

Der biologische Abbau der pflanzlichen Zellmembranen.¹⁾

Von

August Rippel.

Wenn man beobachtet, in welcher riesigen Mengen Zellwandsubstanzen von den Pflanzen produziert werden, und es andererseits zu keinen im Vergleich hierzu beträchtlichen Anhäufungen dieser Stoffe in der Natur kommt — man denke vor allem an die Tropenwälder mit ihrer gewaltigen Produktion; denn die tatsächlich stattfindende Anhäufung beispielsweise in den Mooren der gemäßigten Zonen umfaßt doch offenbar nur einen verschwindenden Bruchteil — so erhellt hieraus am besten die überall wirkende Tätigkeit eines diese Substanzen ihrer Auflösung entgegenführenden Agens. Und dieses ist fast ausschließlich biologischer Natur; chemische Kräfte kommen hierfür sicherlich nur in ganz untergeordnetem Maße in Frage, wie ja einer der Hauptbestandteile der Zellmembranen, die eigentliche Zellulose, nur durch sehr energisch wirkende Kräfte chemischer Natur verändert und abgebaut werden kann. Im Einklang damit steht die ganz außerordentlich weit verbreitete Fähigkeit, und zwar fast ausschließlich niederer Organismen und vornehmlich wohl solcher aus dem Pflanzenreiche, Zellulose oder einen oder den anderen der neben dieser oder auch ohne diese das Zellwandgerüst der Pflanzen aufbauenden der Zellulose chemisch verwandten Stoffe abzubauen, d. h. durch Hydrolyse in einfachere, lösliche Komponenten spalten zu können.

Wie es jedoch für den Chemiker zurzeit noch schwierig bzw. unmöglich ist, alle Zellwände oder auch nur einige wenige, selbst die am besten bekannten, chemisch identifizieren zu können, so ist diese Schwierigkeit für den Biologen ein um so größerer Übelstand, vor allem hinsichtlich der Chemie dieses enzymatischen Vorganges. Es geht daraus hervor, daß es sich hier nicht darum handeln kann, ein abgeschlossenes, vor allem auch in chemischer Hinsicht befriedigendes Bild dieser Vorgänge zu geben, sondern

¹⁾ Probevortrag, gehalten vor der philosophischen Fakultät der Universität Breslau zur Erlangung der *Venio legendi* für Agrikulturchemie und Agrikulturbotanik.

lediglich darum, die biologische Seite der Frage in den Vordergrund der Betrachtung zu stellen, sodann aber darauf hinzuweisen, wie der biologische Vorgang sehr häufig mit den bisher bekannten chemischen Tatsachen in Einklang steht, stets aber im Hinblick auf die auftretenden Spaltungsprodukte, woraus sich die Berechtigung ergibt, diese enzymatischen Vorgänge rein chemisch als katalytische Vorgänge zu definieren, wie das jetzt auch allgemein geschieht.

Unter Berücksichtigung der Untersuchungen von Schulze¹⁾ und seinen Mitarbeitern können die Zellwandbestandteile in folgender Weise klassifiziert werden:

Hemizellulosen; d. h. Kondensationsprodukte von Hexosen (Galaktose, Mannose) oder von Pentosen (Arabinose, Xylose) von mikrochemisch sehr verschiedenem Verhalten; durch verdünnte Mineralsäuren leichter spaltbar.

Pektine, die mit den Hemizellulosen eine gewisse Verwandtschaft, wenn nicht gar Identität besitzen (Untersuchungen von Ehrlich²⁾).

Zellulose, ein Kondensationsprodukt der Dextrose, mikroskopisch durch Blaufärbung mit Chlorzinkjod erkennbar, durch verdünnte Mineralsäuren kaum angreifbar.

Verholzte Membranen, die wir mikroskopisch durch die Phlorogluzin-Salzsäure und andere Reaktionen identifizieren, deren Chemie noch ziemlich ungeklärt ist, in denen aber jedenfalls eine Zellulose-Grundsubstanz in sehr erheblicher Menge vorhanden ist.

Verkorkte und kutinisierte Lamellen, mikroskopisch durch die Sudanglyzerin-Färbung identifiziert von ebenfalls noch sehr unsicherer chemischer Beschaffenheit.

Die beiden letzteren Modifikationen werden auch unter der Bezeichnung der Membranen mit inkrustierenden Substanzen zusammengefaßt; sie seien zunächst ganz kurz besprochen.

I. Verkorkte (hauptsächlich als sekundäre Lamelle im Korkgewebe der Rinden ausgebildet, aber auch sonst häufig auftretend) und kutinisierte Lamellen (als Cuticula kontinuierlich der

¹⁾ Schulze, E., Zur Chemie der pflanzlichen Zellmembranen. II. Abh. Zeitschr. f. physiolog. Chemie, XVI, S. 387, 1892; ferner XIV u. XIX.

²⁾ Ehrlich, F., Die Pektinstoffe, ihre Konstitution und Bedeutung. Chemiker-Zeitung, 1917, Nr. 28, S. 197.

Außenwand der Epidermen aufgelagert, wenigstens bei allen höheren Pflanzen) vermögen auf biologischem Wege, soweit man bisher weiß, nicht abgebaut zu werden, wie Miyoshi¹⁾ und neuerdings wieder Otto²⁾ gezeigt haben. Durchbohrung oder Sprengung kann hier lediglich auf mechanischem Wege zustande kommen. Biologisch bilden diese Schichten also sicherlich einen gewissen Schutz der von ihnen umhüllten Gewebe.

II.- Die Fähigkeit, verholzte Membranen abzubauen, wie sie beim sekundären Dickenwachstum fast ausschließlich, sonst stets in dem wasserleitenden und auch in gewissen mechanischen Elementen der höheren Pflanzen gebildet werden, und die durch Einlagerung noch wenig bekannter Stoffe aromatischer Natur in die Zellulose-Grundsubstanz zustande kommen, welche letztere nach Entfernung dieser Substanzen durch Oxydationsmittel rein zurückbleibt, wobei es aber noch nicht entschieden ist, ob diese Inkrustation rein mechanischer oder chemischer Natur ist, ist ziemlich weit verbreitet. Hauptsächlich kommt hierbei die biologische Sondergruppe der holz- und baumzerstörenden Pilze in Betracht, vornehmlich Hymenomyceten. Der Vorgang der Lösung ist durch die Untersuchungen von Hartig³⁾ mikroskopisch klargestellt und seine Feststellungen sind neuerdings von Rudau⁴⁾ bestätigt worden. Hiernach erfolgt die Zerstörung der Membran derart, daß entweder zuerst die die Verholzung bedingenden Stoffe gelöst werden und die Zellulose-Grundsubstanz intermediär erscheint, die dann später resorbiert wird; oder ein solches Zwischenstadium des Auftretens der Zellulose-Grundsubstanz tritt nicht ein, sondern die Membran wird, so wie sie ist, resorbiert.

Czapek⁵⁾ nimmt auf Grund seiner Untersuchungen an, daß es sich hierbei um zwei verschiedene Enzyme handelt, von denen

¹⁾ Miyoshi, M., Die Durchbohrung von Membranen durch Pilze. Pringsheims Jahrb. f. wissenschaftl. Botan., XXVIII, S. 269, 1895.

²⁾ Otto, H., Untersuchungen über die Auflösung von Zellulosen und Zellwänden durch Pilze. Beiträge zur allgem. Botan., I, S. 190.

³⁾ Hartig, R., Die Zersetzungserscheinungen des Holzes der Nadelholzbäume und der Eiche in forstlicher, botanischer und chemischer Richtung. Berlin, J. Springer, 1878.

⁴⁾ Rudau, B., Vergleichende Untersuchungen über die Biologie holzzerstörender Pilze. Beiträge z. Biolog. d. Pflanzen, XIII, S. 375, 1917.

⁵⁾ Czapek, F., Zur Biologie der holzbewohnenden Pilze. Ber. d. Deutsch. botan. Gesellsch., XVII, S. 166, 1899.

das eine, die Hadromase, deren Wirksamkeit dadurch nachgewiesen wurde, daß Preßsaft holzerstörender Pilze durch Einwirkung auf Holz die charakteristischen Bestandteile in Lösung brachte, die von ihm angenommene ätherartige Bindung von Hadromal und Zellulose aufspalten, das andere, die Zellulase, die von Kohnstamm¹⁾ bei holzerstörenden Pilzen nachgewiesen wurde, die eigentliche Zellulose lösen soll. Diese Schlußfolgerung scheint mir nicht ganz zwingend zu sein; denn es könnte das zelluloselösende Enzym durch seine Einwirkung auf den Zellulose-Bestandteile das Hadromal, um es mit Czapek²⁾ so zu nennen, in Freiheit setzen. Der Einwand, der gemacht werden könnte, daß es dann unmöglich wäre, daß bei der Membran-Zerstörung dann nicht, wie sehr oft beobachtet, nach Entfernung des Hadromal eine Zellulose-Grundsubstanz erscheinen könnte, erweist sich wohl nicht als stichhaltig, da ja vor Beginn der Verholzung bereits eine Zellulose-Grundlage vorhanden ist, und von der Inkrustation ja nur die später hinzukommende Zellulose betroffen sein könnte, so daß die intermediär auftretende die unveränderte primäre wäre; oder aber die Anlagerung der inkrustierenden Substanzen betrifft zwar die gesamte Zellulose, erstreckt sich aber nicht auf sämtliche Zellulose-Moleküle, so daß zweifellos hierdurch, bei dem Überwiegen von reinen Zellulose-Molekülen, ein reines Zellulose-Zwischenstadium auftreten könnte. Dafür spricht vielleicht auch die Erscheinung, daß die Verholzungs-Intensität der Membranen mit dem Alter zunimmt. Entschieden dürfte diese Frage jedenfalls noch nicht sein.

Außer den holzerstörenden Hymenomyceten vermögen auch andere Pilze (*Penicillium*, Czapek³⁾), (*Trichothecium*, *Mucor*, *Aspergillus* u. a. Otto⁴⁾) verholzte Membranen in gewissem Sinne anzugreifen. Doch scheint es sich in diesen Fällen nur um ein Herauslösen gewisser Stoffe zu handeln, vornehmlich der die Phlorogluzin-Färbung bedingenden, ohne daß jedoch die Membranen sonst erhebliche oder sichtbare Veränderungen erleiden. Wir wissen ja allerdings auch, daß die Phlorogluzin-Färbung nicht völlig typisch

¹⁾ Kohnstamm, Ph., Amylytische, glykosidspaltende, proteolytische und zelluloselösende Fermente in holzbewohnenden Pilzen. Beih. z. botan. Zentralbl., X, S. 90, 1901.

²⁾ Czapek, F., Über die sogenannten Ligninreaktionen des Holzes. Zeitschr. f. physiolog. Chemie, XXVII, S. 141, 1899.

³⁾ Zitiert S. 80, Anm. 5.

⁴⁾ Zitiert S. 80, Anm. 2.

für die Verholzung ist. Im übrigen ist dagegen die Verholzung gewissermaßen ein Schutz gegen zelluloseangreifende Organismen, wie bei der Verdauung der Zellulose durch höhere Tiere noch zu erwähnen sein wird.

Welche Rolle ferner das in verholzten Membranen in erheblichen Mengen vorkommende Xylan bei diesem Abbau spielt, darüber findet sich in der Literatur nichts erwähnt. Nachgewiesen ist jedoch die Fähigkeit vieler niederer Tiere, Hemizellulosen, darunter vor allem auch Xylan, durch ein Verdauungsenzym zu lösen, wie Seillière¹⁾ speziell für das Xylan gezeigt hat; hierauf wird noch zurückzukommen sein. Höheren Tieren kommt diese Fähigkeit nicht zu.

III. Hemizellulosen, Abbau durch höhere Pflanzen: Hemizellulosen kommen in Form von Zellwandverdickungen bei höheren Pflanzen weit verbreitet als Reservestoffe vor; und es sagt dieser Begriff denn auch schon aus, daß sie auch wieder in den Stoffwechsel einbezogen werden, gelöst werden müssen. Das ist in vielen Fällen nachgewiesen:

In Knospenschuppen, insbesondere denen von *Fraxinus excelsior*, wurde von Schaar²⁾ das Vorkommen und beim Knospenaustrieb eintretende Lösung der verdickten Zellwände mikroskopisch beobachtet. Das gleiche beschreibt Schellenberg³⁾ für die Speicherinternodien von *Molinia coerulea*.

Weiterhin werden wohl in den Achsen aller Holzgewächse Hemizellulose-Lamellen als tertiäre Auflagerungen gegen Ende der Vegetationsperiode in den ausdauernden Organen, unterirdischen und oberirdischen Achsen, abgelagert; es ist die Gallert- oder Knorpelschicht der älteren Autoren (de Bary)⁴⁾. Bei Vegetationsbeginn im Frühjahr werden diese Schichten resorbiert. Dies hat

¹⁾ Seillière, M. G., Sur l'hydrolyse diastasiqne de la xylane. Compt. rend. CXXXXI, S. 1048, 1905; ferner zahlreiche Arbeiten in Compt. rend. hebdomadaire de la société de Biologie, 1905 u. 1906.

²⁾ Schaar, F., Die Reservestoffbehälter der Knospen von *Fraxinus excelsior*. Sitzungsber. Wien. Akad. d. Wissensch., Mathem. naturw. Kl., IC, Abt I, S. 291, 1890.

³⁾ Schellenberg, H. C., Über die Bestockungsverhältnisse von *Molinia coerulea* Münch. Ber. Schweiz. botan. Gesellsch., Heft 7, 1897.

⁴⁾ De Bary, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig, W. Engelmann, 1877.

zuerst Leclerc de Sablon¹⁾, kurz darauf Schellenberg²⁾ für eine ganze Reihe von Holzgewächsen mikroskopisch nachgewiesen. Leclerc de Sablon teilt auch quantitative Untersuchungen mit, die aber leider kein überzeugendes Bild bieten können, da sie nur in Prozenten der Trockensubstanz angegeben sind; ich selbst habe solche in Angriff genommen.

Dieser normale Vorgang kann unter Umständen zu krankhaften Erscheinungen führen, indem unter gewissen noch nicht genau bekannten, hier auch nicht weiter zu diskutierenden Bedingungen eine anormale Überproduktion des hemizelluloselösenden Enzymes eintritt, wie es bei der Gummosis der Amygdaleen und noch einiger anderer Pflanzenfamilien der Fall ist (Sorauer)³⁾. Daß es sich hier um Hemizellulosen handelt, zeigt u. a. der Galaktan-Gehalt des Kirschgummis und der Galaktan-Gehalt normaler Pflanzen (Grüb)⁴⁾. Allerdings könnte auch Pektin in Betracht kommen.

Da überhaupt wohl alle Pflanzenmembranen mehr oder weniger hemizellulosehaltig sind, insbesondere auch kollenchymatische Elemente (Aißlinger⁵⁾, A. Meyer⁶⁾), so fragt es sich, ob nicht die beschriebene Erscheinung noch weiter verbreitet ist, wenigstens, sofern es sich um lebende Zellen handelt (Schellenberg⁷⁾ hat nachgewiesen, daß nur bei lebenden Zellen eine Lösung der Hemizelluloseschicht eintritt). Zweifellos kommt aber vielen dieser Hemizellulosen lediglich Bedeutung als Gerüstsubstanzen zu, so sicherlich den Xylanen der toten verholzten Elemente. Es harren hier also noch viele Fragen der endgültigen Klärung; insbesondere

¹⁾ Leclerc de Sablon, *Recherches physiologiques sur les matières de réserve des arbres*. *Revue génér. d. botan.*, XVIII, S. 5 u. 82, 1906. — *Sur les réserves hydrocarbonées du Mahonia et du Laurier tin. eb.*, XIX, S. 465, 1907.

²⁾ Schellenberg, H. C., *Über Hemizellulosen als Reservestoffe bei unseren Waldbäumen*. *Ber. d. Deutsch. botan. Gesellschaft.*, XXXIII, S. 36, 1905.

³⁾ Sorauer, P., *Neue Theorie des Gummiflusses*. *Zeitschr. f. Pflanzenkrankh.*, XXV, S. 71, 1915.

⁴⁾ Grüb, J., *Über Lösung und Bildung der aus Hemizellulosen bestehenden Zellwände und ihre Beziehungen zur Gummosis*. *Bibliotheca botanica*, Heft XXXIX, 1896. — *Über das Verhalten von Zytase und Zytokoagulose bei der Gummibildung*. *Pringsheims Jahrb. f. wissenschaftl. Botan.*, XXXVII, S. 391, 1910.

⁵⁾ Aißlinger, H., *Beiträge zur Kenntnis wenig bekannter Pflanzenfasern*. *Inaug.-Diss.*, Zürich, Verl. d. Academia, Gebr. Leemann u. Cie., 1907.

⁶⁾ Meyer, A., *Erstes mikroskopisches Praktikum*. Jena, G. Fischer, 1915.

⁷⁾ Zitiert Anm. 2.

wären auch makrochemische Untersuchungen über die Art der vorkommenden Hemizellulosen erwünscht.

Genauer unterrichtet sind wir über die Lösung der als Membranverdickungen in Endosperm oder Kotyledonen vieler Samen abgelagerten Hemizellulosen. Die bei der Keimung eintretende Lösung hatte zuerst Sachs¹⁾ für die Dattel richtig erkannt. Seitdem sind zahlreiche mikroskopische Untersuchungen über den Verlauf dieses Vorgangs angestellt worden, unter denen diejenigen von Michniewicz²⁾ wohl das meiste Interesse beanspruchen dürfen. Danach bleiben Mittellamelle und Innenlamelle (Tertiärlamelle) ungelöst zurück, während die sekundären Schichten allmählich gelöst werden. Dieser Lösungsprozeß geht anscheinend nicht ganz einheitlich vor sich; als erstes Stadium tritt vermutlich stets Lamellierung der Verdickungsschichten auf, sodann erfolgt, zunächst lokal, eine Hyalinisierung der Membran, die schließlich die ganze sekundäre Membran umfaßt, die später ganz gelöst werden kann. Diese lokale Hyalinisierung ist die „Korrosion“, wie sie von älteren Autoren beschrieben wird; es kommt somit niemals zur Bildung von „Korrosionskanälen“, in denen die ursprüngliche Substanz völlig verschwunden wäre. Den Lösungsvorgang hat Größ³⁾ als Allöolyse bezeichnet, mit welchem Ausdruck angedeutet sein soll, daß es sich hier um ein Herauslösen bestimmter Stoffe handelt. Ob dabei z. B. bei der Dattel, wie Größ³⁾ annimmt, zuerst das Galaktan, dann erst das Mannan angegriffen wird, dafür vermochte dieser Autor allerdings keine überzeugenden Beweise vorzubringen.

Makrochemisch das Verschwinden der Hemizellulosen bei der Keimung nachgewiesen hat Schulze⁴⁾ für die Lupine. Er konnte jedoch in der Keimpflanze keine Galaktose (aus Galaktan bestehen diese Verdickungsschichten hauptsächlich) nachweisen, sondern nur

¹⁾ Sachs, J., Zur Keimungsgeschichte der Dattel. Botan. Ztg., XX, S. 241 u. 249, 1862.

²⁾ Michniewicz, A. B., Die Lösungsweise der Reservestoffe in den Zellwänden der Samen bei der Keimung. Sitzungsber. Wien. Akad. d. Wiss., Mathem. naturw. Kl., CXII, Abt. I, S. 483, 1903.

³⁾ Größ, J., Über Lösung und Bildung der aus Hemizellulosen bestehenden Zellwände und ihre Beziehung zur Gummosis. Bibliotheca botanica, Heft XXXIX, 1896.

⁴⁾ Schulze, E., Über die Zellwandbestandteile der Kotyledonen von *Lupinus luteus* und *Lupinus angustifolius* und über ihr Verhalten während des Keimungsvorgangs. Zeitschr. f. physiolog. Chemie, XXI, S. 392, 1895/96.

Dextrose und Rohrzucker, ebensowenig wie Reiß¹⁾ Mannose bei Dattelkeimlingen. Daß jedoch die chemischen Abbauprodukte auch bei dieser biologischen Spaltung auftreten, haben u. a. Gatin²⁾ (Mannose bei der Keimung von *Borassus flabelliformis*), Grüß³⁾ (Mannose in der keimenden Dattel) nachgewiesen. Die Pflanze verwandelt also die Spaltungsprodukte sehr schnell in die ihr im allgemeinen Stoffwechsel geläufigen Zuckerarten um.

Das wirksame Enzym haben Bourquelot-Hérissey⁴⁾ aus keimenden Samen von *Ceratonia* und von *Phoenix canariensis* isoliert und gezeigt, daß es die chemischen Abbauprodukte liefert. Weitere Beispiele bringt Hérissey⁵⁾.

Außer bei nicht verdickten Zellwänden finden sich Hemizellulosen stets in den Endospermzellwänden der Samen, die bei der Keimung die gleichen Veränderungen erleiden. Da dies auch bei der Gerste der Fall ist, und man beobachten konnte, daß auch die aus dieser isolierte Diastase das Vermögen besitzt, die verschiedensten Hemizellulosen zu lösen, so hat man vielfach angenommen, daß Diastase und Hemizellulose identisch seien, eine Annahme, die aber sicherlich nicht zutrifft. Zwar ist es noch nicht gelungen, beide Enzyme einwandfrei in ihrer Wirksamkeit voneinander zu trennen, aber die indirekte Beweisführung von Newcombe⁶⁾ zeigt ihre Verschiedenheit mit genügender Sicherheit: Denn es gibt Enzyme, wie die von *Lupinus albus* und *Phoenix dactylifera*, die zwar sehr energisch auf Hemizellulosen, aber nur sehr schwach auf Stärke wirken.

Abbau durch niedere Pflanzen: Die Fähigkeit, die hier besprochenen Hemizellulosen abzubauen, ist auch bei niederen

¹⁾ Reiß, R., Über die Natur der Reservezellulose und über ihre Auflösungsweise bei der Keimung der Samen. Landw. Jahrb. XVIII, S. 711, 1889.

²⁾ Gatin, C. L., Nouvelle contribution à l'Étude chimique de la germination du *Borassus flabelliformis* L. (Revue générale de botanique, XVIII, S. 481, 1906.

³⁾ Grüß, J., Über den Umsatz der Kohlehydrate bei der Keimung der Dattel. Ber. Deutsch. botan. Gesellsch. XX, S. 86, 1902.

⁴⁾ Bourquelot, Em. et Hérissey, Sur les ferments solubles produits pendant la germination par les graines à albumen corné. Compt. rend., CXXX, S. 40, 1900 und weitere Arbeiten im gleichen Band und CXXIX u. CXXXIII.

⁵⁾ Hérissey, H., Recherches chimiques et physiologiques sur la digestion des mannanes et des galaktanes par la séminase chez les végétaux. Thèse Paris, Lille, Le Bigot Frères 1903.

⁶⁾ Newcombe, F. C., Zellulose-Enzymes. Annals of botany, XIII, S. 49, 1899.

Pflanzen weit verbreitet. Eine Anzahl Pilze haben in dieser Hinsicht Schellenberg¹⁾ und Otto²⁾ untersucht; und Hérissé³⁾ hat für *Aspergillus* makrochemisch nachgewiesen, daß auch bei diesem Vorgang die chemischen Zuckerspaltungsprodukte der Hemizellulosen auftreten. Ein höheres Spaltungsprodukt beim Vergären von Steinnußspänen durch Bakterien hat Pringsheim⁴⁾ als eine Trimannose gefaßt.

Hierbei sei auf eine eigentümliche Beobachtung von Schellenberg hingewiesen, wonach bei den Hemizellulose-Verdickungsschichten des Endosperms von *Impatiens Penicillium* das Amyloid aus den sekundären Verdickungsschichten herauslöst, die Mittellamellen und Grundsubstanz jedoch unberührt läßt, während *Trichothecium* sich gerade umgekehrt verhält. Möglicherweise ist diese Beobachtung ein Hinweis darauf, daß es sich in ersterem Falle um einen Pilz mit einem hemizelluloselösenden Enzym, im zweiten dagegen um einen Pilz handelt, der die Fähigkeit besitzt, Pektin zu vergären. Daß jedoch beide Substanzen eine gewisse Ähnlichkeit miteinander haben, wurde oben schon, im Anschluß an die Untersuchungen von Ehrlich⁵⁾ erwähnt. Ob dieser Fall auf einen tatsächlichen Konstitutionsunterschied hinweist, müssen spätere Untersuchungen zeigen.

Die Fähigkeit, Pektin zu vergären, d. h. die zwei Nachbarzellen trennende Mittellamelle aufzulösen, besitzen ebenfalls sehr viele niedere pflanzliche Organismen. Einmal kommen hierbei eine ganze Anzahl parasitischer Pilze in Betracht, wie *Botrytis (Sclerotinia)*-Arten, wie sie durch die Untersuchungen von de Bary⁶⁾ und Marshall-Ward⁷⁾ bekannt geworden sind, und die in ihrer Wirtspflanze vornehmlich zwischen den Zellen wachsen, indem sie die Mittellamellen auflösen.

¹⁾ Schellenberg, H. C., Untersuchungen über das Verhalten einiger Pilze gegen Hemizellulosen. Flora, IIC, S. 257, 1908.

²⁾ Zitiert S. 80, Anm. 2.

³⁾ Zitiert S. 85, Anm. 5.

⁴⁾ Pringsheim, H., Über den fermentativen Abbau der Hemizellulosen. I. Mitt. Ein Trisaccharid als Zwischenprodukt der Hydrolyse eines Mannans. Ztschr. f. physiolog. Chemie, LXXX, S. 376, 1912.

⁵⁾ Zitiert S. 79, Anm. 2.

⁶⁾ De Bary, A., Über einige Sclerotinien und Sclerotienkrankheiten. Botan. Ztg. XLIV, S. 377, 1886.

⁷⁾ Marshall-Ward, H., A lily disease. Annals of botany, II, S. 319, 1888/89.

Praktische Bedeutung gewinnt dieser Vorgang außerdem in einem anderen Zusammenhang, bei der Rotte der Gespinstfaserpflanzen, die bekanntlich darin besteht, daß die Mittellamellen, die eine Bastfasergruppe von dem umgebenden Rindengewebe trennt, und die nicht verholzt sind, aufgelöst werden, während die Mittellamellen der Bastfasern selbst, die meist schwach verholzt sind, bei richtiger Einwirkung unangetastet bleiben (Störmer¹⁾). Von Organismen kommen hierfür einige Pilze, z. B. der allgegenwärtige *Cladosporium herbarum*, ferner *Mucor stolonifer* (Behrens²⁾), weiterhin aber hauptsächlich gewisse Bakterien in Betracht, unter ihnen *Bacillus asterosporus* (A. Mey.) Mig. (Behrens²⁾), von dem A. Meyer³⁾ bereits gezeigt hatte, daß er die Fähigkeit besitzt, die Mittellamelle der Möhre aufzulösen; Störmer¹⁾ isolierte einen *Plectridium pectinovorum* genannten Organismus, Rossi⁴⁾ den aeroben *Bacillus Comesii*. Beide Autoren konnten mit Reinkulturen ihrer Organismen völlige Rotte erzielen. Ob sich dieses mikrobiologische Verfahren allerdings gegenüber den chemischen behaupten wird, kann fraglich erscheinen.

Was das wirksame Enzym betrifft, so hat schon Marshall Ward⁵⁾ gezeigt, daß es von den Hyphen der von ihm untersuchten *Botrytis* nach außen abgeschieden wird. Als Zwischenprodukte treten zweifellos Zucker auf, in Analogie mit den oben von den Hemizellulosen erwähnten Vorgängen. Die Bildung von Wasserstoff, Kohlensäure und flüchtigen Säuren, hauptsächlich Essig- und Buttersäure, ist zweifellos ein sekundärer Prozeß, wie ja auch Störmer die Bildung dieser Stoffe aus Dextrose, Galaktose, Arabinose, Pektin durch Reinkulturen seines *Plectridium pectinovorum* nachgewiesen hat.

Abbau durch niedere Tiere: Enzyme, die Hemizellulosen lösen, wurden bei niederen Tieren vielfach gefunden, am ein-

¹⁾ Störmer, R., Über die Wasserröste des Flachses. Inaug.-Diss., Leipzig. Jena, G. Fischer, 1904.

²⁾ Behrens, J., Über die Taurotte von Flachs und Hanf. Centralbl. f. Bakteriologie u. Parasitenkunde, Abt. 2, X, S. 524, 1903.

³⁾ Meyer, A., Studien über die Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Bakterien, ausgeführt an *Astasia asterospora* A. M. und *Bacillus tumescens* Zopf. Flora, LXXXIV, S. 185, 1897.

⁴⁾ Rossi, G., Das gewerbsmäßige mikrobiologische Rosten der Gespinstpflanzen. Intern. Agrar-technische Rundschau, VII, S. 635, 1916.

⁵⁾ Zitiert S. 86, Anm. 7.

gehendsten beschrieben von Biedermann und Moritz¹⁾ für das von der Leber der Weinbergschnecke (*Helix pomatia*) in den Magen sekretierte Verdauungsenzym, ferner von Seillière²⁾ für viele andere *Helix*-, *Limax*-, *Arion*-Arten, für die marine *Patella vulgata*; doch fehlt das Enzym den Fleischfressern unter den Arten dieser Gruppen. Von Krustaceen *Astacus fluviatilis* (der Flußkrebis) (Biedermann-Moritz¹⁾), Bierry-Giaja³⁾), nach letzteren auch *Homarus vulgaris* (Hummer), *Maja squinado* (eine Krabbe), ferner noch andere. Ohne Zweifel werden sich diese Fälle vermehren lassen. Die Fähigkeit fehlt dagegen beispielsweise der Kohlraupe (*Pieris brassicae*).

Immer handelt es sich aber nur um die Lösung von Hemizellulosen; Filtrierpapier- und Baumwollzellulose werden nicht angegriffen, wohl aber nach vorhergehender Behandlung mit Alkalilaugen oder Karbonaten oder Zinkchlorid (Seillière⁴⁾) oder nach Lösen und Wiederausfällen in Kupferoxyd-Ammoniak (Seillière⁵⁾), Alexandrowicz⁶⁾), also offenbar, wenn sie bereits bis zu gewissem Grade hydrolysiert ist.

Spaltungsprodukte sind, wie Bierry und Giaja⁷⁾ nachgewiesen haben, die chemisch zugehörigen Zucker. Die Enzyme der verschiedenen Tiere sind aber nicht einheitlich, denn wie die genannten Autoren gezeigt haben, spaltet beispielsweise das Enzym von *Maja squinado* und von *Homarus vulgaris* das Manno-Galaktan von *Trigonella*-Samen überhaupt nicht, sehr leicht dagegen das

¹⁾ Biedermann, M. u. P. Moritz, Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung, II. Über ein zelluloselösendes Enzym im Lebersekret der Schnecke (*Helix pomatia*). Pflügers Archiv, LXXIII, S. 219, 1898 u. III, eb. LXXV, 1899.

²⁾ Seillière, M. G., Compt. rend. hebdomadaire de la société de Biologie, 1905 bis 1912 viele Arbeiten.

³⁾ Bierry, H. u. J. Giaja, Untersuchungen über die Mannane, Galaktane und Zellulosen angreifenden Enzyme. Biochem. Ztschr. XL, S. 370, 1912.

⁴⁾ Seillière, G., Remarques sur l'Hydrolyse diastasique de la cellulose du coton et de quelques autres Polysaccharides. Compt. rend. soc. Biol. LXIII, II, 1907.

⁵⁾ Seillière, G., Sur un cas d'Hydrolyse diastasique de la cellulose du coton après dissolution dans la liqueur de Schweitzer. Compt. rend. soc. Biol. LVIII, II (Berlin Bd. LXI) S. 205, 1906.

⁶⁾ Alexandrowicz, J. St., Beitr. z. vergl. Phys. d. Verd., VI. Zur Kenntnis der Zellulosen und des zelluloselösenden Fermentes im Hepatopankreas der Schnecke. Pflügers Archiv, CL, S. 57, 1913.

⁷⁾ Zitiert Anm. 3.

Manno-Galaktan von *Phytelephas*. Es zeigt sich hierbei ferner, daß diese enzymatische Fähigkeit nicht ohne weiteres mit der leichteren oder schwierigeren Hydrolysierbarkeit parallel geht, da das Verhalten dann umgekehrt sein müßte.

Abbau durch höhere Tiere: Bei höheren Tieren wurde dagegen bisher noch kein hemizellulosespaltendes Enzym mit Sicherheit isoliert; negativ waren die Befunde von Bierry-Giaja¹⁾, Gatin²⁾, Seillière³⁾, Schulze usw.⁴⁾. Außer wenigen älteren gegenteiligen Anschauungen hat in einer soeben erschienenen Arbeit Wille⁵⁾ wiederum behauptet, daß u. a. die Zellwände der Lupinen Kotyledonen von Enzymen unserer Haustiere gelöst würden. Diese Feststellung beruht jedoch auf einem Irrtum und ich werde in einer noch nicht abgeschlossenen Arbeit zeigen, daß es sich hierbei lediglich um autolytische Vorgänge handelt, die auf ein bereits im ruhenden Samen vorhandenes oder als Zymogen präformiertes Enzym zurückzuführen sind. Eine gleiche Ansicht bezüglich der Endosperm-Zellwände von Gramineen hat übrigens schon Brown⁶⁾ ausgesprochen. Welcher Art also die tatsächlich stattfindende Verdauung dieser Stoffe im Körper der Herbivoren ist, ist zur Zeit noch nicht sicher. Bakterien brauchen aber nicht in allen Fällen zur Erklärung herangezogen werden, da, von der Autolyse abgesehen, teilweise, wie sicherlich bei der Lupine, schon eine gewisse Aufspaltung durch die Magensäure erfolgen dürfte, worauf auch Schulze⁷⁾ schon hingewiesen

¹⁾ Zitiert S. 88, Anm. 3.

²⁾ Gatin, C. L., M^{me} et M., Action de quelques diastases animales sur certaines mannanes. *Compt. rend. soc. Biol.*, LVII, 1905, I (Berlin, Bd. LVIII), S. 847.

³⁾ Seillière, G., Sur la digestion de la Xylane chez les Mammifères. *Compt. rend. soc. Biol.* LXVI, I, S. 691, 1906.

⁴⁾ Schulze, E., E. Steiger u. W. Maxwell: Zur Chemie der Pflanzenzellmembranen. *Zeitschr. f. physiolog. Chemie*, XIV, S. 226, 1890.

⁵⁾ Wille, F., Beiträge zur Kenntnis der Hemizelluloseverdauung bei höheren Tieren und über das Vorkommen einer Hemizellulase in tierischen Drüsen usw. *Landwirtschaftl. Jahrb.*, LII, S. 411, 1918.

⁶⁾ Brown, H. T., On the search for a cellulose-dissolving (cyto-hydrolytic) enzyme in the digestive tract of certain grain feeding animals. *Journ. of the chemical society of London*, LXI, S. 352, 1892.

⁷⁾ Schulze, F., E. Steiger u. W. Maxwell, Zur Chemie der Pflanzenzellmembranen. *Zeitschr. f. physiolog. Chem.*, XIV, S. 227, 1890. Schulze, E. und N. Castoro, Beiträge zur Kenntnis der Hemizellulosen. eb. XXXVII, S. 40, 1902/03.

hat. Im übrigen sei auch hinsichtlich dieser Frage auf die weiter unten für die eigentliche Zellulose folgenden Ausführungen verwiesen.

IV. Der Abbau der eigentlichen Zellulose durch niedere Pflanzen: Die eigentliche Zellulose wird im normalen Stoffwechsel der höheren Pflanzen niemals wieder resorbiert; sie ist lediglich Gerüstsubstanz. Dagegen ist die Fähigkeit, diese zu spalten, bei niederen Pflanzen sehr verbreitet. Für eine große Zahl von humusbewohnenden „Schimmelpilzen“ wurde dies nachgewiesen von van Iterson¹⁾ und neuerdings von Otto²⁾, nebst zahlreichen anderen Einzelangaben, von denen noch aus pflanzenpathologischem Interesse die *Pseudodematophora* von Behrens³⁾ und viele *Fusarium*-Arten (Appel)⁴⁾ genannt seien. Auf die Zelluloselösung durch holzerstörende Pilze ist oben bereits hingewiesen.

Allgemein verbreitet und ziemlich intensiv ist die Fähigkeit der Zellulosezersetzung bei der Gruppe der Aktinomyceten (Krainsky)⁵⁾.

Von eigentlichen Bakterien ist zunächst der Bazillus der Wasserstoff- und der Methan-Gärung Omeliänskis⁶⁾ zu nennen, sporenbildende Arten, ferner die zahlreichen von Löhnis⁷⁾ und seinen Schülern, von Kellermann-Mc Beth⁸⁾, K., Mc B., Scales-Smith⁹⁾, denen es auch gelang, Platten-Reinkulturen zu erzielen;

¹⁾ Van Iterson, C., Die Zersetzung von Zellulose durch aerobe Mikroorganismen. Verslagen der koninglijke Akademie van Weetenschappen, Deel. XI, S. 807, 1903; Originalreferat. Centralbl. Bakteriolog., Abt. 2, XI, S. 689, 1907.

²⁾ Zitiert S. 80, Anm. 2.

³⁾ Behrens, J., Untersuchungen über den Wurzelschimmel der Reben. Centralbl. Bakteriolog., Abt. 2, III, S. 584, 1897.

⁴⁾ Appel, O., Zerstörung von Zellulose durch Fusarien. Mitteil. d. Kaiserl. Biolog. Anstalt f. Land- u. Forstwirtschaft., Heft 4, S. 33, 1907.

⁵⁾ Krainsky, A., Die Aktinomyceten und ihre Bedeutung in der Natur. Centralbl. Bakteriolog., Abt. 2, XLI, S. 649.

⁶⁾ Omeliänski, W., Zur Trennung der Wasserstoff- und Methan-Gärung der Zellulose. Centralbl. Bakteriolog., XI, S. 369.

⁷⁾ Löhnis, F. und G. Lochhead, Über Zellulose-Zersetzung. Vorl. Mitteil., Centralbl. Bakteriolog., Abt. 2, XXXVII, S. 490.

⁸⁾ Kellermann, K. F. u. J. G. Mc Beth, The Fermentation of Cellulose. Centralbl. Bakteriolog., Abt. 2, XXXIV, S. 485.

⁹⁾ Kellermann, K. F. u. J. G. Mc Beth, F. M. Scales and N. R. Smith, Identification and Classification of Cellulose-dissolving Bacteria. Eb., XXXIX, S. 502.

aber stets handelte es sich in diesen Fällen um sporenlose aerobe Formen.

Es erscheint nun fast unmöglich, aus der Zahl der Fälle des vorliegenden Materials gemeinsame Gesichtspunkte herauszulesen, so widersprechend lauten die Angaben selbst hinsichtlich der Vorgänge, die man für gut bekannt hielt, wie die Omelianskische Wasserstoff- und Methan-Gärung. Der Grund hierfür liegt natürlich an dem Fehlen einwandfreier Reinkulturen; es ist aber zu hoffen, daß die durch Löhnis usw. angegebenen Methoden hierin einen Fortschritt bringen. Ich möchte mich daher darauf beschränken, im Anschluß an eine Klassifikation, wie sie Pringsheim¹⁾ vorgenommen hat, zu zeigen, daß es auch zum mindesten zu einer solchen verfrüht ist. Pringsheim teilt ein:

„1. Die Zersetzung der Zellulose durch Schimmelpilze, wovon wir hier die myzelbildenden Pilze verstehen wollen.

2. Die Zersetzung der Zellulose durch aerobe Bakterien.

3. Die Zersetzung der Zellulose durch Bakterien bei gleichzeitiger Denitrifikation des Salpeters.

4. Die Zersetzung der Zellulose durch die Methan-Gärungsbakterien.

5. Die Zersetzung der Zellulose durch die Wasserstoff-Gärungsbakterien.

6. Die Zersetzung der Zellulose durch thermophile Bakterien.“

Punkt 6 hat sicherlich in Hinsicht auf 4 und 5 keinerlei Berechtigung, da hier ja ebenfalls Methan und Wasserstoff entstehen (Pringsheim²⁾, Kroulik³⁾) und die Vorgänge bei 4 und 5 gleichfalls thermophil verlaufen. Was nun die beiden Punkte 4 und 5 selbst betrifft, so haben Kellermann-Mc Beth⁴⁾) aus von Omelianski selbst bezogenen Originalkulturen aus der Wasserstoffkultur zwei zelluloselösende und fünf Nebenbakterien, aus der Methankultur ein zelluloselösendes und zwei Nebenbakterien isoliert. Allerdings liegt erst eine vorläufige Mitteilung vor, so daß man

¹⁾ Pringsheim, H., Die Beziehungen der Zellulosezersetzung zum Stickstoffhaushalt der Natur. *Mitteil. d. Deutsch. Landwirtsch. Gesellsch.*, 1913, S. 26, 43, 295.

²⁾ Pringsheim, H., Über die Vergärung der Zellulose durch thermophile Bakterien. *Centralbl. f. Bakteriologie*, Abt. 2, XXXVIII, S. 513.

³⁾ Kroulik, A., Über thermophile Zellulosevergärer. *Vorl. Mitt. Centralbl. f. Bakteriologie*, Abt. 2, XXXVI, S. 339.

⁴⁾ Zitiert S. 90, Anm. 8.

sich noch kein abschließendes Urteil erlauben kann. Es muß aber darauf hingewiesen werden, daß Omelianski selbst in seiner Originalarbeit¹⁾ nirgends davon spricht, daß er annehme, eine absolute Reinkultur vor sich gehabt zu haben. Weiterhin sollen nach den erwähnten Autoren die so isolierten zelluloselösenden Bakterien niemals Gas entwickeln, sondern dies soll den Begleitbakterien zuzuschreiben sein. Auch sollen die Zelluloseersetzer aerob sein. Wenn sich diese Angaben als zutreffend erweisen sollten, fiel natürlich die ganze Unterscheidung von Punkt 2—6 zusammen.

Denn auch Punkt 3 läßt sich nicht aufrecht erhalten: Bei eigenen nicht veröffentlichten Versuchen, die durch den Krieg unterbrochen wurden aber wieder in Angriff genommen sind, konnte ich feststellen, daß es eine gänzlich aerobe Zellulosezerersetzung bei gleichzeitiger Denitrifikation gibt und daß sich ferner aus diesen Kulturen denitrifizierende Bakterien von den Zellulosezersettern trennen lassen, ohne daß diese irgendwie die Fähigkeit besäßen, Zellulose anzugreifen. Ähnliches ergibt sich aus der unten angeführten Arbeit von Oelsner.

Wenn es also überhaupt gestattet ist, aus dem vorliegenden Material irgend welche Schlüsse zu ziehen, so glaube ich, daß dies nur in der Weise geschehen muß, daß man annehmen muß, der Vorgang der Zellulosezerersetzung ist meist oder wenigstens sehr viel häufiger, als man das bisher angenommen hat, aerob und erscheint nur dadurch oft anaerob, daß den Zellulosezersettern durch die Tätigkeit von Begleitbakterien Sauerstoff zur Verfügung gestellt wird, wie es sicherlich bei der Denitrifikation der Fall sein wird. Ob das Auftreten von H_2 und CH_4 in allen Fällen, wie Kellermann-McBeth für die Omelianski-Kulturen angenommen haben, durch Begleitbakterien verursacht wird, ist natürlich noch nicht sichergestellt.

Was die Zwischenprodukte des Zelluloseabbaus betrifft, so sind reduzierende Zucker normalerweise nicht festzustellen, da sie offenbar sofort von dem betreffenden Organismus weiter verarbeitet werden. Doch läßt sich die Bildung reduzierender Zucker durch Zusatz eines Antiseptikums zu einer lebenskräftigen Kultur nachweisen, wodurch die vegetative Tätigkeit gehemmt, die enzymatische weniger beeinflußt wird; das zeigte Behrens²⁾ für *Pseudodemat-*

¹⁾ Omelianski, W., Über die Gärung der Zellulose. Centralbl. f. Bakteriologie, Abt. 2, VIII, S. 192, 1902.

²⁾ Zitiert S. 90, Anm. 8.

phora, später Pringsheim¹⁾) für thermophile Bakterien; dieser Autor machte dann weiterhin wahrscheinlich, daß dieses Zwischenprodukt zunächst eine Biose, die Zellulose, dann Dextrose ist, der enzymatische Vorgang also dem chemischen, wie er von Skraup-König²⁾) festgestellt wurde, entspricht analog dem oben besprochenen Verhalten der Hemizellulosen. Auf die weiteren Spaltungsprodukte einzugehen, dürfte, im Anschluß an das oben Gesagte, überflüssig erscheinen.

Das wirksame Enzym selbst kann nach Ellenberger³⁾) durch Filtration von den Organismen getrennt werden, wie oben schon für das hemizellulose- bzw. pektinlösende Enzym von *Botrytis* erwähnt wurde, ist also ein Ektoenzym, wie auch, bei der Natur der Zellulose, nicht anders zu erwarten. Demnach würde die Auffassung von Pringsheim⁴⁾), der es eigentlich für ein Endoenzym hält, das erst durch einen Anreiz (direkte Berührung mit Zellulose) nach außen abgeschieden würde, nicht zutreffen.

Die Zersetzung der Zellulose hat gerade für landwirtschaftliche Fragen besonderes Interesse und zwar in zweierlei Richtung: Für die mikrobiologischen Vorgänge im Boden und für die Verwertung der zellulosehaltigen Futtermittel durch die Herbivoren, also unsere wichtigsten Haustiere.

Das Verhalten der Zellulose im Boden ist eine Stickstofffrage und zwar in negativem und in positivem Sinne. Negativ im Hinblick auf die offenbar sehr oft mit der Zersetzung der Zellulose parallel gehende Denitrifikation; man nimmt daher auch vielfach eine schädliche Wirkung auf den Stickstoffhaushalt des Bodens durch Zufuhr zellulosereichen Materials an. Daß jedoch die Denitrifikation, wenigstens nicht immer, von dem Vorhandensein von Zellulose bzw. Hemizellulosen abhängig ist, sondern auch von anderen Faktoren, wie übermäßiger Nässe, hat kürzlich Oelsner⁵⁾) gezeigt.

¹⁾ Pringsheim, H., Über den fermentativen Abbau der Zellulose. Ztschr. f. physiolog. Chemie, LXXVIII, S. 266, 1912.

²⁾ Skraup, H. u. J. König, Über Zellose, eine Biose aus Zellulose. Berichte d. Deutsch. chem. Gesellsch., XXXIV, S. 1115, 1901.

³⁾ Ellenberger, W., Zur Frage der Zelluloseverdauung. Nach Versuchen von A. Scheunert, W. Grimme und A. Hopffe, Ztschr. f. physiolog. Chemie, XCVI, S. 236, 1915/16.

⁴⁾ Zitiert Anm. 1.

⁵⁾ Oelsner, A., Über Nitratreduktion in nassem Ackerboden ohne Zusatz von Energiematerial. Centralbl. f. Bakteriolog., Abt. 2, IIL, S. 210, 1918.

In positivem Sinne beantwortet wird die Stickstofffrage durch die tatsächlich stattfindende Stickstoffverbindung mit Zellulose als Energiematerial, was z. B. von Froehlich¹⁾ für verschiedene auf abgestorbenen Pflanzenteile häufige Hyphomyzeten nachgewiesen wurde. Auf diesem Standpunkt steht z. B. Koch²⁾.

Welcher der beiden Vorgänge nun der intensiver wirkende ist, bzw. unter welchen natürlichen Bedingungen — denn unter künstlichen, in Reinkultur, oder auch in ausgewählten Mischkulturen lassen sich beide beliebig experimentell hervorrufen — Stickstoffgewinn oder -Verlust eintritt, ist eine noch gänzlich ungeklärte Frage, auf deren Diskussion ich daher hier nicht weiter eingehen möchte. Hinweisen möchte ich noch auf die Arbeiten von Pringsheim³⁾, der Stickstoffgewinn durch die kombinierende Wirkung von N-bindenden nicht zellulosezersetzenden und von zellulosezersetzenden nicht N-bindenden Bakterien annimmt; ferner soll nach Fischer⁴⁾ in Teichen Stickstoffbindung durch Bakterien auf Grund des von dem grünen Plankton als Kohlehydrate gelieferten Energiematerials stattfinden.

Von nicht minder großem landwirtschaftlichem Interesse ist dann weiterhin die Frage nach der Verdauungsmöglichkeit der Zellulose durch höhere Tiere, insbesondere die herbivoren Haustiere, eine Frage, die während des Krieges durch die aufgezwungene Strohütterung, meist in Form des aufgeschlossenen Strohs, eine früher ungeahnte Bedeutung gewonnen hat. Daß die reine Zellulose — solche ist ja das aufgeschlossene Stroh zum größten Teil, die die Verholzung bedingenden Substanzen, die die Zellulose fast unangreifbar für die Bakterien (bzw. ev. für die Verdauungsenzyme) machen, wie durch viele Ausnutzungsversuche erwiesen

¹⁾ Froehlich, H., Stickstoffbindung durch einige auf abgestorbenen Pflanzen häufige Hyphomyzeten. Pringsheims Jahrb. f. wissenschaftl. Botan., XLV, S. 256, 1907.

²⁾ Koch, A., Über Luftstickstoffbindung im Boden mit Hilfe von Zellulose als Energiematerial. Centralbl. f. Bakteriolog., Abt. 2, XXVII, S. 1, 1910.

³⁾ Pringsheim, H., Die Bedeutung stickstoffbindender Bakterien. Biolog. Centralbl., XXXI, S. 65, 1911. — Weiteres über die Verwendung von Zellulose als Energiequelle zur Assimilation des Luftstickstoffs. 4. Mitt. Centralbl. f. Bakteriolog., XXVI, S. 222, 1910.

⁴⁾ Fischer, H., Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Wasserpflanzen. Archiv f. Hydrobiologie u. Planktonkunde, X, S. 417, 1915. — Über die Leistungsfähigkeit luftstickstoffsammelnder Bakterien für die Land- und Teichwirtschaft. Fühlings landwirtsch. Zeitg., LXV, S. 393, 1916.

ist, sind durch die Aufschließung fast völlig entfernt — von den Tieren gut ausgenutzt wird, d. h. tatsächlich in hohem Grade als Energiematerial verwendet wird, eine Fähigkeit, die aber den Fleischfressern, wie dem Hund, fehlt, zeigt ohne weiteres die praktische Erfahrung. Wie das geschieht, ist aber noch nicht ganz geklärt. Man hat nämlich bisher, ebenso wie oben für die Hemizellulosen gezeigt wurde, noch kein zelluloselösendes Enzym aus den Verdauungsapparaten der Herbivoren isolieren können, wie zuletzt Ellenberger¹⁾ und seine Schüler eingehend gezeigt haben. Andererseits wurde schon oft, zuerst bekanntlich von Tappeiner²⁾ nachgewiesen, daß zelluloselösende Bakterien in den Verdauungsorganen zahlreich ihre Tätigkeit ausüben, wobei hauptsächlich Methan als gasförmiges Produkt und ferner flüchtige Fettsäuren als Spaltungsprodukte gebildet werden. Nach Ellenberger¹⁾ sind diese Bakterien von den Zellulosezersettern des Bodens verschieden; besonders ein eigenartiger, noch nicht näher beschriebener Pilz soll sich stets finden, dem in hohem Maße die Fähigkeit zukommt, Zellulose zu zersetzen, und der sich durch die merkwürdige Eigenschaft, noch in 80%igem Alkohol zu wachsen, auszeichnen soll. Ferner sollen Protozoen bei der Zelluloselösung hier beteiligt sein, wofür aber keine überzeugenden Beweise vorgebracht wurden.

Eine wichtige Frage ist nun die: Unterliegt die Zellulose in den Verdauungsorganen der höheren Tiere lediglich der Bakterien-gärung, wie nach allen bisherigen positiven Feststellungen anzunehmen wäre? Es können hiergegen berechtigte Einwände gemacht werden, so vor allem der, daß der Nutzwert der Zellulose tatsächlich erheblich größer ist, als dies bei einer glatten Vergärung durch Bakterien und Resorption der entstehenden Fettsäuren (Essig-, Buttersäure) möglich wäre (die anderen Produkte, Methan usw. kommen ja hierfür nicht in Frage). Auch die rein mechanische Wirkung, wie sie z. B. durch die Öffnung der Zellen beim Vergären der Zellwände ausgeübt wird und wodurch der Zellinhalt für die Verdauungsenzyme angreifbar wird, worin Tappeiner die Hauptbedeutung dieses Vorgangs erblickt, kann nicht alles erklären; es braucht ja nur an das aufgeschlossene Stroh erinnert zu werden.

¹⁾ Zitiert S. 93, Anm. 3.

²⁾ Tappeiner, H., Untersuchungen über die Gärung der Zellulose, insbesondere über deren Lösung im Darmkanale. Zeitschr. f. Biologie, XX, N. F. II, S. 52, 1884, ferner XIX, N. F. I und XXIV, N. F. VI.

Es liegt hierin also sicherlich eine erhebliche Schwierigkeit. Es ist aber einmal nicht sicher, daß das im Stoffwechsel gefundene Methan gänzlich der Vergärung der Zellulose zuzuschreiben ist, da dieses Gas auch aus anderen organischen Stoffen, insbesondere Kohlehydraten, durch bakterielle Tätigkeit gebildet werden kann. Andererseits wird ja auch Zucker beim normalen mikrobiologischen Abbau normalerweise nicht gebildet, bzw. sofort weiter verarbeitet, so daß man sich nicht recht vorstellen kann, welche Zwischenprodukte den Tieren zugute kommen; es müßte ihnen denn die Fähigkeit zukommen, Zucker oder vielleicht auch höhere Zwischenprodukte sich verfügbar zu machen, bevor der abbauende Organismus selbst diese weiter verwerten kann, was natürlich zurzeit noch eine reine Annahme wäre.

Sehr bemerkenswert in diesem Zusammenhang ist auch die von Medizinern gemachte Beobachtung, daß bei künstlicher (Phlorhizin-) Diabetes, trotz guter Ausnützung der Zellulose keine vermehrte Zuckerausscheidung im Harn festzustellen war (Hoffmann¹⁾, Lusk²⁾). Allerdings handelte es sich hier um hemizellulosereiches Material (Weiskraut-, „Zellulose“).

Weiterhin kann man sich nicht gut vorstellen, daß ein vielleicht vorhandenes zelluloselösendes Enzym so versteckt sein sollte, daß es bisher trotz eifriger Forschung noch nicht aufgefunden sein sollte; bei allen anderen Enzymen, auch bei den hemizelluloselösenden der niederen Tiere, bestehen doch solche Schwierigkeiten nicht.

Noch ein von Medizinern gemachter Einwand gegen die Bakterienhypothese sei erwähnt: Es wurde nämlich gefunden, daß bei Gärungsdyspepsie und hohem Bakteriengehalt der Fäzes die Ausnützung der Zellulose gering ist, während bei habitueller Obstipation mit geringem Bakteriengehalt der Fäzes die Ausnützung der Zellulose hoch ist (Moeller)³⁾. Aber das sagt vielleicht nichts in dieser Hinsicht aus. Denn es wurde hier nicht auf die Zellulosezer-setzer geachtet, auf die es ja gerade ankommt.

¹⁾ Hoffmann, J., Über den Einfluß von Hemizellulosen und von Zellulosen auf die Stickstoffbilanz und den Phlorhizindiabetes von Kaninchen. Inaug.-Diss. Halle, H. John, 1910.

²⁾ Lusk, Gr., Über die Frage, ob bei der Verdauung aus Zellulose Dextrose entsteht. *Americ. Journ. Physiol.*, XXVIII, S. 467, 1913, ref. in R. Maly, Jahresber. über d. Fortschritte d. Tierchemie, 1913, S. 64.

³⁾ Moeller, F., Über die Ausnützung der Zellulose im menschlichen Darm und den Bakteriengehalt der Fäzes unter normalen und pathologischen Verhältnissen. Inaug.-Diss. Halle, E. Karras, 1911.

Ich denke, diese Beispiele zeigen zur Genüge, daß auch diese Frage noch keineswegs endgültig geklärt ist, wenn man auch, nach allen vorliegenden Beobachtungen, der Bakterientätigkeit die wichtigere Rolle bei der Verdauung der Zellulose im Tierkörper zusprechen muß.

Zum Schluß meiner Ausführungen möchte ich noch ganz kurz auf diejenige Frage hinweisen, die theoretisch das meiste Interesse bei den besprochenen Vorgängen bietet, nämlich die Frage nach der Enzymwirkung. Otto¹⁾ hat gefunden, das ein Enzym, das die Fähigkeit besitzt Zellulose zu lösen, diese Fähigkeit in gleicher Weise auf die verschiedenen Zellulosearten ausübt, wie Oxy-, Hydro-, Hydrat-Zellulosen und weiterhin meist noch auf eine Anzahl von Hemizellulosen. Er schließt daraus, daß die hydrolytische Spaltung durch das Enzym auf diejenigen Atomgruppen einwirkt, die allen diesen Körpern gemeinsam sind. Andererseits gibt es, wie oben schon für die hemizellulosespaltenden Enzyme niederer Tiere erwähnt wurde, und wie auch sonst für viele Pilze gefunden wurde, ganz spezifisch wirkende Enzyme, die lediglich beispielsweise die Hemizellulosen eines Samens zu lösen vermögen.

Sicherlich hängen diese Eigenschaften mit der Konstitution des betreffenden Moleküls zusammen; es ergibt sich daraus aber, daß es zurzeit noch unmöglich ist, diesen Zusammenhang zu erkennen, da ja auch nicht einmal der Bau des Moleküls der eigentlichen Zellulose bekannt ist. Die Zusammenarbeit von Chemikern und Biologen wird diese Fragen voraussichtlich mit der Zeit klären und es wäre dann auch möglich, wie Jost²⁾ meint, daß es einmal gelingen könnte, „die Hemizellulosen“ oder sagen wir ganz allgemein die Zellulosen im weitesten Sinne, „nicht nach ihrem Verhalten gegen Säuren sondern gegen Enzyme zu identifizieren“. Das wäre für die Biologie ein ungeheurer Fortschritt, da es auf diese Weise möglich sein würde, die Lokalisation der verschiedenen Zellulosen und Hemizellulosen in den Membranen der Pflanzen nachzuweisen, was durch makro- oder mikrochemische Analyse wohl niemals zu erreichen sein wird.

Agrikulturchemisches und Bakteriologisches Institut
der Universität Breslau.

¹⁾ Zitiert S. 80, Anm. 2.

²⁾ Jost, L., Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. S. 180, 2. Aufl., Jena, G. Fischer, 1908.