürften die in den Versuchen BÜNNING's angewandten Konzentrationen ganz erheblich höher liegen als in unseren oder gar denen von *Beggiatoa*. Zwar schreibt BÜNNING, daß man damit rechnen müsse, „daß bereits bei schwach hypertonischen Lösungen eine, wenn auch geringe, Permeabilitäts-erhöhung erfolgt“, die an *Chaetomorpha* und *Beggiatoa* beobachtete Erhöhung erscheint mir aber angesichts der verwendeten Konzentrationen viel zu groß, als daß sie durch die geringe Hypertonie erklärt werden könnte. Allerdings sei nicht verschwiegen, daß die BÜNNING'sche Erklärung in einer Hinsicht recht bestechend ist: sie macht verständlich, daß alle chemisch doch oft recht verschiedenen Nichtelektrolyte in gleicher Weise wirksam sind, denn man muß die Permeabilitätserhöhung als eine Reizwirkung der Hypertonie ansehen. Eine Erklärung der Mechanik dieser Reiz-

wirkung kann allerdings ebensowenig gegeben werden, wie bei einer Deutung der Vorgänge im Sinne unserer vorher erörterten Annahme einer primären Herabsetzung der Permeabilität. Solange nicht durch eingehende Versuche die BÜNNING'sche Auffassung gestützt werden kann, erscheint mir die Erklärung der Befunde in diesem letzteren Sinn als die näherliegende.¹⁾

F. Vergleich der Ergebnisse mit den Befunden an anderen Objekten.

Wenn wir einen Vergleich ziehen wollen zwischen den Ergebnissen an *Chaetomorpha* und den Befunden an anderen Objekten, so sei nur auf jene Untersuchungen eingegangen, in denen Permeabilitätskonstanten ermittelt worden sind. Dabei sei zunächst hervorgehoben, daß allein die Bestimmungen COLLANDER's und BÄRLUND's den Anforderungen absoluter Gültigkeit genügen, alle Konstanten, die auf plasmometrischer (HÖFLER 1934, HOFMEISTER 1935, RESÜHR 1935) oder plasmolytischer (WILBRANDT 1931, BÄRLUND 1929) Grundlage beruhen, also auch die hier mitgeteilten Konstanten können nur als mehr oder weniger angenäherte Werte angesehen werden.

Fassen wir zunächst das Verhältnis der Permeationsgeschwindigkeit der Stoffe untereinander ins Auge, so schließen wir unsere Betrachtungen am besten an die kürzlich erschienenen umfangreichen Untersuchungen HOFMEISTER's an, der einen solchen Vergleich seiner neun untersuchten Objekte mit *Chara*, *Majanthemum* und *Rhoeo* durchgeführt hat. Setzen wir nach seinem Beispiel die absolute Permeationskonstante für Harnstoff gleich 1, so ergeben die für die anderen Stoffe errechneten relativen Konstanten jeweils an, um wieviel mal schneller oder langsamer als Harnstoff der entsprechende Stoff permeiert. In Tabelle 10 sind diese relativen Konstanten für *Chaetomorpha*, *Chara* und *Majanthemum* zusammengestellt, denen noch die ausführlich untersuchten Objekte HOFMEISTER's zugefügt sind, um den Anschluß an den von diesem Autor durchgeführten Vergleich zu bekommen. In Reihe 8 sind die Konstanten für *Fucus vesiculosus* nach RESÜHR (1935) angeführt.

Nach der Tabelle ist ein vollkommener Vergleich nur zwischen *Chaetomorpha* und *Chara* möglich, die anderen Objekte kommen nur für eine geringe Anzahl von Stoffen in Betracht, unterstreichen aber trotzdem vieles, was bei *Chara* in vollständigerer Art gezeigt wird. Der Unterschied zwischen *Chara* und *Chaetomorpha* ist sofort in die Augen fallend. Während das am raschesten permeierende Aethylurethan bei *Chara* etwa 109mal rascher als Harnstoff eindringt, permeiert es bei *Chaetomorpha* nur rund $2\frac{1}{2}$ so schnell. Umgekehrt dringt der Erythrit bei unserem Objekt nur 3mal langsamer als Harnstoff ein, während er bei *Chara* rund 100mal langsamer permeiert. Die ganze

¹⁾ Anmerkung bei der Korrektur. Es sei hier auf die inzwischen erschienene Arbeit von H. SCHMIDT: Plasmolyse und Permeabilität (Jahrb. wiss. Bot., Bd. 83, 470—512, 1936) hingewiesen, in der der Autor zeigt, daß bei besonders großporigen Plasmen die Permeabilität durch Plasmolyse oft erheblich herabgesetzt wird. Obwohl weder bei *Beggiatoa* noch bei *Chaetomorpha* wirkliche Plasmolyse eintritt, so dürften sich doch die Befunde dem von SCHMIDT aufgestellten Rahmen eingliedern, denn wie auf p.138 und 162 dargelegt wird, handelt es sich bei beiden Pflanzen um Organismen mit besonders großporigen Plasmen.

Tabelle 10.

No.	Stoffe	<i>Chaetomorpha</i>	<i>Chara</i>	<i>Majanthemum</i>	<i>Taraxacum</i>	<i>Muscari</i>	<i>Fucus</i>
1	Aethylurethan	2,60	108,5	—	—	—	210,0
2	Methylurethan	2,51	—	—	—	—	—
3	Diaethylharnstoff	1,50	14,8	—	—	—	—
4	Pinakonhydrat	1,28	—	—	2,89	—	—
5	Aethylharnstoff	1,26	3,00	—	—	—	—
6	Dimethylharnstoff	1,24	8,5	—	3,15	21,2	15,7
7	Methylharnstoff	1,22	1,70	2,88	0,75	4,84	6,04
8	Propionamid	1,16	32,5	—	—	—	60,4
9	Antipyrin	1,10	55,0	—	—	—	—
10	Glycol	1,05	10,75	—	1,78	4,03	11,4
11	Thioharnstoff	1,02	1,93	3,41	1,70	2,21	7,4
12	α -Monochlorhydrin	1,02	22,5	—	—	—	23,5
13	Harnstoff	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
14	Glycerin	1,00	0,185	0,36	0,122	1,83	0,43
15	Acetamid	0,985	13,3	—	—	14,65	37,2
16	Succinimid	0,985	14,8	—	—	—	420,6
17	Iso-Valeramid	0,836	47,5	—	—	—	210,0
18	Malonamid	0,808	0,035	0,202	0,102	0,106	—
19	Monacetin	0,770	4,0	—	0,28	0,539	—
20	Erythrit	0,663	0,012	0,027	—	—	—
21	Arabinose	0,452	0,008	—	—	—	—
22	Glukose	0,370	} <0,0075	0,025	(0,0014)	(0,0036)	—
23	Fruktose	0,331		0,033	(0,0049)	(0,01)	—
24	Mannit	0,307		—	—	—	—
25	Maltose	0,047		—	—	—	—
Absoluter Harnstoffwert für $k = P$		0,363	0,004	0,000152	0,00101	0,00025	0,00043

Spannweite der Konstanten ist bei *Chaetomorpha* eine viel engere als bei *Chara*. Umfaßt sie bei *Chaetomorpha* von den Monosacchariden aus betrachtet kaum eine Zehnerpotenz, so stehen dem für *Chara* reichlich vier Zehnerpotenzen gegenüber für die entsprechende Spannweite. Für die übrigen Objekte dürfte es kaum viel anders sein, doch lassen sich die Verhältnisse nicht ganz übersehen, da meist die rasch eindringenden Stoffe nicht untersucht sind. Für *Fucus* sind diese zwar geprüft, aber es fehlen hier die Werte für die langsam eindringenden Substanzen. Es ist interessant, daß sich nun genau wie *Chaetomorpha* auch *Beggiatoa* verhält. Da für dieses Objekt, wie wir oben sahen, die Konstanten nur angenähert bestimmbar waren, wurden sie nicht in Tabelle 10 mit aufgenommen. Ihrer Größenordnung nach sind sie aber kaum zweifelhaft und darauf kommt es hier an. Auf Harnstoff, der am raschesten eindringt, als Einheit bezogen, würden dann alle untersuchten Stoffe relative Konstanten erhalten, die kleiner als 1 sind, und zwar würde bis zu den Monosacchariden hin die Spannweite nur kaum eine

halbe Zehnerpotenz betragen, sie ist also noch viel geringer als bei *Chaetomorpha*. Es scheint kaum zweifelhaft, daß die Ursache dieser Befunde mit der ungleich großen absoluten Durchlässigkeit der einzelnen Objekte im Zusammenhang steht. Diese wird deutlich, wenn wir jetzt die absoluten auf Flächeneinheiten berechneten Permeationskonstanten betrachten. Für Harnstoff sind in Tabelle 10 diese Konstanten angegeben. Schon aus diesen Werten ist das eben Gesagte ersichtlich. Da aber bekannt ist, daß manche Objekte trotz hoher Harnstoffpermeabilität für andere Stoffe, insbesondere höhere Alkohole oder Monosaccharide, eine nur geringe Durchlässigkeit besitzen, ist dieser Stoff wohl kaum geeignet, die Durchlässigkeit eines Objektes allgemein zu charakterisieren. Hierfür dürften in erster Linie die Zucker oder höhere Alkohole, wie etwa Erythrit in Frage kommen, deren Permeationsfähigkeit eher einen Schluß auf die Porengröße eines Plasmas zuläßt. Leider ist die Permeationsfähigkeit dieser Stoffe aber meist so gering, daß ihre Bestimmung häufig nur angenähert möglich ist. Wenn wir die entsprechenden Werte der Tabelle 10 entnehmen, so erhalten wir für die Monosaccharide etwa folgende Reihe, die durch die Angaben für *Beggiatoa* aus Tabelle 9 ergänzt ist.

Beggiatoa	P = > 1,80		Majanthemum	P = 0,000037
Chaetomorpha	P = > 0,135		Taraxacum	P = 0,0000053
Chara	P = < 0,00003		Muscari	P = 0,00000089

Die Werte sind für die beiden ersten Objekte Mindestwerte (vgl. das auf p. 156 und auf p. 151 Gesagte), für *Chara* dagegen Höchstwerte. Die beiden letzten Objekte sind nach HOFMEISTER wohl nur größenordnungsmäßig als richtig anzusehen. Die Größenordnung aber genügt völlig, die auffallenden Unterschiede zwischen den einzelnen Objekten herauszuheben. Die größere Durchlässigkeit von *Beggiatoa* und *Chaetomorpha* gegenüber den anderen Objekten gilt aber nicht nur für die Monosaccharide, sondern ebenso auch für alle übrigen Stoffe, denn auch für die am raschesten eindringenden Substanzen liegen die P-Werte noch erheblich höher als die entsprechenden Werte bei *Chara*. Damit wird aber zahlenmäßig nur das unterstrichen, was oben p. 138 gezeigt wurde, daß die Porenweite des Plasmas von *Chaetomorpha* und vor allem von *Beggiatoa* als ziemlich groß anzusehen ist, jedenfalls erheblich größer als bei *Rhoeo* und *Chara*. Es wurde aber weiterhin oben als Regel ausgesprochen, daß sich neben der Molekülgröße andere permeabilitätsfördernde Faktoren, wie etwa die Lipoidlöslichkeit, um so mehr auswirken werden, je kleiner das Verhältnis der Größe der Plasmaporen zum Molekularvolumen des Stoffes ist. Wir werden also bei allen Objekten mit vorherrschend kleinen Plasmaporen eine an sich schon geringe Permeabilität besonders für großmolekulare Substanzen finden, denen gegenüber gleichgroße aber lipoidlösliche Stoffe eine erhebliche Förderung ihrer Permeation erfahren können. Andererseits wird bei den Objekten mit vorherrschend großen Plasmaporen, wie *Chaetomorpha* oder noch stärker *Beggiatoa*, die Förderung der Permeation auf Grund von Löslichkeits-eigenschaften gegenüber der auf Grund der größeren Porenweite an sich schon recht hohen Durchtrittsgeschwindigkeit um so geringer ins Gewicht fallen, je größer die Poren sind und damit die allgemeine Permeationsgeschwindigkeit der Stoffe.

An Hand der relativen Konstanten ließe sich nun leicht ein Vergleich einzelner Stoffe oder Stoffgruppen anschließen, wie das z. B. HOFMEISTER durchgeführt hat. Wir können aber davon absehen, da prinzipiell dadurch nichts Neues gewonnen wird, denn soweit derartige Betrachtung für unser Objekt zur Klärung der Mechanik des Stoffdurchtritts bedeutsam sind, ist die Erörterung schon an Hand der μ -Werte geschehen, daran ändern die hier betrachteten absoluten oder relativen Konstanten nichts. Wird dagegen die Frage nach der spezifischen Permeationsreihe im Sinne HÖFLER'S und HOFMEISTER'S aufgeworfen, so können, genau wie das HOFMEISTER für seine Objekte zum Ausdruck brachte, auch bei *Chaetomorpha* spezifische Eigentümlichkeiten herausgehoben werden. Die Deutung HOFMEISTER'S, dafür besondere Löslichkeitsverhältnisse der vorhandenen Plasmalipide verantwortlich zu machen, etwa im Sinne der WILBRANDT'Schen gruppengebundenen Löslichkeit, ist nicht von der Hand zu weisen. Das Ziel HÖFLER'S, spezifische Plasmaunterschiede zwischen einzelnen Pflanzen oder Pflanzengruppen mit Hilfe physiologischer Merkmale darzutun, würde damit erreicht sein und gleichwohl die Mechanik der Stoffaufnahme auf gleiche Prinzipien zurückgeführt werden können.

Was nun die eben berührte Frage nach der Mechanik der Stoffaufnahme anbetrifft, so ist leider das Material der vorliegenden Studien kaum geeignet, diese Frage grundlegend aufzurollen und zu diskutieren. Man könnte lediglich die Frage aufwerfen, inwieweit sich die Ergebnisse den bestehenden Theorien einpassen. Im einzelnen ist schon bei der Besprechung der μ -Werte vieles erörtert worden. Die Feststellung der Beziehung zwischen Molekülgröße und Permeationsgeschwindigkeit der indifferenten Stoffe spricht ohne weiteres dafür, daß diese in erster Linie auf dem Porenweg ins Zellinnere gelangen. Daß es sich dabei nicht einfach um einen Diffusionsvorgang handelt, ist leicht aus einem Vergleich der Konstantenwerte und der entsprechenden Diffusionskoeffizienten zu ersehen, die viel langsamer abnehmen als die Konstantenwerte. Darauf ist wiederholt schon hingewiesen worden (RUHLAND und HOFFMANN 1925, COLLANDER 1928, ULLRICH 1934). Wie sind nun die zweifellos bestehenden Beziehungen zwischen Permeation und Teilungskoeffizienten Aether/Wasser zu deuten. Die Annahme COLLANDER'S und vieler anderer Autoren in den Koeffizienten den Ausdruck der Lösungsfähigkeit der Stoffe in den Zelllipoiden zu sehen und dementsprechend die Permeation dieser Stoffe als einen Lösungsvorgang anzusehen, ist sehr wahrscheinlich. Die Ergebnisse würden dann also einer Erklärung im Sinne der COLLANDER'Schen Lipoid-Filtertheorie zugänglich sein. Inwieweit die zweifellos umfassendste Deutung SCHÖNFELDER'S, den ganzen Permeationsvorgang auf die Porenphase zu beschränken und die auch bei *Beggiatoa* nachweisbare Beziehung zur Aetherlöslichkeit in einer Absorptionswirkung an den Porenwandungen zu sehen, durch die Befunde an *Chaetomorpha* als einem verhältnismäßig weitporigem Objekt eine Stütze erfährt oder nicht, das zu entscheiden, ist weder das Versuchsmaterial geeignet oder ausreichend genug, noch dürfte ohne ganz besonders auf diese Frage gerichtete Versuche überhaupt eine Entscheidung möglich sein. Wenn schließlich von HOFMEISTER kürzlich über die Lipoidfiltertheorie hinaus für Stoffe, die dem Löslichkeitsmodell gegenüber zu rasch permeieren, für die ein solches Verhalten aber auch nicht aus ihrer besonderen Kleinheit des Molekularvolumens erklärt werden konnte, der Gedanke ausgesprochen wurde,

daß „diese Verbindungen in die Plasmagrenzschichten mit eingebaut werden und so den Durchtritt für sich selbst erhöhen“, so entbehrt diese Vorstellung trotz des Hinweises auf die LEPESCHKIN'schen Narkoseversuche noch vorerst jeder Grundlage, vollends wenn der Autor noch bemerkt, daß er dabei „keineswegs nur gerade an absorbtive Bindung“ denkt. Mir scheint, daß derartige Annahmen für die HOFMEISTER'schen Ergebnisse um so weniger notwendig sind, als die absoluten Grundlagen der Bestimmungen noch so enormen Schwankungen unterliegen (vgl. die Tabellen auf p. 16 der HOFMEISTER'schen Arbeit), so daß bei Bestimmungen von häufig nur 2 oder 3 Werten kaum mit Sicherheit anzugeben ist, ob dieses „rascher“ oder „langsamer“ der Permeation einer Verbindung im Vergleich zum Molekularvolumen oder Löslichkeitsmodell nicht vielmehr durch methodische Ungenauigkeiten bedingt ist.

G. Zusammenfassung.

Im Rahmen von Studien über die physiologische Bedeutung des Salzgehaltes für die Meeresalgen wird für die Grünalge *Chaetomorpha aerea* die Plasmapermeabilität im Normalmilieu (Nordseewasser) untersucht. Die Permeabilität wird unter Anwendung einer modifizierten plasmolytischen Methode durch Ermittlung von Permeabilitätskoeffizienten für 25 Anelektrolyte bestimmt.

Es ergibt sich für schwach oder gar nicht lipoidlösliche sog. indifferente Stoffe eine Beziehung zwischen Permeation und Molekülgröße, auf der anderen Seite ist für die lipoidlöslichen Stoffe unzweifelhaft eine Beziehung zu den Löslichkeitseigenschaften der Stoffe gegeben.

An abgetöteten Zellen ließ sich die Durchlässigkeit der Zellwand bestimmen. Die Permeation der Stoffe durch die Zellwand erfolgt entsprechend der Molekülgröße. Einige wenige Ausnahmen werden auf Einflüsse der betreffenden Stoffe auf den Quellungszustand der Membran zurückgeführt.

Nach dem Beispiel von COLLANDER und BÄRLUND (1933) und ULLRICH (1933) lassen sich mit mehr oder weniger großer Genauigkeit Permeationskonstanten für die untersuchten Stoffe berechnen. Aus einem Vergleich der aus den Grenzpunktsbestimmungen und aus Ausgleichsversuchen ermittelten Konstanten ist ersichtlich, daß die Plasmapermeabilität zu Beginn der Versuche erheblich größer als am Ende ist. Gleiches ließ sich auch aus den von RUHLAND und HOFFMANN früher mitgeteilten Ergebnissen für *Beggiatoa mirabilis* zeigen. Die Befunde werden dahin gedeutet, daß die Permeabilität des Plasmas, die anfänglich hoch war, unter dem Einfluß der Stoffe allmählich herabgesetzt wird.

Ein Vergleich der Befunde mit den Ergebnissen an anderen Objekten zeigt, daß die Permeabilität von *Chaetomorpha* erheblich größer als bei *Chara* oder *Rhoeo* ist, aber erheblich geringer als bei *Beggiatoa mirabilis*. Dementsprechend dürften auch die Plasmaporen eine mittlere Größe zwischen den genannten Objekten einnehmen.

Literaturverzeichnis.

1. BÄRLUND, M., 1929: Permeabilitätsstudien an Epidermiszellen von *Rhoeo discolor*. Acta bot. fenn. 5, 1—117.
2. BONTE, H., 1934: Vergleichende Permeabilitätsstudien an Pflanzenzellen. Protoplasma 22, 209—242.
3. BÜNNING, E., 1934: Zellphysiologische Studien an Meeresalgen. Ebenda 22, 444—456.
4. BUHMANN, A., 1935: Kritische Untersuchungen über vergleichende plasmolytische und kryoskopische Bestimmungen des osmotischen Wertes bei Pflanzen. Ebenda 23, 579—612.
5. COLLANDER, R., 1927: Einige Permeabilitätsversuche mit Gelatinemembranen. Ebenda 3, 213—222.
6. COLLANDER, R., 1930: Permeabilitätsstudien an *Chara ceratophylla* I. Acta bot. fenn. 6.
7. COLLANDER, R. und H. BÄRLUND, 1933: Permeabilitätsstudien an *Chara ceratophylla* II. Die Permeabilität für Nichtelektrolyte. Acta bot. fenn. 11, 1—114.
8. DREVS, 1896: Die Regulation des osmotischen Druckes in Meeresalgen usw. Diss. Rostock.
9. FITTING, H., 1919: Untersuchungen über die Aufnahme und über anormale osmotische Koeffizienten von Glycerin und Harnstoff. Jahrb. wiss. Bot. 59, 1—170.
10. FÖRSTER, K., 1933: Quellung und Permeabilität der Zellwand von *Rhizoclonium*. Planta 20, 476—505.
11. HÖFLER, K., 1932: Plasmolyseform bei *Chaetomorpha* und *Cladophora*. Protoplasma 16, 189—214.
12. HÖFLER, K., 1934a: Permeabilitätsstudien an Stengelzellen von *Majanthemum bifolium*. (Zur Kenntnis spezifischer Permeabilitätsreihen I.) Ber. Akad. Wiss. Wien, math.-nat. Kl. I. Abtlg. 143, 213—264.
13. HÖFLER, K., 1934b: Referat über von HOFÉ 1933. Ztschr. f. Bot. 27, 628—630.
14. von HOFÉ, F., 1933: Permeabilitätsuntersuchungen an *Psalliota campestris*. Planta 20, 254—390.
15. HOFFMANN, C., 1932a: Zur Bestimmung des osmotischen Druckes an Meeresalgen. Ebenda 16, 413—432.
16. HOFFMANN, C., 1932b: Zur Frage der osmotischen Zustandsgrößen bei Meeresalgen. Ebenda 17, 805—809.
17. HOFFMANN, C., 1935: Zur Frage nach dem Vorkommen aktiver Saugkräfte bei Meeresalgen. Protoplasma 24, 286—295.
18. HOFMEISTER, L., 1935: Vergleichende Untersuchungen über spezifische Permeabilitätsreihen. Bibl. Botan. Heft 113.
19. HOMES, M. V., 1933: Recherches sur la perméabilité des algues marines. Arch. de Zool. 75, 75—101.
20. HUBER, B. und K. HÖFLER, 1930: Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Jahrb. wiss. Bot. 73, 351—511.
21. ILJIN, W. S., 1928: Die Durchlässigkeit des Protoplasmas. Protoplasma 3, 558—602.
22. JANSE, I., 1888: Die Permeabilität des Plasmas. Bot. Ztrbl. 34, 10—16.
23. KÖTTE, H., 1914: Turgor und Membranquellung bei Meeresalgen. Wiss. Meeresunters., Abt. Kiel. N. F. 17, 119—169.
24. LEPESCHKIN, W. W., 1908: Über den Turgordruck vakuolisierter Zellen. Ber. d. deutsch. bot. Ges. 269, 198—214.
25. LEPESCHKIN, W. W., 1923: Permeabilitätsänderungen nach der Methode des isotonischen Koeffizienten. Biochem. Ztschr. 142, 291—307.
26. NIENBURG, W., 1925: Die Besiedelung des Felsstrandes und der Klippen von Helgoland. Teil II. 3. Die Algen. Wiss. Meeresunters. Abt. Helgoland. N.F. 15. Nr. 19.
27. OSTERHOUT, W. J. V., 1913: Protoplasmatic contractions resembling plasmolysis which are caused by pure distilled water. Bot. Gaz. 55, 279—286.
28. PRÄT, S., 1922: Plasmolyse und Permeabilität. Biochem. Ztschr. 128, 557—567.
29. REEDS, R., 1906: In Duggar: The relation of certain marine algae to various salt solutions. Trans. Acad. Sci. St. Louis 16, 476.
30. RESÜHR, Br., 1935: Hydratations- und Permeabilitätsstudien an unbefruchteten Fucoseiern. Protoplasma 24, 531—586.

32. RUHLAND, W. und HOFFMANN, C. 1925: Die Permeabilität von *Beggiatoa mirabilis*. Ein Beitrag zur Ultrafiltertheorie des Plasmas. *Planta* 1, 1—83.
 33. SCHÖNFELDER, S., 1930: Weitere Untersuchungen über die Permeabilität von *Beggiatoa mirabilis*. *Ebenda* 12, 414—504.
 34. TRUE, K. H., 1918: Notes on osmotic experiments with marine algae. *Bot. Gaz.* 65, 71—00.
 35. ULLRICH, H., 1933: Anionenpermeabilität bei *Valonia macrophysa*. *Ber. d. deutsch. bot. Ges.* 51, (9—10).
 36. ULLRICH, H., 1934: Über den Anionendurchtritt bei *Valonia* sowie dessen Beziehung zum Zellbau. *Planta* 23, 146—176.
 37. WILBRANDT, W., 1931: Vergleichende Untersuchungen über die Permeabilität pflanzlicher Protoplasten für Anektrolyte. *Pflügers Arch.* 229, 86—99.
-