

Aus dem Botanischen Institut der Technischen Hochschule Darmstadt.

## ÜBER DEN EINFLUSS VON SCHÜTTELBEWEGUNGEN AUF STRUKTUR UND FUNKTION DES PFLANZLICHEN PLASMAS\*.

Von

HELENE KAHL.

Mit 6 Textabbildungen.

(Eingegangen am 14. Februar 1951.)

### A. Einleitung.

Zu der Frage, welche Vorgänge in pflanzlichen und tierischen Organismen durch Erschütterungen als „Schütteleffekt“ oder „thixotroper Effekt“ ausgelöst werden, liegen bisher nur wenige Untersuchungen vor. Den Einfluß starker Luftbewegungen auf die pflanzliche Transpiration untersuchten GÄUMANN und JAAG und GÄUMANN, die Wirkung des Schüttelns auf keimenden Senfsamen COULT, auf die Viskosität des Amöbenplasmas ANGERER, auf die Entwicklung von Seeigeleiern MATHEWS und WHITCHER und auf die Viskosität der stärkehaltigen Scheide von *Phaseolus*-Keimlingen WEBER (1917). Hinweise über mechanische Beeinflussung des Plasmas durch Druck, Stoß oder Zentrifugalkraft finden wir bei ANDREWS, FITTING (1925), JANSE (zit. nach COULT), BROWN und MARSLAND, KÜSTER (1939) und ANDUS. Auf Einzelheiten dieser Arbeiten werden wir bei der Diskussion unserer Versuchsergebnisse eingehen.

Da diese Arbeiten mit Ausnahme der von COULT jeweils nur die mechanische Beeinflussung einer bestimmten Funktion untersuchen, ist eine Deutung der zugrunde liegenden plasmatischen Vorgänge schwierig und wird nur in wenigen Fällen versucht. Wir werden von der Analyse mehrerer plasmatischer Zustandsgrößen und physiologischer Prozesse ausgehen, um aus ihrem Gesamtkomplex Rückschlüsse auf die primäre Schüttelbeeinflussung der Plasmastruktur ziehen zu können.

### B. Schüttelapparatur.

Zur Erzeugung der Schüttelbewegungen dienten zwei der in chemischen Laboratorien üblichen Konstruktionen von Schüttelapparaten. Ihre Bewegung

\* Die vorliegende Arbeit entstand in den Jahren 1942—1944 als Dissertation der Technischen Hochschule Darmstadt. Das von dieser Zeitschrift angenommene Manuskript ging in den Kriegswirren verloren; aus verschiedenen Gründen war eine neue Niederschrift, welche die seither erschienene Literatur nicht berücksichtigt, erst jetzt möglich. Herrn Prof. Dr. O. STOCKER bin ich für die Anregung und dauernde Förderung der Arbeit zu großem Dank verpflichtet.

kann als Sinusschwingung aufgefaßt werden und ist als solche physikalisch definiert durch die Frequenz  $F$  (1 Hertz = Anzahl Schwingungen je Sekunde) und die Schwingungsamplitude  $a$  (in Zentimeter). Aus der stroboskopisch ermittelten Frequenz berechnet sich die Winkelgeschwindigkeit  $\omega = 2\pi F$  und aus  $a \cdot \omega^2$  die Beschleunigung  $b$ .

Bei Apparat 1, im folgenden als  $A_1$  bezeichnet, wurde das Versuchsblatt in einem Reagensglas oder Erlenmeyerkolben auf einem Schütteltisch durch Motorantrieb hin und her bewegt. Durch Verwendung verschieden großer Übersetzungen ließen sich zwei Schüttelbewegungen von verschiedener Frequenz erzielen.

$A_1'$  Amplitude  $a = 4,45$  cm.  
 Frequenz  $F = 1,66$  Hertz.  
 Winkelgeschwindigkeit  $\omega = 10,42$  sec<sup>-1</sup>.  
 Beschleunigung  $b = 483$  cm · sec<sup>-2</sup>.

$A_2''$  Amplitude  $a = 4,45$  cm.  
 Frequenz  $F = 4$  Hertz.  
 Winkelgeschwindigkeit  $\omega = 25,12$  sec<sup>-1</sup>.  
 Beschleunigung  $b = 2808$  cm · sec<sup>-2</sup>.

Bei Apparat 2, im folgenden als  $A_2$  bezeichnet, war auf einer durch Motorantrieb in Schwingung versetzten Stahlfeder ein Stativ angebracht, an dem das Gefäß mit dem Versuchsblatt befestigt wurde.

Amplitude  $a = 0,8$  cm.  
 Frequenz  $F = 16$  Hertz.  
 Winkelgeschwindigkeit  $\omega = 100,48$  sec<sup>-1</sup>.  
 Beschleunigung  $b = 8077$  cm · sec<sup>-2</sup>.

## C. Versuche.

### I. Permeabilität.

#### a) Versuchsobjekt und Methode.

Untersucht wurde die Permeation der Nichtelektrolyte Rohrzucker, Traubenzucker, Glycerin und Harnstoff und des Wassers. Als Versuchsobjekte dienten die Epidermiszellen der Blattunterseite von *Rhoeo discolor*. Die individuellen Schwankungen der Permeabilität, des osmotischen Wertes usw. wurden durch Verwendung der beiden Blatthälften als Versuch und Kontrolle ausgeschaltet.

Die Messungen erfolgten nach einer auf das Objekt zugeschnittenen Modifikation der *plasmometrischen Methode* von HÖFLER (1918) und zur Kontrolle auch nach der *grenzplasmolytischen Methode* von FITTING (1915).

Aus den mit plasmolytischen Methoden gewonnenen Ergebnissen darf, da die natürliche Permeabilität unter dem Einfluß der Plasmolytika (FITTING 1915, CHOLODNY, RÜHLAND und HOFFMANN, ILJIN, KAHO, RÜHLAND, ULLRICH und ENDO, BOGEN) und der Plasmolyse (PRÀT 1922, LEPESCHKIN 1927, ALBACH 1931) meist eine mehr oder weniger starke Änderung erfährt, nur unter Vorbehalt auf das Verhalten der intakten turgeszenten Zelle geschlossen werden (LUNDEGÅRDH 1932, S. 71). Die Beeinflussung verschiedener Plasmen durch Plasmolyse ist artspezifisch, wobei im allgemeinen niedrig permeable Objekte weniger empfindlich sind als hoch permeable (SCHMIDT 1936). Da für *Rhoeo discolor* bisher kein Unterschied zwischen

normaler und „Plasmolysepermeabilität“ gefunden wurde (FITTING 1915, COLLANDER und BÄRLUND, BÄRLUND, SCHMIDT 1936), sind plasmolytische Meßmethoden in unserem Falle berechtigt, zumal da wir nur Permeabilitätsvergleiche innerhalb ein und desselben Blattes unter gleichen Plasmolysebedingungen anstellen. Dabei auftretende Verschiedenheiten beweisen auf alle Fälle eine Beeinflussung der Permeabilität durch das Schütteln.

Zu der vorgenommenen Abänderung der *plasmometrischen Methode* ist grundsätzlich folgendes zu bemerken:

HÖFLER kennzeichnet den Plasmolyseverlauf durch die zeitliche Änderung des Protoplastenvolumens, bezogen auf das Volumen der turgorlosen Zelle. Der Quotient  $\frac{\text{Protoplastenvolumen}}{\text{turgorloses Volumen}}$ , „Plasmolysegrad“ genannt, wird mit zunehmender Protoplastenkontraktion kleiner und steigt bei Deplasmolyse wieder bis zum Ausgangswert 1 an. Die Volumenbestimmung des Plasmakörpers ist aber nach der von HÖFLER angegebenen Methode nur bei geometrisch einfachen Zell- und Protoplastenformen möglich; *Rhoeo* entspricht dieser nur bei wenigen Objekten verwirklichten Forderung leider nicht. Die Gestaltverhältnisse sind jedoch so, daß man zur Beurteilung des Plasmolyseverlaufes die im Flächenschnitt sichtbare Formänderung des Protoplasten heranziehen und statt des Verhältnisses  $\frac{\text{Protoplastenvolumen}}{\text{Zellvolumen}}$  den Quotienten  $\frac{\text{größter Protoplastenquerschnitt}}{\text{Zellquerschnitt}}$  benutzen kann. Er wird im folgenden als „planimetrischer“ Plasmolysegrad bezeichnet und ist zahlenmäßig natürlich von dem HÖFLERSCHEN „volumetrischen“ Plasmolysegrad verschieden.

Die Epidermiszellen von *Rhoeo* können als sechseckige Prismen von der Form der Abb. 1 aufgefaßt werden. Wenn der Protoplast während seiner Volumkontraktion die Form eines Zylinders beibehielte (Abb. 1a), wäre  $\frac{\text{Querschnitt Protoplast}}{\text{Querschnitt Zelle}} = \frac{\text{Querschnitt Protoplast mal Höhe}}{\text{Volumen Protoplast}} = \frac{\text{Querschnitt Zelle mal Höhe}}{\text{Volumen Zelle}}$ , d. h. der planimetrische Plasmolysegrad gleich dem volumetrischen. In Wirklichkeit rundet sich jedoch der Protoplast ab, im Grenzfall bis zur Kugelgestalt (Abb. 1b). Wir messen dann die Fläche des größten Kugeldurchschnittes, die größer als der Querschnitt des volumgleichen Zylinders ist, so daß die planimetrischen Plasmolysegrade zahlenmäßig größer als die volumetrischen sind. Sie besitzen daher nur Vergleichswert und lassen keine Berechnung absoluter Permeabilitätsgrößen zu.

Da sich zu Beginn der Plasmolyse die Protoplasten oft recht unregelmäßig von den Zellwänden ablösen, sind die Anfangswerte der Plasmolysegrad-Zeitkurven (Abb. 2—4) mit größeren Fehlern behaftet. Man kann sie herabsetzen durch Anwendung von Konzentrationen des Plasmolytikums, die eine glatte Ablösung des Protoplasten begünstigen (vgl. KÜSTER 1942, WEBER 1919/21, FREY-WYSSLING).

Vielfach wird zur schnelleren Abrundung (HÖFLER 1918, CHOLODNY, WEIS, KACZMAREK), und auch um Meßfehler durch Exosmose auszuschalten (FITTING 1915, ILJIN), eine 4—6stündige Wässerung der Schnitte empfohlen. Da unsere Messungen unmittelbar anschließend an das Schütteln vorgenommen werden mußten, haben wir darauf verzichtet, was sich auch zur Vermeidung von Permeabilitäts- und Viskositätsänderungen empfahl (ILJIN, FITTING 1920, EL DERRY, KAMIYA, HÄRTEL).

Zur Durchführung der Versuche dienten *Rhoeo*-Pflanzen aus Topfkulturen des Botanischen Gartens. Eine Längshälfte eines Blattes wurde auf Apparat A<sub>1</sub>' oder A<sub>1</sub>'' (vgl. oben) 60 oder 30 min geschüttelt. Danach fertigten wir aus der mittleren

Region der durch Anthocyan rot gefärbten Unterseite beider Blatthälften möglichst gleich dicke Flächenschnitte an und verwendeten sie teils zur Bestimmung des osmotischen Wertes, teils zur Bestimmung der Permeabilität.

Der *osmotische Wert* wurde *grenzplasmolytisch* in Traubenzuckerlösungen ermittelt, deren Konzentrationen auf 0,01 molar abgestuft waren. Die Schnitte auseinander entsprechenden Regionen zweier Blatthälften ergaben dabei weitgehend übereinstimmende Werte.

Die als *Plasmolytika* dienenden Lösungen von Rohrzucker, Traubenzucker, Glycerin und Harnstoff wurden vor jedem Versuch aus volummolaren Stammlösungen frisch hergestellt. Zur Erzielung glatter Plasmolyseformen eigneten sich am besten Konzentrationen zwischen 0,3 und 0,5 molar. Die Plasmolyse fand in Deckelschälchen mit 5–10 cm<sup>3</sup> Lösung statt.

Zur *plasmometrischen* Messung wurde, in Anlehnung an URSPRUNG und BLUM, PRÄT (1922) sowie HUBER und HÖFLER, kurz nach Eintritt der Grenzplasmolyse in einem Schnitt ein Komplex von 5–10 Versuchszellen ausgewählt und im Umriß der Zellen und Protoplasten mit dem Zeichenokular aufgezeichnet. Nach der Messung, die nie länger als 5 min dauerte, kamen die Schnitte sofort wieder in die Lösung zurück. Wir bemühten uns, den gesamten Plasmolyseverlauf möglichst an ein und derselben Zellgruppe eines Schnittes zu verfolgen und sind nur in wenigen Fällen, in denen es uns nicht gelang, die Zellen wieder aufzufinden, von diesem Grundsatz abgewichen. Zur Orientierung am Schnitt leistete ein in Quadrate eingeteiltes Okularmikrometer gute Dienste. Der Plasmolyseverlauf wurde in kurzen Zeitabständen mikroskopisch verfolgt und in charakteristischen Stadien aufgezeichnet. Dadurch ist auch der Kurvenverlauf zwischen den einzelnen Meßpunkten durch Beobachtung gesichert. Zur Auswertung wurden die gezeichneten Umrisse planimetriert und die Plasmolysegrade als Mittelwert aus jeweils 5 Zellen berechnet.

Die fehlerstatistische Durchrechnung ergibt, daß die Standardabweichung der so gewonnenen Mittelwerte durchschnittlich bei 0,036, d. h. etwa 4,5% liegt und damit keine ausreichende Sicherung beim Vergleich einzelner Werte gewährleistet. Der Gesamtverlauf der Kurven jedoch ist durch die ausnahmslose Übereinstimmung zahlreicher Versuchsreihen völlig sichergestellt.

Zur *grenzplasmolytischen* Bestimmung der Glycerin- und Harnstoffpermeabilität nach FITTING wurden zwei Konzentrationsreihen hergestellt (vgl. BRAUNER, S. 53):

1. Harnstoffreihe: 0,22 0,23 0,24 ... 0,30 molar.
2. Glycerinreihe: 0,22 0,23 0,24 ... 0,30 molar.

In jede Konzentrationsstufe wurden 2 Schnitte eingelegt. Nach 30, 60 und 90 min wurde geprüft, in welcher Konzentration Grenzplasmolyse vorlag. Zur Kennzeichnung der Permeationsgeschwindigkeit dient der temporäre, osmotische Koeffizient  $C_z/C_p$  (BÄRLUND). Dabei ist  $C_z$  = „Normalzuckerwert“ = Grenzkonzentration einer mit dem Plasmolytikum isotonischen Zuckerlösung,  $C_p$  = Grenzkonzentration des betreffenden Plasmolytikums zu einem bestimmten Zeitpunkt. Der Koeffizient ist um so kleiner, je leichter das Plasmolytikum permeiert und je länger es einwirkt.

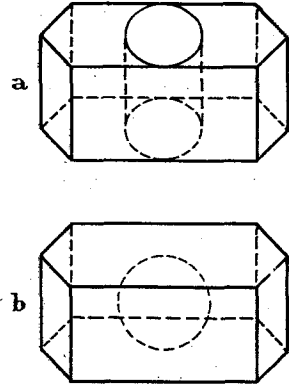


Abb. 1a u. b. Schema der Protoplastenkontraktion bei Plasmolyse der Epidermiszellen von *Rhoeo* (vgl. Text).

## b) Ergebnisse.

## 1. Plasmometrische Methode von HÖFLER.

α) *Wasserpermeabilität*. Zur Beurteilung der Wasserpermeabilität vergleichen wir den Plasmolyseverlauf der ungeschüttelten und geschüttelten Zellen in den nur schwach permeierenden Lösungen von Rohrzucker, Traubenzucker und Harnstoff. Unter Vernachlässigung der nur geringen Endosmose ist in unserer vergleichenden Versuchsanordnung die Geschwindigkeit der Volumenverkleinerung des Protoplasten ein Maß für die relative Geschwindigkeit des Wasseraustrittes aus der Zelle. Alle anderen Faktoren, von denen nach HÖFLER (1931) das Plasmolysetempo außerdem abhängt, sind durch unsere Versuchsanordnung als für beide Teilversuche gleich groß ausgeschaltet. Die Abb. 2 und 4 zeigen in allen Fällen für die *geschüttelten* Zellen einen viel steileren Anfangsabfall des Plasmolysegrades und damit eine *Erhöhung der Wasserpermeabilität*; sie führt unter rasch fortschreitender Protoplastenkontraktion in kürzerer Zeit zum Konzentrationsausgleich mit der Außenlösung als bei den ungeschüttelten Zellen.

Die Permeabilitätserhöhung für Wasser ist wahrscheinlich mit einer *Exosmosesteigerung* für im Zellsaft gelöste, osmotisch wirksame Substanzen verbunden. Das ergibt sich aus folgenden Überlegungen: Aus der Größe des Endplasmolysegrades berechnet sich der osmotische Wert der nicht plasmolysierten Zelle nach HÖFLER (1918) durch Multiplikation mit der Konzentration des Plasmolytikums ( $O = C \cdot G$ ). In Tabelle 1 sind einige auf diese Weise aus unseren planimetrischen Plasmolysegraden berechnete Werte den vor der Plasmolyse grenzplasmolytisch ermittelten gegenübergestellt.

Tabelle 1. *Rhoeo discolor*.

$A$  osmotischer Wert bei Grenzplasmolyse, in Mol Traubenzucker;  $B$  osmotischer Wert bei Endplasmolyse, berechnet aus  $O = C \cdot G$  ( $G$  = planimetrischer Plasmolysegrad) in Mol des betreffenden Plasmolytikums; Schüttelapparat  $A_1'$  ( $F = 4$  Hertz,  $a = 4,45$  cm). Schüttelzeit 30 min.

Plasmolytikum	a Ungeschüttelt		b Geschüttelt	
	$A$	$B$	$A$	$B$
Traubenzucker . .	0,23	0,212	0,23	0,196
Traubenzucker . .	0,24	0,249	0,24	0,237
Traubenzucker . .	0,25	0,285	0,25	0,245
Rohrzucker . . . .	0,21	0,212	0,21	0,200
Harnstoff . . . . .	0,23	0,232	0,23	0,216
Mittel . . . . .	0,232	0,238	0,232	0,219
Differenz $A-B$ . .	-0,006 ± 0,016		+ 0,013 ± 0,012	

Da die planimetrischen Plasmolysegrade etwas zu große Werte liefern (vgl. Abb. 1), sind in Tabelle 1 unter  $B$  höhere Werte als unter  $A$  zu erwarten. Das ist bei den ungeschüttelten Zellen im allgemeinen auch der Fall, wenn auch nur innerhalb der Fehlergrenze (Mittelwert  $A:B = 0,232:0,238$ ). Bei den geschüttelten dagegen liegt der Plasmolysegrad und damit der *berechnete* osmotische Wert stets niedriger (wenigstens außerhalb  $1\sigma$ ), als nach Maßgabe des *grenzplasmolytisch*

ermittelten osmotischen Wertes zu erwarten wäre (Mittelwert  $A:B = 0,232:0,219$ ), was auf einen Austritt osmotisch wirksamer Substanzen während der Plasmolyse hinweist.

Auf die von HÖFLER (1930) angegebene Bestimmung der Wasserpermeabilität aus der Deplasmolysezeit in einer Plasmolytikumkonzentration, welche gegenüber der zur Plasmolyse verwendeten hypotonisch ist, mußte verzichtet werden, weil der

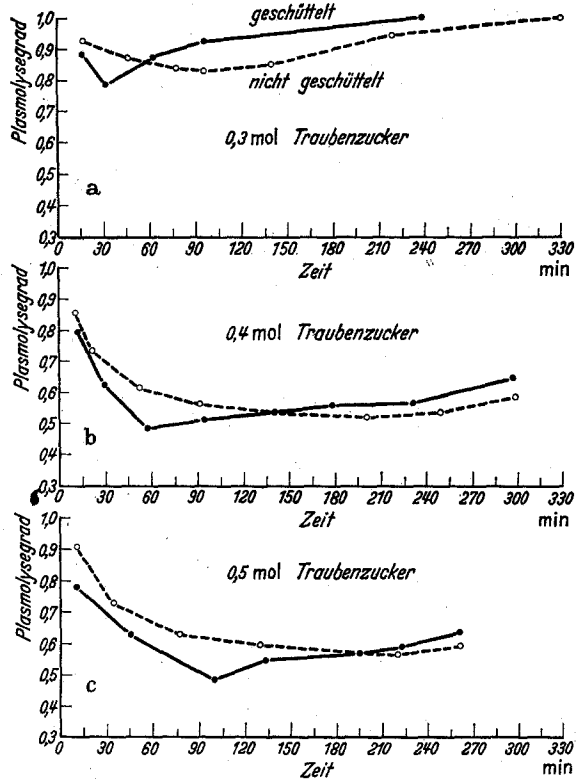


Abb. 2a—c. Plasmolysegrad-Zeitkurven in Traubenzucker, Schüttelapparat A<sub>1</sub> Schütteldauer 30 min. Osmotischer Wert (Grenzplasmolyse) bei a 0,24 mol Traubenzucker, bei b 0,23 mol, bei c 0,25 mol.

Plasmolysegrad der ungeschüttelten und der geschüttelten Zellen verschieden groß ist und ein Schütteln vorplasmolysierter Schnitte sich aus verschiedenen Gründen nicht empfiehlt. Aus demselben Grund scheidet diese Methode auch bei der Bestimmung der Permeabilität für Zucker, Harnstoff und Glycerin aus, der wir uns nun zuwenden.

*β) Zuckerpermeabilität.* Wir beurteilen die Zuckerpermeabilität nach dem Gesamtverlauf der Plasmolysegrad-Zeitkurven der Abb. 2. Da nach Einstellung des osmotischen Gleichgewichtes kein Konzentrationsgefälle zwischen Außenlösung und Zellsaft mehr besteht, muß eine Wiederausdehnung der Protoplasten durch das allmähliche Eindringen des Plasmolytikums verursacht sein. Diese Volumzunahme erfolgt in Traubenzuckerlösungen bei den geschüttelten Protoplasten schneller und ist

eher beendet als bei den ungeschüttelten, so daß sich die beiden Plasmolysegrad-Zeitkurven überschneiden. Die Permeabilität für Traubenzucker wird also durch das Schütteln erhöht. Die absoluten Deplasmolysezeiten sind jedoch nicht unmittelbar vergleichbar, weil die Wiederausdehnung bei den geschüttelten Zellen von einem kleineren Plasmolysegrad aus erfolgt.

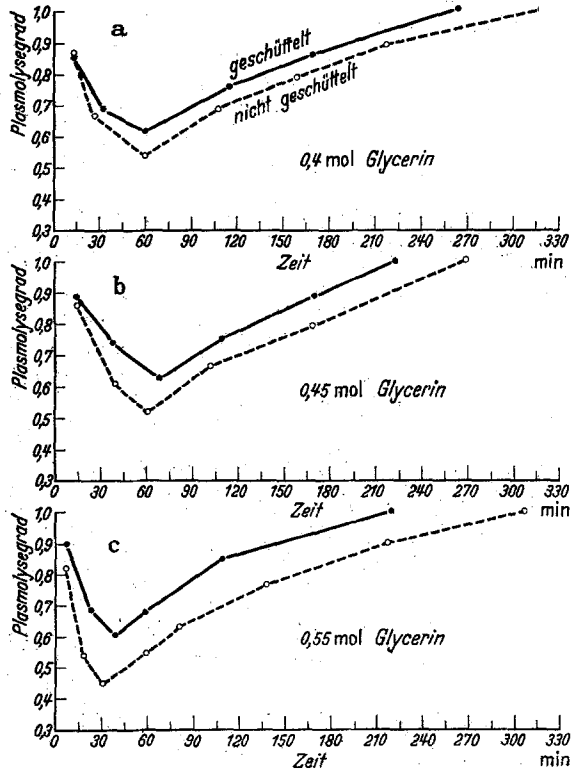


Abb. 3a—c. Plasmolysegrad-Zeitkurven in Glycerin. Schüttelapparat A', Schütteldauer 30 min. Osmotischer Wert bei a 0,20 mol Traubenzucker, bei b 0,21 mol, bei c 0,22 mol.

Rohrzuckerlösungen permeieren zwar ebenfalls, aber nur in sehr geringen Mengen (BÄRLUND, HÖFLER 1930) und schädigen bei der notwendigen langen Einwirkungsdauer die Zellen sichtbar, so daß zwar bei den geschüttelten Zellen die anfängliche Förderung der Plasmolyse durch erhöhten Wasseraustritt deutlich hervortritt (Abb. 4), über Unterschiede im Deplasmolysetempo bei den ungeschüttelten und geschüttelten Zellen aber nichts ausgesagt werden kann.

$\gamma$ ) *Glycerinpermeabilität*. *Rhoeo discolor* gehört im Sinne der „spezifischen Permeabilitätsreihen“ HÖFLERS zum *Glycerintyp*. Die Permeabilität für Glycerin ist etwa 3—5mal so groß als für Harnstoff (BOGEN).

Durch das *Schütteln* wird die *Permeationsgeschwindigkeit des Glycerins* noch *erheblich erhöht*, so daß die geförderte Glycerinendosmose die ebenfalls gesteigerte Wasserexosmose übertrifft. Die Protoplasten der geschüttelten Zellen kontrahieren sich infolgedessen, im Gegensatz zur Traubenzuckerplasmolyse, langsamer als die der ungeschüttelten und erreichen schon bei höheren Plasmolysegraden den Konzentrationsausgleich mit der Außenlösung (Abb. 3). Die Plasmolysegrade der geschüttelten Zellen liegen ohne Überschneidung *dauernd* höher als die

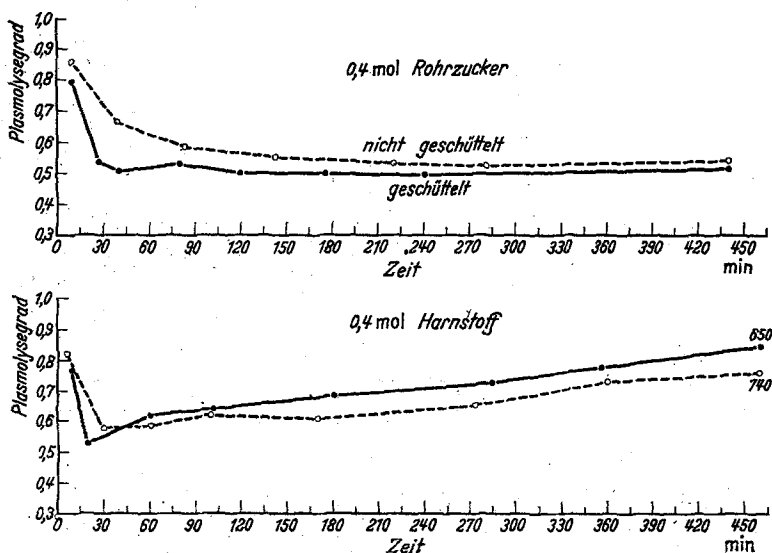


Abb. 4. Plasmolysegrad-Zeitkurven in Rohrzucker und in Harnstoff. Schüttelapparat A<sup>1</sup> Schütteldauer bei Rohrzucker 40, bei Harnstoff 30 min. Osmotischer Wert bei Rohrzucker 0,21 mol Traubenzucker; bei Harnstoff 0,23 mol Traubenzucker.

der ungeschüttelten und bringen damit nur noch die Förderung der Glycerinpermeabilität, nicht mehr die sonst im Anfangsteil der Kurven sichtbare Erhöhung der Wasserpermeabilität zum Ausdruck. Da die letztere aber auch hier zweifellos vorhanden ist, ist die Glycerinpermeabilität in Wirklichkeit noch wesentlich mehr gefördert als aus den Kurven der Abb. 3 hervorgeht.

δ) *Harnstoffpermeabilität*. Harnstoff permeiert in die Zellen von *Rhoeo* langsamer als Traubenzucker und fast so langsam wie Rohrzucker.

Die Plasmolyse verläuft im Prinzip wie in den Traubenzuckerlösungen (Abb. 4). Um den gesamten Plasmolyse- und Deplasmolyseverlauf verfolgen zu können, müssen die Schnitte sehr lange dem Plasmolytikum ausgesetzt werden. Es ist wahrscheinlich, daß dabei das natürliche Permeabilitätsverhalten beträchtlich geändert wird, weshalb den Ergebnissen dieser Versuche keine allzu große Bedeutung beizumessen ist. Dessenungeachtet konnten wir in der Mehrzahl der Fälle in den



geschüttelten Zellen einen deutlich früheren Eintritt völliger Deplasmolyse feststellen als in den ungeschüttelten, *was auf eine erhöhte Harnstoff-permeabilität schließen läßt*. Die am Ende der Kurven von Abb. 4 angegebenen Zahlen bedeuten die Zeiten, nach denen der Plasmolysegrad 1 erreicht ist. Sie betragen für die geschüttelten Zellen 650 min, für die ungeschüttelten 740 min.

## 2. Grenzplasmolytische Methode nach FITTING.

Eine Versuchsreihe nach der *grenzplasmolytischen* Methode wird in Tabelle 2 mitgeteilt. Wir sehen unsere plasmometrisch gefundenen Ergebnisse bestätigt. Die geschüttelten Zellen nehmen in derselben Zeit mehr Glycerin bzw. Harnstoff auf als die ungeschüttelten. Ihre Grenzkonzentration wird dadurch erhöht, der osmotische Koeffizient verkleinert. Die Permeabilität für Glycerin ist in höherem Maße gefördert als die für Harnstoff. Die Differenzen stehen im Verhältnis Harnstoff : Glycerin = 1 : 1,94.

Tabelle 2. *Rhoeo discolor*.

$C_z$  0,22 mol Rohrzucker; Schüttelapparat  $A_1'$  ( $F$  1,66 Hz,  $a$  4,45 cm); Schütteldauer 60 min.

Grenzplasmolyse nach	a Ungeschüttelt		b Geschüttelt	
	Harnstoff Mol	Glycerin Mol	Harnstoff Mol	Glycerin Mol
30 min . . . . .	0,220	0,230	0,225	0,235
60 min . . . . .	0,240	0,260	0,250	0,280
90 min . . . . .	0,250	0,300	0,260	0,330
Aufgenommene Menge während 60 min . .	0,030	0,070	0,035	0,095
$\frac{C_z}{C_p}$ nach 90 min . . .	$\frac{0,22}{0,25} = 0,88$	$\frac{0,22}{0,30} = 0,733$	$\frac{0,22}{0,26} = 0,845$	$\frac{0,22}{0,33} = 0,665$

## II. Viskosität.

### a) Versuchsobjekte und Methode.

Auf eine Schüttelbeeinflussung der Plasmaviskosität kann schon aus der vollkommeneren und rascheren Abrundung der Protoplasten bei den Permeabilitätsversuchen geschlossen werden. Zur Bestätigung dienten besondere Versuchsreihen nach der *Plasmolyseform-* (WEBER 1924) und der *Plasmolysezeit-* Methode (WEBER 1929). Zur Plasmolyse wurden nur Lösungen von Traubenzucker und Harnstoff verwendet, da Glycerin als leicht permeierende Verbindung die Abrundung zu stark fördert. Die Änderungen der Protoplastenform und -größe während des Plasmolyseverlaufes wurden mikroskopisch verfolgt.

## b) Ergebnisse.

Tabelle 3 gibt einen dieser Plasmolyseform- und -zeitversuche in 0,4 mol Traubenzucker. Die Bezeichnungen „schwache“, „mittlere“ und „starke“ Plasmolyse beziehen sich auf die jeweilige Volumkontraktion des Protoplasten, die bei den geschüttelten Zellen infolge erhöhter Wasserpermeabilität zu einem bestimmten Zeitpunkt stets stärker ist als bei den ungeschüttelten.

Tabelle 3. *Rhoeo discolor*.

Schüttelapparat  $A_1'$  ( $F$  4 Hz,  $a$  4,45 cm); Schütteldauer 30 min. 10 Uhr: Beide Schnitte in 0,4 mol Traubenzuckerlösung eingelegt.

Zeit	Ungeschüttelt	Geschüttelt
10 <sup>15</sup>	schwache bis mittlere Plasmolyse, konkav	mittlere Plasmolyse, konkav
10 <sup>30</sup>	mittlere Plasmolyse, konkav	mittlere bis starke Plasmolyse, konkav; einige Menisken abgeflacht
10 <sup>45</sup>	mittlere Plasmolyse, konkav; Menisken vereinzelt etwas abgeflacht	starke Plasmolyse; Menisken teils konkav, teils flach oder konvex
11 <sup>15</sup>	beginnende Rundung	über 50 % der Protoplasten gerundet, im übrigen flache bis konkave Menisken
11 <sup>30</sup>	etwa 50 % der Protoplasten gerundet	alle Protoplasten gerundet
12 <sup>15</sup>	alle Protoplasten gerundet	—
Plasmolysezeit	135 min	90 min

Als Schüttel-effekt ergibt sich eine *Erniedrigung der Viskosität*. Die *Plasmolysezeit*, d. h. die Zeit vom Einlegen in das Plasmolytikum bis zur völligen Rundung des Protoplasten, weist in allen Fällen deutliche Unterschiede zwischen geschüttelt und ungeschüttelt auf, während die Beurteilung nach der *Plasmolyseform* bisweilen schwieriger ist. Wir sehen die Ursache darin, daß einerseits die ungeschüttelten Zellen als die langsamer plasmolysierenden „besser Zeit haben, sich schon in früheren Stadien der plasmolytischen Kontraktion abzurunden“ (HUBER und HÖFLER), und daß andererseits bei den geschüttelten Protoplasten durch den sehr raschen und oft einseitigen Wasserentzug die Erreichung konvexer Plasmolyseformen etwas verzögert wird.

Das Zusammengehen von Permeabilitätserhöhung und Viskositäts-erniedrigung, für das in der Literatur mehrfach Beispiele vorliegen (WEBER 1925, HÖFLER und WEBER, HUBER und HÖFLER, BOGEN, SCHMIDT 1939, HÄRTEL) läßt sich, wie wir später bei der allgemeinen

Diskussion zeigen werden, durch die Annahme plasmatischer Strukturänderungen erklären.

Der Befund struktureller Schüttelwirkungen legte es nahe, die Untersuchung auf Quellungsbeeinflussungen auszudehnen.

### III. Quellung.

#### a) Versuchsobjekt und Methode.

$\alpha$ ) *Samen*. Versuchsobjekt waren Samen von *Soja hispida*, Sorte Angern. 20 in der Apparatur  $A_2$  geschüttelte und 20 ungeschüttelte lufttrockene Bohnen wurden einzeln gewogen und jede in ein Reagensglas gegeben, das zu etwa einem Drittel mit destilliertem Wasser gefüllt war. Um den Verlauf der Quellung zu untersuchen, erfolgte während 10 bis 15 Std anfangs jede Stunde, später alle 2 und schließlich alle 4 Std eine Wägung der vorher leicht mit Filtrierpapier abgetrockneten Samen auf der Balken-Torsionswaage.

Die Versuche wurden teils im Thermostaten bei einer konstanten Temperatur von 23° C, teils bei für beide Teilversuche gleichen Zimmertemperaturen zwischen 14 und 21° C durchgeführt.

Der Quellungszustand der Samen berechnet sich aus der Differenz zwischen dem jeweiligen Versuchsgewicht und dem Lufttrockengewicht, bezogen auf 100 g des Lufttrockengewichtes.

Quellungsversuche, bei denen die Samen auf feuchtes Filtrierpapier gelegt wurden, um die nach PRINGSHEIM (1931) bei Unterwasserquellung auftretende Atmungshemmung zu vermeiden, brachten bei ungewöhnlich starker Streuung der Einzelwerte keine Unterschiede zwischen ungeschüttelten und geschüttelten Bohnen. Offensichtlich wirkte bei dieser Versuchsanordnung die unvollständige und unbestimmte Berührung mit dem Wasser auf die Quellungsgeschwindigkeit begrenzend. Bei der Quellung in Petrischalen, in denen die Samen knapp mit Wasser bedeckt waren, erhielten wir die gleichen Ergebnisse wie mit völlig untergetauchten Samen.

Bald nach Beginn der Quellung fielen meist einige Bohnen durch sehr rasche Aufnahme und Ansammlung von Wasser unter der Samenschale auf, was nach PRINGSHEIM (1930) durch feine, makroskopisch nicht sichtbare Risse in der Samenschale hervorgerufen wird. Sie wurden von der weiteren Untersuchung ausgeschlossen. Umgekehrt kann die „Hartschaligkeit“ mancher Samen (PRINGSHEIM 1930) den Beginn der Wasseraufnahme hinauszögern und dadurch eine oft recht große Streuung der Anfangswerte bedingen. Die Gewichte *besonders* hartschaliger Bohnen sind in Tabelle 4 eingeklammert verzeichnet und bei der Berechnung der Mittelwerte nicht berücksichtigt.

$\beta$ ) *Laubblätter*. Blätter sind aus verschiedenen Gründen für Quellungsversuche schlecht geeignet. Die Blattepidermis setzt durch Ausscheidung wachsartiger Substanzen die Benetzbarkeit des Blattes mehr oder weniger weitgehend herab und zu der Gewichtszunahme durch Quellung kann eine solche durch Infiltration der Interzellularen hinzutreten. Auch erschwert die relativ zum Volumen große Oberflächenentwicklung der Blätter das rasche, sorgfältige Abtrocknen nach der

Quellung und führt durch sofort einsetzende Verdunstung leicht zu Ungenauigkeiten bei der Wägung. Da es jedoch erforderlich erschien, wenigstens qualitativ zu prüfen, ob die Ergebnisse an Samen auch für stärker wasserhaltige Gewebe Gültigkeit haben, wurden einige Versuche mit Blättern von *Rhoeo discolor*, *Taraxacum officinale* (Klonkultur) und Salat (Stuttgarter Sommer) durchgeführt.

Zwei, nach ihrer Stellung am Vegetationspunkt gleich alte Blätter, deren Schnittwunde mit Vaseline verklebt war, wurden gewogen und zur Anwelkung frei aufgehängt. Nach 30 min wurde das „Anwelkgewicht“ bestimmt, das als Bezugsgröße für die Wasseraufnahme dient. Nun wurden die Blätter 10—20 min geschüttelt (Apparat A<sub>2</sub>) bzw. ruhig stehen gelassen und schließlich in Wasser 30 min gequollen. Die Differenz zwischen Endgewicht und Anwelkgewicht, bezogen auf 1 mg Anwelkgewicht, ergibt das Maß für die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme.

#### b) Ergebnisse.

α) *Samen*. Die Quellungskurven der Sojabohnen unterscheiden sich von denen der meisten anderen Samen (PRINGSHEIM 1930) dadurch, daß die Wasseraufnahme in den ersten 1—1½ Std sehr langsam und unter großer Streuung der Einzelwerte erfolgt. Erst dann steigt sie rasch an, um sich ganz allmählich gegen das Quellungsmaximum hin, das je nach der herrschenden Temperatur in 11—14 Std erreicht wird, zu verlangsamen.

Zur Erreichung eines Schütteleffektes muß die Schütteldauer mindestens 10 min betragen. Nach 1, 2 und 5 min langem Schütteln ist noch kein Unterschied festzustellen (Abb. 5a—c). Längeres Schütteln als 10 min (bis 45 min untersucht) vermag den Effekt nicht zu vergrößern. *Die Wirkung des Schüttelns äußerte sich in den zahlreichen Versuchsreihen stets in einer Quellungsförderung*. Ihr Ausmaß ist durch die in Abb. 5d und e dargestellten Extreme umgrenzt, zwischen denen die übrigen Fälle lagen. In Tabelle 4 sind Zahlenwerte zu Abb. 5d gegeben, welche zeigen, daß die Differenzen zwischen geschüttelten und ungeschüttelten Samen zur Zeit der Förderung gut gesichert sind. Diese liegt hauptsächlich zwischen 1½ und 3 Std, wo die Kurve der geschüttelten Samen einen steileren Anstieg nimmt. Gegen das Quellungsmaximum zu verlangsamt sich die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme in zunehmendem Maße, so daß sich die beiden Kurven nach beendeter Quellung schließlich treffen. Daß die Menge des von den ungeschüttelten und den geschüttelten Samen aufgenommenen Wassers gleich groß ist, die gesamte Quellungskapazität durch das Schütteln also nicht geändert erscheint, könnte auch eine Folge des wieder abgeklungenen Schüttelreizes sein. Wir sind zur experimentellen Entscheidung dieser Frage

Tabelle 4. *Soja hispida*.  
 Quellung in Prozenten des Anfangsgewichtes; Temperatur 23° C (Thermostat);  
 Schüttelapparat A<sub>2</sub> (F 16 Hz, a 0,8 cm); Schütteldauer 20 min.

	a Ungeschüttelt					b Geschüttelt				
	Quellung nach Minuten					Quellung nach Minuten				
	91	180	245	389	631	91	180	245	451	631
	2,33	12,60	45,3	78,0	106,5	3,28	44,6	58,5	86,4	103,0
	7,35	4,20	51,8	120,0	106,5	35,30	75,5	82,0	106,0	122,5
	1,43	2,39	19,6	56,5	87,5	1,25	13,4	35,8	71,7	92,6
	0,96	(0,96)	(2,9)	44,2	83,5	1,03	3,1	30,9	77,0	98,0
	1,72	2,15	34,8	63,8	93,1	1,98	25,8	44,2	74,4	94,3
	1,24	13,20	34,7	62,8	87,3	1,48	30,2	50,7	85,3	104,0
	2,94	29,40	45,6	74,5	101,0	8,06	50,5	66,6	96,1	115,0
	0,92	5,96	20,6	59,1	88,1	1,88	50,7	63,7	89,7	106,0
	1,26	2,10	17,1	47,0	79,0	10,30	78,1	89,6	108,5	118,5
	0,94	14,70	40,3	69,0	99,0	66,50	87,5	46,4	116,0	125,5
	0,47	4,10	25,6	66,0	100,0	35,60	61,9	78,5	106,0	117,0
	0,40	14,50	40,3	67,7	94,3	1,82	31,4	53,6	86,5	107,0
	0,86	41,20	53,2	93,5	103,0	1,59	35,2	52,3	85,1	106,0
	1,05	5,25	30,5	64,7	100,0	0,56	14,6	43,1	78,7	101,0
	4,20	45,70	63,6	93,6	115,0	79,10	103,7	113,0	121,0	124,0
	0,82	5,77	30,8	63,6	92,0	71,60	85,7	96,0	121,0	123,5
	2,02	24,20	48,3	72,1	98,5	0,49	(1,0)	19,6	68,3	89,3
	1,85	16,20	40,7	70,3	97,5	70,90	86,8	103,0	121,0	122,0
	54,90	66,30	81,1	96,3	114,0	51,10	71,0	84,2	104,5	117,0
	1,48	8,36	36,0	66,5	96,3					
Mittelwert	4,41	16,79	39,9	71,46	97,1	23,3	52,7	63,8	94,7	110,0
Mittlerer Fehler	± 2,95	± 4,02	± 3,61	± 3,01	± 2,11	± 6,8	± 7,06	± 5,92	± 4,07	± 2,68
Differenz der Mittelwerte geschüttelt — ungeschüttelten						18,89	35,91	23,9	23,24	12,9
						± 7,4	± 8,12	± 6,93	± 3,95	± 3,42
In Prozent der umgeschüttelten						429	214	60	24	18

Tabelle 5. *Taraxacum officinale*, *Rheo discolor*, *Salat*.  
 Quellung je Milligramm Anwelkgewicht; Schüttelapparat A<sub>2</sub> (F 16 Hz, a 0,8 cm);  
 Schütteldauer 10—20 min.

Objekt	Vorbehandlung	Frischgewicht	Anwelkgewicht	Endgewicht	Werkungsverlust je mg Frischgewicht nach 30 min	Quellung je mg Anwelkgewicht nach 30 min	Förderung in Prozent der ungeschüttelten
		mg	mg	mg			
<i>Taraxacum</i>	geschüttelt	430	353	552	0,179	0,564	64
	ungeschüttelt	448	398	535	0,111	0,344	
<i>Taraxacum</i>	geschüttelt	624	513	818	0,178	0,593	70
	ungeschüttelt	653	548	739	0,161	0,348	
<i>Rheo</i>	geschüttelt	350	311	486	0,111	0,563	37
	ungeschüttelt	398	301	425	0,243	0,412	
Salat	geschüttelt	371	263	404	0,291	0,535	25
	ungeschüttelt	322	246	351	0,236	0,427	

wegen der Totalzerstörung unserer Apparaturen durch Fliegerangriff nicht mehr gekommen.

β) *Laubblätter*. Einige Versuche mit Blättern von *Rhoeo*, *Taraxacum* und Salat sind in Tabelle 5 zusammengestellt. Sie zeigen grundsätzlich dasselbe wie die Untersuchung der Samen, nämlich eine Förderung der Quellfähigkeit durch das Schütteln, die von Objekt zu Objekt quantitativ

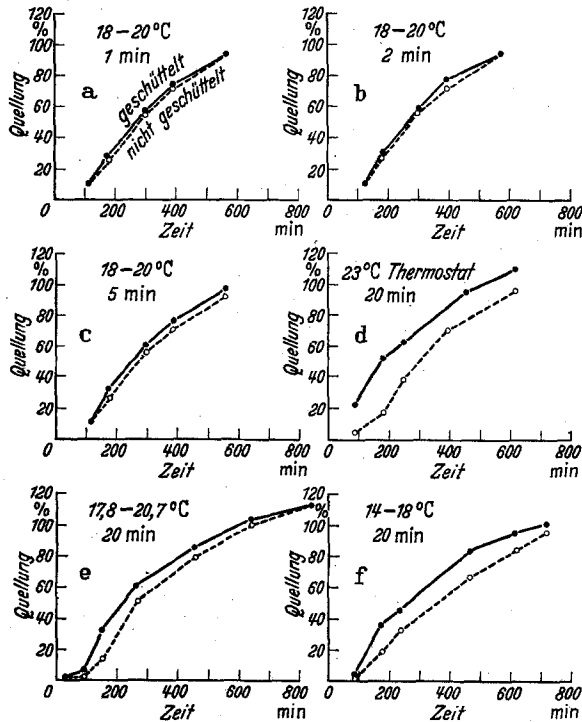


Abb. 5 a—f. Quellungsverlauf bei Sojabohnen bei verschiedener Temperatur und Schütteldauer. Quellung in Prozenten des Lufttrockengewichtes. Schüttelapparat A<sub>2</sub>.

verschieden ist, größenordnungsmäßig aber übereinstimmt. Die Endgewichte der gequollenen Blätter liegen erheblich über den Anfangsgewichten, da die im Pflanzenverband befindlichen Blätter stets unter einem Wasserdefizit stehen (STOCKER 1929). Inwieweit sie bereits die volle Quellungskapazität zum Ausdruck bringen, wurde nicht weiter untersucht.

#### IV. Transpiration.

##### a) Versuchsobjekt und Methode.

Die Kulturen von *Rhoeo discolor*, *Taraxacum officinale* und Salat dienten auch als Versuchsobjekte zur Untersuchung der Schüttelwirkung auf die Transpiration. Gleich alte, frisch abgeschnittene Blätter, deren

Stiele mit Vaseline abgedichtet waren, wurden nach 15—30 min Schüttelbewegung auf Apparat  $A_2$  bzw.  $A_1'$  oder gleich langer Ruhe rasch auf der Balken-Torsionswaage gewogen und dann im Laboratorium frei aufgehängt. Ihre Gewichtsabnahme wurde in Abständen von 30 und 150 min verfolgt und auf 1 mg Frischgewicht berechnet.

### b) Ergebnisse.

Im Vergleich mit ungeschüttelten Kontrollblättern ergab sich in allen Versuchsreihen eine stärkere Transpiration der geschüttelten Blätter (Tabelle 6). Die Transpirationsförderung beträgt nach 30 min 15—68%, nach 150 min ist sie meist relativ noch größer. Es ist anzunehmen, daß außer einer Erhöhung der kutikularen Transpiration eine stärkere Wasserdampfabgabe aus den Mesophyllzellen in die Interzellularen und die Atemhöhle erfolgt, so daß die vorhandene Spaltöffnungsweite besser ausgenutzt wird; diese wird, wie sich aus orientierenden Messungen der Spaltenweite anlässlich der Assimilationsversuche ergab, bei den gewählten Lichtverhältnissen durch das Schütteln nicht verändert.

Tabelle 6. *Taraxacum officinale*, *Rhoeo discolor*, Salat.

Transpiration je Milligramm Frischgewicht; Schüttelapparat  $A_1'$  ( $F$  4 Hz,  $a$  4,45 cm) bzw.  $A_2$  ( $F$  16 Hz,  $a$  0,8 cm); Schütteldauer 15 bzw. 30 min.

Objekt	Vorbehandlung	Frischgewicht mg	Gewicht in Milligramm nach		Transpiration je Milligramm Frischgewicht nach		Transpirationsförderung in Prozent der ungeschüttelten	
			30 min	150 min	30 min	150 min	30 min	150 min
<i>Taraxacum</i>	geschüttelt $A_1$	594	537	504	0,096	0,184	19	12
	ungeschüttelt	603	554	485	0,081	0,164		
<i>Taraxacum</i>	geschüttelt $A_2$	1120	1007	828	0,101	0,261	68	160
	ungeschüttelt	1034	972	930	0,060	0,101		
<i>Taraxacum</i>	geschüttelt $A_1$	827	755	702	0,083	0,151	15	20
	ungeschüttelt	836	778	731	0,072	0,126		
<i>Rhoeo</i>	geschüttelt $A_2$	945	921	861	0,025	0,091	47	117
	ungeschüttelt	863	848	827	0,017	0,042		
Salat	geschüttelt $A_1$	517	434	384	0,162	0,252	32	33
	ungeschüttelt	478	419	387	0,123	0,190		

### V. Wasserstoffionenkonzentration.

Über die große Empfindlichkeit hochmolekularer Proteine gegenüber  $p_H$ -Änderungen, insbesondere über den inneren Zusammenhang zwischen  $p_H$ , Permeabilität, Viskosität und Quellung liegen in der Literatur zahlreiche Untersuchungen vor (SAKAMURA und TSUNG-LÉ LOO, PRÄT 1926, WERTHEIMER, ILJIN, NIETHAMMER, KACZMAREK, PEKAREK, BOGEN, MOSEBACH, BÜNNING 1935, 1941/42). Wir wenden uns daher der Frage nach einer Schüttelbeeinflussung der Wasserstoffionenkonzentration von Blattextrakten zu.

a) *Versuchsobjekt und Methode.*

Zur  $p_H$ -Messung wurden die Längshälften von *Rhoeo discolor*- und Salatblättern auf der Apparatur  $A_2$  20 min geschüttelt, bzw. in Ruhe gelassen. Sodann wurde 1 g geschüttelte oder ungeschüttelte Blattsubstanz unter allmählicher Zugabe von 25 cm<sup>3</sup> destillierten Wassers sehr fein zerrieben und filtriert. Je 5 cm<sup>3</sup> des Filtrates wurden mit 0,1 cm<sup>3</sup> Bromkresolpurpur als Indikator versetzt (Indikatorliste nach CLARK und LUBS bei MISLOWITZER, S. 297; Umschlagsbereich:  $p_H$  5,2 bis 6,8) und im Pulfrich-Photometer gegen nicht mit Indikator versetzten Extrakt photometriert (Filter 5, Schichtdicke 1 cm). Aus der abge-

Tabelle 7.  $H^+$ -Konzentrationen in  $p_H$ -Einheiten.  
Schüttelapparat  $A_2$  ( $F$  16 Hz,  $a$  0,8 cm); Schütteldauer 20 min.

Datum (1943)	Objekt	a Ungeschüttelt			b Geschüttelt			Differenz a-b $p_H$ -Einheiten
		Extinktion	Mittelwert	$p_H$	Extinktion	Mittelwert	$p_H$	
27. 7.	<i>Rhoeo</i>	0,329 0,335	0,332	6,36	0,22 0,24	0,23	6,11	+ 0,25
27. 7.	<i>Rhoeo</i>	0,385 0,39	0,387	6,44	0,31 0,325	0,318	6,33	+ 0,11
29. 7.	Salat	0,49 0,50	0,495	6,58	0,35 0,35	0,35	6,38	+ 0,20
31. 7.	Salat	0,28 0,30	0,29	6,27	0,245 0,26	0,252	6,19	+ 0,08
31. 7.	<i>Rhoeo</i>	0,595 0,600	0,598	6,74	0,42 0,44	0,43	6,48	+ 0,26
2. 8.	<i>Rhoeo</i>	0,42 0,44	0,43	6,49	0,29 0,32	0,31	6,31	+ 0,18
2. 8.	<i>Rhoeo</i>	0,59 0,61	0,60	6,75	0,27 0,29	0,28	6,25	+ 0,50
7. 8.	Salat	0,45 0,46	0,455	6,52	0,39 0,41	0,40	6,45	+ 0,07
7. 8.	Salat	0,46 0,48	0,47	6,54	0,34 0,37	0,355	6,39	+ 0,15
7. 8.	Salat	0,32 0,34	0,33	6,35	0,18 0,20	0,19	5,97	+ 0,38
7. 8.	Salat	0,42 0,44	0,43	6,48	0,26 0,265	0,263	6,21	+ 0,27
7. 8.	Salat	0,345 0,33	0,337	6,36	0,21 0,23	0,22	6,07	+ 0,29
7. 8.	Salat	0,315 0,34	0,328	6,34	0,265 0,26	0,263	6,21	+ 0,13
10. 8.	Salat	0,48 0,49	0,485	6,56	0,38 0,37	0,375	6,42	+ 0,14
10. 8.	Salat	0,53 0,54	0,535	6,63	0,47 0,48	0,475	6,55	+ 0,08

Mittel aller Versuche  $\left\{ \begin{array}{l} \textit{Rhoeo} + \textit{Salat} + 0,21, \pm 0,0313 \\ \textit{Salat} . . . . + 0,18, \pm 0,0318 \end{array} \right.$



lesenen Extinktion ergab sich der  $p_H$ -Wert mit Hilfe von Eichkurven, die aus Pufferlösungen von bekannter  $H^+$ -Konzentration (Phosphatpuffer nach SÖRENSEN bei MISLOWITZER, S. 304) gewonnen wurden.

Die so erhaltenen Wasserstoffionenkonzentrationen haben nur Vergleichswert. Sie stellen als Preßsaftmessungen, wie KEISSNER und MOSEBACH ausführen, keine genau definierten Werte dar. Nach den Erfahrungen MOSEBACHS reicht auch das Pufferungsvermögen der Preßsäfte meist nicht aus, um das  $p_H$  bei größerer Verdünnung auf seiner ursprünglichen Höhe zu halten. Um festzustellen, inwieweit in unserem Falle die beiden ungeschüttelten Blatthälften übereinstimmende  $p_H$ -Werte liefern, wurden 15 Messungen ausgewertet. Die Differenzen der als a und b bezeichneten Hälften waren in etwa gleicher Anzahl positiv und negativ und hoben sich im Mittel mit  $-0,0007 \pm 0,0102$  praktisch auf.

#### b) Ergebnisse.

Beim Vergleich ungeschüttelter und geschüttelter Blatthälften ergab sich in allen Versuchen als *Schüttelleffekt eine  $p_H$ -Verschiebung nach der sauren Seite* (Tabelle 7). Die Differenz hat stets gleiches Vorzeichen und liegt außerhalb der  $3\sigma$ -Fehlergrenze. Sie beträgt für 10 Versuchsreihen mit Salat  $0,18 \pm 0,032$   $p_H$ -Einheiten; 5 weitere Versuche mit *Rhogo discolor* liefern gleiche Ergebnisse. Für beide Arten zusammengefaßt beträgt die durch das Schütteln bewirkte Ansäuerung des Preßsaftes  $0,21 \pm 0,031$   $p_H$ -Einheiten.

Da sich eine Erhöhung der  $H^+$ -Konzentration nur an sofort verarbeiteten Preßsäften nachweisen ließ, nach längerem Stehen und schwachem Kochen aber zurückging, ist zu vermuten, daß die Ansäuerung in der Hauptsache durch erhöhte Produktion von Kohlendioxyd zustande kommt, das beim Kochen entweicht (MOSEBACH). Damit werden wir auf einen Zusammenhang mit der *Atmung* hingewiesen, deren Beeinflussung durch das Schütteln im folgenden Abschnitt untersucht werden soll.

### VI. Atmung.

#### a) Versuchsobjekt und Methode.

Die Atmungsbestimmungen beziehen sich auf abgeschnittene Blätter der Salatsorten „Wunder von Stuttgart“ und „Stuttgarter Sommer“. Die Versuchspflanzen wurden in den Monaten August bis November im Gewächshaus bei Bodenwassergehalten von 80%, 50% und 25% der Wasserkapazität auf Komposterde kultiviert. Die Versuche begannen jeweils etwa 4 Wochen nach der Aussaat und erstreckten sich über 2 Monate. Für jeden Teilversuch wurden gleich alte Blätter verwendet, und zwar entweder das 4. und 5. oder das 5. und 6. Blatt eines Wirtels, vom Vegetationspunkt aus gezählt.

Die Atmung wurde in ruhender Luft im Dunkelversuch gemessen (vgl. BOYSEN JENSEN 1928). Als Rezipienten dienten Erlenmeyerkolben von 200 cm<sup>3</sup> Inhalt, in welche die beiden an einer Schnur befestigten Versuchsblätter so hineingehängt wurden, daß ihre gesamte Oberfläche freilag. Die Behälter wurden dann mit einem

eingefetteten Gummistopfen verschlossen, wobei die Schnur zwischen Stopfen und Gefäßwand eingeklemmt und nach außen geführt wurde. Durch den Stopfen liefen (Abb. 6) ein fast bis zum Boden des Kolbens reichendes ausgezogenes Glasrohr  $g$  mit einer Gummimanschette  $m$  und ein mit Natronkalk gefülltes Trockenröhrchen  $t$ . Die so vorbereiteten Rezipienten wurden mit 1 Liter  $\text{CO}_2$ -freier Luft durchspült. Nach rascher Wegnahme von  $t$  und Verschuß beider Öffnungen durch Glasstöpsel wurden die Gefäße 30 min lang unter einem verdunkelten Glassturz in Ruhe stehen gelassen, bzw. in schwarzes Papier eingeschlagen und auf der Apparatur  $A_2$  geschüttelt. In einem leeren Kolben wurde gleichzeitig die Versuchstemperatur abgelesen; sie lag in den Versuchsreihen zwischen  $14$  und  $19^\circ \text{C}$  und schwankte für die beiden Teilversuche nur innerhalb eines Grades.

Nach 30 min wurden sofort aus einer mit einer Vorratsflasche verbundenen Bürette mit automatischer Nulleinstellung durch  $m$  (Abb. 6)  $10 \text{ cm}^3$  etwa  $n/25$  Barytlauge, die mit  $\text{BaCl}_2$  und Phenolphthalein versetzt war, eingefüllt. Durch vorsichtiges Umschwenken wurde die Hauptmenge des ausgeatmeten  $\text{CO}_2$  rasch absorbiert und dann der Faden mit den Blättern während eines kurzen Öffnens des Stopfens herausgezogen. Um die Absorption zu vervollständigen, blieben die Gefäße anschließend noch 10 min unter öfterem Umschütteln stehen. Die Titration erfolgte mit  $n/40 \text{ HCl}$ . Die Differenz der hierbei und bei der Blindtitration verbrauchten Salzsäuremenge wurde in Milligramm  $\text{CO}_2$  umgerechnet ( $1 \text{ cm}^3 n/40 \text{ HCl}$  ist äquivalent  $0,55 \text{ mg CO}_2$ ) und auf 1 g Frischgewicht, bzw. 1 g Trockengewicht und 1 Std bezogen. Der Titrationsfehler überstieg nicht  $0,02 \text{ cm}^3 \text{ HCl}$ .

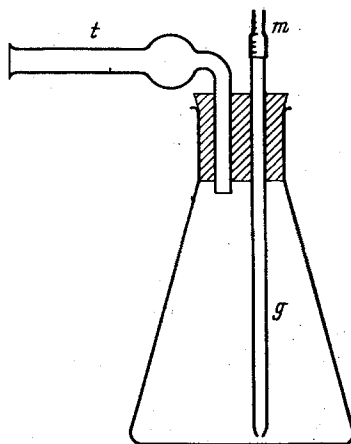


Abb. 6. Rezipient für Atmungsversuche (vgl. Text).

Um die erreichbare Gesamtgenauigkeit der Methode festzustellen, wurden 17 Versuchsreihen mit je zwei gleich alten ungeschüttelten Blättern  $a$  und  $b$  durchgeführt. Die Differenzen  $b-a$  der Einzelwerte betragen im Mittel  $0,021 \pm 0,013 \text{ mg CO}_2$  je Gramm Frischgewicht mal Stunde bzw.  $0,31 \pm 0,122 \text{ mg CO}_2$  je Gramm Trockengewicht mal Stunde, weichen also von Null praktisch nicht ab.

#### b) Ergebnisse.

Die an ungeschüttelten Blättern gefundenen Atmungsintensitäten stimmen mit den bei LUNDEGÅRDH (1924a, S. 61), BOYSEN JENSEN (1939, S. 159) und STOCKER (1935) angegebenen größenordnungsmäßig überein. Wir beziehen sie auf Frisch- und Trockengewicht. Ein gesicherter Schüttel-effekt trat von einer Schütteldauer von mindestens 15 min ab auf. Die Ergebnisse zahlreicher solcher Vergleichsversuche zwischen ungeschüttelten und geschüttelten Blättern sind in Tabelle 8 zusammengestellt.

Da die Einzelmessungen an verschiedenen Tagen und zu verschiedenen Tageszeiten vorgenommen wurden, ist die Höhe der Atmungs-förderung dem physiologischen Zustand der Versuchspflanzen entsprechend sehr verschieden; es kommen Unterschiede zwischen 20 und 300 %

Tabelle 8. *Salat.*

Atemwerte in Milligramm CO<sub>2</sub> je Gramm Frischgewicht und Stunde bzw. in Milligramm CO<sub>2</sub> je Gramm Trockengewicht und Stunde; Bodenwassergehalt 80% der Kapazität; Schüttelapparat A<sub>2</sub> (F' 16 Hz, A 0,8 cm); Schütteldauer 20 min.

Datum (1943)	a Unge- schüttelt	b Ge- schüttelt	a Unge- schüttelt	b Ge- schüttelt	Diff./g F · h	Diff./g T · h
	mg CO <sub>2</sub> /g F · h		mg CO <sub>2</sub> /g T · h			
19. 8.	0,267	0,385	3,07	4,18	+0,118	+1,11
19. 8.	0,235	0,347	2,63	4,32	+0,112	+1,69
20. 8.	0,670	0,815	6,67	8,19	+0,145	+1,52
21. 8.	0,684	0,829	6,83	8,30	+0,145	+1,47
23. 8.	0,786	0,925	6,83	7,95	+0,139	+1,12
24. 8.	0,340	0,435	3,53	4,35	+0,095	+0,82
24. 8.	0,399	0,791	3,88	8,20	+0,392	+4,32
24. 8.	0,352	0,698	3,82	7,18	+0,346	+3,36
24. 8.	0,349	0,466	3,26	4,66	+0,117	+1,40
30. 9.	0,172	0,326	2,88	5,48	+0,154	+2,60
30. 9.	0,392	0,618	5,03	8,04	+0,226	+3,01
30. 9.	0,462	0,825	6,40	11,00	+0,363	+4,60
1. 10.	0,274	0,501	4,89	8,80	+0,227	+3,91
4. 10.	0,453	0,675	7,61	11,30	+0,222	+3,69
4. 10.	0,730	0,975	12,40	16,00	+0,245	+3,60
4. 10.	0,730	0,803	12,40	13,50	+0,073	+1,10
6. 10.	0,313	0,412	5,24	7,33	+0,099	+2,09
6. 10.	0,487	0,599	5,72	6,30	+0,112	+0,58
7. 10.	0,403	0,817	5,04	8,93	+0,414	+3,89
11. 10.	0,520	0,776	5,35	7,71	+0,256	+2,36
11. 10.	0,279	0,402	3,36	4,63	+0,123	+1,27
15. 10.	0,285	0,731	3,59	8,90	+0,446	+5,31
15. 10.	0,235	0,442	2,79	4,93	+0,207	+2,14
15. 10.	0,515	0,731	7,79	8,90	+0,216	+1,11
15. 10.	0,735	0,975	8,10	10,80	+0,240	+2,70
15. 10.	0,260	0,803	3,05	6,86	+0,543	+3,81
15. 10.	0,324	1,120	2,32	10,30	+0,796	+7,98
16. 10.	0,546	0,845	5,43	9,13	+0,299	+3,70
16. 10.	0,359	0,591	3,58	5,31	+0,232	+1,73
16. 10.	0,615	1,150	5,11	13,10	+0,535	+7,99
26. 10.	0,660	0,864	8,00	9,95	+0,204	+1,95
26. 10.	0,700	0,909	9,75	12,90	+0,209	+3,15
26. 10.	0,590	1,050	8,75	16,90	+0,460	+8,15
26. 10.	0,286	0,434	4,53	7,16	+0,148	+2,63
28. 10.	0,274	0,458	3,96	6,10	+0,184	+2,14
28. 10.	0,310	0,780	8,73	12,80	+0,470	+4,07
29. 10.	0,770	1,010	10,70	13,50	+0,240	+2,80
4. 11.	0,276	0,860	4,52	12,80	+0,584	+8,28
4. 11.	0,419	0,739	6,40	11,80	+0,320	+5,40
4. 11.	0,452	0,643	6,55	9,20	+0,191	+2,65
22. 11.	0,217	0,386	3,12	5,32	+0,169	+2,20
22. 11.	0,258	0,358	3,28	4,40	+0,100	+1,12
22. 11.	0,323	0,488	4,55	6,15	+0,165	+1,10
26. 11.	0,193	0,713	4,86	10,80	+0,520	+5,94
26. 11.	0,357	0,498	6,03	8,00	+0,141	+1,97
26. 11.	0,511	0,782	5,11	9,83	+0,271	+4,72
26. 11.	0,324	0,557	5,34	8,82	+0,233	+3,48
Mittelwert	0,427	0,688	5,59	8,74	+0,261	+3,14
			mittlerer Fehler		±0,023	±0,30

der normalen Atmung vor. *Sämtliche Versuche ergeben aber sowohl bei Bezug auf Frisch- als auch auf Trockengewicht als Schütteleffekt eine Atmungssteigerung, die im Mittel etwa 60% der normalen Atmung ausmacht.* Die Differenzen geschüttelt minus ungeschüttelt betragen im Mittel  $0,261 \pm 0,023$  mg CO<sub>2</sub> je Gramm Frischgewicht mal Stunde bzw.  $3,14 \pm 0,30$  mg CO<sub>2</sub> je Gramm Trockengewicht mal Stunde. Sie sind somit reichlich gesichert, auch wenn man sie mit den oben mitgeteilten Differenzen ungeschüttelter Kontrollversuche vergleicht.

## VII. Assimilation.

### a) Versuchsobjekt und Methode.

Die *Assimilationsbestimmungen* wurden an abgeschnittenen Blättern durchgeführt, deren Verwendung durch die Untersuchungen von BOYSEN JENSEN (1939) und BAUER gerechtfertigt ist.

Versuchspflanze war Salat, „Wunder von Stuttgart“. Diese Sorte ist der bei der Atmung zum Teil verwendeten „Stuttgarter Sommer“ vorzuziehen, da sie erst sehr spät zur Blüte kommt. Die Pflanzen wurden von Mai bis Juli bei optimalem Wassergehalt von etwa 80% der Wasserkapazität im Gewächshaus auf Komposterde gezogen. Die Versuche begannen an 8 Wochen alten Pflanzen und wurden 6 Wochen lang fortgesetzt.

Es kamen für einen Versuch stets zwei gleich alte Blätter (vom Vegetationspunkt des Wirtels aus gezählt) zur Verwendung, von denen das eine 15 min auf Apparat A<sub>2</sub> geschüttelt wurde. Anschließend erfolgte die Assimilationsbestimmung in strömender Luft von normalem CO<sub>2</sub>-Gehalt und unter optimaler künstlicher Beleuchtung.

Als Apparatur verwendeten wir mit geringfügigen Änderungen die bei STOCKER (1942, S. 51) abgebildete und beschriebene. Ihr Prinzip ist folgendes (vgl. auch BOYSEN JENSEN 1933/34): Mittels Saugflaschen wird synchron durch zwei parallele Leitungen atmosphärische Luft gesaugt. In einem Zweig geht der Luftstrom durch eine Cuvette mit dem Versuchsblatt und dann durch ein Absorptionsrohr mit Barytlauge. Im zweiten Zweig wird die atmosphärische Luft unmittelbar durch Barytlauge geleitet. Aus der Titrationsdifferenz berechnet sich die bei der Assimilation durch das Blatt verbrauchte Menge CO<sub>2</sub>. Es wurde etwa  $n/50$  Ba(OH)<sub>2</sub> mit 0,5 g BaCl<sub>2</sub> je Liter verwendet, die mit Phenolphthalein und zur Schaumbildung mit 0,2% n-Butylalkohol versetzt war. Titriert wurde mit  $n/40$  HCl.

Um in den beiden Zügen Luft mit genau gleichem CO<sub>2</sub>-Gehalt zu haben, wurde sie durch ein gemeinsames, aus dem Fenster geleitetes Rohr aus der freien Atmosphäre in etwa 12 m Höhe angesaugt und dann durch ein Dreiwegerohr in die beiden Zweige verteilt. Vor jedem Versuch wurde die Apparatur 2—3 min mit Luft vorgespült und das Blatt vorbeleuchtet. Die Durchströmungsgeschwindigkeit der Assimilationsluft betrug 3 Liter in 14—26 min. Dabei erfolgte, wie in Vorversuchen geprüft wurde, in den verwendeten Absorptionsröhren (50 cm lang, 2 cm weit, Verteilung der Luft durch ein Glasfritfilter am unteren Ende der Röhre) völlige Absorption des Kohlendioxydes. Das Blatt wurde in eine in einem Wasserbad

hängende Cuvette nach LUNDEGÄRDH (1924b) so eingeschlossen, daß die Blattunterseite gegen die Luftzuführungsröhre lag. Es wurde darauf geachtet, daß auch zwischen der Blattoberseite, die bei Salat Spaltöffnungen trägt, und der Cuvettenwand noch Raum für einen ungehinderten Gasaustausch blieb. Da zwischen ungeschüttelten und geschüttelten Blättern Unterschiede in der Permeabilität und der Quellungsfähigkeit bestehen, sahen wir davon ab, die Stiele der abgeschnittenen Blätter in Wasser tauchen zu lassen, um nicht durch verschieden starke Sättigung mit Wasser, die außerdem in diesem Maße in der Natur nie vorkommt (STOCKER 1935), die versuchsbedingten Unterschiede zu verwischen. Beleuchtet wurde die Blattoberseite mit einer 1000-Watt-Lampe in 18 cm Entfernung. Die Temperatur in der Cuvette betrug in den Versuchsreihen 19—26° C; sie ließ sich während eines Versuches durch verschieden starken Durchfluß im Wasserbad annähernd konstant halten. Nach jedem Versuch wurden die beiden Saugflaschen durch das Auslaufrohr frisch mit Wasser gefüllt. Die dabei verdrängte, in der Hauptmenge bereits CO<sub>2</sub>-freie Luft wurde durch Natronlauge und Natronkalk geleitet und zur Durchspülung der Titrierkolben verwendet, die durch Aufsetzen eines Natronkalkrohres das Einfüllen und Titrieren der Lauge ohne Zutritt atmosphärischer Kohlensäure erlaubten (vgl. Abb. 6). Eine Umrechnung des durchgesaugten Luftvolumens auf 0° und 1 Atm. Druck erübrigte sich, da wir nur Vergleichswerte anstreben.

Die Titrierdifferenz wurde in Milligramm CO<sub>2</sub> umgerechnet und auf 1 dm<sup>2</sup> einseitige Blattfläche und 1 Std bezogen. Aus der Differenz zwischen Blindtitration und Luftanalyse berechnet sich der CO<sub>2</sub>-Gehalt der verwendeten Luft zu 0,50—0,60 mg je Liter = 0,025—0,030 Vol.-% (vgl. LUNDEGÄRDH 1924, S. 8 und 9).

Die analytische Übereinstimmung des „Assimilations-“ (A) und des „Luftzweiges“ (L) geht aus gleichzeitigen Luftanalysen in beiden Zügen hervor. Die Differenz A—L ergab sich zu  $-0,013 \pm 0,011 \text{ cm}^3 \text{ n/40 HCl je 3 Liter Luft} = 0,00715 \text{ mg CO}_2 \text{ je 3 Liter Luft}$ . Die analytische Genauigkeit der Apparatur ist also sehr befriedigend und übertrifft diejenige der Gasometerglocken von LUNDEGÄRDH (1924a, S. 11), für welche er, bezogen auf die in normaler Luft enthaltene CO<sub>2</sub>-Menge,  $\pm 1\%$  angibt. Die physiologische Brauchbarkeit der Methode wird durch die gute Übereinstimmung der Assimilationswerte von Blättern, die unmittelbar nach dem ersten Versuch einer zweiten Bestimmung unterworfen wurden (Tabelle 9) bewiesen. Erst bei einer Gesamtversuchsdauer von etwa 50 min, bei der die Blätter nach der zweiten Analyse schon merklich schlaff waren, trat ein Rückgang der Assimilationsintensität ein. In den Fällen kürzerer Dauer, wie sie in den Versuchen der Tabelle 10 vorlagen, ist die Abweichung der beiden Bestimmungen nur 1—5%.

Tabelle 9. Salat.

Vorbehandlung	Versuchsdauer einer Bestimmung	Assimilation in mg Co <sub>2</sub> /dm <sup>2</sup> · h		Abweichung der 2. Bestimmung in Prozent der 1. Bestimmung
		1. Bestimmung	2. Bestimmung	
Ungeschüttelt .	18	3,74	3,70	— 1
Ungeschüttelt .	26	10,40	8,20	—21
Geschüttelt . .	19,5	3,98	3,28	— 2
Ungeschüttelt .	24	11,80	7,55	—36
Geschüttelt . .	16	3,07	3,16	+ 3
Ungeschüttelt .	15	8,56	8,12	— 5
Geschüttelt . .	17	5,38	5,22	— 3

b) Ergebnisse.

Die vergleichenden Versuche ergaben in allen Fällen als Schüttel-effekt eine sehr erhebliche Hemmung der Photosynthese. Der CO<sub>2</sub>-Verbrauch ist um durchschnittlich 3,49 ± 0,266 mg je dm<sup>2</sup> mal Stunde, d. h. um 52% der normalen Assimilation herabgemindert (Tabelle 10).

Tabelle 10. Salat.

Assimilationsüberschuß in Milligramm CO<sub>2</sub> je dm<sup>2</sup> und Stunde; Schüttelapparat A<sub>2</sub> (F 16 Hz, α 0,8 cm); Schütteldauer 15 min.

Datum (1944)	a Ungeschüttelt			b Geschüttelt			Differenz b-a	Assimilationshemmung in Prozent ungeschüttelt
	Assimilation mg CO <sub>2</sub> je dm <sup>2</sup> · h	Versuchsdauer min	Temperatur °C	Assimilation mg CO <sub>2</sub> je dm <sup>2</sup> · h	Versuchsdauer min	Temperatur °C		
25. 5.	3,89	19,5	23—25	0,72	18,5	22—22,5	—3,17	82
16. 5.	6,23	17,5	22—23	1,01	21,5	22—23	—5,22	84
15. 5.	3,74	18,0	24,5—25	0,73	23,5	22—23	—3,01	80
15. 5.	7,55	16,5	23—24	5,38	15,0	23,5—24,5	—2,17	29
27. 5.	11,80	18,5	23—23,5	6,92	18,0	22—23	—4,88	41
30. 5.	12,70	19,0	21—22	6,15	18,5	22—24	—6,55	52
1. 6.	10,78	19,0	22—25	7,55	19,0	24—25	—3,23	30
2. 6.	13,20	26,0	23—25	8,55	23,0	24,5—25	—4,65	35
2. 6.	10,03	24,0	25—25,5	7,60	26,0	24—25	—2,43	24
2. 6.	4,01	20,0	24—25	1,52	19,5	23,5—25	—2,49	62
3. 6.	5,63	25,5	24—26	3,07	24,5	24—25	—2,56	45
3. 6.	7,28	20,0	23—25	3,16	18,0	23—25,5	—4,12	57
30. 5.	8,20	18,5	21—23	5,35	17,5	22—23	—2,85	35
19. 5.	4,18	14,5	19—20	2,04	15,0	19,5—20,5	—2,14	51
1. 6.	6,60	14,0	21,5—22	2,88	14,0	21,5—22	—3,72	56
26. 5.	3,28	16,5	20—20,5	0,81	16,0	20—20,5	—2,47	75
1. 6.	3,89	19,5	19—21	0,78	19,0	19—20	—3,11	80
3. 6.	8,20	20,0	22—23	4,32	18,0	22—23	—3,88	47
3. 6.	10,40	15,5	21—21,5	5,35	16,0	21,5—22	—5,05	49
3. 6.	7,31	18,5	20—21	5,22	19,0	20—21,5	—2,09	29
Mittelwert	7,45			3,96			—3,49	52
Mittlerer Fehler							± 0,266	

Um die sog. wahre Assimilation, d. h. den aus Luft und Atmungskohlensäure herstammenden photosynthetischen Gesamteffekt zu erhalten, rechnen wir die in den Atmungsversuchsreihen erhaltenen Werte (Tabelle 8) auf die Flächeneinheit von 1 dm<sup>2</sup> um, nachdem an 20 Blättern der Quotient  $\frac{\text{Fläche}}{\text{Frischgewicht}}$  zu im Mittel 0,515 ± 0,027 bestimmt wurde. Wir erhalten so die Tabelle 11.

Tabelle 11. Salat.  
Wahre Assimilation bei etwa 20° C.

Vorbehandlung	Atmung		Assimilationsüberschuß mg CO <sub>2</sub> /dm <sup>2</sup> · h	Wahre Assimilation mg CO <sub>2</sub> /dm <sup>2</sup> · h
	mg CO <sub>2</sub> /g F · h	mg CO <sub>2</sub> /dm <sup>2</sup> · h		
Ungeschüttelt .	0,427	0,830	7,45	8,280
Geschüttelt . .	0,688	1,335	3,96	5,295

Danach besteht der Schütteleffekt auch bei der wahren Assimilation; sie ist bei geschüttelten gegenüber ungeschüttelten Blättern um etwa 36% gehemmt. Die absolute Menge des bei der Assimilation weniger verbrauchten  $CO_2$  ist also wesentlich größer als die Menge des bei der Atmung mehr ausgeschiedenen. Der Quotient  $\frac{\text{Assimilation}}{\text{Atmung}}$ , welcher ein Maß für die Energiebilanz der Pflanze ist (vgl. STOCKER 1935), wird durch das Schütteln von 10 auf etwa 4 erniedrigt.

Um dem Einfluß der Spaltöffnungsweite nachzugehen, führten wir einige Bestimmungen nach der Kollodiumhäutchenmethode (KLEIN) durch. Sie zeigten in den meisten Fällen bei mittlerem Öffnungsgrad keine Beeinflussung der Spaltenweite durch das Schütteln. Eine Ausnahme bildeten die sehr weit offenen Spalten von längere Zeit mit der 1000-Watt-Lampe beleuchteten Blättern, bei denen das Schütteln zu einer geringen Verengung der Spalten führte. Es muß also die in unseren Versuchen beobachtete Assimilationsverminderung zum größten Teil nicht auf Spaltenbewegungen, sondern auf intrazelluläre Faktoren zurückgehen.

#### D. Versuch einer Theorie des Schütteleffektes.

Unsere Untersuchungen haben gezeigt, daß mechanische Schüttelbewegungen von genügender Frequenz, Amplitude und Dauer einen sehr weitgehenden Einfluß auf Struktur und Funktion des pflanzlichen Plasmas haben. Wir stellten fest: Erhöhung der Permeabilität für Wasser, Traubenzucker, Glycerin und Harnstoff, Erniedrigung der Viskosität, Förderung der Quellungsgeschwindigkeit, Steigerung der Transpiration, Erniedrigung des  $p_H$ -Wertes im Blattextrakt, Erhöhung der Atmung und Hemmung der Assimilation. Es ist von vornherein wahrscheinlich, daß dieser ganze Erscheinungskomplex auf eine schüttelbedingte Änderung der Plasmastruktur zurückgeht. Dafür eine zusammenfassende Theorie zu geben, soll nun unsere Aufgabe sein.

Nach FREY-WYSSLING stellt das Zytoplasmaweiß ein lockeres Gefüge von Polypeptidketten hohen Polymerisationsgrades dar, deren Peptidgruppen (KÜNTZEL 1944) und Seitenketten durch elektrostatische sowie Neben- und Hauptvalenzkräfte sehr verschiedener Stärke zu „Haftpunkten“ verbunden sind. Der fortwährende Auf- und Abbau dieser verschiedenartigen Bindungen verleiht dem lebenden Plasma seine ungewöhnlich hohe Reaktionsfähigkeit und chemische Labilität.

Ähnlich wie bei einigen leblosen Gelen (FREUNDLICH und ABRAMSON, FREUNDLICH und BIRCUMSHAW, LEPESCHKIN 1935, GÄUMANN und JAAG) läßt sich auch beim Zytoplasma durch mechanische Behandlung eine „vorübergehende Entstabilisierung“ von Haftpunkten erreichen (FREY WYSSLING, S. 141), wodurch es reversibel verflüssigt wird.

Wir sind also berechtigt, als *primären Schüttel-effekt* ein *Aufreißen von Haftpunkten* geringerer Bindungskräfte anzunehmen. Dabei behält natürlich das Zytoplasma als Ganzes seine Struktur bei und löst sich nicht etwa, wie GÄUMANN und JAAG und GÄUMANN annehmen, in einzelne „Mizellen“ auf, die dann selbständig in den Zellsaft übertreten. Eine solche Zerstörung der für die Lebenstätigkeit unbedingt notwendigen *Struktur* würde jedenfalls eine irreversible Schädigung und schließlich den Tod der betreffenden Gewebe zur Folge haben.

Durch die Lösung von Haftpunkten wird nach unserer Vorstellung das *fibrilläre Eiweißnetz gelockert und in seinen Maschen an vielen Stellen aufgeweitet*. Die größere Beweglichkeit der Gerüstfäden bedingt eine *Erniedrigung der Plasnaviskosität* (vgl. NORTHEN und DUSPIVA bei NORD-WEIDENHAGEN, S. 128), die wir unserer Meßmethode entsprechend im wesentlichen als „Strukturviskosität“ eines mehr oder weniger starren Gerüsts aufzufassen haben (SCHMIDT, DIWALD und STOCKER). Die *Permeabilität*, die im Sinne der *Ultrafiltertheorie* in erster Linie von der Porenweite des Eiweißgerüsts abhängt, wird durch die Ausweitung und Aufreißung der Gerüstmaschen *erhöht*. Die verschieden starke Förderung der Harnstoff- und Glycerinpermeabilität läßt jedoch vermuten, daß auch die *lipoiden Phase* durch das Schütteln eine Änderung erfährt. Wir sind geneigt anzunehmen, daß ein Teil der durch Solvation gebundenen Lipoiden stärker zerteilt oder freigesetzt wird und deshalb andere Durchlässigkeiten für Harnstoff und Glycerin bedingt; H. SCHMIDT (1939, S. 39) zieht in einem ähnlich gelagerten Fall der Dürre-resistenz die Vorstellung von COLLANDER und von HÖFLER in Erwägung, daß sich der chemische Charakter der Lipoiden von der sauren nach der basischen Seite verschiebt, wodurch eine Förderung der Alkohol- gegenüber der Amidpermeabilität entstehen soll (vgl. SCHMIDT, DIWALD und STOCKER, S. 588).

Als dritte durch Schütteln bewirkte Zustandsänderung des Plasmas beobachteten wir eine *Änderung der Quellfähigkeit*. Das Zytoplasma-eiweiß stellt, da seine Molekülketten untereinander vernetzt sind, ein begrenzt quellbares Kolloid dar. Derartig gebaute Systeme quellen nach STAUDINGER und KÜNTZEL (bei KUHN, S. 349) um so schneller und stärker, je weniger zahlreich die Brücken zwischen den linearen Kolloidteilchen sind. Durch das Aufreißen von Querverbindungen entstehen einmal zusätzlich ionisierte polare Gruppen, die Ansatzstellen für dipolmäßig festgehaltene Wassermoleküle bilden und damit den Quellungs-vorgang in seinen ersten Stadien beschleunigen; zum anderen werden die kapillaren Zwischenräume zwar nicht im ganzen vergrößert — das Plasmavolumen der Zelle bleibt ja unverändert — aber durch den Wegfall zahlreicher Trennungsbrücken zwischen benachbarten Räumen kanalartig erweitert, so daß sie dem Wasserdurchgang geringeren



Widerstand entgegensetzen. Das in der Hauptsache kapillare Quellungswasser des zweiten Stadiums kann infolgedessen schneller eindringen und den gerade für diese Phase ausgeprägten Schütteleffekt einer schnelleren Quellung bewirken. Soweit die Nachgiebigkeit der Zellwand es erlaubt, wird als Folge der Gerüstlockerung auch das Ausmaß der Quellung nach Schütteln ein größeres sein. Wir sehen diesen Fall verwirklicht bei den Quellungsversuchen mit Blättern, wo die bei Versuchsbeginn entspannt-angewelkten Zellen durch die großen Interzellularen bessere Ausdehnungsmöglichkeit haben. Bei quellenden Samen dagegen ist die Volumvergrößerung des dichten interzellularen Gewebes stärker eingeschränkt. Dabei muß offen bleiben, in welchem Maße ein während der längeren Versuchsdauer bereits erfolgtes Abklingen des Schütteleffektes für das gleiche Endgewicht der ungeschüttelten und geschüttelten Samen in unseren Versuchsreihen verantwortlich ist.

Mit den unmittelbaren durch Schütteln bewirkten Strukturänderungen des Zytoplasmas geht, wie unsere Versuche zeigen, die *Beeinflussung physiologischer Prozesse* Hand in Hand, zu deren Besprechung wir nun übergehen.

Am einfachsten liegen die Verhältnisse bei der *Transpiration*. Wie für die Quellung der Eintritt von Wasser in und durch das Eiweißgerüst durch dessen Auflockerung und teilweise Zerreißen gefördert wird, muß für die Transpiration der Austritt erleichtert sein und, sofern die Wasserpermeabilität des Plasmas ein begrenzender Faktor ist, eine *Erhöhung* derselben bewirken. Unsere Untersuchungen unterstützen diese bereits von GÄUMANN und JAAG entwickelte Ansicht. Einer Auflockerung der *Zellwandstruktur*, die im Sinne der Transpirationsstromtheorie von STRUGGER von Bedeutung wäre, messen diese Autoren eine höchstens untergeordnete Bedeutung bei. Sie dürfte auch mechanisch stärkere Kräfte als eine Lockerung des Plasmagerüsts beanspruchen; doch haben wir uns mit dieser Frage nicht befaßt.

Die Schüttelbeeinflussung der Atmung und Assimilation weist auf einen unmittelbaren Zusammenhang zwischen physikalischen Strukturänderungen des Plasmas und *Enzymtätigkeit* hin.

Nach den heutigen Vorstellungen liegen die Enzymkomplexe in der Zelle als zusammenhängende kolloidale Systeme vor, deren reagierende Komponenten durch den Feinbau des Protoplasmas räumlich getrennt und in bestimmten Strukturen lokalisiert sind (HÖBER, DUSPIVA bei NORD-WEIDENHAGEN, S. 13). *Der Zustand der Zellstruktur ist daher für Atmung und Assimilation von grundlegender Bedeutung* (HÖBER, VAN DER PAAUW, LUBIMENKO und STSCHEGLOVA, BOYSEN JENSEN 1939, BÜNNING 1939, BUKATSCH). Auch die Aktivierung der Enzyme durch Änderung der H<sup>+</sup>-Konzentration ist meist eine Folge des in erster Linie veränderten physiologischen Zustandes der Plasmakolloide (BÜNNING

1939, S. 11). Für den Enzymkomplex der Hydrolasen im besonderen wird bei normaler Lebenstätigkeit in Abhängigkeit von äußeren und inneren Faktoren ein Pendeln zwischen Zuständen erhöhter Hydrolysefähigkeit und erhöhter Synthesefähigkeit angenommen. Nach OPARIN und BÜNNING (1939, 1941/42) hängt die jeweilige Lage des Schwerpunktes eng mit der Festigkeit der Enzymverankerung an bestimmten Plasmastrukturen zusammen, und zwar katalysiert das freie Enzym die Hydrolyse und das adsorptiv gebundene die Synthese.

Da in unserem Falle die *Atmungsintensität gesteigert* und die *Assimilation gehemmt* ist, überwiegt im Sinne der Vorstellungen von SYSAKYAN und KOPYAKOVA die abbauende Fähigkeit der Enzyme. Sie sind also in einem freien oder wenig gebundenen Zustand anzunehmen. Die Vorstellung, daß eine solche Freisetzung von Enzymen ein notwendiger Teilvorgang der allgemeinen Lockerung und teilweisen Zerreißung des Eiweißgerüsts beim Schütteln ist, liegt sehr nahe und ist beinahe zwangsläufig. Wir haben damit den Rahmen einer Erklärung für die Atmungserhöhung einerseits und die Hemmung der Assimilation andererseits gewonnen.

Aus der Atmungssteigerung ergibt sich, im Licht noch gefördert durch die Assimilationserniedrigung, eine *Erhöhung des  $CO_2$ -Gehaltes* in der Zelle, die wir für die beobachtete  $p_H$ -Senkung im Blattextrakt verantwortlich machen können. Möglicherweise wird durch die gesteigerten Oxydationsvorgänge, wie COLLA (zitiert nach DRAWERT) findet, neben der Wasserstoffionenkonzentration auch das Redoxpotential erhöht. Die Erniedrigung des  $p_H$  in Zellsaft und Plasma bedingt eine Zurückdrängung der Abdissoziation von H-Ionen an den sauren Gruppen des festen Eiweißgerüsts und damit eine *Verminderung seiner negativen Überschußladung*. Die Abschwächung der Gerüstaufladung hat eine *Entspannung des gesamten Plasmagefüges* zur Folge. Die vorher infolge stärkerer elektrostatischer Abstoßung und höherer Eigenladung gestrafften und gestreckten Gerüstfäden beginnen sich zu verkürzen und zu falten und bilden ein dichteres Maschenwerk (vgl. SCHMIDT, DIWALD und STOCKER). Aus der *Verengung des Netzwerkes* ergibt sich zunächst eine *Wiederherabsetzung der Permeabilität und der Quellung* und eine *Erhöhung der Viskosität*. Damit beginnt ein der *Schüttelwirkung entgegelaufender Prozeß, der die Änderungen der Plasmastruktur allmählich wieder rückgängig macht und schließlich den normalen Zustand des Eiweißgerüsts restituiert*. Mit der Wiederherstellung der ursprünglichen Strukturverhältnisse wird aber auch die Voraussetzung für eine Wiederanlagerung der enzymatischen Komplexe geschaffen, wodurch das Hydrolasensystem wieder in die aufbauende Richtung gelenkt wird.

Leider war es bei unserer Versuchsanordnung nicht möglich, die *Geschwindigkeit des Abklingens* der Schüttelwirkung zu ermitteln, da die

zum Versuch abgeschnittenen Blätter vor der Zeit welk wurden. An geschüttelten *Rhoeo*-Blättern, die in einer wenig feuchten Kammer aufbewahrt wurden, war nach 10—12 Std keine Permeabilitäts-erhöhung mehr feststellbar. Da der Vorgang der Wiederherstellung jedoch allmählich verläuft, können wir mit unseren Methoden den Zeitpunkt der endgültigen Restitution nicht bestimmen und damit lediglich zeigen, daß die Schüttelwirkung überhaupt reversibler Natur ist.

Die geschilderten Vorgänge beim Eintritt und beim Abklingen des Schüttel-effektes lassen sich im *größeren Rahmen der Reizphysiologie* betrachten. Hier ist in mehr oder weniger starkem Maße bei allen Reizvorgängen eine Erhöhung der Permeabilität zu beobachten [HÖBER, S. 556, BÜNNING 1931, AMLONG und BÜNNING, COLLA (zitiert nach DRAWERT), DRAWERT]. Die damit gegebene Herabsetzung der Reaktionswiderstände führt nach BÜNNING (1939, S. 13) zu einer Zerstörung arbeitsfähiger Potentiale und im Zusammenhang damit zur Negativierung gereizter Zonen (DRAWERT). Vermehrung der CO<sub>2</sub>-Ausscheidung und Ansäuerung der Zwischenflüssigkeit infolge gesteigerter Atmung führen dann zu einer Abschwächung der negativen Überschußladung des Gerüsts, was nach DRAWERT gleichbedeutend ist mit der Wiederherstellung des normalen elektrischen Ruhepotentials, das durch den Aktionsstrom aufgehoben worden war. Die Atmungssteigerung führt also zur Restitution der ursprünglichen Reizbarkeit und zur Neuschaffung oder Erhaltung des lebensnotwendigen Feinbaues der Plasmastrukturen (DRAWERT, BÜNNING 1939).

Wir wollen nun an einigen Beispielen zeigen, daß sich das von anderen Autoren an pflanzlichen und tierischen Organismen verschiedenster systematischer Stellung gewonnene Beobachtungsmaterial über mechanische Beeinflussung physiologischer Prozesse in die von uns entwickelten Vorstellungen einordnen läßt.

Am zahlreichsten sind die Beobachtungen einer thixotropen Herabsetzung der *Plasmaviskosität*. So findet ANGERER durch Erschütterungen, BROWN und MARSLAND durch Anwendung hoher hydrostatischer Drucke eine Viskositätsabnahme des Plasmas von *Amoeba dubia* und *Amoeba proteus*. Zu den gleichen Ergebnissen gelangen G. und F. WEBER beim Schütteln von *Phaseolus*-Keimlingen („geoviskosischer“ Effekt). Nach FITTING (1925) ruft schon das Hin- und Herreiben mit einem Glasstab oder dem Finger auf Zellen von *Vallisneria* eine Verstärkung der Plasmaströmung hervor, die wohl gleichfalls auf einer Viskositätsverminderung beruht. PÉTERFI und KAPEL und PÉTERFI und OLIVO finden eine reversible Verflüssigung des Plasmas von Nerven- und Blutzellen durch Berührung und Anstich mit der Mikronadel. Eine Erhöhung der *Permeabilität* erfahren nach JANSE (zitiert nach COULT)

junge Wurzeln von *Helianthus annuus*, die mit nassen Fingern gerieben werden, so daß Zellsaft aus den Protoplasten in die Interzellularen austritt. ALBACH (1929) beobachtet nach mechanischer Behandlung eine raschere Anfärbung von Zwiebelschuppen. Laubblätter von *Prunus Laurocerasus* antworten nach ANDUS auf starkes Verbiegen mit einer Steigerung der *Atmung*. Es wird ein direkter Einfluß auf das System des oxydativen Kohlenhydratabbaues durch Aktivierung der beteiligten Enzyme oder des Sauerstoffs vermutet. JUNTARO findet mit der SCHMIDTMANNschen Methode des Einführens von Indikator körnchen an Zupfpräparaten von quergestreiften und Herzmuskeln nach 20—30 min eine *Ansäuerung* um etwa 0,3 p<sub>H</sub>-Einheiten, was er auf den mechanischen Reiz des Zerzupfens zurückführt. Auch das *Zentrifugieren* bleibt nach ANDREWS und KÜSTER (1939) nicht ohne *Einfluß auf die Plasmastruktur*. Die dabei auftretenden Viskositäts- und sonstigen Änderungen führt KÜSTER auf eine Störung der Feinstruktur des Plasmas im Sinne der Haftpunkttheorie von FREY-WYSSLING zurück. Zu erwähnen sind ferner die Arbeiten von MATHEWS und WHITCHER und COULT über *Wachstumsbeeinflussung*. MATHEWS und WHITCHER beobachteten, daß Seesterneier schon durch äußerst geringe mechanische Reize (Erschütterungen) zur Parthenogenese angeregt werden. Ähnlich reagieren gewisse Polychäten (Amphitrite)- und Seeegleier. Die Empfindlichkeit gegenüber mechanischer Beeinflussung ist vor und nach der Befruchtung und bei verschiedenen Temperaturen verschieden. COULT arbeitet mit keimenden Senfsamen und findet außer einer durch Permeabilitäts-erhöhung zu erklärenden Förderung der Wasseraufnahme eine Beschleunigung des *Keimwurzelwachstums* geschüttelter Samen. Nicht zutreffen dürfte die Annahme, daß der geringe Verlust an Trockengewicht bei den unter Schütteln gekeimten Samen durch Herabsetzung der *Atmung*, bzw. Erhöhung der *Assimilation* zustande kommen soll. Schließlich sind in diesem Zusammenhang die Untersuchungen von G. SCHMIDT zu erwähnen, der nach Behandlung mit Ultraschall ein Zerreißen von Neben- und sogar Hauptvalenzbindungen des plasmatischen Eiweißgerüsts feststellen konnte.

Unsere Untersuchungen verfolgten den Zweck, eine *physiologische* Grundlage des Schüttel-effektes zu geben. Man wird aber nun auch die Frage nach der *ökologischen* Bedeutung dieser Erscheinungen stellen. In bezug auf die *Transpiration* bieten hier die Arbeiten von GÄUMANN und JAAG einen wichtigen Ansatz, indem sie überzeugend zeigen, daß die Windwirkung in entscheidender Weise von dem Schüttel-effekt abhängig ist. Unsere Ergebnisse legen es nahe, nunmehr auch die ökologische Tragweite der *Atmungs-* und *Assimilationsbeeinflussung* experimentell zu prüfen.

*Zusammenfassung.*

Das Schütteln von Laubblättern und Samen verschiedener Pflanzen auf den in Abschnitt B beschriebenen Apparaten hat auf die Struktur und die Funktion des Plasmas entscheidenden Einfluß. Wir fassen unsere Ergebnisse in folgenden Punkten zusammen:

1. Der Schütteleffekt äußert sich zunächst in einer direkten Wirkung auf die Plasmastruktur. Ähnlich wie dies für eine Reihe lebloser Gele bekannt ist, werden durch das Schütteln zahlreiche Haftpunkte des plasmatischen Eiweißgerüsts zerrissen und die Maschen des Netzwerkes aufgeweitet. Als Folge davon beobachteten wir Permeabilitäts-erhöhung (*Rhoeo discolor*), Viskositätserniedrigung (*Rhoeo discolor*), Quellungsförderung (Samen von *Soja hispida* und Laubblätter von *Rhoeo discolor*, *Taraxacum officinale* und Salat) und Transpirationssteigerung (*Rhoeo discolor*, *Taraxacum officinale* und Salat).

2. Die primäre Änderung der Plasmastruktur hat eine teilweise Freisetzung des bei Atmung und Assimilation beteiligten Enzymkomplexes der Hydrolasen aus der adsorptiven Bindung an das Plasma zur Folge, wodurch ihre Katalysefähigkeit in die Richtung überwiegenden Abbaus gelenkt wird. Wir beobachteten eine starke Steigerung der Atmung (Salat) und eine starke Hemmung der Assimilation (Salat), wodurch eine Anhäufung von  $\text{CO}_2$  in Zellsaft und Plasma und eine Verschiebung der H-Konzentration in Richtung des isoelektrischen Punktes bewirkt wird. (Salat, *Rhoeo discolor*). Durch Erniedrigung des  $p_{\text{H}}$  wird die Abdissoziation der H-Ionen an den sauren Gruppen des Eiweißgerüsts zurückgedrängt und seine negative Überschlußladung herabgesetzt. Damit beginnt ein dem Schütteleffekt entgegengesetzter Vorgang der Wiederherstellung der ursprünglichen Strukturverhältnisse; denn die Ladungsverminderung bedeutet ein Entspannen des Gerüsts und somit eine Wiederherabsetzung der Permeabilität und Quellfähigkeit und eine Wiedererhöhung der Viskosität.

3. Mit der Resynthese des anfänglichen Strukturzustandes wird die Wiederanlagerung der Enzymkomplexe an bestimmte Plasmastrukturen begünstigt, so daß die Atmung nachläßt und die Assimilation ansteigt, das ursprüngliche Verhältnis  $\frac{\text{Assimilation}}{\text{Atmung}}$  also wieder hergestellt wird.

4. Die Vorgänge beim Eintritt und beim Rückgang des Schütteleffektes lassen sich unter allgemein reizphysiologischen Gesichtspunkten betrachten.

5. Das Schütteln hat als Windwirkung auf die pflanzliche Transpiration weitgehende ökologische Bedeutung. Es eröffnet sich die Frage, inwieweit auch die schüttelbedingten Atmungs- und Assimilationsänderungen von ökologischer Tragweite sind.

## Literatur.

- ALBACH, W.: Protoplasma (Berl.) 5 (1929); 12 (1931). — AMLONG, H. U., u. E. BÜNNING: Ber. dtsch. bot. Ges. 52, 445 (1934). — ANDREWS, F. M.: Jb. Bot. 56, 221 (1915). — ANDUS, L. I.: New Phytologist 39, 65 (1940). — ANGERER, C. A.: J. cellul. a. comp. Physiol. 8 (1936). — BÄRLUND, H.: Acta bot. Fenn. 5, 1 (1929). — BAUER, P.: Planta (Berl.) 24, 446 (1935). — BOGEN, H. I.: Planta (Berl.) 28, 535 (1938). — BOYSEN JENSEN, P.: Planta (Berl.) 6, 456 (1928); 21, 368 (1933/34). — Die Elemente der Pflanzenphysiologie. Jena 1939. — BRAUNER, L.: Das kleine pflanzenphysiologische Praktikum, Teil 2. Jena 1932. — BROWN, E. S. DUGALD, MARSLAND and A. DOUGLAS: J. cellul. a. comp. Physiol. 8 (1936). — BÜNNING, E.: Planta (Berl.) 12 (1931). — Ber. dtsch. bot. Ges. 53, 594 (1935). — Die Physiologie des Wachstums und der Bewegungen. Berlin 1939. — Z. Bot. 37, 433 (1941/42). — BUKATSCH, F.: Neuere Ansichten über die Photosynthese. Sitzgsber. Ges. Morph. u. Physiol. Münch. 50 (1941). — CHOLODNY, N.: Biochem. Z. 147/48, 22 (1924). — COLLA, S.: Protoplasma (Berl.) 21, 1 (1934). — COLLANDER, R., u. H. BÄRLUND: Comm. Biol. Soc. Sci. Fenn. 2, 9 (1926). — COULT, D. A.: Protoplasma (Berl.) 32, 92 (1938). — DRAWERT, H.: Planta (Berl.) 26, 391 (1937). — DUSPIVA, F.: In E. F. NORD und R. WEIDENHAGEN, Handbuch der Enzymologie, Bd. I, S. 10. Leipzig 1940. — EL DERRY, B. H.: Protoplasma (Berl.) 8, 1 (1930). — FITTING, H.: Jb. Bot. 56, 1 (1915); 59, 1 (1920); 64, (1925). — FREUNDLICH, H., u. ABRAMSON: Über die Thixotropie von Gelatinelösungen. Z. physik. Chem. 131 (1927/28). — FREUNDLICH, H., u. L. B. BIRGUMSHAW: Kolloid-Z. 40, 19 (1926). — FREY-WYSSLING, A.: Submikroskopische Morphologie des Protoplasmas und seiner Derivate, Protoplasma-Monographien. Bd. 15. Berlin 1938. — GÄUMANN, E.: Z. Bot. 38, 225 (1942/43). — GÄUMANN, E., u. O. JAAG: Ber. schweiz. bot. Ges. 49, 178, 555 (1939). — HÄRTEL, O.: Protoplasma (Berl.) 34 (1940). — HÖBER: Physikalische Chemie der Zellen und der Gewebe. 1926. — HÖFLER, K.: Ber. dtsch. bot. Ges. 36, 414 (1918). — Jb. Bot. 73, 300 (1930). — Protoplasma (Berl.) 12 (1931). — HÖFLER, K., u. F. WEBER: Jb. Bot. 65, 643 (1926). — HUBER, B., u. K. HÖFLER: Jb. Bot. 73, 351 (1930). — ILJIN, W. S.: Protoplasma (Berl.) 3, 558 (1928). — JUNTARO, O.: Proc. imp. Acad. Tokyo 4 (1928). Ref. Protoplasma (Berl.) 6 (1929). — KACZMAREK: Protoplasma (Berl.) 7 (1929). — KAHO, F. E.: Beitrag zur Kenntnis der Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Cytol. Fujii-Jubiläumband 1937. — KAMIYA, N.: Protoplasma (Berl.) 32, 373 (1939). — KEISSNER, E.: Planta (Berl.) 12, 575 (1931). — KLEIN, K.: Das Spaltöffnungsverhalten dürreresistenter und dürr empfindlicher Sorten landwirtschaftlicher Kulturpflanzen. Diss. Darmstadt 1944. — KÜNTZEL, A.: Die Quellung von Gelen. In A. KUHN, Kolloidchemisches Taschenbuch, S. 347. Leipzig 1944. — Physikalische Chemie und Kolloidchemie der Eiweißkörper unter besonderer Berücksichtigung des Kollagens. In W. GRASSMANNs Handbuch der Gerbereichemie und Lederfabrikation, Bd. I/1. Wien 1944. — KÜSTER, E.: Kolloid-Z. 89 (1939). — Protoplasma (Berl.) 36 (1942). — LEPESCHKIN, W. W.: Protoplasma (Berl.) 2 (1927); 24 (1935). LUBIMENKO, V. N., u. O. A. STSCHEGLOVA: Planta (Berl.) 18 (1932/33). — LUNDEGÄRDH, H.: Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur. Jena 1924a. — Biochem. Z. 154, 195 (1924b). — Die Nährstoffaufnahme der Pflanze. Jena 1932. — MATHEWS, A. P., and B. R. WHITCHER: Amer. J. Physiol. 8 (1903). — MISLOWITZER, E.: Die Wasserstoffionenkonzentration, ihre Bedeutung für die Biologie und die Methoden ihrer Messung. Berlin 1922. — MOSEBACH, G.: Jb. Bot. 89, 20 (1940/41). — NIETHAMMER, A.: Beitr. z. Biol. Pflanz. 16 (1928). — NORTHEN, H. T.: Plant Physiology 13, 658 (1938). Ref. Protoplasma (Berl.) 32, 327 (1939). — OPARIN: Enzymologie 4, 13 (1937). — VAN DER PAAUW, F.: Rec. Trav. bot. Néerl. 29, 497 (1932). Ref. Bot. Zbl. N. F. 23, 202 (1933). — PEKAREK: Planta (Berl.) 21, 419 (1933/34). —

PÉTERFI, T., u. O. KAPEL: Arch. exper. Zellforschg 5, 341 (1928). — PÉTERFI, T., u. O. OLIVO: Arch. exper. Zellforschg 4, 155 (1927). — PRÀT, S.: Biochem. Z. 128, 557 (1922). — Kolloid-Z. 39/40, 248 (1926). — PRINGSHEIM, E. G.: Planta (Berl.) 11, 528 (1930); 15, 419 (1931). — RUHLAND, W., u. C. HOFFMANN: Planta (Berl.) 1, 1 (1925). — RUHLAND, W., H. ULLRICH u. S. ENDO: Planta (Berl.) 27, 650 (1938). — SAKAMURA and TSUNG-LÊ LOO: Botanic. Mag. 39/40, 61 (1925/26). — SCHMID, O.: Umschau Wiss. Techn. 48, H. 2 (1944). — SCHMIDT, H.: Jb. Bot. 83, 470 (1938). — Protoplasma (Berl.) 33, 25 (1939). — SCHMIDT, H., K. DIWALD u. O. STOCKER: Planta (Berl.) 31, 559 (1940). — STAUDINGER, H.: Organische Kolloidchemie. Braunschweig 1941. — STOCKER, O.: Planta (Berl.) 7, 382 (1929); 24, 402 (1935). — Pflanzenphysiologisches Praktikum. Jena 1942. — STRUGGER, S.: Z. Bot. 35, 97 (1939/40). — SYSAKYAN u. KOPYAKOVA: Biochimia 5, 301 (1940). — URSPRUNG, A., u. G. BLUM: ABDERHALDENS Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. XI, Teil 4, H. 7. 1938. — WEBER, F.: Österr. bot. Z. 68/70 (1919/21); 73, 261 (1924). — Jb. Bot. 64 (1925). — Protoplasma (Berl.) 5, 622 (1929). — WEBER, G. u. F.: Jb. Bot. 57, 129 (1917). — WEIS, A.: Planta (Berl.) 1 (1925). — WERTHEIMER, E.: Protoplasma (Berl.) 2 (1927).

---