

UEBER DEN TRANSPORT KÖRPERFREMDER  
STOFFE DURCH PARENCHYMATISCHES GEWEBE

von

ALI C. A. KOK

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
Kapitel I. Einleitung.....	25
1. Zweck der Untersuchung.....	25
2. Literatur .....	26
Kapitel II. Beschreibung der Versuche .....	41
1. Material .....	41
2. Methode.....	43
A. Versuche mit Drosera .....	43
B. Versuche mit Vallisneria .....	45
a. Versuchsanordnung I .....	50
b. Versuchsanordnung II .....	54
3. Reagentia .....	56
4. Variabilität des Materials .....	58
5. Besprechung der Fehler .....	61
Kapitel III. Transport von Kaffein in Drosera- Tentakeln.....	64
Kapitel IV. Transport bei Vallisneria .....	68
1. Der Transport erfolgt von Zelle zu Zelle .....	68
2. Permeabilität der Vallisneriazellen für $\text{LiNO}_3$ und Kaffein.....	70

	Seite
3. Der Einfluss der Protoplasmaströmung auf den Transport von $\text{LiNO}_3$ in Vallisneriablattstücken	72
A. Transport von $\text{LiNO}_3$ mit Versuchsanordnung I .....	73
B. Transport von $\text{LiNO}_3$ mit Versuchsanordnung II .....	75
C. Der Einfluss von $\text{CuSO}_4$ auf die Transportgeschwindigkeit von $\text{LiNO}_3$ .....	86
4. Der Einfluss der Protoplasmaströmung auf den Transport von Kaffein in Vallisneriablattstücken	88
5. Zusammenfassung .....	92
<b>Kapitel V. Polarität .....</b>	<b>93</b>
1. Polarität bei Drosera .....	93
2. Polarität bei Vallisneria .....	95
A. Polarität für $\text{LiNO}_3$ .....	95
B. Polarität für Kaffein .....	96
3. Zusammenfassung .....	97
<b>Kapitel VI. Die Transportbahn .....</b>	<b>98</b>
1. Die Wand als wichtigste Transportbahn .....	98
2. Das Protoplasma bietet dem Transport Widerstand .....	102
3. Das Protoplasma als Transportbahn .....	109
A. Einfluss der Temperatur .....	109
B. Einfluss der Narkose .....	113
C. Einfluss der Aggregation .....	116
D. Einfluss der Plasmarotation .....	118
4. Die Vakuole als wichtigste Transportbahn....	118
5. Zusammenfassung .....	121
<b>Kapitel VII. Theoretische Betrachtungen.....</b>	<b>122</b>
<b>Schlussfolgerungen .....</b>	<b>133</b>
<b>Literaturverzeichnis .....</b>	<b>134</b>

## KAPITEL I.

## EINLEITUNG.

## 1. Zweck der Untersuchung.

Die Untersuchung über den Transport von Assimilaten und Dissimilaten durch die Pflanze hat bereits vor 250 Jahren die Aufmerksamkeit der Botaniker erregt und steht noch im Mittelpunkt des Interesses. So entstand denn auch eine sehr umfangreiche Literatur über die Wege, die dabei eingeschlagen werden können. Obwohl man darüber einig ist, dass bei einem Transport auf grossen Abstand die Gefässbündel die wichtigsten Transportbahnen sind, so gehen die Meinungen doch noch sehr auseinander über die Frage, welche Rolle dem Xylem und welche dem Phloëm zugeschrieben werden muss. Auch das Parenchym ist von nicht zu unterschätzender Bedeutung für den Transport der Nährstoffe. Denn die Nährstoffe, die in den Blattzellen gebildet oder in die Epidermiszellen der Wurzel aufgenommen werden, müssen zuerst einen kurzen Weg durch das Parenchym zurücklegen, bevor sie die Gefässbündel erreichen, durch die sie weitergeleitet werden. Umgekehrt findet aber auch ein Transport statt von den Gefässbündeln zu den Zellen, die mehr an der Oberfläche sind. Alle Zellen, die nicht direkt an die Gefässbündel grenzen, sind also auf einen Stofftransport durch das Parenchym angewiesen. Diesen Stofftransport durch parenchymatisches Gewebe habe ich im Nachfolgenden untersucht.

Für diese Untersuchungen habe ich zwei bestimmte Stoffe gewählt, ein anorganisches Salz ( $\text{LiNO}_3$ ) und eine organische Verbindung (Kaffein). Dabei habe ich mein Augenmerk besonders gerichtet auf die Art und Weise, in der sie durch das parenchymatische Gewebe transportiert werden, und auf die Bedeutung der Protoplasma-bewegung bei dem Transport dieser Stoffe.

## 2. Literatur.

Es ist äusserst schwierig, im parenchymatischen Gewebe den Transport von Stoffen, wie Zucker und Salze, die regelmässig darin vorkommen, zu verfolgen. Besser geht dies, wenn dem Objekt ein Stoff geboten wird, dessen Verbreitung im lebenden Gewebe leicht nachgewiesen werden kann und der darin im normalen Zustande nicht vorhanden ist. Da es keine höhere Pflanze gibt, die ganz aus Parenchym besteht, muss stets mit Pflanzenteilen gearbeitet werden. Es bleibt dann natürlich noch die Frage, ob aus dem Transport solcher körperfremden Stoffe Schlüsse gezogen werden dürfen für Stoffe, die normaler Weise in der Pflanze vorkommen. Vielleicht werden diese Stoffe und die Art und Weise der Untersuchung Veränderungen im Protoplasma erzeugen, wenn sie auch nicht sichtbar sind. Da dies jedoch eine einfache Weise ist, worauf experimentiert werden kann, hat man diese Methode wiederholt angewandt.

Schon lange hat man ein Li-Salz bevorzugt, da dieses spektroskopisch festgestellt werden kann. 1874 wurde es bereits von Mac Nab (48) gebraucht, und einige Jahre später, 1878, folgte Pfitzer (56) seiner Anregung. Um zu sehen, wie weit Wasser in einem Zweig aufstieg, löste er darin zugleich ein Li-Salz auf; so konnte, wenn er den Zweig in Stücke schnitt und diese spektroskopisch untersuchte, die Grenze des Li-Salzes bestimmt werden. Wo Li festgestellt werden konnte, musste also auch Wasser gewesen sein. Sachs (62) übte 1882 Kritik an Mac Nab und Pfitzer, gibt aber doch dem Li-Salz stark den Vorzug vor andern Salzen, die auch spektroskopisch festgestellt werden können, und vor Farbstoffen. Gerade die Tatsache, dass ein Li-Salz ebenso schnell aufsteigt wie das Wasser, in dem es aufgelöst ist, bietet grosse Vorteile. Es wird nicht, wie Farbstoffe, durch die Wand festgehalten. Ausserdem

zeigt Sachs, wenn er schnell transpirierende Pflanzen mit  $\text{LiNO}_3$  begiesst, dass es nur wenig giftig ist. Selbst dann, wenn Li in allen Pflanzenteilen wahrzunehmen ist, sind diese noch gut gesund. Auch Birch—Hirschfeld (7) bespricht noch einmal ausführlich die Vorzüge, die ein Li-Salz als Transportstoff hat.

Der Weg, den der Transportstoff durch die lebende Zelle nimmt, wird sehr verschieden angegeben.

Zuerst möchte ich die Literatur behandeln, in der der Protoplast als Transportbahn angenommen wird.

Die grösste Anzahl dieser Auffassungen beruht auf mehr oder weniger zufälligen Wahrnehmungen und nicht auf zielbewussten Experimenten.

So sah Schultz (68) im Jahre 1823 Protoplasmaströmung bei Characeen, womit zugleich das Fehlen von Gefäßbündeln verbunden war. Dies bestärkte ihn in der Meinung, dass die Protoplasmaströmung den Transport der Nährstoffe fördere; er sah also in dem Protoplast die Transportbahn. Crüger (15) weist 1855 auf die Tatsache hin, dass in den Haaren von *Solanum Melongena* von der zentralen Protoplasmamasse um den Kern Strömungen nach der Wand gehen, dort eben bleiben und dann wieder zurückkommen. Er nimmt an, dass die Nährstoffe während der kurzen Pause von dem einen Protoplast in den andern durch Tüpfel diffundieren; er nennt seine Auffassung jedoch eine Hypothese, mehr nicht. Nach der Theorie von Sachs (61) im Jahre 1863 beruht der Transport durch die lebenden Zellen auf einer Diffusion, die durch Bildung und Verbrauch in stand gehalten und reguliert wird. 1880 erscheint dann wieder eine Publikation, in der bei Characeen der Plasmarotation eine grosse Rolle zugeschrieben wird; ich meine die Arbeit von Von Hanstein (23). Darauf folgen noch mehrere, in denen überall der beschleunigende Einfluss der Protoplasmaströmung angenommen wird, bis 1885 die Schrift von de Vries

(79) erscheint, auf die die meisten späteren Theorien sich gründen. Er beweist darin, dass der Transport durch die Pflanze viel zu langsam stattfände, wenn er allein durch Diffusion erfolgen müsste. Er bezieht sich dabei auf die Angaben von Stefan (72), nach dem 1 mg NaCl aus einer 10 prozentigen Lösung in Wasser in 319 Tagen 1 m diffundieren würde; 1 mg Rohrzucker würde dazu 2 Jahre 7 Monate gebrauchen und 1 mg Eiweiss sogar 14 Jahre. Hierbei muss bedacht werden, dass Traubenzucker und andere organische Verbindungen ungefähr dieselbe Diffusionsgeschwindigkeit haben wie Rohrzucker. Die Möglichkeit, dass der Transportstoff in der Pflanze auf grösseren Abstand durch die Gefässe geleitet wird, lässt er ausser acht. Aus obigen langsamem Diffusionsgeschwindigkeiten schliesst er, dass dem Transport auf die eine oder andre Weise geholfen werden muss, und da er in der Pflanze häufig Protoplasmaströmung sieht an Stellen, wo ein rascher Stofftransport stattfindet, so misst er derselben einen beschleunigenden Einfluss bei, wobei zugleich die Plasmaverbindungen den Transport von der einen Zelle zu der andern erleichtern. Sogar junge inhaltreiche Holzparenchymzellen können Protoplasmaströmung haben, ebenso junge Bastfasern. Der Protoplast wird hier also als wichtigste Transportbahn betrachtet. De Vries ist davon überzeugt, dass Plasmarotation eine sehr allgemein vorkommende Erscheinung ist; wenn er sie einmal nicht sieht, schreibt er dies der Art des Präparierens zu. Doch zieht er seine Schlüsse aus dem, was Schnitte, in 5 prozentigen Rohrzucker gebracht, zeigen. Dass dies nicht statthaft war, ergab sich aus späteren Untersuchungen, wobei man sah, dass durch diese Behandlung die Protoplasmaströmung erst recht gefördert oder hervorgerufen wurde. Als Stütze für seine Theorie führt er noch die Wahrnehmung an, dass die Zellen gerade in der Richtung, in der die Stoffe transportiert werden, am längsten sind.

Noch in demselben Jahre wurde er durch Wigand (87) angegriffen. Dieser erklärte sich bereit, die Theorie anzuerkennen, falls de Vries beweisen könne, dass Plasmarotation nur dann und an der Stelle vorhanden sei, wo wirklich Stoffe transportiert werden. Solang er diese jedoch noch in Epidermiszellen, Pollenkörnern, einzelligen Algen u.s.w. sehe, könne er diese Theorie nicht als richtig anerkennen.

Auch Strassburger (74) erkennt die Bedeutung der Plasmarotation für den Stofftransport an. 1891 sieht er bei Zea Mays in den jungen Siebröhren und in den Geleitzellen eine deutliche Bewegung des Protoplasmas. In den älteren Siebröhren ist sie verschwunden, in den Geleitzellen jedoch bleibt sie bestehen. Aber diese Wahrnehmungen sind an Schnitten gemacht und nicht an intaktem Material, und auf Grund der Dissertation von Ida Keller (34) wagt er nicht mehr zu behaupten, dass sich in der Maispflanze überall Protoplasmaströmung gezeigt habe. Dennoch denkt er, dass die Rotation beschleunigend auf den Transport wirkt, da er die Stoffe, die nötig sind für die Bildung einer neuen Wand bei Spirogyra, auch durch die Protoplasmaströmung herbeiführen sah. Kienitz—Gerloff (35) ist derselben Meinung. Er unternahm 1891 ein sorgfältiges Studium der Plasmodesmen. Obwohl darüber schon viel geschrieben war, waren die Untersuchungen seiner Meinung nach nicht vollständig. Er kommt zu dem Schluss, dass der Stoff dadurch von der einen in die andere Zelle kommt, dass er mit dem Protoplast durch die Plasmodesmen geht. In der Zelle selbst sorgt die Protoplasmaströmung für einen schnelleren Transport. Eine Anhäufung von Protoplasma auf einen bestimmten Moment brauchen wir nicht zu befürchten, da in den Plasmodesmen auch einige einander entgegengesetzt gerichtete Strömchen vorhanden sein können. Dergleichen Plasmodesmen wird man aber nur in solchen

Pflanzen antreffen, in denen ein Stofftransport stattfindet, und nicht in Pflanzen, wie z.B. den Algen, in denen alle Zellen selbst ihre Nahrung aufnehmen können.

Ueber Protoplasmaströmung in Plasmodesmen behauptet Pfeffer (55) ihm gegenüber (1897), die kleinen Kanälchen seien viel zu eng, und es sei eine Energievergeudung, wenn mit dem aufgelösten Stoff auch noch der Protoplast durch sie hinströmen müsste. Durch die grösseren Plasmodesmen der Siebröhren würde es vielleicht noch möglich sein. Zudem hält er es für eine sehr einseitige Auffassung, dass nur durch die Plasmarotation der Stofftransport beschleunigt wird; denn in einer Zelle kann auf vielerlei Art eine Mischung entstehen. Protoplasmaströmung fehlt gewöhnlich in sehr vielen Zellen, auch in den Zellen des Phloëms. In Fungi können die schwer diffundierbaren Kolloiden als Pepton transportiert werden, ohne dass eine Plasmarotation vorhanden ist. Die Stoffwanderung kann also auch ohne Hilfe der Plasmarotation stattfinden, die mit Unrecht von de Vries als entscheidendes Bewegungsmittel angesprochen werden ist. Er denkt sich also, dass der Transport durch die Zelle geht und durch Diffusion durch die Wand von der einen Zelle in die andere übergeht.

Hauptfleisch (24), 1892, gehört ebenfalls zu den Gegnern der Theorie von de Vries. Er kann diese nicht in Einklang bringen mit der Art und Weise, wie er sich die Protoplasmaströmung denkt. Im Gegensatz zu de Vries nimmt er an, dass Plasmarotation keine allgemeine Erscheinung ist, dass man jedoch bei einigen Pflanzen stets Protoplasmaströmung findet, während diese bei andern erst entstehen wird, wenn ein bestimmter Reiz auf die Pflanze einwirkt. Das ist der Fehler in dem Werk von de Vries gewesen. Einer solchen nicht allgemeinen Erscheinung will Hauptfleisch darum keine Rolle bei dem Stofftransport zuerkennen, umso mehr, da in einer Zelle bisweilen zwei entgegengesetzt gerichtete Strömungen zu

sehen sind. Ausserdem bemerkt er noch, dass es während der Fortleitung von Nährstoffen aus den Kotyledonen gar keine Plasmarotation gibt.

Kienitz—Gerloff (36), der sich 1893 gegen ihn wandte, bleibt bei seiner Meinung und glaubt nicht, wie Hauptfleisch, dass es eine sogenannte primäre und sekundäre Rotation gibt. Er hält seine Behauptung aufrecht, dass die Protoplasmaströmung ein Zeichen aktiven Lebens ist und nötig ist beim Nährstofftransport. Wie bei einem verwundeten Tier ein Strom von Nährstoffen nach der Wunde geht, um diese zu heilen, so strömt auch bei einer Pflanze der Protoplast mit seinen Stoffen nach der Wunde, um diese abzuschliessen. Von Ida Keller, die Protoplasmaströmung eine pathologische Erscheinung und einen Beginn des Absterbens nennt, sagt er: „Ihre Ansicht steht zu den allgemein bekannten Erscheinungen in so schreiemendem Widerspruch, dass kein Einsichtiger sich ihr anzuschliessen vermöchte.“ 1898 wird durch Hörmann (27) noch einmal darauf hingewiesen, dass zwischen dem Fehlen von Gefässbündeln und dem Auftreten der Plasmarotation eine Korrelation besteht.

Kretschmar (40) dagegen ist, wie aus einer Veröffentlichung aus dem Jahre 1904 hervorgeht, ein Gegner der genannten Theorie. Er hat eine eingehende Untersuchung angestellt über die Entstehung der Protoplasmaströmung als Folge einer Verwundung. Dabei konnte er zugleich feststellen, dass Protoplasmaströmung nicht so allgemein war, als sie von de Vries angenommen wurde, und dass selbst in den Geleitzellen des Phoëms häufig keine Rotation vorhanden war.

1905 weist Schröter (67) jedoch wieder nachdrücklich auf die Hilfe hin, die die Plasmarotation dem Nährstofftransport leisten muss. Er sieht in den Hyphen der Mucorineen eine Protoplasmaströmung, die viel Aehnlichkeit hat mit der bei Myxomyceten-Plasmodien, nämlich

eine zentrale Protoplasmamasse, die sich in der Längsrichtung der Zelle fortbewegt und am Ende derselben nach allen Seiten umbiegt und zurückströmt. Wenn die Strömung nach der Spitze der Hyphen gerichtet ist, bemerkt er an dieser Seite auch ein Wachstum; bei einer basipetalen Stromrichtung lässt sich an der Spitze der Hyphe kein Wachstum konstatieren. Der Protoplasmastrom nimmt also das Material, das für das Wachstum nötig ist, mit. Hyphen, deren Plasma in Ruhe ist, wachsen daher sehr wenig. Hierbei möchte ich darauf hinweisen, dass nach Schröter in einem mit Wasserdampf gesättigten Raum die Strömung fehlt. Unter solchen Umständen würden die Hyphen also nur sehr wenig wachsen können.

1909 hat Bierberg (6) nicht nur die Theorie von de Vries nachgeprüft, sondern auch untersucht, ob die Protoplasmaströmung allgemein ist. Er kommt dabei zu dem Ergebnis, dass sie im normalen Zustand bei vielen Pflanzen fehlt. Ferner lässt er Salze durch Pflanzen mit und ohne strömend Protoplasma diffundieren und sieht, dass in derselben Zeit der Transportabstand in Blättern von *Vallisneria spiralis* mit Protoplasmaströmung, 3.63 mal so gross ist als der in Blättern ohne Protoplasmaströmung. Er schliesst daraus, dass der Protoplast die Transportbahn für die bei der Untersuchung verwandten Salze ist und dass dieser Transport durch Protoplasmaströmung beschleunigt wird. Obwohl es ein grosses Verdienst von ihm gewesen ist, zu experimentieren, so haften diesen Versuchen doch noch verschiedene Fehler an, die ich im theoretischen Teil meiner Arbeit näher behandeln werde. Auch auf indirektem Wege kommt er zu derselben Ansicht, da er vor allem in den Leitgeweben Protoplasmaströmung sieht. Weiter sei darauf hingewiesen, dass die untergetauchten Wasserpflanzen oft statt der Gefäßbündel einige interzelluläre Gänge haben. Die Plasmarotation wird nach ihm das Gefäßbündelsystem ersetzen können, wenn zu

einer bestimmten Zeit ein grosser Stofftransport erforderlich ist.

Ausser den bereits erwähnten sind als weitere Gegner von de Vries noch Jacob (29) und Lakon (43) zu nennen. Ersterer beschreibt 1913 die Plasmarotation, die man beobachten kann in der Endzelle eines Haares, während dieses an der Basis wächst. Diese Rotation dient also nicht dem Nährstofftransport. Und ebensowenig ist sie nötig, um die ganze Zelle mit  $O_2$  zu versehen, da dieser durch die Kutikula eindringen kann. Auch Lakon sieht 1914 oft Protoplasmastromung, ohne dass an einen Stofftransport gedacht zu werden braucht; denn das Protoplasma in den Epidermiszellen der Zwiebelschuppen rotiert sowohl zu Beginn als auch am Ende des Winters und hat nichts mit dem Stofftransport zu tun.

1920 erscheint die Arbeit von Louise Birch—Hirschfeld (7). Sie will einen Beitrag liefern zu der Frage über den Stofftransport auf grossen Abstand; sie macht dabei aber auch Versuche über den Transport durch Parenchym mit oder ohne Phloëm. Sie untersucht die Transportgeschwindigkeit durch Siebröhren und versucht festzustellen, ob sie diese Geschwindigkeit auch durch Bewegen des Objektes beeinflussen kann. Ebensowenig für  $LiNO_3$  wie auch für  $(NH_4)_2CO_3$  kann sie durch Bewegungen verschiedener Art eine Beschleunigung des Transportes herbeiführen. Dieses ist also im Gegensatz zu Pfeffer, der wohl Wert legt auf die Mischung, die in einer Zelle stattfinden kann.

Brauner (1922) und Went (1928) dagegen sind wieder davon überzeugt, dass der Stofftransport unmöglich nur durch Diffusion so schnell erfolgen kann. Sie fanden Protoplasmastromung bei intakten Haferkeimpflanzen (9, 85). Bei dem Wuchsstofftransport schreibt Went der Plasmarotation eine 200-fache Beschleunigung zu. Auch Priestley (58) nimmt 1929 an, dass der Transport in

jungen Siebröhren durch Plasmarotation beschleunigt wird, also durch den Protoplast geht, sodass allein der Uebergang von der einen zu der anderen Zelle durch Diffusion erfolgt. Da dieser Abstand nach ihm nur ein Hundertstel der Länge der Siebröhre beträgt, wird dieser nicht in Betracht kommen. Auf diese Weise muss der Stofftransport viel schneller erfolgen, als es durch Diffusion möglich ist.

Aber Mason and Maskell (50) hatten 1928 bereits mitgeteilt, dass in ausgewachsenen Siebröhren selten Protoplasmastromung wahrzunehmen sei und dass sie den Stofftransport in den Siebröhren für einen Diffusionsprozess hielten. Die Schnelligkeit, mit der Zucker in der Siebröhre transportiert wurde, schien dem Konzentrationsverfall proportional zu sein. Die Diffusionskonstante, die sich dabei ergab, war jedoch 30—40.000 mal so gross als die einer 2 %igen Zuckerlösung in Wasser. Protoplasmastromung konnte also unmöglich die Ursache dieses schnelleren Transportes sein. Sie betrachten es als ein noch ungelöstes Problem, wie der schnelle Transport von Zucker stattfinden kann.

Ebensowenig erkennt Krusemann (41) 1931 einen Einfluss der Protoplasmastromung auf den Transport von Assimilaten an, da dieser Transport bei niedriger Temperatur ( $7-10^{\circ}$  C) ebensoschnell erfolgt wie bei normaler ( $19,5^{\circ}$  C), wohingegen die Geschwindigkeit der Plasmarotation bei niedriger Temperatur abnimmt. Da Narkose die Leitung hemmt, nimmt er an, dass lebende Elemente bei dem Transport eine besondere Rolle spielen.

Aus den bisher genannten Veröffentlichungen ergibt sich, dass viele Botaniker im Parenchym einen Stofftransport durch das Protoplasma annehmen. Es ist daher überflüssig, bezüglich dieser Frage hier noch weitere Arbeiten, z.B. die von Jensen (31), Lambers (44), Münch (52); Curtis (16), Burgeff (11) näher zu behandeln.

Auf die Frage, ob durch Protoplasmaströmung eine Beschleunigung des Stofftransportes erfolgen wird, lässt sich auf Grund der Literatur noch keine Antwort geben. Und gerade dies würde in erster Linie die Transportbahn in der lebenden Zelle nachweisen können. Denn gibt es eine Beschleunigung infolge der Plasmarotation, dann ist der Protoplast gewiss die wichtigste Bahn; fehlt sie, dann muss der Weg vielleicht in der Wand oder in der Vakuole gesucht werden.

Über den Transport in der Wand oder durch die Vakuole sind in der Literatur nur wenig Angaben zu finden.

Schon im Jahre 1876 sagt Pfeffer (54), dass der Transport durch den Zellinhalt stattfinden kann; aber ebensogut kann nach ihm ein aufgelöster Stoff eine grosse Strecke in der Wand zurücklegen, da er, um in das Protoplasma zu gelangen, auch durch die Wand dringen muss. Bei Sachs (63) ist 1882 die Bemerkung zu finden, dass Wasser und die darin aufgelösten Stoffe bei den Gefässen der höheren Pflanzen in den Holzzellwänden transportiert werden, da das Imbibitionswasser sich sehr leicht bewegt. Die Stoffe werden hier also nicht durch das Lumen des Gefässes transportiert.

Auch Lundegardh (47) 1922 denkt sich, dass bisweilen ein Transport in der Wand stattfinden kann, so z.B. in den Haustorien von *Cuscuta* und *Viscum*. Einer, oft durch Reize erzeugten, Protoplasmaströmung misst er wenig Bedeutung bei für den normalen Stofftransport. In einigen Spezialfällen wird sie vielleicht noch Einfluss haben können. Dass doch der Protoplast wohl als Transportbahn dienen kann, ergibt sich daraus, dass die Enzyme im Endosperm ganz sicher durch Plasmodesmen transportiert werden.

Gegen einen Transport in der Wand durch Diffusion streitet eine Bemerkung von Birch—Hirschfeld, die bei einer 100-fachen Konzentration von  $\text{LiNO}_3$  diesen

Stoff nur über einen 1.7 mal so grossen Abstand transportiert findet. Bei Stoffen, die, wie  $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$  schnell permeieren, findet sie bei einer achtfachen Konzentration einen 2.5 mal so grossen Abstand. Bei einer Diffusion in der Wand müsste erwartet werden, dass eine Erhöhung der Konzentration eine entsprechende Vergrösserung des Transportabstandes verursachen würde (Gesetz von Fick). Ferner ist bei Went zu finden, dass die Transportgeschwindigkeit in einem Gebiet kurzer Zellen geringer ist als in einem Gebiet grosser Zellen. Bei einem Transport in der Wand darf die Zellenlänge keinen Einfluss haben.

Ulehla (76) nimmt an (1928), dass der Stofftransport in der dünnen Flüssigkeitssäule stattfindet, die sich längs der Wand der Interzellularen befindet. Da bei Pflanzen ohne Interzellularen auch Stoffe transportiert werden müssen, so denkt er, dass der Transport hier durch das Wasser stattfindet, mit dem die Wand imbibiert ist. Auch Priestley (59) meint 1929, dass in dem jungen Parenchym der Transport in der Wand stattfindet. Die Stoffe werden hier also auf eine andere Weise weitergeführt als in den Siebröhren. Dies ist besonders der Fall an Stellen, wo die Gefäßbündel aufhören, also in einiger Entfernung von den meristematischen Zellen sowohl im Stengel wie in der Wurzel. Wenn die meristematischen Zellen grösser werden und Vakuolen darin entstehen, dann bleibt der Transport der Nährstoffe in der Wand bestehen, da diese noch immer mit Saft gefüllt ist. Wenn jedoch Zellstreckung eintritt, saugen die Zellen das Wasser aus der Wand und aus den Interzellularen auf, sodass der Transport hier geringer wird, wodurch das Wachstum schnell zum Stillstand kommt. Wenn er die Interzellularen jedoch wieder mit Wasser füllt, dann sieht er, dass dadurch die Protoplasmamasse zunimmt und dass zugleich eine erneute Zellteilung beginnt. So wird nach Priestley der Transport in der Wand erleichtert und das Wachstum der Zelle

gefördert. Steward (73) fragt sich 1930, ob der lebende Protoplast wirklich einen solchen Widerstand bietet, dass angenommen werden darf, dass in parenchymatischem Gewebe der Transport hauptsächlich in der Wand und interprotoplasmatischen Stellen statt findet. Er will sich durch eigene Untersuchungen eine Meinung über den Transportweg bilden. Darum lässt er  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  oder Glukose diffundieren durch dünne Membranen lebender Gewebe, die hauptsächlich aus Parenchym bestehen. Wenn mit  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  plasmolysiert wird, kann die Menge der Glukose, welche durch die Scheibe diffundiert, wohl 40 mal so gross werden als normal; denn je stärker die Plasmolyse ist, desto mehr Glukose kann diffundieren. Ebenso sieht er eine Beschleunigung des Stofftransportes entstehen, wenn die Luft in den Interzellularen durch Wasser ersetzt wird. Aus diesen Versuchen schliesst er, dass die wirkliche Oberfläche, auf der die Diffusion stattfindet, eine Zunahme erfahren hat, sodass der Transport durch parenchymatisches Gewebe normal in der Wand oder durch interprotoplasmatische Teile erfolgen wird. Wenn Glukose jedoch diffundiert durch Gewebe, das plasmolysiert ist mit einer Mischung, die sowohl  $\text{Na}^+$  als auch  $\text{Ca}^{++}$  enthält, dann hängt die Schnelligkeit der Diffusion mehr oder weniger ab von dem Verhältnis  $\text{Na}^+ : \text{Ca}^{++}$ ; es kann dann ein Zustand geschaffen werden, bei dem zugleich ein geringer Transport durch das Protoplasma erfolgt. Der Transport beruht nach ihm auf Diffusion; denn wenn Glukose diffundiert durch mit  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  plasmolysierte Scheiben, wird das Gesetz von Fick bestätigt. Diffundiert jedoch  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  durch Scheiben, die mit Glukose plasmolysiert sind, dann sieht er, dass die Stoffmenge, die in einer bestimmten Zeit durch die Scheibe geht, nicht umgekehrt proportional ist mit der Dicke (d) sondern mit einem Wert, der zwischen  $d^2$  und  $d^3$  liegt. Diese Abweichung von dem Gesetz von Fick

schreibt er dem Umstande zu, dass bei der Diffusion der Elektrolyten durch Pflanzengewebe allerlei Störungen hinzu kommen können. Ob aber aus diesen Versuchen auf einen Transport in der Wand geschlossen werden darf, ist noch zu bezweifeln.

Dietrich (17) hat 1930 versucht, Chrysoidin in Hyphen von Mucorineen und Haare diffundieren zu lassen; er hatte damit aber wenig Erfolg. In 24 Stunden war das Chrysoidin über einen Abstand von 50—80  $\mu$  festzustellen. Bei der lebenden Zelle kommen nach ihm als Träger des Farbstoffes und als Substrat des Diffusionsvorganges der Zellsaftraum und das wandständige Protoplasma in Betracht. Farbstoffpartikel welche von aussen durch die intakte Membran in das Protoplasma gelangen, werden in diesem durch Diffusion sich weiter verbreiten; sie werden weiterhin an die Vakuole abgegeben werden können und in dieser weitere Verbreitung finden. Auf Grund direkter Beobachtungen lässt sich nichts aussagen über den Träger der Farbstoffdiffusion. Wohl kann er feststellen, dass die Membran nicht wesentlich an dem Vorgang beteiligt ist. Dass diese Resultate negativ ausfielen, lag gewiss auch an dem Gebrauch von Chrysoidin, das nicht nur das Protoplasma, sondern auch die Vakuole färbt.

Crafts<sup>1)</sup> (14) macht 1931 Versuche mit Cucurbita, und beobachtet dabei, dass 30—40 % des Volumens des Phloëms aus Zellwandmaterial bestehen. Ferner sind 20 % des Volumens des Phloëms Siebröhren, und nur 1.6 % dieses Volumens wird eingenommen durch die Poren der Siebplatten. Vor allem sieht er in der geringen Weite

---

<sup>1)</sup> Steward and Priestley üben in einer neulich erschienenen Publikation (Plant Physiology, 7, 1932) Kritik an Crafts, weil seine Berechnungen falsch sind. Die Verfasser zeigen, dass bei einer guten Berechnung aus den experimentell gefundenen Ergebnissen folgen muss, dass der Transport der organischen Stoffe in den Siebröhren stattfindet.

dieser Poren ein Hindernis für den Transport der Assimilate durch die Siebröhren. Er erkennt die Siebröhren also nicht als Transportbahn der Assimilate an. Auch das Protoplasma, unterstützt durch Plasmarotation ist nicht die Transportbahn, da der Transport schneller vor sich geht als der Protoplast strömt. Dann berechnet er mit dem Gesetz von Poiseuille, dass ein Druck von  $10^{-6}$  Atm./cm genügt, um die Assimilate in der Wand zu transportieren, während dieser bei einem Transport durch die Siebröhren 0.2 Atm./cm sein muss. Da er ausserdem bei dem Transport von Orange G diesen Farbstoff wohl in den Wänden, aber nicht in den Siebröhren beobachten kann, nimmt er eine Massenströmung der Assimilate in den Wänden des Phloëms an.

Auch van der Wey (86), 1932, denkt sich auf Grund von Versuchen, die er gemacht hat über den Mechanismus des Wuchsstofftransportes bei Avena-Koleoptilen, dass ein Transport in der Zellwand erfolgen muss. Da dieser Transport polar ist, kann er nicht auf reiner Diffusion beruhen. Im Gegensatz zu den Resultaten bei  $23^{\circ}$  C und  $45^{\circ}$  C sieht er, dass bei  $0^{\circ}$  C das Gesetz von Fick Gültigkeit hat. Bei diesen höheren Temperaturen, bei denen ein schnellerer Transport stattfindet als bei Diffusion möglich ist, sorgt die Aktivität der Zelle, die bei  $0^{\circ}$  C ausgeschaltet ist, für die grössere Transportgeschwindigkeit. Er nimmt an, dass die Zellwand aus Micellen und intermicellarer Substanz besteht; letztere betrachtet er als Protoplasma. Bei höherer Temperatur quillt der Protoplast stärker an als bei niedrigerer, wodurch der Wuchsstoff, der sich infolge elektrischer Kräfte in dieser intermicellaren Substanz bewegt, bei höherer Temperatur eine grössere Transportbahn benutzen kann als bei niedrigerer. Besonders in den jüngsten inneren Lagen der Zellwand findet dieser Prozess statt. Auf diese Weise kann er erklären, warum die Transportgeschwindigkeit (d.i. der Weg, den der

Wuchsstoff in einer bestimmten Zeit zurücklegt) sich nicht mit der Temperatur verändert, die Transportintensität (d.i. die Stoffmenge, die pro Zeiteinheit den Durchschnitt des Koleoptils passiert) aber wohl.

Obwohl Münch (52) 1930 bei den Siebröhren annimmt, dass der Stofftransport hier durch die Vakuole stattfindet, da in den Plasmodesmen Fortsetzungen davon anzutreffen sind, nimmt er dies im allgemeinen für das Parenchym nicht an. Nach seiner Meinung findet in parenchymatischem Gewebe der Transport durch den Protoplast, unterstützt durch Plasmarotation, statt.

Versuche, um festzustellen, ob ein Transport auch in der Hauptsache durch die Vakuolen von parenchymatischen Zellen gehen kann, sind, soviel mir bekannt ist, nie gemacht worden.

Wenn bei dem Stofftransport immer eine bestimmte Polarität vorhanden wäre, dann würde dies vielleicht das Suchen der Transportbahn einigermassen erleichtern können. Gleichwohl herrschen aber auch hierüber verschiedene Meinungen. Obwohl Louise Lauterbach (45) 1921 sah, dass ein Stoss von bestimmter Stärke basipetal und akropetal die Plasmarotation in den Zellen von *Chara* ebensoschnell zum Stillstand brachte, fand Kretschmar gerade, dass der Reiz, der bei einer Verwundung Protoplasmaströmung erzeugte, sich basipetal schneller fortpflanzte als akropetal. Aber nicht nur bei der Reizleitung sondern auch bei dem Stofftransport finden sich dergleichen entgegengesetzte Auffassungen. Bei dem Transport von  $\text{LiNO}_3$ , also einem körperfremden Stoff, durch ein Stück Bast, das zum Teil vom Holz getrennt war, fand Birch-Hirschfeld einen ebensoschnellen Transport in basipetaler wie in akropetaler Richtung. Zu demselben Resultat kam Dietrich, als er den Transport von Farbstoffen in Hyphen von *Mucor*, untersuchte. Went und van der Wey bemerkten dagegen gerade eine starke Polarität bei dem

Transport von Wuchsstoff. Es ist natürlich möglich, dass die Ursache dieser verschiedenen Resultate in dem Gebrauch von verschiedenen Stoffen liegt, da der Wuchsstoff durch die Pflanze selbst gebildet wird.

In der Länge und in der Querrichtung besteht im allgemeinen eine sehr verschiedene Transportgeschwindigkeit, was der Verschiedenheit in der Anzahl der Querwände mit ihren Protoplasmalagen zugeschrieben werden muss.

## KAPITEL II.

### BESCHREIBUNG DER VERSUCHE.

#### 1. Material.

Wie bereits in Kapitel I gesagt wurde, habe ich den Transport von  $\text{Li NO}_3$  und Kaffein durch parenchymatisches Gewebe untersucht. Eine grosse Schwierigkeit bestand darin, geeignetes Material zu finden. Die meisten Pflanzen enthalten ja sowohl Parenchym als auch Gefässbündel, welche beiden Gewebe meistens schwer von einander zu trennen sind. Eine sehr grosse Menge Parenchym, die auch noch wohl zu isolieren ist, zeigt uns das Mark von *Helianthus*, *Sambucus*, *Serratula*, *Phytolacca* usw. Hier stellt sich aber der Nachteil ein, dass dieses Mark nur kurze Zeit des Jahres lebend zu bekommen ist; sehr bald stirbt es ab, und dann ist kein Material für weitere Versuche vorhanden. Da durch die Kartoffel, die zwar der Hauptsache nach aus Parenchym besteht, nach allen Richtungen Gefässbündel laufen, ist diese für Versuche schlecht zu gebrauchen. Dasselbe gilt auch von den Keimblättern der Kastanie.

Nach einigen weiteren Versuchen mit Pflanzengeweben blieben mir schliesslich als die geeigneten Objekte für meine Untersuchungen die Tentakel von *Drosera capensis* und die Blätter der ♀ *Vallisneria spiralis*.

*Drosera capensis* wird in den Treibhäusern des Hortus Botanicus in Groningen an einer sonnigen Stelle gezogen. Für die von mir gemachten Versuche eigneten sich am besten die roten Randtentakel, die auch recht lang sind. Sie bestehen aus langen, rechtwinkeligen Zellen, die an der Spitze des Tentakels kleiner sind als an der Basis. Diese Zellen umschließen nur ein oder mehrere Spiralgefässe, die, wie sich noch zeigen wird (S. 64), keinen Einfluss haben auf die Transportgeschwindigkeit des gebrauchten Stoffes. Das Tentakel ist nach aussen mit einer Kutikula bekleidet, die für den Transportstoff undurchdringlich ist; nur da, wo seitliche Knospen an den Tentakeln vorkommen, kann er eindringen. Das Tentakel kann also ohne weiteres in die wässrige Lösung des Transportstoffes gelegt werden, so dass diese dann nur an der Schnittfläche oder bei den seitlichen Knospen eindringt und dann von Zelle zu Zelle transportiert wird.

*Vallisneria spiralis* (Familie der Hydrocharitaceae) ist eine untergetauchte Wasserpflanze mit langen, linealischen Blättern, die bei der ♀ Pflanze schmäler sind als bei der ♂. Die Pflanzen wachsen im Treibhaus an schattigen Stellen bei einer Temperatur von  $\pm 20^\circ$  C. Sowohl die ♂ wie die ♀ Pflanzen sind genotypisch gleich, da sie durch vegetative Vermehrung von einer ♂ oder ♀ Pflanze entstanden sind. Da das Wachstum während des Winters sehr gering war, musste dafür gesorgt werden, dass für die Versuche eine ausreichend grosse Anzahl Pflanzen in Vorrat war. Die Blattempidermis besteht aus kleinen, fast isodiametrischen Zellen mit sehr viel Chlorophyll. Spaltöffnungen und Haare fehlen. Darunter liegt das Mesophyll, das viel grössere rechtwinkelige Zellen hat mit weniger Chlorophyll. Dieses Mesophyll besteht aus 3 bis 4 Schichten und hat Luftgänge, die in der Längsrichtung des Blattes laufen. Darin befinden sich in Abständen von etwa 3 mm perforierte Querdiaphragmen (d.h. diese Querdiaphragmen

bestehen je aus einer Schicht von Zellen, die in ihren Ecken sehr kleine Interzellularräume offen lassen); in der Mitte jedes Querdiaphragmas ist eine grosse Sekretzelle, die Gerbsäure enthält. Die Zahl und die Verteilung der Interzellularräume, die stets durch eine Lage Mesophyll von der Epidermis getrennt sind, ist in verschiedener Höhe des Blattes verschieden; an der Basis sind mehr Luftgänge als an der Spitze des Blattes, aber stets nehmen die Interzellularräume etwa die Hälfte des Volumens des Blattes ein. Zudem hat jedes Blatt 5 Leitbündel, die es der Länge nach durchlaufen, mit seitlichen Verzweigungen. Solereder (71), der die Anatomie der Hydrocharitaceae ausführlich beschreibt, gibt von dem allen deutliche Zeichnungen. Die Nervenleitbündel sind stark reduziert; sie erhalten keine Tracheen und bestehen nur aus Parenchym. Im Mittelnerv des Blattes ist oft an Stelle des Gefäßes ein interzellularer Gang. Da die Luft in den Interzellularen nur mit Druck durch eine Flüssigkeit zu ersetzen ist, und da Tracheen fehlen, kann der Transportstoff nicht durch offene Gänge von der einen Seite des Blattes zur andern geführt werden. Ausserdem habe ich auch noch durch Versuche festzustellen versucht, dass ein solcher Transport der Länge nach durch die Interzellularen des Blattes nicht möglich ist und dass der Transportstoff von Zelle zu Zelle gehen muss.

Vallisneria zeigte sich zugleich ein sehr geeignetes Objekt zu sein, um den Einfluss der Protoplasmaströmung auf den Stofftransport zu untersuchen.

## 2. Methode.

### A. Versuche mit *Drosera*.

Um den Transport von Kaffein durch Tentakel von *Drosera capensis* zu untersuchen, wurden die langen Randtentakel von dem apikalen Teil des Blattes ab-

geschnitten und in 1 % Kaffein auf einen Objektträger gelegt. Um die Verdunstung zu verhindern, wurde das Kaffein mit einem Deckglas zudeckt. Jedoch begann es oft am Rande auszukristallisieren, da bei 15° C sich nur 1.25 % lösen kann. Zudem wurde bei dem Transport eine geringe Menge Kaffein verbraucht, so dass die Lösung während des Versuchs noch einmal durch eine neue ersetzt werden musste. Das Kaffein bildet in der Vakuole mit den darin enthaltenen Stoffen einen Niederschlag. An dem Auftreten dieses Niederschlags, der nicht im Protoplasma sondern nur in der Vakuole entsteht, kann die Diffusionsgeschwindigkeit des Kaffeins gemessen werden. Dabei bediente ich mich eines Zeiss-Mikroskops mit Okular 2 oder 4 und Objektiv A. Der Niederschlag besteht aus ursprünglich zahlreichen, äusserst kleinen Kugelchen, die später zusammenfliessen und sich zu grösseren dunkelrot gefärbten Ballen vereinigen, die sich gegen den helleren Inhalt der Vakuole deutlich abheben. De Vries (80) wies bereits 1886 darauf hin, dass die Vakuole ein oder mehr Eiweissstoffe von unbekannter Natur enthielt, die mit einem Ammonsalz einen Niederschlag bildeten. Dies wurde 1889 durch Bokorny (8) weiter untersucht, der dann dem Eiweiss den Namen „aktives Albumin“ gab. Er führt verschiedene Stoffe an, darunter auch Kaffein, die mit diesem Albumin, das im Zellsaft aufgelöst ist, einen Niederschlag bilden können. Eine eingehendere Untersuchung hierüber machte 1920 Erna Janson (30). Durch sie wird bewiesen, dass Kaffein eine Reaktion hervorruft mit einer labilen Form von Eiweiss, während Gerbsäure und Anthozyan Verunreinigungen der Kugeln bilden. Ein solcher Niederschlag entsteht nur in lebenden Zellen und nicht in toten; es ist also eine rein vitale Reaktion. Wenn die Tentakel in Wasser gelegt werden, verändert sich der Niederschlag nicht.

Von den Tentakeln habe ich die Köpfchen abgeschnitten,

da sie das Diffundieren der Flüssigkeit nach innen mehr oder weniger verhindern. Ich habe die Transportgeschwindigkeit, wenn nicht anders gemeldet, stets in basipetaler Richtung bestimmt. Dies ist geschehen, weil die Basis nach etwa einer Stunde sich oft umbiegt, was das Messen der Transportstrecke erschwert, während die Spitze gerade bleibt.

Die Transportgeschwindigkeiten in den Tentakeln von *Drosera* wurden bei Temperaturen von 10—35° C bestimmt. Die Versuche bei 10—20 °C wurden in einem Zimmer mit derselben Temperatur gemacht, während bei der Temperatur von 25—35° C das Mikroskop mit dem Objektträger, auf dem die Tentakel lagen, (und zugleich eine Kaffeinlösung zum Nachfüllen) in einem kleinen Thermostaten stand. Dieser bestand an einer Seite aus Glas, wodurch das Licht auf den Mikroskopspiegel fiel. An den Seiten waren kleine Klappen angebracht, die es ermöglichten, das Objekt auf der Mikroskopptafel zu verschieben; Stellschraube und Okular des Mikroskops blieben ausserhalb des Thermostaten. Durch elektrische Erwärmung der Bodenfläche, eine Erwärmung, die sich ein- und ausschalten liess, wurden Mikroskop und Objekt auf die gewünschte Temperatur gebracht und auf ihr gehalten.

### B. Versuche mit *Vallisneria*.

In einem Blatt von *Vallisneria spiralis*, das noch an der Pflanze sitzt, ist keine Protoplasmaströmung wahrzunehmen, was Hauptfleisch (24) 1892 bereits feststellte und Fitting (19) 1925 bestätigte. Dies ist leicht zu beobachten, da eine Pflanze in einem Aquarium von 20 cm Höhe schon Blätter von 40 cm Länge bilden kann, deren obere Enden dann auf der Oberfläche des Wassers treiben. Diese können, während der Kontakt mit der Pflanze erhalten bleibt, zum Teil aus dem Aquarium genommen und mikroskopisch untersucht werden. 1925 und 1928 hat

Fitting (19, 20) die Empfindlichkeit des Protoplasmas von *Vallisneria* für viele Stoffe untersucht. Durch verschiedene mechanische und chemische Reize, z.B. durch 0.0001 %  $\text{CuSO}_4$ , konnte in den Blättern Protoplasmaströmung erzeugt werden. Doch konnte er auch in Blattstücken mit strömendem Protoplasma diese Strömung dadurch zum Stillstand bringen, dass er die Blattstücke bei konstanter Temperatur und Dunkelheit in sehr reines, zweimal destilliertes Wasser brachte. Die absolute Reinheit des Wassers war eine wichtige Bedingung; darum hat er stets aus Glas in Glas destilliert, wobei er einen Destillierapparat gebrauchte, der ganz aus Jena-Glas Nr. 20 bestand und den er S. 430—439 beschreibt. Der Methode von Fitting bin ich gefolgt; ich habe die Petrischalen und alles, was sonst gebraucht wurde, wie Pipetten, Glaswolle, Erlenmeyer usw., um sie gründlich zu reinigen, einen Tag in  $\text{K}_2\text{Cr}_2\text{O}_7 + \text{H}_2\text{SO}_4$  liegen lassen und sie dann mit zweimal destilliertem Wasser gut abgespült. Verunreinigungen, die Protoplasmaströmung hervorrufen können, werden auf diese Weise vermieden. Derartig behandelte Schalen usw. werden im folgenden „rein“ genannt.

Zuerst muss aber deutlich festgestellt werden, was Fitting unter „rotierenden“ Blättern und was er unter „stillen“ Blättern versteht; denn ich habe dieselben Begriffe gebraucht. Unter „rotierenden“ Blättern sind Blätter zu verstehen, in denen während des Versuchs in weitaus den meisten Mesophyllzellen und oft auch in den Epidermiszellen Protoplasmaströmung stattfindet. Ein Kriterium für die Protoplasmaströmung zeigt sich in der rotierenden Bewegung der Chlorophyllkörper in der Zelle. Die Rotation erfolgt aber nicht in allen plasmatischen Schichten einer Zelle gleich schnell. Die alleräußerste Schicht befindet sich in Ruhe. Bald darauf folgt aber eine Schicht mit starker Protoplasmaströmung, die jedoch nach der Vakuole hin wieder etwas abnimmt. Nach Fitting ist eine starke

Plasmarotation verbunden mit einer schnellen rotierenden Bewegung der Chloroplasten, und es nehmen viele Chloroplasten daran teil. Die Protoplasmaströmung verläuft nicht in allen Zellen in gleicher Richtung. Oft läuft der Strom in der einen Zelle linksherum, in der andern rechtsherum; nach Hauptfleisch ist die Stromrichtung sogar in ein und derselben Zelle nicht einmal konstant. Nach Pekarek und Fürth (53) strömen in Zellen von *Elodea*, die nebeneinander liegen, die Protoplasmata mit Vorliebe in derselben Richtung, während Zellen, die übereinander liegen, mit Vorliebe eine entgegengesetzte Stromrichtung haben. Ob sich bei *Vallisneria* eine solche Vorliebe auch bemerkbar macht, habe ich nicht untersucht. Bei „stillen“ Blättern sind die Chlorophyllkörper in Ruhe. Meistens ist hier auch keine Bewegung in dem hyalinen Protoplasma zu sehen, nur vereinzelt bewegen sich noch wohl einmal Kerne oder einzelne Mikrosomen. Eine solche Bewegung ist jedoch schwer festzustellen, da die Protoplasmaschicht dünn ist und die Beobachtung einer eventuellen Bewegung zudem noch durch die grünen Chlorophyllkörper erschwert wird. Es kann also im Protoplasma noch wohl etwas Bewegung sein, während die Chloroplasten in Ruhe sind; ich rechne aber solche Zellen zu den „stillen“. Eine Bewegung des Protoplasmas kann auch wohl einmal die Folge sein von einer örtlichen Beschädigung und ist, falls nicht zu viel Zellen rotieren, nicht hinderlich.

Nach der Methode von Fitting ist es also möglich, sowohl „stille“ als auch „rotierende“ Blätter zu bekommen, und der Transport eines bestimmten Stoffes kann bei beiden untersucht werden. Als Transportstoff wurden  $\text{LiNO}_3$  oder Kaffein verwandt, wobei von beiden je 1 g in 100 ccm Wasser oder in 100 ccm Wasser + 2 g Agar aufgelöst wurde.

Die Blätter von *Vallisneria* wurden, nachdem sie abgepflückt waren, im Treibhaus direkt abgespült und

abgerieben, um alle Unreinigkeiten, die daran hängen (wie kleine Diatomeen, Algen usw.), zu entfernen. Das Wasser, das dazu gebraucht wurde, hatte ungefähr dieselbe Temperatur wie das im Aquarium. Darnach mussten sie in Stücke von erforderlicher Länge ( $\pm 8$  cm) geschnitten werden. Am liebsten hätte ich von jedem Blatt nur den apikalen Teil genommen, um so wenig wie möglich Wundflächen zu haben. Da dann jedoch das verfügbare Material zu schnell verbraucht sein würde, war ich gezwungen, einige Stücke von jedem Blatt zu nehmen. Die Blattstücke wurden zuerst noch einige Male mit destilliertem Wasser abgespült und dann, nachdem sie mit einem reinen baumwollenen Tuch etwas getrocknet waren, in Petrischalen befestigt. Fitting gebrauchte für dieses Trocknen (S. 290) Filtrierpapier. Da er später aber mitteilt, der Extrakt des Filtrierpapiers könnte Protoplasmaströmung verursachen, hielt ich es für weniger geeignet.

Ich werde zuerst kurz die Versuchsanordnung von Bierberg (6) beschreiben, dessen Veröffentlichung die Veranlassung zu meinen Versuchen gewesen ist, und komme dann zu der Methode, nach der ich selbst meine Versuche anstelle.

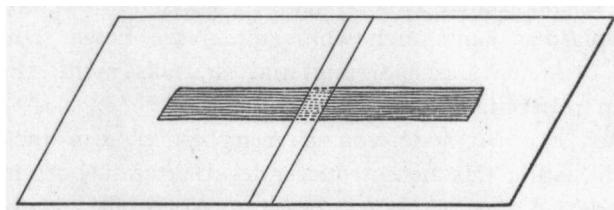


Fig. 1. Versuchsanordnung von Bierberg.

Bierberg führte seine Versuche in der Weise aus, „dass zunächst ein schmaler Streifen der Blätter, mit einer dicken Fettschicht umgeben wurde, nachdem vorher das anhaftende Wasser mit Filtrierpapier möglichst abgesogen war. Sodann

wurde der eingefettete Streifen mit einem schmalen, rechteckigen Deckglase bedeckt, und da die Fettschicht genügend dick gewählt war, genügte ein ganz leichter Druck, um den Raum zwischen Deckglas und Objektträger vollständig mit Fett auszufüllen. Da auch der Objektträger in seiner ganzen Breite, der Breite des Deckglases entsprechend, gut eingefettet wurde, so war ein Zusammenfliessen der auf die beiden Seiten des Objektträgers gebrachten Flüssigkeiten ausgeschlossen."

An die eine Seite brachte er  $H_2O$ , an die andere Seite den aufgelösten Transportstoff. Dann beobachtete er, wie weit dieser in einer bestimmten Zeit und unter bestimmten Umständen durch das Blatt transportiert wurde. Dieser Transportabstand gilt nach ihm für *rotierende Blätter*. Dadurch, dass er den Objektträger mit dem Blatt, das an beiden Seiten in Wasser lag, 12 bis 20 Stunden im Dunkeln auf ein Gefäß legte, das 100 ccm  $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{2}$  %iges Aetherwasser enthielt, und das ganz unter einer Glasglocke stand, konnte er die Protoplasmastromung zum Stillstand bringen. Dadurch, dass er schnell das Wasser an einer Seite durch den Transportstoff ersetzte und den Objektträger wieder in die Aetheratmosphäre zurückbrachte, konnte er die Transportgeschwindigkeit in *stillen Blättern* finden. Durch einen Vergleich zwischen diesen beiden Werten konnte der Einfluss der Protoplasmastromung auf den Stofftransport bestimmt werden.

Ich habe meinen eigenen Versuch anders angestellt als den hier beschriebenen, da das Vaselin bei einer verhältnismässig niedrigen Temperatur bereits schmilzt, was eine Kommunikation zwischen den beiden Hälften zur Folge haben kann. Ausserdem ist die Menge Transportstoff, die gebraucht werden kann, sehr gering, sodass dadurch die Konzentration während des Versuchs sich leicht verändern kann. Darum habe ich den Objektträger ersetzt durch eine Petrischale und das Glasstreifchen durch einen

Paraffinstreifen. Dieser Paraffinstreifen hatte in der Mitte einen Spalt, durch den das Blatt gesteckt und der dann mit Paraffin gedichtet wurde. Da der Schmelzpunkt des gebrauchten Paraffins  $45^{\circ}$  C ist, war die Schwierigkeit, die sich beim Gebrauch von Vaselin einstellte, vermieden. Aber eine andere Schwierigkeit machte sich bemerkbar. Es kostete nicht nur viel Zeit, einen solchen Paraffinstreifen herzustellen, sondern dieser löste sich leicht von der Glasplatte ab, manchmal bei der Hälfte der Versuche. Es zeigt sich also, dass die Adhäsion des Paraffins an die Glasplatte nicht so gross ist, wie bei den Versuchen Fittings (S. 292 und S. 295).

Schliesslich habe ich eine Methode gefunden, nach der ich einen grossen Teil der Versuche ausgeführt habe. Diese wird in der Folge als „Versuchsanordnung I“ bezeichnet.

#### a. Versuchsanordnung I.

Diese gestaltet sich folgendermassen (Fig. 2). Zwei Petrischalen  $P_1$  und  $P_2$  mit einem Durchmesser von 9 und 16 cm werden ineinander gestellt. In die kleinste sind in dem Uebergang vom Boden zum Rand drei längliche Öffnungen geschliffen, durch die die Blattstücke B gerade gesteckt werden können. Diese werden hier mit Paraffin (Schmelzpunkt  $45^{\circ}$  C)  $\pm 3$  mm weit festgeklebt. Die Blattenden werden durch lose Glasstreifchen (G), die in destilliertem Wasser aufbewahrt werden, unter Wasser gehalten. Das ist besser, als wenn man die Blätter mit Paraffin am Boden der grossen Schale festkleben würde. Denn falls einmal die kleine Schale in der grossen etwas verschoben wird, verschieben sich die Glasstreifchen mit und halten das Blatt in der ursprünglichen Lage, während es sonst, wenn es festgeklebt wäre, leicht beschädigt werden könnte.

Die auf diese Weise benutzten Schälchen mit Blättern werden, nachdem sie noch einmal mit destilliertem Wasser

ausgespült sind, mit zweimal destilliertem Wasser nachgespült und dann mit zweimal destilliertem Wasser in einen dunklen Thermostaten bei 30° C gestellt. Als das Wasser täglich zweimal durch frisches zweimal destilliertes Wasser ersetzt worden war, war nach 2 mal 24 Stunden meistens keine Protoplasmaströmung mehr zu bemerken. Ich hatte dann also stille Blätter bekommen. Das Wasser, das zum Erneuern verwandt wurde, hatte vorher mindestens einen Tag im Thermostaten gestanden, wo es dann genug

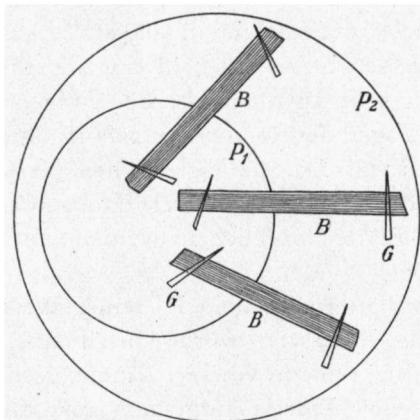


Fig. 2. Versuchsanordnung I. Zwei Petrischalen ineinander.

P<sub>1</sub> = die kleine Schale; P<sub>2</sub> = die grosse Schale;  
B = Blattstück von Vallisneria; G = Glasstreifchen.

O<sub>2</sub> aufgenommen und dieselbe Temperatur bekommen hatte, wie das in den Schälchen mit den Blättern.

Wenn die Stückchen Paraffin 5 mal 24 Stunden in 2 mal destilliertem Wasser gelegen haben, haben sie noch keine Stoffe abgegeben, die eine Plasmarotation erzeugen könnten, da die stillen Blätter in diesem Wasser nicht zu rotieren beginnen. Das Paraffin konnte also ohne Mühe verwandt werden, um die Blätter in den Öffnungen der kleinen Schale wasserdicht festzukleben.

Das Vorhandensein von Protoplasmaströmung wurde festzustellen versucht mit einem Zeiss-Mikroskop mit Kompensationsokular 4 oder 12, kombiniert mit der Wasserimmersion D. Obwohl die Protoplasmaströmung durch Licht befördert wird, wirkt eine solche kurze geringe Belichtung nicht direkt störend (Schweickerdt, 70). Blätter, die nach zwei Tagen noch rotierten, wurden beseitigt.

War jedoch beabsichtigt, rotierende Blätter zu bekommen, dann blieben sie 42 Stunden in Leitungswasser, und dann kamen sie noch 6 Stunden in 0.0001 %  $\text{CuSO}_4$ , gelöst in Leitungswasser. Dann trat bald eine allgemeine Rotation ein, die auch sehr lang anhielt. Bei einigen Blättern hat nach 3 bis 4 Tagen die Rotation aufgehört; andere rotierten, bis sie abstarben. Da die eigentlichen Versuche bis zu 18 Stunden dauerten, konnte der Transport von  $\text{LiNO}_3$  durch stille Blätter verglichen werden mit dem durch rotierende.

Bei stillen Blättern blieb in  $P_2$  reines Wasser, während das Wasser in  $P_1$  ersetzt wurde durch eine Lösung von 1 %  $\text{LiNO}_3$  in reinem Wasser. Immer wurde die erste Lösung mit einer Pipette aufgesaugt und die zweite mit einer Pipette nachgefüllt. Mechanische Reize wurden auf diese Weise soviel wie möglich vermieden. Bei rotierenden Blättern blieb in  $P_2$  die 0.0001 %  $\text{CuSO}_4$ , und in  $P_2$  kam 1 %  $\text{LiNO}_3$ , aufgelöst in 1 %  $\text{CuSO}_4$  in Leitungswasser.

Um eine Verdunstung zu verhindern, wurde das Ganze mit dem Deckel der grossen Schale zugedeckt. Zur Kontrolle wurde nach Ablauf des Versuchs zuerst nachgesehen, ob in  $P_2$  auch Nitrat vorhanden war. [Molisch (51) gibt Diphenylaminschwefelsäure als Reagenz an], und gleich darauf wurde die Strecke bestimmt, wie weit  $\text{LiNO}_3$  transportiert worden war.

Diese Versuchsanordnung kann gemacht werden, da die Vallisneriablätter an ihrer ganzen Oberfläche permeabel

sind für den Transportstoff, sodass dieser nicht blass an den Schnittflächen einzudringen braucht. Aber sie genügte doch nicht ganz, da sich noch verschiedene kleine Mängel einstellten. Ich möchte hier nur auf folgende hinweisen:

a.  $\text{LiNO}_3$ , das in  $P_1$  in das Blatt eindringt, wird in dasselbe transportiert, und kommt in den Teil des Blattes, der in  $P_2$  liegt. Es kann hier wieder leicht aus dem Blatt in das Wasser diffundieren, was zur Folge haben kann, dass der gefundene Transportabstand zu klein ist.

b. Das Paraffin umschliesst das Vallisneriablatt einige mm. Dadurch wird dem Blatt an dieser Stelle die Lufterneuerung entzogen, was Sauerstoffmangel zur Folge hat. Schuster (69) wies schon 1913 darauf hin, dass ohne  $\text{O}_2$  keine Protoplasmaströmung möglich sei. Es schien ihm so, als ob durch die Sauerstoffentziehung die Protoplasmaströmung sich zuerst etwas beschleunigte, dann verlangsamte und endlich aufhörte. In der Tat sah ich auch, dass an den eingeschmolzenen Stellen die Protoplasmaströmung weniger stark war als an den andern. Das ist jedoch kein grosses Hindernis, da der Transportstoff, sobald er die 3 mm durch Diffusion passiert hat, doch wieder mit stillen oder rotierenden Zellen in Berührung kommt, die dann noch ihren Einfluss geltend machen können.

c. Da die rotierenden Blätter in 0.0001 %  $\text{Cu SO}_4$  liegen, könnte dies vielleicht einige Veränderung im Protoplast zuwege bringen.

d. Das gebrauchte Paraffin schmilzt erst bei  $45^\circ \text{ C}$ . Doch darf kein Paraffin mit niedrigerem Schmelzpunkt gebraucht werden, da die Versuche bei  $30^\circ \text{ C}$  gemacht werden; denn wenn eine dünne Fettschicht auf dem Wasser läge, würde sie für die mikroskopische Untersuchung hinderlich sein. Wenn jedoch ein Blatt auf seiner ganzen Länge mit geschmolzenem Paraffin eingefettet wird, zeigt es noch geringe Protoplasmaströmung, wenn es nach einigen Stunden wieder zum Vorschein geholt wird. Auch

ist es dann noch zu plasmolysieren. Das geschmolzene Paraffin hat also nicht tödend gewirkt.

e. Eine 1 % LiNO<sub>3</sub>-Lösung befördert die Protoplasmaströmung, sogar eine ½ % LiNO<sub>3</sub>-Lösung tut dies noch in geringem Masse. Wenn eine 1 %-ge Lösung in einem stillen Blatt diffundiert, dann wird dies nahe bei der Scheidewand, je nach der Empfindlichkeit des Objekts für einen solchen Reiz, zuweilen eine geringe Protoplasmaströmung zur Folge haben in dem Teil, der im reinen Wasser liegt, die aber nach einigen Stunden auf alle Fälle wieder verschwunden ist. Das bewirkt aber doch, dass wir an dieser Stelle die Diffusionsgeschwindigkeit in gänzlich stillen und in rotierenden Blättern nicht mit einander vergleichen können, wohl aber in Blättern mit sehr geringer und mit starker Plasmarotation.

Dies alles veranlasste mich zu einer „Versuchsanordnung II“, die den grössten Teil meiner Versuche bildet.

#### b. Versuchsanordnung II.

Auf ein Objektglas wurden an der einen Seite zwei Stückchen Agar mit LiNO<sub>3</sub> (2 % Agar + 1 % LiNO<sub>3</sub> in Wasser) oder Agar mit Kaffein (ebenfalls 1 %) aufeinander

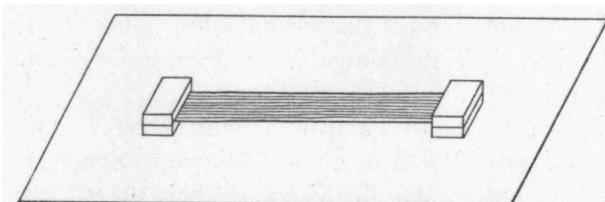


Fig. 3. Versuchsanordnung II. Vallisneriablattstück mit Agarstückchen auf dem Objektglas.

gelegt, jedes 6 × 6 × 1.5 mm, an der andern Seite zwei Stückchen Agar von derselben Grösse und dazwischen ein 4 cm langes Vallisneriablattstück, wie Figur 3 zeigt.

Die beiden Blattenden stehen oben und unten mit Agarstückchen in Berührung. Das Ganze wird in eine zugedeckte Petrischale auf sehr feuchtes Filtrerpapier gelegt, sodass ein Austrocknen des Blattstückes, was ein Aufsaugen des Transportstoffes verursachen könnte, ausgeschlossen ist. Mit Hilfe eines Zeiss-Mikroskops mit Okular 5 und Objektiv D wird untersucht, ob eine Protoplasmaströmung vorhanden ist. Der Gebrauch einer Wasserimmersion ist nicht nötig, da die Blätter während des Versuchs nicht in Wasser liegen. Legte man sie in Wasser, so könnte dadurch gerade eine Veränderung in der Protoplasmaströmung entstehen. Durch Schneiden, Reinmachen, Abreiben, Trocknen usw. ist zuvor eine Rotation in dem Blatt erzeugt, die während des Versuchs bestehen bleibt. Dadurch, dass aus dem Agar Stoffe in das Blatt diffundieren, kann die Plasmarotation vielleicht noch beschleunigt werden. Löst man im Agar zugleich 0.0001 % CuSO<sub>4</sub> auf, dann nimmt die Rotationsgeschwindigkeit durchaus nicht zu. Das ist also bei dieser Versuchsanordnung nicht nötig, im Gegensatz zu Versuchsanordnung I.

Werden die Versuchsstoffe im Dunkeln in eine Schale gelegt, in der ausser dem Filtrerpapier auch noch  $\frac{1}{12}$  % Aether ist (d.h. 0.084 ccm Aether in 100 ccm Luft), dann hat nach 2½ bis 3 Stunden die Rotation des Blattes aufgehört. Der Aether wirkt hier narkotisierend auf die Protoplasmaströmung. Denn wenn ein Blatt, nachdem es 18 Stunden im Dunkeln in einer solchen Aetherkonzentration gewesen ist, ohne Aether in das Licht gestellt wird, dann ist nach einer Stunde wieder eine allgemeine Plasmarotation eingetreten; ausserdem können die Zellen dann auch noch plasmolysiert werden. Nach Josing (32) ist  $\frac{1}{8}$  % Aether noch nicht hinreichend, um die Plasmarotation zum Stillstand zu bringen; er verwandte ihn aber nur kürzere Zeit. Da meine Blätter nach 18 Stunden in  $\frac{1}{8}$  %

Aether tot waren und in  $1/_{12}$  % gut narkotisiert, habe ich die schwächere Konzentration gebraucht.

Auch auf diese ganz andere Weise kann der Transport von  $\text{LiNO}_3$  oder Kaffein durch stille oder rotierende Blätter miteinander verglichen werden.

Die Versuche zur Bestimmung der Transportgeschwindigkeiten in Vallisneriablättern wurden gemacht bei 0, 10, 19 und  $30^\circ$  C. Durch einen Eisschrank liess sich eine konstante Temperatur von  $0^\circ$  C erreichen, während durch den Gebrauch eines Thermostaten die Temperatur konstant auf  $30^\circ$  C gehalten werden konnte. Bei den Versuchen, die bei den andern Temperaturen gemacht wurden, war der Durchschnitt der Temperatur des Zimmers, in dem die Versuche gemacht wurden,  $10^\circ$  oder  $19^\circ$  ( $\pm 1^\circ$ ) C. Ganz genau konstant waren diese zwei Temperaturen also nicht. Da die Blattstücke jedoch in zugedeckten Petrischalen in feuchter Umgebung lagen, hat eine geringe Temperaturveränderung der umgebenden Luft während des Versuchs wenig Einfluss haben können; diese mittlere Temperatur darf also wohl angenommen werden.

### 3. Reagentia.

Das Vorhandensein von  $\text{LiNO}_3$  wird dadurch festgestellt, dass man das Blattstück, das untersucht werden soll, in Stückchen schneidet und diese spektroskopisch auf das Vorhandensein von Li untersucht. Die Blattstückchen werden in einer kleinen Spiritusflamme verbrannt; dann erhält man durch ein Spektroskop à vision directe ein deutliches Spektrum. Das Lithium-Spektrum besteht in der Hauptsache aus zwei roten Linien, von denen besonders die eine deutlich zu sehen ist. Diese liegt ungefähr mitten zwischen der roten K-Linie und der gelben Na-Linie und ist nach einiger Uebung direkt zu erkennen. Der Gebrauch der Spiritusflamme hat den Vorteil, dass sie selbst ein Spektrum gibt, in dem die gelbe Na-Linie deutlich auftritt.

Die Stelle der Li-Linie liess sich dadurch leichter bestimmen, und der Gebrauch eines Vergleichsspektrums war überflüssig.

Die Genauigkeit, mit der Li festgestellt werden konnte, fand ich folgendermassen. Filtrerpapierstreifchen von 5 mm Breite (mittlere Breite des Blattes) wurden in verschiedenen starke  $\text{LiNO}_3$ -Lösungen getaucht und darauf mit Löschpapier leicht abgetrocknet. Dann wurden sie, wie das Vallisneriablatt, in Stückchen von 3 mm Länge zerschnitten und auf das Vorhandensein von Li spektroskopisch untersucht. Papierstreifchen, die in 0.001 %  $\text{LiNO}_3$  getaucht waren, zeigten eben die Li-Reaktion. Da ein solches Stückchen Filtrerpapier  $\pm 1.8$  mg Flüssigkeit aufgenommen hatte, enthielt es also 0.018  $\gamma$   $\text{LiNO}_3$ . Eine so geringe Menge  $\text{LiNO}_3$  liess sich also noch gerade feststellen. Bierberg gibt nicht an, welche Empfindlichkeit für Li er fand. Birch—Hirschfeld gibt 0.0005 %  $\text{LiNO}_3$  an, hat aber den Papierstreifen nicht in kleine Stückchen zerschnitten.

Nach der Methode von Amelink (1)<sup>1)</sup> wird bei Vallisneria mikrochemisch auf Kaffein reagiert. Wenn nämlich 5 %  $\text{AuCl}_3$ , das mit 1 % HCl angesäuert ist, in eine Lösung gebracht wird, die Kaffein enthält, dann entsteht nach etwa  $\frac{1}{2}$  Minute ein gelber kristallinischer Niederschlag. Er besteht aus doppelbrechenden, meist sternförmig gruppierten Nadeln, welche gerade auslöschen. Sie können am besten mit einem Polarisationsmikroskop aufgesucht werden. Sie haben viel Aehnlichkeit mit Nadeln, die durch HCl und  $\text{AuCl}_3$  gebildet werden. Diese haben jedoch keine spitzen Enden, sind kürzer und liegen bunt durcheinander.

Um nun die Strecke zu finden, über die das Kaffein im

---

<sup>1)</sup> Auf diese Methode machte mich Prof. Dr. D. van Os aufmerksam, wofür ich ihm herzlich danke.

Blatt transportiert worden war, wurde dieses in Streifchen von 1 mm Länge zerschnitten. Jedes Streifchen wurde mit ein paar Tropfen Wasser auf einem Objektglas erwärmt, und dann konnte auf obige Weise mit  $\text{Au Cl}_3$  die Transportstrecke des Kaffeins festgestellt werden. Die Genauigkeit mit der das Kaffein festgestellt werden konnte, wurde auf dieselbe Weise gefunden wie die von Li mit Hilfe eines Streifchens Filtrerpapier. Jedoch wurde dies hier in Streifchen von 1 mm Länge zerschnitten. In einem Streifchen Papier, das in 0.1 % Kaffein getaucht war, konnte dieser Stoff noch gerade festgestellt werden. Ein solches Streifchen Filtrerpapier nahm  $\pm 0.6$  mg Flüssigkeit auf, die also 0.6  $\gamma$  Kaffein enthielt. Das letzte Blattstückchen, das noch reagierte, musste also mindestens 0.6  $\gamma$  Kaffein enthalten.

Das Vallisneriablatt wurde der Diffusionsrichtung entgegengesetzt in Streifchen zerschnitten. Zuerst wurden also die Teile, die ganz sicher keinen Transportstoff enthielten, abgeschnitten und darnach die andern. Die Möglichkeit einer Verunreinigung wurde dadurch verringert.

Diese Methoden, den gebrauchten Transportstoff nachzuweisen, sind qualitativ, nicht quantitativ. Es lässt sich zwar nachweisen, dass die Konzentration des Stoffes am Anfangspunkt grösser ist als in den weiteren Teilen, aber die genaue Menge in jedem Stückchen kann auf diese Weise nicht bestimmt werden.

#### 4. Variabilität des Materials.

Drosera liefert kein vollkommen „einheitliches“ Material. Wohl wurden ständig die längsten Randtentakel, also die, die an der meist apikalen Seite vorkommen, gebraucht, aber doch kann es vorkommen, dass nach etwa 30 Minuten in zwei ähnlich behandelten Tentakeln, die bei der Diffusion des Kaffeins zurückgelegten Wege um 200  $\mu$  differieren können.

Ferner muss daran gedacht werden, dass Versuche, die in verschiedenen Jahreszeiten gemacht werden, verschiedene Resultate liefern können. 1915 stellte Fitting (18) fest, dass bei vielen Zellen die Permeabilität im Winter (November bis Mai) geringer ist als im Sommer (Mai bis November). Bei *Drosera* treten solche Unterschiede auch auf. Denn bei einer Serie von Versuchen, die im Januar mit blassroten, beinahe farblosen Tentakeln gemacht wurden, ergab sich eine geringere Transportgeschwindigkeit für Kaffein als bei einer gleichen Serie von Versuchen, die sechs Wochen später gemacht wurden mit sehr roten Tentakeln von Pflanzen, die reichlich Sonnenlicht genossen hatten und vielleicht auf eine einigermassen andere Weise gezüchtet worden waren. Ich habe darum soviel wie möglich Material verwandt, das gleich aussah und das unter gleichen Verhältnissen gezüchtet wurde.

Auch bei *Vallisneria* konnte ich fortdauernd solche individuelle Unterschiede nachweisen. Wie schon bemerkt wurde, waren die *Vallisneria*-pflanzen alle genotypisch gleich. Sie wurden an einigermassen schattigen Stellen bei  $\pm 20^\circ$  C gezüchtet, und standen deshalb alle unter ziemlich gleichen Lebensbedingungen. Aber das Alter oder die Breite des Blattes kann eine grosse Rolle spielen; denn die zurückgelegte Strecke, über die  $\text{LiNO}_3$  oder Kaffein transportiert wird, kann trotz gleicher äusserer Bedingungen bei dem einen Blatt anders sein als bei einem andern. Auch können die Transportstrecken an verschiedenen Stellen desselben Blattes voneinander abweichen.

Was die Breite des Blattes betrifft, so möchte ich auf folgendes hinweisen. In einer *Vallisneriakultur* gibt es nicht nur breite und schmale Blätter, sondern jedes Blatt ist auch an der Spitze breiter als an der Basis. Und da die Kaffein- oder die  $\text{Li}$ -Reaktion erst erfolgt, wenn eine bestimmte Stoffmenge in dem Blattstreifchen vorhanden ist, kann es geschehen, dass ein Streifen von 3 mm eines

breiten Blattes wohl reagiert und ein gleichlanges Streifchen eines schmalen Blattes nicht, obwohl beide in gleicher Volumen gleichviel Stoff enthalten. Darum habe ich bei diesen Versuchen die aussergewöhnlich breiten oder schmalen Blattstücke nicht gebraucht.

Der stark basal gelegene Blattteil ist sehr oft hellgrün oder weiss, bisweilen in einer Länge bis 10 cm. Es stellte sich heraus, wie ich noch zeigen werde (S. 105), dass  $\text{Li NO}_3$  hier schneller transportiert wurde als in dem mehr apikalen grünen Teil. Darum habe ich den Transport durch die untersten 5 cm nicht in den Tabellen angegeben. Auch Schweickerdt (70) gebraucht bei seinen Versuchen über den Einfluss des Lichtes auf die Protoplasmaströmung die ganz jungen Blätter nicht, da die durch das Reinigen entstandene Protoplasmaströmung in ihnen nur langsam zur Ruhe kommt. Wenn sie aber einmal zur Ruhe gekommen ist, dann besteht kein Unterschied zwischen der Reaktionsgeschwindigkeit bei jungen und alten Blättern. Ich habe bereits darauf hingewiesen (S. 59), dass je nach der Jahreszeit die Permeabilität der Zellen verschieden sein kann. Dadurch lässt sich vielleicht einigermassen die Variabilität erklären, obschon die Versuche, die sich freilich über einige Jahre verteilen, hauptsächlich zwischen September und März unternommen wurden. Schaeede (65), der bei der Aufnahme von Farbstoffen durch eine Pflanzenzelle eine grosse Variabilität findet, gibt sich damit zufrieden, „Ernährungs- und Entwicklungsstadien der Pflanze wie auch noch unbekannte Faktoren“ dafür verantwortlich zu machen. Fitting (19) spricht von der „Launenhaftigkeit“ von *Vallisneria*; Schweickerdt schreibt sie inneren Faktoren zu, während Jacob (29) findet, dass eine grosse Variabilität im Material besteht, wenn er den Einfluss einer Verwundung auf die Dauer der Protoplasmaströmung bei Sauerstoff-Ausschluss untersucht. Er denkt, verschiedene Teile seien schon, ehe der Versuch beginnt,

in irgend einer Weise, etwa durch Schnecken oder Infusorien gereizt worden.

Der einzige mögliche Weg war also, die Ergebnisse statistisch zu bearbeiten, da eine einzelne Beobachtung, kein gutes Bild ergibt. Um die Transportgeschwindigkeit durch Tentakel von *Drosera* festzustellen, begnügte ich mich mit einem Durchschnitt aus 30 Beobachtungen, während ich für die Bestimmung der Transportgeschwindigkeit bei *Vallisneria* für  $\text{Li NO}_3$  einen Durchschnitt aus 100, für Kaffein aus 50 Beobachtungen berechnete.

### 5. Besprechung der Fehler.

Die Transportstrecken bei *Drosera* sind mit dem Mikroskop bestimmt und in  $\mu$  ausgedrückt. Durch die grössere Genauigkeit ist der mittlere Fehler klein, nämlich 1 bis 2 % des Durchschnitts. Dieser Durchschnitt weicht also wenig von dem wahren Wert ab, so dass eine verhältnismässig geringe Zahl von Beobachtungen (hier 30 für jeden Versuch) genügte.

Bei *Vallisneria* treten grössere Abweichungen vom Durchschnitt auf. Die Transportstrecken für  $\text{LiNO}_3$  wurden auf folgende Weise gefunden.

Bei Versuchsanordnung I wurde das Blatt in Stückchen von 5 mm zerschnitten, die nacheinander auf das Vorhandensein von Li untersucht wurden. Zeigt das erste Stückchen eine Reaktion und das zweite nicht mehr, dann enthält das erste Stückchen mindestens 0.018  $\gamma$   $\text{LiNO}_3$  (Siehe S. 57) während das zweite wohl  $\text{LiNO}_3$  enthalten kann, aber weniger als 0.018  $\gamma$ . Die Strecke über die  $\text{LiNO}_3$  diffundiert ist, lässt sich dadurch schwerlich genau angeben; sie kann sowohl etwas mehr als auch etwas weniger als 5 mm betragen. Darum habe ich 5 mm als Durchschnitt genommen. Zeigen zwei aufeinanderfolgende Stückchen eine Reaktion und das dritte nicht, dann ist  $\text{LiNO}_3$  über 10 mm diffundiert usw. Da die Blattstückchen sehr gross sind,

entsteht bei der geringen Transportstrecke ein ziemlich grosser mittlerer Fehler, nämlich von 5.6 bis 9.3 %.

Bei Versuchsanordnung II, wo die Stückchen 3 mm gross sind, ist der Fehler geringer. Da die Blattstückchen hier kleiner sind, muss die durchschnittliche  $\text{LiNO}_3$ -Konzentration in dem Blattstückchen, das noch eben Reaktion zeigt, grösser sein als bei Versuchsanordnung I; denn wieder müssen die Blattstückchen mindestens 0.018 γ  $\text{LiNO}_3$  enthalten, um eine positive Li-Reaktion zeigen zu können. Ein Blattstückchen, in dem die Menge  $\text{LiNO}_3$  geringer ist, gibt keine Reaktion. Wenn also zwei aufeinanderfolgende Stückchen, jedes von 3 mm Länge, eine Li-Reaktion geben, dann enthält das zweite Stückchen mindestens 0.018 γ  $\text{LiNO}_3$ . Das dritte Stückchen kann auch  $\text{LiNO}_3$  enthalten; aber diese Menge ist, wenn das Stückchen keine Reaktion gibt, geringer als 0.018 γ. Bei einem solchen Versuch habe ich für die Strecke, über die  $\text{LiNO}_3$  transportiert wurde, 6 mm gerechnet. Es wird dann nicht gerechnet mit dem Li, das vielleicht noch in dem folgenden Stückchen ist, aber wegen geringer Konzentration nicht nachgewiesen werden kann. Um die durchschnittliche Transportstrecke genauer zu bestimmen, bin ich folgendermassen zu Werke gegangen. Das Blatt wird abgeschnitten genau an der Grenze des Agarblöckchens mit  $\text{LiNO}_3$ . Das erste Stückchen, das dann folgt, wird 1, 2 oder 3 mm lang genommen, und erst von da an werden alle Stückchen 3 mm lang. Auf diese Weise erhielt ich 3 Beobachtungsgruppen, bei denen die Diffusion

in Gruppe I über 1, 4, 7 usw. mm,  
in Gruppe II über 2, 5, 8 usw. mm und  
in Gruppe III über 3, 6, 9 usw. mm ging.

Die Ergebnisse der drei Gruppen wurden in einer Tabelle zusammengestellt. Auf diese Weise kann eine grössere Genauigkeit erreicht werden, als wenn ich mich nur mit einer Gruppe begnügt hätte, da schliesslich wieder der

Durchschnitt aus allen diesen Beobachtungen genommen wird. Selbst dann zeigt es sich, dass der mittlere Fehler noch 1.9 bis 5.6 % des Durchschnitts ist.

Weil die Stückchen bei Versuchsanordnung I 5 mm lang sind und die bei Versuchsanordnung II 3 mm, und da in beiden Fällen das Blattstück eine Reaktion gibt, wenn dieses  $0.018 \gamma$  Li NO<sub>3</sub> enthält, kann die Verdünnung im ersten Fall grösser sein als im zweiten, um bei der Verbrennung noch gerade die rote Li-Linie erkennen zu lassen. Deshalb sind die Transportstrecken bei Versuchsanordnung I etwas zu gross im Vergleich zu denen bei Versuchsanordnung II.

Um bei *Vallisneria* Kaffein nachweisen zu können, werden alle Blattstücke in Streifchen von 1 mm Länge zerschnitten und auf die angegebene Weise (S. 58) untersucht. Das letzte Stückchen, das noch Reaktion zeigt, enthält also mindestens  $0.6\gamma$  Kaffein. Die Strecken lassen sich hier genauer bestimmen als bei Li NO<sub>3</sub>, obwohl die Empfindlichkeit der Methode geringer ist. Da die Anzahl der Versuche hier kleiner ist als bei dem Li NO<sub>3</sub>-Transport, kann der mittlere Fehler hier 2—8.6 % des Durchschnitts betragen.

Sowohl bei Versuchsanordnung I wie bei Versuchsanordnung II besteht die Schwierigkeit, dass sowohl Li NO<sub>3</sub> als auch Kaffein während der langen Versuchsdauer schädlich wirken, sodass das Blattstück, das damit in Berührung kommt, mehr oder weniger abstirbt. Das hat jedoch wenig zu bedeuten, wenn wir bedenken, dass die Transportstrecke doch erst von der Stelle an gemessen wird, wo der Transportstoff nicht mehr von aussen mit dem Blatt in Berührung kommt. Denn während ihres Transportes sind die Stoffe in einer derartig geringen Konzentration in den Blättern vorhanden, dass diese nicht mehr schädlich wirken, da selbst  $\frac{1}{2}\%$  LiNO<sub>3</sub> während 18 Stunden das Blatt nicht beschädigt.

## KAPITEL III.

## TRANSPORT VON KAFFEIN IN DROSERA-TENTAKELN.

Die nun folgenden Versuche wurden angestellt mit roten Randtentakeln von *Drosera capensis*. Die Methode wurde bereits auf S. 44 besprochen. Als Transportstoff wurde 1 % Kaffein gebraucht, das in der Vakuole einen Niederschlag bildet, der anfänglich aus vielen kleinen, rot gefärbten Kugelchen besteht, welche sich später zu grösseren Kugeln vereinigen. An dem Fortschreiten dieses Niederschlags können wir die Transportgeschwindigkeit des Kaffeins bestimmen. In jeder Zelle ist dieser Niederschlag am stärksten an der Seite, von der aus das Kaffein diffundiert. Siehe Figur 7 S. 100. Auch bei Scarth and Lloyd (64) ist in Figur 52 ein ungefähr gleicher Niederschlag zu sehen. Denn wenn das Kaffein in die Vakuole eindringt, werden darin sofort bestimmte Stoffe niedergeschlagen, wodurch deren Konzentration an dieser Stelle abnimmt. Hierdurch wird eine Diffusion dieser Stoffe nach diesem Teil der Vakuole bewirkt. Je weiter also das Kaffein in der Vakuole diffundiert, desto weniger Niederschlag kann sich an dieser Seite der Zelle bilden. Es ist deutlich zu sehen, dass die neuen Körnchen stets an der Seite entstehen, wo noch kein Niederschlag ist. Bei jeder folgenden Zelle wiederholt sich dieser Prozess. Nach einiger Zeit nimmt die Zahl der Körner in einer Zelle ab; aber ihre Grösse nimmt zu, und sie beginnen sich gleichmässiger durch die Zelle zu verteilen. Dass das Kaffein in der Hauptsache von Zelle zu Zelle geht und nicht durch die Gefässe, ergibt sich daraus, dass zu keiner Zeit der Niederschlag in den Zellen um die Gefässbündel weiter fortgeschritten ist als in den Zellen an der Oberfläche der Tentakel. Erna Janson hat Tentakel, die sie von einem Blatt abschnitt, in eine Kaffeinlösung gelegt und darin in Stücke zerschnitten. Sie behauptet, die Kaffeinlösung dringe dann

leicht durch die Gefäße ein. Das widerspricht meinen Beobachtungen.

Ich habe nun bei  $20^{\circ}$  C in Zeitabständen von 10 Minuten die Strecke gemessen, über die Kaffein in Drosera-Tentakeln diffundiert ist. Dabei wurde stets aus 30 Beobachtungen ein Durchschnitt berechnet und diese Durchschnitte sind in ein Koordinatensystem gebracht, wie in Figur 4 zu sehen ist. Die Ordinate stellt dabei in  $\mu$  die Strecke dar, über die das Kaffein diffundiert, und auf der Abszisse ist die hierzu nötige Zeit (Zeit) angegeben (Fig. 4a), bezw. die Wurzel aus dieser Zeit ( $\sqrt{-}$  Zeit in Fig. 4b). Die gezogene Linie stellt in beiden Figuren die Linie dar, die die berechneten Mittelwerte verbindet; sie ist also die experimentell gefundene Kurve. Dagegen soll die Bedeutung der Strichlinie noch erklärt werden. Die Strecke, über die sich das Kaffein z.B. in 20 Minuten fortbewegt hat, beträgt  $447 \mu$ . Bestände eine Proportionalität zwischen der Transportgeschwindigkeit und der Zeit, dann müsste diese Strecke nach 40 Minuten  $894 \mu$  betragen und nach 80 Minuten  $1788 \mu$ , mit anderen Worten, die Strichlinie in Fig. 4a würde dann die Kurve vorstellen. Deutlich zeigt sich aber, dass die experimentell gefundene Kurve stark davon abweicht. Besteht jedoch eine Proportionalität mit  $\sqrt{-}$  Zeit dann muss das Kaffein, wenn nach 20 Minuten  $447 \mu$  zurückgelegt wurden, nach 40 Minuten  $632 \mu$  und nach 80 Minuten  $894 \mu$  zurücklegen. Tatsächlich ergibt sich, dass die experimentell gefundene Kurve dann mit der theoretischen Linie (Strichlinie) zusammenfällt, wie Fig. 4b zeigt. *Es besteht also bei dem Transport des Kaffeins in Drosera-Tentakeln eine Proportionalität zwischen dem zurückgelegten Weg und der Wurzel aus der Zeit.* Dies ist ein Diffusionsgesetz, das Stefan (72) durch Umarbeitung des Gesetzes von Fick aufstellte, und das Voigtländer (78) später bestätigte. Auch Münch (52) machte Diffusionsversuche und kam ebenfalls zu dem Schluss, dass bei der

Diffusion von Stoffen in einem Röhrchen mit einer Agarlösung der zurückgelegte Weg der Wurzel aus der Zeit proportional ist.

Bei Münch finden wir, dass die Diffusion von  $\text{CuSO}_4$  durch Agar und die von KOH durch Agar nach denselben

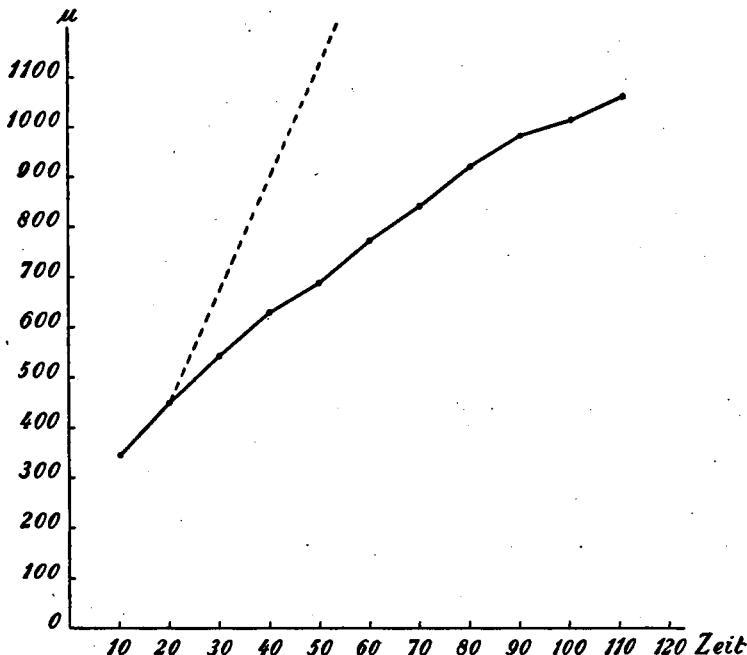


Fig. 4a. Zusammenhang zwischen der Strecke, über die das Kaffein diffundiert ist in Tentakeln von Drosera und der Zeit bei 20° C.

— experimentell gefundene Kurve.  
- - - - theoretisch zu erwartende Kurve.

Gesetzen erfolgt. Dabei lässt sich der zurückgelegte Weg bei der Diffusion von  $\text{CuSO}_4$  durch das Entstehen von  $\text{Cu}_2\text{FeCN}_6$  (also ähnlich wie bei unseren Versuchen mit Drosera, wo auch ein Niederschlag entsteht) und der von KOH durch die durch Phenolphthalein erzeugte Farb-

veränderung konstatieren. Es könnte erwartet werden, dass die Diffusion von  $\text{CuSO}_4$  infolge der Bildung des Niederschlags etwas von diesem Gesetz abwiche. Diese Abweichung ist aber auf jeden Fall sehr gering, so dass auch bei *Drosera* durch den Niederschlag, keine erhebliche

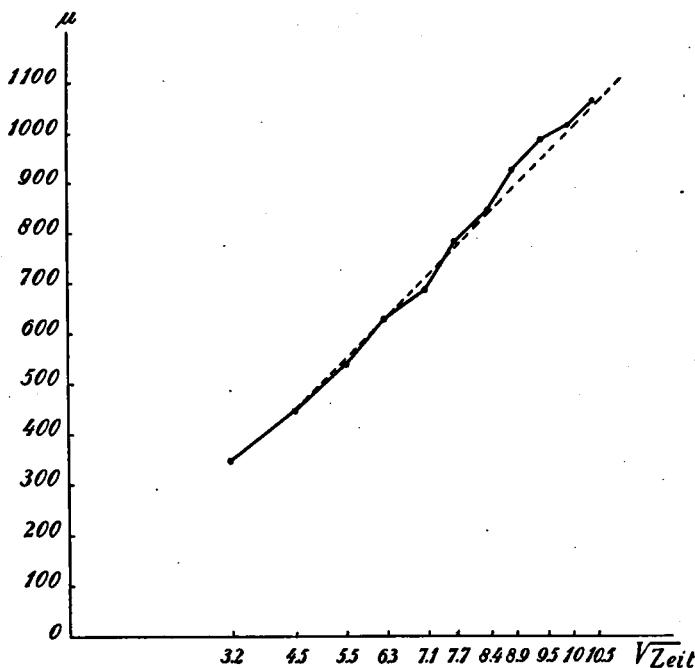


Fig. 4b. Zusammenhang zwischen der Strecke, über die das Kaffein diffundiert ist in Tentakeln von *Drosera* und der Wurzel aus der Zeit bei 20° C.

— experimentell gefundene Kurve.  
- - - - theoretisch zu erwartende Kurve.

Abweichung von dem Diffusionsgesetz zu erwarten ist. Auch hier erzeugt Kaffein jedesmal einen Niederschlag in der Zelle; eine 0.001 % Kaffeinlösung ist jedoch schon imstande, einen Niederschlag in der Zelle hervorzurufen.

Uebereinstimmend mit dem, was bei  $\text{CuSO}_4$  geschieht, ist wahrscheinlich die Stoffmenge, die bei dem Entstehen des Niederschlags verloren geht, auch hier so gering, dass die Diffusion des Kaffeins durch Drosera-Tentakel nicht von dem Gesetz von Fick abweicht. *Der Transport von Kaffein durch Drosera-Tentakel folgt also bei 20° C dem Diffusionsgesetz von Fick.*

## KAPITEL IV.

### TRANSPORT BEI VALLISNERIA.

Bei Vallisneria habe ich eine grosse Anzahl Versuche gemacht, um die Geschwindigkeit festzustellen, mit der  $\text{LiNO}_3$  oder Kaffein durch das Blatt transportiert wird. Wie ich schon auf S. 43 gezeigt habe, befinden sich in dem Blatt von Vallisneria grosse Interzellularen. Es wäre denkbar dass der Transport nicht von Zelle zu Zelle sondern durch diese Interzellularen stattfinden würde. Da Tracheen fehlen und die Gefässbündel nur aus Parenchym bestehen, ist die Möglichkeit eines schnelleren Transports durch letztere ausgeschlossen. Um festzustellen, ob der Transport von Zelle zu Zelle geht, wurde der Einfluss des Druckes auf die Transportgeschwindigkeit von  $\text{LiNO}_3$  untersucht. Diese Versuche sollen hier zuerst beschrieben werden.

#### 1. Der Transport erfolgt von Zelle zu Zelle.

Um festzustellen ob bei einem Vallisneriablatt der Transportstoff durch die Luftgänge oder von Zelle zu Zelle geht, bin ich von folgendem Gedanken ausgegangen. Wenn der Transport durch die offenen Kanäle erfolgen würde, dann müsste ein Transport mit stärkerem Druck schneller erfolgen als ein Transport ohne Druck oder mit Gegendruck. Darum habe ich folgenden Versuch gemacht.

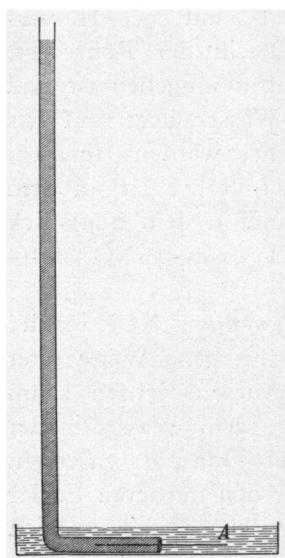


Fig. 5.

Ein Blatt A steckt teilweise in einer rechtwinklig gebogenen Glasröhre.

In eine rechtwinklig gebogene Glasröhre von 8 mm Durchmesser wird an einem Ende ein Blatt A gesteckt und mittels Paraffin (Schmelzpunkt 45° C) in der Röhre befestigt. Das Blatt steckt also teilweise in dem Wasser der Schale, teilweise in dem 1 % LiNO<sub>3</sub>, das sich in der Röhre befindet. (Fig. 5). Die Flüssigkeit steht in der Röhre 50 cm hoch. Wir können LiNO<sub>3</sub> und H<sub>2</sub>O auch mit einander vertauschen, sodass in der Röhre H<sub>2</sub>O und in der Schale LiNO<sub>3</sub> ist. Ich habe nun bei 19° C festgestellt, wie weit LiNO<sub>3</sub> während 18 Stunden in dem Blatt diffundiert, und dafür die folgenden Werte (Siehe Tabelle 1) erhalten.

## TABELLE 1.

## Einfluss des Druckes auf die Transportgeschwindigkeit.

		n	M	σ	m	
I	Li NO <sub>3</sub> in der Röhre	18	7.8	4.8	1.2	$\frac{M_I - M_{II}}{m \text{ Diff.}} = 0.2.$
II	H <sub>2</sub> O in der Röhre...	24	7.5	4.3	0.9	

n = die Anzahl der Versuche,

M = der durchschnittlich von Li NO<sub>3</sub> zurückgelegte Weg in mm,

σ = die Standardabweichung,

m = der mittlere Fehler,

m Diff = der mittlere Fehler von M<sub>I</sub> — M<sub>II</sub>.

Die Transportrichtung ist bei I und bei II verschieden, sodass bei I, wo  $\text{LiNO}_3$  in der Röhre ist, der Teil des Blattes, der von Paraffin umgeben ist und der Teil, der in der Schale mit Wasser liegt, auf das Vorhandensein von Li untersucht werden müssen, während bei II, wo Wasser in der Röhre ist, in dem Teil, der in Paraffin gebettet ist, und in dem Blattstück in der Röhre die Transportstrecke von  $\text{LiNO}_3$  festgestellt werden muss.

Aus Tabelle 1 ergibt sich, dass, wenn  $\text{LiNO}_3$  in der Röhre ist, dieses auf die oben beschriebene Weise über eine Strecke von 7,8 mm nachgewiesen werden kann, während die Strecke 7,5 mm beträgt, wenn Wasser in der Röhre ist. Augenscheinlich erfolgt der Transport im ersten Fall etwas schneller; wenn man aber den mittleren Fehler in Rechnung zieht, dann ist ein wirklicher Unterschied zwischen den beiden Mittelwerten exakt nicht nachweisbar, da  $\frac{M_I - M_{II}}{m_{\text{Diff}}}$  kleiner ist als 3. Der Druck der 50 cm

hohen Flüssigkeitssäule ist also nicht imstande, den Transport von  $\text{LiNO}_3$  wesentlich zu beeinflussen. Daraus darf geschlossen werden, dass  $\text{LiNO}_3$  nicht durch die Luftgänge des Blattes strömt. Der Transport von  $\text{LiNO}_3$  geht also von Zelle zu Zelle. Also können wir mit diesem Material gut den Transport durch parenchymatisches Gewebe untersuchen.

## 2. Permeabilität der Vallisneriazellen für $\text{LiNO}_3$ und Kaffein.

Da wir gesehen haben, dass der Transport von Zelle zu Zelle geht, muss  $\text{LiNO}_3$  als Haupttransportbahn die Wand, das Protoplasma oder die Vakuole wählen.

Ueber das Eindringen von  $\text{LiNO}_3$  in die Vakuole hat Fitting (18) 1915 schon Versuche gemacht, wobei er zeigen konnte, dass in der Zeit von der 16. bis zur 30. Minute nach Versuchsbeginn 0,0025 g Mol  $\text{LiNO}_3$  in die

Epidermiszellen des Mittelnervs der Unterseite des Blattes von *Rhoeo discolor* permeierten. Er beobachtete, dass die Plasmolyse bereits 15 Minuten nach dem Beginn des Versuchs zurückging. Im Lauf der Zeit nimmt die Permeabilität für das Salz einigermassen ab. Hieraus ist also zu erkennen, dass Alkalosalze permeieren können. Fräulein Weixl—Hofmann (84) kommt zu gleichen Resultaten. Auch sie beobachtete, dass die Pflanzenzelle für Salze permeabel ist, welche Permeabilität allmählich abnimmt. Dass sich der osmotische Wert des Zellsaftes vergrössert, ist ihr ein Beweis für dieses Eindringen. Dass diese Vergrösserung hauptsächlich auf das Eindringen des Salzes beruht und nicht auf Anatonose, wird auf folgende Weise festgestellt. Eine Zelle, die zuerst mit 0.5 Mol KCl plasmolysiert wird, deplasmolysiert nach einiger Zeit in dieser Lösung. Wird sie nun in eine isotonische  $\text{CaCl}_2$ -Lösung gebracht, dann tritt wieder stärkere Plasmolyse ein, und das kann nur, wenn das zuerst eingedrungene KCl wieder aus der Zelle nach aussen diffundiert. Rüter und Bornstein (60) wiesen das Eindringen von Alkaloiden, auch von Kaffein, nach bei *Paramaecium* und bei Blütenblättern. Der Inhalt der Vakuole dieser Objekte wird mit Neutralrot gefärbt. Dann werden sie in die Lösung des Alkaloids gebracht. An dem Entfärben ist das Eindringen des Alkaloids in die Vakuole zu erkennen. Auf dieselbe Weise wird auch das Eindringen einiger Salze, darunter  $\text{LiCl}$ , nachgewiesen. Die Verfasser schreiben das Entfärben einer osmotischen Wirkung des Salzes zu, denn Traubenzucker hat ebenfalls die entfärbende Wirkung. Es ist mir aber nicht deutlich, wie sie sich diesen Prozess genau vorstellen. Auch der Niederschlag, der in der Vakuole von *Spirogyra* entsteht, wenn man diese in eine Lösung von einem Alkaloid bringt, weist auf ein Permeieren hin.

Aus der Literatur ergibt sich also schon, dass  $\text{LiNO}_3$

und Kaffein in die Vakuole einer Zelle eindringen können. Ausserdem habe ich noch untersucht, ob auch bei *Vallisneria* ein Eindringen dieser Stoffe in die Vakuole nachgewiesen werden konnte.

Hierzu habe ich Schnitte von *Vallisneria* gemacht, die nicht gewässert wurden, sondern einige Stunden in eine Saccharose-Lösung kamen, die  $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$  der Konzentration der Lösung hatte, die Grenzplasmolyse verursachte. (Ulehla, 76). Die Exosmose erfolgte nun ebensogut; aber die Zelle konnte nicht so leicht mit Wasser imbibiert werden, wodurch sie weniger beschädigt wurde. Nach 12 Stunden war die Exosmose im allgemeinen abgelaufen. Nachdem die Schnitte dann 4 Stunden in eine 10 % Saccharose-Lösung kamen, nahm die Plasmolyse nicht mehr zu. Als ich sie dann in 10 % Saccharose + 1 % Kaffein oder in 7 % Saccharose + 1 %  $\text{LiNO}_3$  brachte, war nach einiger Zeit ein Rückgang der Plasmolyse zu bemerken. Diese beiden Lösungen haben einen etwas grösseren osmotischen Wert als die 10 % Saccharose, was durch die Methode von Barger (3) festgestellt werden kann. *Das Zurückgehen der Plasmolyse wird also wohl verursacht durch das Eindringen von Kaffein oder  $\text{LiNO}_3$  in die Vakuole.*

Von einer quantitativen Bestimmung der Permeabilität dieser Stoffe musste abgesehen werden.

### 3. Der Einfluss der Protoplasmaströmung auf den Transport von $\text{LiNO}_3$ in *Vallisneriablattstücken.*

Ueber das Vorkommen der Protoplasmaströmung habe ich bereits in der Literaturübersicht gesprochen und gesagt, dass Bierberg eine starke Beschleunigung des Transportes durch die Protoplasmaströmung festgestellt zu haben glaubte. Bierberg schliesst aus seinen Versuchen

auf eine Beschleunigung von 3.63. Wie ich aber noch zeigen werde (S. 125), hat er dies falsch berechnet; und müsste die Beschleunigung bei einer Transportstrecke von 20 mm tatsächlich 24 sein. Auch Birch—Hirschfeld berechnet eine Beschleunigung, wenn sie den Transport durch Haare von *Momordica* (worin Protoplasmaströmung ist) vergleicht mit dem durch Schuppen von *Begonia* (ohne Protoplasmaströmung). Die hierbei gemachten Fehler werde ich später noch besprechen (S. 125).

Ich habe Versuche angestellt über den Transport von  $\text{LiNO}_3$  und Kaffein und dabei Gebrauch gemacht von Versuchsanordnung I (Fig. 2 S. 51) und von Versuchsanordnung II (Fig. 3 S. 54).

#### *A. Transport von $\text{LiNO}_3$ mit Versuchsanordnung I.*

Bei dieser Versuchsanordnung wurden zwei ineinander gestellte und mit Wasser oder  $\text{LiNO}_3$  gefüllte Petrischalen gebraucht. Da das Blattstück teilweise in die eine, teilweise in die andere Schale hineinragte, konnte der Transport von  $\text{LiNO}_3$  darin verfolgt werden. Es ist jedoch schwer, den Stand der Flüssigkeit in beiden Schalen genau auf gleiche Höhe zu bringen. Aus den Versuchen auf S. 70 ergibt sich aber, dass ein geringer Höhenunterschied zwischen der  $\text{LiNO}_3$ -Lösung und dem Wasser keinen Einfluss auf das Resultat hat, da nicht einmal eine Flüssigkeitssäule von 50 cm Höhe die Transportgeschwindigkeit beeinflusst.

Meine Versuche dauerten 2 oder 18 Stunden und wurden bei  $30^\circ\text{C}$  unternommen. Ihre Ergebnisse wurden in Tabelle 2 zusammengestellt. Dabei wurde die Transportstrecke von  $\text{LiNO}_3$  in der angegebenen Zeit in Blättern, die in reinem Wasser und im Dunkeln keine Protoplasmaströmung zeigten (II), verglichen mit der Transportstrecke in Blättern, in denen durch 0.0001 %  $\text{CuSO}_4$  Protoplasmaströmung hervorgerufen war (I).

TABELLE 2.

Versuche bei 30° C mit Versuchsanordnung I.

	Zeit	n	M	$\sigma$	m	Für 18 Stunden ist $\frac{M_{II} - M_I}{m \text{ Diff.}}$ = 0.19.
I	18 Stunden .	159	8.6	6.1	0.48	
II		61	8.8	5.1	0.65	
I	2 Stunden .	134	3.4	3	0.25	Für 2 Stunden ist $\frac{M_{II} - M_I}{m \text{ Diff.}}$ = 0.5.
II		52	3.6	2.4	0.33	

I. Durch  $CuSO_4$  ist Plasmarotation hervorgerufen.

II. Keine Plasmarotation.

 $n$  = die Anzahl der Versuche, $M$  = der durchschnittlich von  $LiNO_3$  zurückgelegte Weg in mm, $\sigma$  = die Standardabweichung, $m$  = der mittlere Fehler, $m \text{ Diff.}$  = der mittlere Fehler von  $M_I - M_{II}$ .

Aus diesen Werten ergibt sich, wenn man bei stillen oder bei rotierenden Blättern die Transportstrecke nach 2 Stunden vergleicht mit der nach 18 Stunden, dass ungefähr eine Proportionalität besteht zwischen dem zurückgelegten Weg und der Wurzel aus der Zeit. Von einer Proportionalität zwischen dem zurückgelegten Weg und der Zeit kann auf keinen Fall die Rede sein. Es ist hier also eine Andeutung, dass auch bei *Vallisneria* der Transport auf dieselbe Weise erfolgt wie bei *Drosera-Tentakeln*, wenn bei *Vallisneria* diese Versuche bei 30° C gemacht werden.

Auch darf aus diesen Versuchen geschlossen werden, dass die durch 0.0001%  $CuSO_4$  hervorgerufene Protoplasmaströmung den Transport von  $LiNO_3$  nicht beschleunigt, da

nach 2 wie nach 18 Stunden der Quotient  $\frac{M_{II} - M_I}{m \text{ Diff.}}$  kleiner

ist als 3.

Dafür können zwei Ursachen bestehen:

a.  $CuSO_4$  erregt eine Veränderung in der Zusammen-

setzung des Protoplasmas, welche den Transport ebensoviel verzögert als die Rotation ihn beschleunigt.

b.  $\text{CuSO}_4$  verändert die Zusammensetzung des Protoplasmas nicht; aber eine Beschleunigung des Transportes durch die Plasmarotation tritt nicht ein.

Man muss nun zu finden suchen, welche von diesen beiden Möglichkeiten die richtige ist. Darum bin ich dazu übergegangen, mit der zweiten Versuchsanordnung Versuche anzustellen. Darnach soll auch der Einfluss von  $\text{CuSO}_4$  besprochen werden. (S. 86).

#### B. Transport von $\text{LiNO}_3$ mit Versuchsanordnung II.

Das Vallisneriablattstück liegt hier, wie in Figur 3 zu sehen ist, und wie auf S. 54 beschrieben wurde, in einer Schale mit feuchten Löschpapier zwischen gleichgrossen Agarstückchen, wovon die an dem einen Ende mit  $\text{LiNO}_3$  versehen sind, und die an dem andern ohne diesen Transportstoff sind. Damit die Blätter nicht austrocknen, muss das Löschpapier sehr feucht sein; denn das kann nicht nur Einfluss haben auf die Geschwindigkeit des Transportes, sondern es ist auch ein gewisser Wassergehalt der Atmosphäre nötig, um die Protoplasmaströmung in Gang zu halten. Wenn die Feuchtigkeit der Luft zu gering ist, hört der Protoplast auf zu strömen; die Rotation beginnt aber von neuem, wenn die Blätter in Wasser gebracht werden. Bei der Beobachtung mit dem Mikroskop ergab sich, dass diese Blätter, nachdem sie 18 Stunden im Dunkeln gewesen waren, bei  $0^\circ\text{C}$  keine Protoplasmaströmung mehr hatten. Bei  $10^\circ\text{C}$  war sie vorhanden, aber gering, während bei  $19^\circ$  und  $30^\circ\text{C}$  wohl in allen Zellen eine Protoplasmaströmung von  $10\text{--}12\text{ }\mu\text{/Sek.}$  gefunden wurde. Hierzu möchte ich bemerken, dass Hille Ris Lambers (44) mitteilt, bei einer Temperaturänderung stelle sich die neue Rotationsgeschwindigkeit meistens unmittelbar ein. Da meine Objekte bei  $30^\circ\text{C}$  in einem dunkeln Thermostaten

standen, ich sie aber einen Augenblick bei 19° C mit einem Mikroskop betrachtete, so könnte darin vielleicht die Ursache liegen für den geringen Unterschied in der Rotationsgeschwindigkeit, der bei 19° und 30° C beobachtet wurde.

Auch bei 45° C sind Versuche gemacht worden. Bierberg hat gerade bei hoher Temperatur den beschleunigenden Einfluss der Protoplasmaströmung konstatiert. Die durch ihn benutzte Versuchsanordnung habe ich auf S. 48 bei Fig. 1 schon beschrieben. Er sagt, nach Velten (77) sei die Plasmarotation bei 45° C am stärksten, und er macht vermutlich bei dieser Temperatur seine Versuche. Ziemlich sicher hat er aber während des Versuchs nicht auf die Strömungsgeschwindigkeit des Protoplasmas geachtet; wenigstens rotierten die Blätter, die ich gebrauchte, bei 45° C nicht mehr. Das stimmt auch überein mit den Angaben von Velten, der zeigt, dass die Rotationsgeschwindigkeit erst bei steigender Temperatur zunimmt, bis sie bei 31° R maximal ist. Darnach nimmt die Schnelligkeit wieder ab und ist bei 36° R gleich Null. Auch Hille Ris Lambers stellt bei steigender Temperatur eine Zunahme der Protoplasmaströmung fest, die, nachdem sie ein gewisses Maximum erreicht hat, wieder abnimmt. Die Abhängigkeit der Geschwindigkeit der Protoplasmaströmung von der Temperatur kann also durch eine Optimumkurve dargestellt werden. Bierberg hat also wahrscheinlich narkotisierte und nicht narkotisierte Blattstücke, die beide ohne Plasmarotation waren, miteinander verglichen.

Dem Agar beigefügtes  $\text{CuSO}_4$  hatte, wie ein Durchschnittswert von 10 Beobachtungen zeigte, auf die Strömungsgeschwindigkeiten so gut wie keinen Einfluss.

Der Transport in solchen rotierenden Blättern kann verglichen werden mit dem in narkotisierten Blättern, in denen gar keine Plasmarotation stattfindet. In diesen

narkotisierten Blättern besteht auch keine örtliche Strömung des Protoplasmas, was bei Versuchsanordnung I wohl noch der Fall sein konnte (Siehe S. 47). Auch in dieser Hinsicht verdient die zweite Versuchsanordnung den Vorzug.

Zugleich war es bei dieser Versuchsanordnung möglich, den Einfluss von  $\text{CuSO}_4$  auf die Transportgeschwindigkeit zu verfolgen, da den Agarstückchen nach Belieben  $\text{CuSO}_4$  beigefügt werden konnte oder nicht. Wenn bei Versuchsanordnung I 0.0001 %  $\text{CuSO}_4$  die Art des Transportes durch das Vallisneriablatt wesentlich verändert, dann würde sich das nun zeigen müssen, da rotierende Blätter mit und ohne  $\text{CuSO}_4$  oder stille Blätter mit und ohne  $\text{CuSO}_4$  gegenseitig miteinander verglichen werden können.

Bei der Beschreibung der Variabilität des Materials habe ich schon darauf hingewiesen, dass es sich empfiehlt, Blätter von ungefähr gleichem Alter und gleicher Breite zu nehmen (S. 60), wobei der unterste weisse Teil fortgelassen werden muss. Darauf werde ich später (S. 105) noch zurückkommen. Es gibt auch einzelne Blätter, die an ihrer Basis breiter sind, durch häutige Verbreiterungen. Diese Verbreiterungen sind bis zu 4 cm über der Insertion des Blattes noch zu sehen. Solche Blätter brechen meistens, wenn man versucht, sie flach auszubreiten, was nötig ist, um sie ausreichend mit den Agarstückchen worin der Transportstoff sich befindet, in Berührung zu bringen. Von solchen Blättern konnte also die Basis nicht gebraucht werden.

Mit dieser Versuchsanordnung, die mit dem von Bierberg gemein hat, dass auch hier die Plasmarotation durch Aether zum Stillstand gebracht wurde, wurden für die durch den Transportstoff in 18 Stunden zurückgelegte Strecke Resultate gefunden, die in Tabelle 3 zusammengestellt worden sind. Die Beobachtungen erfolgten bei 30°, 19°, 10° und 0° C.

TABELLE 3.

Transport von  $\text{LiNO}_3$  durch *Vallisneria*-Blätter nach Versuchsanordnung II bei einer Temperatur von  $30^\circ$ ,  $19^\circ$ ,  $10^\circ$  und  $0^\circ$  C.

Temp.	Gruppe	n	M	$\sigma$	m	
$30^\circ$ C	I	222	6.3	1.9	0.12	für $30^\circ$ C ist: $\frac{M_I - M_{II}}{m \text{ Diff.}} = 4.5$
	II	112	5.3	2	0.19	
	III	100	7	1.6	0.16	
	IV	100	6.3	1.6	0.16	
$19^\circ$ C	I	100	4.3	1.6	0.16	für $19^\circ$ C ist: $\frac{M_{II} - M_I}{m \text{ Diff.}} = 0.4$
	II	100	4.4	1.7	0.17	
	III	100	4.5	1.5	0.15	
	IV	100	4.5	1.6	0.16	
$10^\circ$ C	I	100	3.9	1.7	0.17	für $10^\circ$ C ist: $\frac{M_I - M_{II}}{m \text{ Diff.}} = 0.9$
	II	100	3.7	1.4	0.14	
	III	100	3.9	1.5	0.15	
	IV	100	3.9	1.6	0.16	
$0^\circ$ C	I	100	3.3	1.5	0.15	für $0^\circ$ C ist: $\frac{M_I - M_{II}}{m \text{ Diff.}} = 4.8$
	II	100	2.4	1.3	0.13	
	III	100	3.5	1.6	0.16	
	IV	100	3.1	1.6	0.16	

Gruppe I: Blätter, die mit dem einen Ende zwischen Stückchen Agar + 1 %  $\text{LiNO}_3$  und mit dem andern zwischen Agarstückchen liegen.

Gruppe II: Blätter wie bei I, zugleich mit  $1/12$  % Aether narkotisiert.

Gruppe III: Blätter, die mit dem einen Ende zwischen Stückchen Agar + 1 %  $\text{LiNO}_3$  + 0.0001 %  $\text{CuSO}_4$  und mit dem andern zwischen Stückchen Agar + 0.0001 %  $\text{CuSO}_4$  liegen.

Gruppe IV: Blätter wie bei III, zugleich mit  $1/12$  % Aether narkotisiert.

n = die Anzahl der Versuche,

M = der durchschnittlich von  $\text{LiNO}_3$  zurückgelegte Weg in mm,

$\sigma$  = die Standardabweichung,

m = der mittlere Fehler,

$m \text{ Diff.}$  = der mittlere Fehler von  $M_I - M_{II}$ .

Vergleicht man in Tabelle 2 und Tabelle 3 die nach 18 Stunden bei 30° C zurückgelegte Diffusionsstrecke von LiNO<sub>3</sub> miteinander, dann zeigt sich, dass diese bei den rotierenden Blättern (I) in Tabelle 3 kleiner ist als die bei den rotierenden Blättern (I) in Tabelle 2. (Siehe S. 78 u. 74). Für die stillen Blätter gilt dasselbe. Abgesehen von den verschiedenen Weisen, auf die man stille und rotierende Blätter erhält, muss man beachten, dass die Blätter bei Tabelle 2 in Stückchen von 5 mm Länge und bei Tabelle 3 in Stückchen von 3 mm Länge zerschnitten wurden. Auf Seite 63 habe ich bereits darauf hingewiesen, dass die auf diese Weise gefundenen Transportstrecken bei Versuchsanordnung I etwas zu gross sind im Verhältnis zu denen bei Versuchsanordnung II.

Aus Tabelle 3 ergibt sich, dass bei gleicher Temperatur bei den unter verschiedenen Umständen gemachten Versuchen die durchschnittlichen Längen der Transportstrecken ziemlich wenig voneinander abweichen. Bei 19° C, wo der kleinste und grösste Mittelwert 4.3 und 4.5 mm und bei 10° C, wo sie 3.7 und 3.9 mm betragen, sind die Unterschiede gering. Ein Einfluss von Aether und von CuSO<sub>4</sub> zeigt sich hier nicht.

*Bei 10° und 19° C wirkt die Protoplasmaströmung also nicht beschleunigend auf den Transport ein.* Bei 0° C ist jedoch zwischen der durchschnittlichen Strecke, die LiNO<sub>3</sub> diffundiert, bei den narkotisierten Blättern in Gruppe II und den Blättern in Gruppe III, wo in Agar CuSO<sub>4</sub> gelöst ist, ein ziemlich grosser Unterschied. In Gruppe II ist die durchschnittliche Strecke 2.4 mm, in Gruppe III ist sie 3.5 mm. Auch bei 30° C ist zwischen denselben Gruppen der grösste Unterschied, da die Transportstrecken hier 5.3 bzw. 7 mm betragen. Wie auf Seite 75 gesagt wurde, besteht bei 0° C keine Protoplasmarotation mehr. In keiner der 4 Gruppen rotiert also bei 0° C der Protoplast. Darum muss LiNO<sub>3</sub> bei 0° C durch Diffusion durch das

Blatt transportiert werden. Doch zeigt sich hier ein verzögernder Einfluss des Aethers (Gruppe II), der jedoch bei Vorhandensein von  $\text{CuSO}_4$  nicht mehr so deutlich ist (Gruppe IV). Da ich bereits auf Seite 72 gezeigt habe, dass  $\text{LiNO}_3$  in die Vakuole diffundieren kann, bin ich geneigt, diesen verzögernden Einfluss des Aethers mit einem Einfluss auf die Permeabilität zu erklären.

Winterstein (88) gibt Literatur über den Einfluss, den Aether auf die Permeabilität von Salzen hat. Daraus ergibt sich, dass der Aether in sehr geringer Konzentration für Stoffe, wie  $\text{LiNO}_3$ , die sich nicht oder nur schwer im Narkotikum lösen, die Permeabilität vergrössert, dass er aber bei stärkerer Konzentration oder bei längerer Einwirkung die Permeabilität vermindert. Da die Versuche hier 18 Stunden dauern, hat der Aether wahrscheinlich die Permeabilität der Vallisneriazellen für  $\text{LiNO}_3$  vermindert, sodass hier eine geringere Transportstrecke gefunden wird als bei normalen Blättern.

Bei einigen Narkotiken kommt es vor, dass von einer bestimmten Temperatur an sowohl beim Steigen als auch beim Fallen der Temperatur die narkotische Wirkung stärker wird. Vielleicht gehört Aether zur letzteren Gruppe, da bei seiner Verwendung *bei  $0^\circ$  und  $30^\circ$  C die Transportgeschwindigkeit verlangsamt wird, bei  $10^\circ$  und  $19^\circ$  C aber so gut wie nicht*. Da sich in der Standardabweichung stets ein ziemlich grosses Variationsgebiet zeigt und der wirkliche Wert etwas von dem errechneten Durchschnitt abweichen kann, ist es natürlich wohl möglich, dass die Narkose bei allen Temperaturen die Permeabilität in geringem Masse vermindert, was aber hier nicht deutlich in die Erscheinung tritt, weil der mittlere Fehler ziemlich gross ist.

In Gruppe IV zeigt sich, dass  $\text{CuSO}_4$  sowohl bei  $0^\circ$  C als auch bei  $30^\circ$  C die hemmende Wirkung des Aethers zu kompensieren vermag (Siehe S. 87).

Bei Versuchsanordnung I (Tabelle 2) zeigte sich bei 30° C kein beschleunigender Einfluss der Rotation. Bei Versuchsanordnung II war aber in narkotisierten Blättern der Transport etwas langsamer als in normalen Blättern, was aber dem Einfluss des Aethers auf die Permeabilität zugeschrieben werden muss. Eine solche Wirkung zeigt sich auch bei 0° C, wo keine Plasmarotation stattfindet.

*Ich komme deshalb zu dem Schluss, dass Proto-plasmaströmung den Transport von  $\text{LiNO}_3$  nicht beschleunigt.*

Wie Bierberg habe ich Versuche gemacht bei 40° C und höheren Temperaturen und dabei ebenso wie er  $\text{Li}_2\text{CO}_3$  statt  $\text{LiNO}_3$  als Transportstoff verwandt. Die Plasmarotation war aber bei solchen Temperaturen, wie ich schon auf Seite 76 gesagt habe, im Gegensatz zu den Angaben Bierbergs sehr gering oder nicht mehr vorhanden. Seine Versuchsanordnung (Siehe Fig. 1) war ohnehin schwer nachzuprüfen (Seite 49). Dazu stellte sich noch die Schwierigkeit ein, dass die Blattstücke, die drei Stunden bei einer so hohen Temperatur in der  $\text{Li}_2\text{CO}_3$ -Lösung lagen, abstarben. Doch habe ich nach der Versuchsanordnung von Bierberg noch eine Anzahl Versuche gemacht (Siehe Tabelle 4 auf S. 82), wobei ich feststellte, dass  $\text{Li}_2\text{CO}_3$  bei 41° C in 3 Stunden 5.5 mm weit transportiert wurde. Abgesehen von der etwas niedrigeren Temperatur waren die Bedingungen dieselben wie die bei Bierbergs Versuchen an rotierenden Blättern. Bei 45° C fand ich eine Strecke von 6.5 mm; Bierberg erhielt unter denselben Umständen bei 45° C 20 mm, also dreimal so viel. Während er bei Elodea in 3 Stunden bei 38.7° C eine Transportstrecke von 20 mm fand, habe ich bei dieser Pflanze in 4 Stunden bei 30° C nur 6 mm bekommen. Hier war also wieder derselbe Unterschied.

TABELLE 4.

Transport von  $\text{Li}_2\text{CO}_3$  durch Blätter von *Vallisneria* und *Elodea*, welche auf verschiedene Weise behandelt worden sind.

Transport-stoff	Objekt	Bemerkungen	Dauer des Versuches	Temp. in °C	Anzahl der Versuche	Transport-strecke
$\text{Li}_2\text{CO}_3$		Ergebnisse von Bierberg.	3 Stunden	45	?	20 mm
$\text{Li}_2\text{CO}_3$		eigene Ergebnisse mit der Versuchsanordnung von Bierberg .....	3 Stunden	41	40	5.5 „
$\text{Li}_2\text{CO}_3$		Versuchsanordnung II ..	3 Stunden	45	18	6.5 „
			"	46	53	5.1 „
			"	47	27	6.2 „
			"	48	13	6.5 „
			"	49	29	7.1 „
			"	51	5	9.4 „
$\text{Li}_2\text{CO}_3$		Versuchsanordnung II ..	3 Stunden	46	21	7.7 „
		Aethernarkose. Die Blätter sterben während des Versuches ab .....	"	48	28	9.5 „
			"	49	18	9.2 „
			"	51	3	10.7 „
$\text{Li}_2\text{CO}_3$		Versuchsanordnung II ..	3 Stunden	40	10	5.2 „
		♂ Pflanzen .....	"	44	12	5.5 „
			"	45	23	6.6 „
$\text{Li}_2\text{CO}_3$	<i>Vallisneria spiralis</i>	breite Blätter, niedriges Bassin .....	3 Stunden	45	31	6.7 „
$\text{Li}_2\text{CO}_3$		schmale Blätter, hohes Bassin .....	3 Stunden	45	17	5.5 „
$\text{Li}_2\text{CO}_3$		Ergebnisse von Bierberg.	3 Stunden	38.7	?	20 „
$\text{Li}_2\text{CO}_3$	<i>Elodea densa</i>	eigene Ergebnisse mit der Versuchsanordnung von Bierberg .....	4 Stunden	30	7	6 „

Möglicherweise können diese Unterschiede auch durch Verschiedenheit in dem von Bierberg und in dem von mir gebrauchten Material hervorgerufen werden. Ich habe versucht, bei etwas höherer oder niedrigerer Temperatur auch die Unterschiede zwischen normalen und narkotisierten Blattstücken zu bekommen, die Bierberg fand. Darum habe ich

bei höherer Temperatur  $\text{Li}_2\text{CO}_3$  diffundieren lassen, aber nach Versuchsanordnung II (Siehe Fig. 3). Bei Temperaturen von  $46^{\circ}$ — $51^{\circ}$  C vergrösserte sich die Transportstrecke, als die Versuche 3 Stunden dauerten, von 5.1 bis auf 9.4 mm. (Siehe Tabelle 4). Bei  $48^{\circ}$  C zeigten die Blätter nach 3 Stunden bereits Absterbungserscheinungen, und bei  $51^{\circ}$  C, als sie bestimmt tot waren, liess sich noch weniger als die Hälfte der Strecke feststellen, die Bierberg bei seinem lebenden Material fand. Das war eigentlich, da die Transportgeschwindigkeit im Parenchym von lebenden Blättern geringer ist als in dem von toten Blättern.

TABELLE 5.

Transport von  $\text{LiNO}_3$  und Kaffein durch *Vallisneria*-Blätter, welche auf verschiedene Weise behandelt worden sind und durch Agar.

Transport-stoff	Bemerkungen	Dauer des Versuches	Temp. in °C	Anzahl der Versuche	Transport-strecke
$\text{LiNO}_3$	Transport durch 2% Agar	18 Stunden	0	6	25 mm
		"	19	6	31 "
		"	30	6	35 "
$\text{LiNO}_3$	Vallisneria-Blätter, in heissem Wasser getötet	18 Stunden	0	10	23 "
		"	19	10	29 "
		"	30	8	35 "
		"	46	10	39.9 "
$\text{LiNO}_3$	Vallisneria-Blätter in Sublimat	18 Stunden	30	30	34 "
				18	32 "
				19	27 "
$\text{LiNO}_3$	Vallisneria-Blätter, mit Wasser infiltriert .....	18 Stunden	30	61	15.7 "
				6	15 "
Kaffein	Transport durch 2% Agar	18 Stunden	0	6	19 "
		"	19	6	22 "
		"	30	6	22 "

Wird nämlich ein *Vallisneria*blatt eben in heisses Wasser getaucht, sodass es abstirbt, und gebraucht man es dann noch (nach Versuchsanordnung II) 18 Stunden lang als Transportbahn für  $\text{LiNO}_3$ , dann diffundiert dieses bei  $46^\circ \text{ C}$  über 39.9 mm, während die Strecke bei  $30^\circ$ ,  $19^\circ$  und  $0^\circ \text{ C}$  ungefähr 35, 29 bzw. 23 mm beträgt (Tabelle 5). Die Transportgeschwindigkeit in den durch heisses Wasser getöteten Blättern ist also 5 bis 7 mal so gross wie die in lebenden Blättern (Vergl. Tabelle 3), während sie ungefähr ebensogross ist wie die Transportgeschwindigkeit von  $\text{LiNO}_3$  in Agar (Siehe Tabelle 5). Da die Anzahl der Beobachtungen der Transportgeschwindigkeiten in Agar und in den durch heisses Wasser getöteten Blättern ziemlich gering ist, sind die durchschnittlichen Werte nur annähernd genau.

Auch auf eine andere Weise können wir das Blatt töten und so den hemmenden Einfluss des Protoplasmas auf den  $\text{LiNO}_3$ -Transport zeigen, wenn wir die Blätter nämlich einige Zeit in eine 1 % Sublimatlösung legen. Wenn sie einen Tag darin gelegen haben, sind sie tot, und bei Versuchsanordnung II zeigt sich, dass  $\text{LiNO}_3$  in 18 Stunden bei  $30^\circ \text{ C}$  darin eine Strecke von 34 mm diffundieren kann (Tabelle 5). Hier haben wir also wieder dieselbe Strecke wie bei der Diffusion von  $\text{LiNO}_3$  durch Agar. Wenn die Blätter kürzere Zeit in der Sublimatlösung gelegen haben, ist die Menge der Eiweisse, die niedergeschlagen ist, vielleicht noch nicht so gross; es können aber in den Blättern doch schon solche Veränderungen eingetreten sein, dass sie absterben. So erhielt ich bei einer Diffusion von  $\text{LiNO}_3$  bei  $30^\circ \text{ C}$  nach 18 Stunden, wenn die Blätter vorher 4 Stunden in 1 % Sublimat gelegen hatten, eine Transportstrecke von 32 mm, und wenn sie 2 Stunden in Sublimat lagen, eine Strecke von 27 mm. Durch die längere Einwirkung des Sublimats wurde der Protoplast also permeabler für den Transportstoff.

Einen Unterschied in der Transportgeschwindigkeit bei lebendem und totem Material, der aber weniger eklatant ist, hat auch Birch—Hirschfeld festgestellt. Wir bekommen dadurch den Eindruck, dass Bierberg mit totem Material gearbeitet hat, da seine Transportstrecken stark übereinstimmen mit der Diffusionsstrecke in totem Gewebe. Ich kann mir aber unmöglich erklären, warum er bei narkotisierten Blättern eine so geringe Transportstrecke findet, da er angibt, dass  $\text{Li}_2\text{CO}_3$  in rotierenden Blättern in 3 Stunden 20 mm weit transportiert wird, aber in stillen Blättern in 2 Stunden nur 3 mm. Denn Narkose vermindert die Permeabilität des Protoplasmas nur, wenn sie unschädlich ist. Dass bei diesen hohen Temperaturen  $\frac{1}{12}\%$  Aether bereits schädlich war und irreversibel permeabilitätsvergrössernd wirkte, ging daraus hervor, dass bei meinen Versuchen die durchschnittlichen Werte bei so behandelten Blättern zwischen  $46^\circ$  und  $52^\circ\text{C}$  von 7.7 auf 14 mm stiegen (Siehe Tabelle 4), und dass die Blätter bei  $46^\circ\text{C}$  bereits nach 3 Stunden welk waren. Die Aetherkonzentration, die Bierberg gebrauchte (S. 49), war stärker als die von mir gebrauchte, also ziemlich gewiss auch schädlich.

Da Bierberg nicht angibt, welche *Vallisneria spiralis* er gebraucht, und da ich alle meine Versuche mit der ♀ Pflanze gemacht habe, könnte der Unterschied ja in dem Geschlecht der Versuchspflanze liegen. Darum habe ich mit Versuchsanordnung II auch noch einige Versuche mit Blättern von ♂ Pflanzen gemacht. Das Resultat war jedoch, wie Tabelle 4 zeigt, wieder dasselbe wie bei den andern Versuchen. Die Strecke war wieder geringer als die von Bierberg angegebene.

Ebensowenig fand ich annähernd diese grosse Strecke, als Blätter von verschiedenartigen Standorten genommen wurden. So zeigten z.B. bei der Verwendung von  $\text{Li}_2\text{CO}_3$  als Transportstoff die breiten Blätter aus einem geräumigen aber ziemlich niedrigen Bassin bei  $45^\circ\text{C}$  in 3 Stunden

eine Diffusionsstrecke von 6.7 mm, während diese Strecke bei Blättern aus einem hohen, aber kleineren Aquarium unter denselben Bedingungen 5.5 mm betrug (Tabelle 4).

*Ich bin also nicht der Meinung wie Bierberg, der behauptet, dass Plasmarotation den Transport der von ihm angegebenen Salze bei Vallisneria beschleunigt. Er hat wahrscheinlich bei zu hohen Temperaturen gearbeitet; denn 45° C ist nicht die optimale Temperatur für die Protoplasmaströmung, doch kann bei dieser Temperatur noch eben Protoplasmaströmung möglich sein. Es ist mir nicht gelungen, eine Ursache zu finden für den von ihm angegebenen Unterschied in der Transportgeschwindigkeit bei normalen und bei narkotisierten Blättern (Vergleiche dazu meine Kritik auf die Berechnungen von Bierberg auf S. 124).*

### C. Der Einfluss von $\text{CuSO}_4$ auf der Transportgeschwindigkeit von $\text{LiNO}_3$ .

Aus Tabelle 2 (S. 74), in der sich die Resultate der Versuche finden, die bei 30° C nach Versuchsanordnung I gemacht worden sind, ergab sich, dass in Blättern deren Protoplast durch Hinzufügen von 0.0001 %  $\text{Cu SO}_4$  rotierte, die Transportgeschwindigkeit von  $\text{LiNO}_3$  ebensogross war wie in den stillen Blättern. Auf S. 74 habe ich bereits auf die Möglichkeit hingewiesen,  $\text{CuSO}_4$  könnte eine solche Veränderung im Protoplasma erregen, dass infolgedessen ein durch die Plasmarotation verursachter schnellerer Transport sich nicht äussern konnte.  $\text{CuSO}_4$  hätte dann den Transport hemmen müssen. Die Ergebnisse, welche nach Versuchsanordnung II (Siehe Tabelle 3 auf S. 78 und Fig. 3 auf S. 54) erhalten wurden, beweisen aber das Gegenteil.

Denn bei 30° C folgt aus dieser Tabelle 3, wenn die Mittelwerte von I und III oder von II und IV mit einander verglichen werden, wobei dem Agar bei Gruppe

III und IV noch  $\text{CuSO}_4$  hinzugefügt worden war, dass

$$\frac{M_{III} - M_I}{m \text{ Diff.}} = 3.5 \text{ und } \frac{M_{IV} - M_{II}}{m \text{ Diff.}} = 4$$

Wir sehen hier also, dass nicht allein bei den normalen strömenden (I und III), sondern auch bei den narkotisierten stillen Blättern (II und IV)  $\text{CuSO}_4$  den Transport von  $\text{LiNO}_3$  beschleunigt. Dabei muss darauf geachtet werden, dass 0.0001 %  $\text{CuSO}_4$  in Versuchsanordnung II keinen beschleunigenden Einfluss auf die Protoplasmaströmung hat (Siehe S. 76), und also nicht die Ursache des schnelleren Transportes sein kann. Diese grössere Transportgeschwindigkeit ist gerade das Gegenteil von dem, was nach Tabelle 2 (S. 74) und S. 75 als möglicher Einfluss von  $\text{CuSO}_4$  bezeichnet wurde. Statt verzögernd wirkt  $\text{CuSO}_4$  bei  $30^\circ \text{ C}$  also beschleunigend auf den Transport. Das Ausbleiben einer Beschleunigung des Transportes in den Blättern mit Plasmarotation ist bei Versuchsanordnung I also gewiss nicht durch  $\text{CuSO}_4$  verursacht worden.

Bei niedrigeren Temperaturen ist der beschleunigende Einfluss weniger einleuchtend, denn

$$\text{für } 19^\circ \text{ C ist: } \frac{M_{III} - M_I}{m \text{ Diff.}} = 0.9 \text{ und } \frac{M_{IV} - M_{II}}{m \text{ Diff.}} = 0.4;$$

$$\text{für } 10^\circ \text{ C ist: } M_{III} = M_I \quad \text{und} \quad \frac{M_{IV} - M_{II}}{m \text{ Diff.}} = 1;$$

$$\text{während für } 0^\circ \text{ C ist: } \frac{M_{III} - M_I}{m \text{ Diff.}} = 0.9 \text{ und } \frac{M_{IV} - M_{II}}{m \text{ Diff.}} = 3.5.$$

*Bei  $0^\circ \text{ C}$  ist nur bei den mit Aether narkotisierten Blättern deutlich zu sehen, dass unter dem Einfluss von  $\text{CuSO}_4$  der Transport beschleunigt wird. Bei  $10^\circ$  und  $19^\circ \text{ C}$  ist dieser Einfluss nicht gefunden, während bei  $30^\circ \text{ C}$  ein beschleunigender Einfluss von  $\text{CuSO}_4$  auf den Transport von  $\text{LiNO}_3$  am deutlichsten ist.*

#### 4. Der Einfluss der Protoplasmaströmung auf den Transport von Kaffein in Vallisneriablattstücken.

Ich habe noch versucht andere Stoffe zu finden, welche in der Versuchspflanze transportiert werden können, die aber selbst nicht darin vorkommen.

Wie Bierberg konnte auch ich zeigen, dass Farbstoffe nicht oder nur sehr wenig transportiert werden, sodass sich diese nicht für meine Versuche eigneten. Säurefuchsin z.B. zeigte dies sehr deutlich. Ein Blatt färbte sich mehr oder weniger rot an den Stellen wo es mit der Farbstofflösung in Berührung war, doch das Bedecken dieses Blattes mit einem Glasstückchen genügte schon um an der Stelle keine Färbung auftreten zu lassen. Viele andere Farbstoffe unterscheiden sich wegen ihrer geringen Färbung zu wenig von dem Chlorophyll, um deutlich gesehen zu werden. Auch die Veränderung in der Geschwindigkeit der Plasma-rotation (Beikirch, 4) ist zu gering, um als Reagenz für die Diffusion des Farbstoffes dienen zu können.

Dann suchte ich bei den Alkaloiden, einer Gruppe wovon bekannt ist, dass die dazu gehörenden Stoffe gut permeieren. Ausser Rüter und Bornstein (60) beweist auch Poyärvi (57) 1929 und später Schönfelder (66) 1931 die Permeabilität der Pflanzenzellen für Alkaloiden. Aus den Plasmolyseversuchen von S. 72 ergibt sich die Permeabilität von Vallisneria für Kaffein. Viele Alkalioide und damit verwandte Stoffe wie Chininsulfat, Chininmalat, Brucin, Arbutin, Aloin, Salicin, Amygdalin u.s.w. wurden auf ihre Transportfähigkeit geprüft; aber bei allen war die Konzentration, die nicht mehr giftig war, so gering, dass diese Stoffe nicht als Transportstoffe in Betracht kommen konnten. Bei Antipyrin, das noch wohl gebraucht werden konnte, habe ich keine genügend scharfe Reaktion gefunden. *Kaffein*, ein Purinderivat, ergab sich zuletzt als der am

meisten geeignete Stoff.<sup>1)</sup> Zwar zeigte das Blattstück, das sich zwischen den Agarstückchen mit 1 % Kaffein befand, am Ende des Versuchs Absterbungserscheinungen, aber dieser Teil wurde ja nicht untersucht, und ich achtete nur auf den Teil, in welchem das Kaffein transportiert worden war. Und weil dieser während des Versuches nicht beschädigt wurde, war das Absterben des anderen Teils nicht hinderlich.

Ueber die Transportgeschwindigkeit und die Art und Weise worauf der Transport von Kaffein in parenchymatischen Teilen der Pflanzen stattfindet, welche gewöhnlich kein Kaffein enthalten, ist meines Wissens noch nicht gearbeitet worden. Wohl hat Weevers (82) versucht, den Transport von Kaffein aus den Blättern einer Kaffeepflanze zu verfolgen. Nach ihm enthalten junge Blattstiele ziemlich viel Kaffein; alte Blattstiele enthalten es nicht. Die Vegetationspunkte sind die Stellen, wo das Kaffein am reichlichsten vorhanden ist. Das Holz ist stets kaffeefrei, während die Rinde das Kaffein enthält. Wenn das Kaffein aus den alternden Blättern transportiert würde, so müsste sich das Kaffein in der Rinde anhäufen, und besonders stark müsste diese Anhäufung dort sein, wo die Abnahme aus den Blättern in einer Periode, wo keine jungen Teile da sind, stattfindet. Weevers konnte dann aber keine Spur einer Zunahme von Kaffein beobachten. Dass das Kaffein auch nicht vom Stämme weg transportiert worden ist, ergibt sich daraus, dass bei einem Ringelungsversuch keine Anhäufung dieses Stoffes entstanden ist. Von einem Transport des Kaffeins nach der Rinde ist also nicht die Rede. Er fährt dann fort: „Es bleiben also bloss zwei Möglichkeiten übrig; entweder das Kaffein konnte flüchtige N-haltige Verbindungen, Ammoniak oder Aminen abgespalten haben, die durch die

---

<sup>1)</sup> Diese Stoffe wurden mir durch Herrn Prof. van Os, Direktor des Pharmaceutischen Laboratoriums in Groningen bereitwilligst zur Verfügung gestellt.

Stomata des Blattes ausgeatmet würden, oder die Base müsste in andere stickstoffhaltige Produkte umgebildet sein, die nach dem Stengel transportiert, dort aufs Neue in den Stoffwechsel aufgenommen wären." Dies schliesst natürlich einen Kaffeintransport durch ein Vallisneriablatt nicht aus, weil es für diese Pflanze ein körperfremder Stoff ist.

Bei der Untersuchung des Transportes von Kaffein habe ich nur Versuchsanordnung II gebraucht; dabei wurde in den Agarblöckchen 1 % Kaffein gelöst. Die normalen Blätter (I) waren bei 0° C ohne Protoplasmaströmung, während der Protoplast gerade wie bei  $\text{LiNO}_3$ , wohl rotierte bei 10°, 19° und 30° C (Siehe S. 75). Bei den narkotisierten Blättern (II) rotierte der Protoplast nicht.

Dass Kaffein, gerade wie  $\text{LiNO}_3$  imstande ist, Plasmarotation zu erregen, zeigte sich auf folgende Weise. Wenn stille Blätter in eine Lösung von 1 % Kaffein in 2 mal destilliertem Wasser gebracht werden, dann ist nach einer halben Stunde bei 30° C meistens eine gute Rotation (12  $\mu$ /Sek.) entstanden. Auch 0.25 %, 0.125 % und 0.08 % sind noch imstande, Plasmarotation zu erregen. Dies steht im Widerspruch zu den Ergebnissen Fittings (20) der mit Konzentrationen, die zwischen 0.01 Mol (d.i. 0.19 %) und 0.00001 Mol liegen, keine Rotation erregen konnte. Natürlich müssen wir hier damit rechnen, dass individuelle Unterschiede bestehen können zwischen den Pflanzen die Fitting gebraucht hat und denen, die ich für meine Versuche verwandte. Sowohl Kaffein des Botanischen als des Pharmaceutischen Laboratoriums ergab dieselben Resultate. Obwohl Verunreinigung des von mir gebrauchten Kaffeins nicht ausgeschlossen ist, ist es doch nicht wahrscheinlich.

Wenn nun das Kaffein 18 Stunden durch das Blatt diffundieren konnte, dann geschah dieses über Strecken, die in Tabelle 6 angegeben worden sind. Darin bedeutet:

- I. die Transportstrecke in normalen Blättern, und
- II. die Transportstrecke in narkotisierten Blättern.

TABELLE 6

Transport von Kaffein durch Vallisneriablätter, nach Versuchsanordnung II, bei Temperaturen von 0°, 10°, 19° oder 30° C.

	Temp.	n	M	$\sigma$	m	
						für 30° C ist: $\frac{M_I - M_{II}}{m \text{ Diff.}} = 0.15$
I	30° C	50	8.2	1.2	0.17	
II		50	8.1	1.3	0.19	für 19° C ist: $\frac{M_{II} - M_I}{m \text{ Diff.}} = 1.67$
I	19° C	50	4	1.3	0.18	
II		50	4.4	1.2	0.16	für 10° C ist: $\frac{M_{II} - M_I}{m \text{ Diff.}} = 1.6$
I	10° C	50	2.2	0.8	0.12	
II		50	2.5	0.9	0.13	für 0° C ist: $\frac{M_{II} - M_I}{m \text{ Diff.}} = 1.77$
I	0° C	50	1.5	0.9	0.13	
II		50	1.8	1	0.15	

n = die Anzahl der Versuche,

M = der durchschnittlich von Li NO<sub>3</sub> zurückgelegte Weg in mm,

$\sigma$  = die Standardabweichung,

m = der mittlere Fehler,

m Diff. = der mittlere Fehler von M<sub>I</sub> — M<sub>II</sub>.

Weil überall der Quotient  $\frac{M_I - M_{II}}{m \text{ Diff.}}$  kleiner ist als 3,

besteht nach dieser Tabelle kein reeller Unterschied zwischen M<sub>I</sub> und M<sub>II</sub> bei den von mir gebrauchten Temperaturen, mit anderen Worten der *Transport von Kaffein durch normale und durch narkotisierte Blattstücke ist gleich schnell. Plasma-rotation hat hier also keinen beschleunigenden Einfluss. Auch verursacht der Aether keine Permeabilitätsveränderung für Kaffein.*

Beim Transport von LiNO<sub>3</sub> zeigte sich besonders bei 30° C ein deutlicher Unterschied in der Transportstrecke bei normalen und narkotisierten Blättern. Dieser Unterschied wurde beim Kaffeintransport nicht gefunden. Bei niedriger Temperatur scheint die Transportgeschwindigkeit in narkotisierten Blättern sogar noch etwas grösser zu sein als in normalen, aber das darf nicht einer schädlichen

Wirkung des Aethers zugeschrieben werden. Dafür muss die Variabilität des Materials verantwortlich gemacht werden.

### 5. Zusammenfassung.

In diesem Kapitel habe ich gezeigt, dass bei *Vallisneria* der Transport von  $\text{LiNO}_3$  von Zelle zu Zelle stattfindet. Dieses Objekt kann also sehr gut gebraucht werden, um den Transport durch parenchymatisches Gewebe zu untersuchen. Als Transportstoffe wurden  $\text{LiNO}_3$  und Kaffein gewählt, welche, wie ich zu beweisen versucht habe, in die Vakuole eindringen können. Aus den mit Versuchsanordnung I und II gemachten Versuchen folgt, dass Plasmarotation den Transport von  $\text{LiNO}_3$  durch Blattstücke von *Vallisneria* nicht beschleunigt. Ebenso wie bei *Drosera* findet auch bei *Vallisneria* der Transport nach dem Gesetz von Fick statt, weil hier ungefähr eine Proportionalität besteht, zwischen dem zurückgelegten Weg und der Wurzel aus der Zeit. Weiter übt Athernarkose bei  $0^\circ$  und  $30^\circ \text{ C}$  (und vielleicht auch bei  $10^\circ$  und  $19^\circ \text{ C}$ ) eine Verzögerung auf den Transport von  $\text{LiNO}_3$  aus.  $0.0001\% \text{ Cu SO}_4$ , das bei Versuchsanordnung I gebraucht wird, um eine Protoplasmaströmung zu erregen, hat bei Versuchsanordnung II keinen beschleunigenden Einfluss auf die Plasmarotation. Es hat sich gezeigt, dass  $\text{CuSO}_4$  statt verzögernd, beschleunigend auf den Transport von  $\text{LiNO}_3$  wirkt. Ich habe die Untersuchungen Bierbergs nachgeprüft, konnte sie aber nicht bestätigen. Wahrscheinlich hat er seine Versuche bei unrichtigen Temperaturen gemacht. Der Transport von  $\text{LiNO}_3$  durch getötete Blätter oder durch Agar ist 5 bis 7 mal so schnell als durch normale lebende *Vallisneria* Blattstückchen. Auch wird der Transport von Kaffein durch Blattstücke von *Vallisneria spiralis* nicht von Plasmarotation beeinflusst. Ebensowenig verursacht Athernarkose eine Verzögerung des Transportes.

---

## KAPITEL 5.

## POLARITÄT.

## 1. Polarität bei Drosera.

Wenn ein Tentakel von *Drosera capensis* in der Mitte stark beschädigt wird, z.B. fast durchgeschnitten ist, dann kann das Kaffein von dieser Stelle aus sowohl basipetal als auch akropetal diffundieren. Der Niederschlag ist in beiden Richtungen stets gleich weit von der Wunde entfernt, mithin *diffundiert das Kaffein in beiden Richtungen gleich schnell*. Es ist also kein polarer Transport.

Auch auf eine andere Weise kann dieses festgestellt werden. Als Mittelwert von 20 Messungen ergab sich, dass die Länge der Zellen an der Basis eines Tentakels  $116 \mu$  war und an der Spitze  $95 \mu$ . Wurde nun bei diesen 20 Tentakeln das Köpfchen abgeschnitten, dann war bei  $17^\circ C$  in 30 Minuten das Kaffein von der Basis auf  $658 \mu$  diffundiert, während diese Strecke bei der Spitze  $534 \mu$  war. Scheinbar herrscht hier einige Polarität und geht der Transport von der Basis zur Spitze leichter als in umgekehrter Richtung. Aber wenn auch geachtet wird auf den Unterschied in der Länge der Zellen, dann zeigt sich, dass das Kaffein nicht nur an der Basis sondern auch an der Spitze 5.6 Zellen passiert hat. Und gerade aus dieser *gleichen Anzahl der Zellen* schliesse ich auf *einen nicht polaren Transport von Kaffein*. Bei der Behandlung der Frage auf welchem Wege dieser Transport stattfindet, komme ich hierauf noch zurück (S. 105).

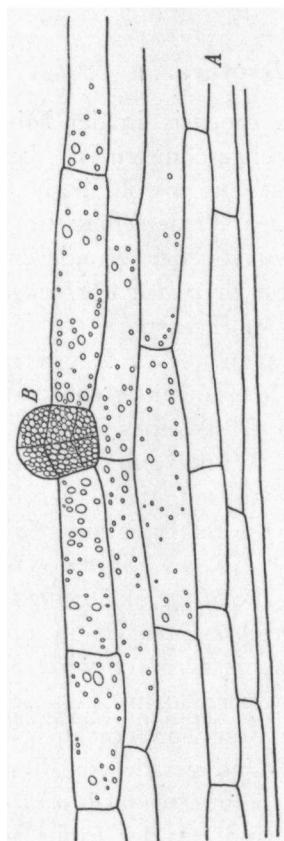
Ebensogut wie es einen Transport gibt in der Längsrichtung des Tentakels, gibt es einen solchen in der Querrichtung. Die Versuche, bei denen probiert wurde, nur eine Zelle eines Tentakels anzustechen und auf diese Weise den Transport zu verfolgen, misslangen. Aber sehr oft befinden sich auf dem Tentakel selbst kleine sitzende

Knöspchen, welche wie das Tentakelköpfchen, permeabel für das Kaffein sind. Durch solche kleine Drüsen kann das

Kaffein auch eindringen und einen Niederschlag in der Vakuole bilden (Fig. 6). Dass dieser Niederschlag auftritt in der Längsreihe, worin sich auch das sitzende Knöspchen befindet, braucht uns nicht zu wundern. Denn ich habe ja gezeigt, dass das Kaffein sowohl akropetal als auch basipetal transportiert wird. Ausserdem ist zu sehen, dass auch in andere Reihen das Kaffein eingedrungen ist. Und das kann nur, wenn dieses diffundiert ist quer durch eine Längswand oder der Länge nach durch eine Querwand. In dieser Fig. 6, die gezeichnet worden ist, nachdem das Tentakel 12 Minuten bei 17° C in einer 1% Kaffeinlösung gelegen hatte, *ist das Kaffein nicht nur der Länge nach sondern auch der Breite nach durch zwei Zellen diffundiert*. Gleich wie beim Transport von der Spitze zur Basis und von der Basis zur Spitze, den ich oben beschrieb, ist auch hier die Strecke in  $\mu$ , über die das Kaffein in beiden Richtungen diffundiert

Fig. 6.  
 A Teil des normalen Tentakels  
 B Sitzendes Knöspchen  
 Das Kaffein diffundiert sowohl in der Längs- als in der Querrichtung.

ist, verschieden, obwohl ist. Ich komme darauf noch zurück (S. 105).



## 2. Polarität bei *Vallisneria*.

### A. Polarität für $\text{LiNO}_3$ .

Bei Pflanzen mit strömendem Protoplasma ist wahrscheinlich kein polarer Transport zu erwarten, wenn dieser Transport nicht in der Wand stattfindet. Denn ein Plasmateilchen, das in einem Augenblick an der Spitze einer Zelle ist, ist bald darauf an deren Basis, was zur Folge hat, dass die Verhältnisse in der Zelle sich fortwährend verändern. Es bleibt natürlich möglich, dass beim Uebergang von der einen Zelle zur anderen, in der Querwand, eine Polarität herrscht, sodass es nicht ausgeschlossen ist, dass ein Transport durch die Vakuole oder das Protoplasma polar erfolgt.

Bei meinen Versuchen habe ich mit der Möglichkeit einer Polarität gerechnet. Ich habe darauf geachtet, dass bei den Versuchen der Versuchsanordnung I (S. 50) der Transport immer basipetal war, also befand sich hier jedesmal der am meisten apikale Teil des Blattes in der Schale mit  $\text{LiNO}_3$ .

Bei Versuchsanordnung II habe ich meine Transportversuche sowohl in apikaler ( $B \rightarrow S$ ) als in basipetaler ( $S \rightarrow B$ ) Richtung unternommen, und eine Zeitlang diese zwei Gruppen einzeln notiert. Die Ergebnisse sind in Tabelle 7 zu finden.

Es zeigt sich, dass hier alle Quotienten  $\frac{M_{SB} - M_{BS}}{m \text{ Diff.}}$

immer kleiner sind als 3, also besteht hier *in keinem Fall ein reeller Unterschied in den Transportgeschwindigkeiten in basipetaler und akropetaler Richtung*. Die kleinen Unterschiede, die es zwischen den Mittelwerten gibt, müssen der Variabilität zugeschrieben werden. Bei den weiteren Transportversuchen habe ich nicht immer notiert, ob der Transportstoff an der basalen oder an der apikalen Seite

TABELLE 7.  
Einfluss der Polarität auf den Transport von  
LiNO<sub>3</sub> bei Vallisneria.

B = Basis, S = Spitze, n = die Anzahl der Versuche, M = der durchschnittlich von LiNO<sub>3</sub> zurückgelegte Weg in mm,  $\sigma$  = die Standardabweichung, m = der mittlere Fehler, m Diff. = der mittlere Fehler von M<sub>I</sub> — M<sub>II</sub>.

	Bemerkungen	Temp.	Richtung	n	M	$\sigma$	m
I	Li NO <sub>3</sub> .....	30° C	B → S	87	6.2	1.8	0.2
			S → B	80	6.65	1.7	0.2
II	Li NO <sub>3</sub> .....	19° C	B → S	43	3.91	1.9	0.3
			S → B	57	4.65	1.3	0.17
III	Li NO <sub>3</sub> + Aether .....	19° C	B → S	45	3.8	1.8	0.27
			S → B	27	4.56	1.2	0.23
IV	Li NO <sub>3</sub> + Cu SO <sub>4</sub> .....	19° C	B → S	29	4.72	1.8	0.3
			S → B	31	4.58	1.3	0.2
V	Li NO <sub>3</sub> + Cu SO <sub>4</sub> + Aether	19° C	B → S	82	4.4	1.6	0.18
			S → B	28	4.5	1.3	0.25
VI	Li NO <sub>3</sub> .....	0° C	B → S	32	3	1.4	0.25
			S → B	68	3.47	1.4	0.17
VII	Li NO <sub>3</sub> + Aether .....	0° C	B → S	65	2.6	1.3	0.16
			S → B	18	2.33	0.9	0.2

Für Gruppe I ist:  $\frac{M_{SB} - M_{BS}}{m \text{ Diff.}}$  = 1.5; für Gruppe II ist:  $\frac{M_{SB} - M_{BS}}{m \text{ Diff.}}$  = 2;

für Gruppe III ist:  $\frac{M_{SB} - M_{BS}}{m \text{ Diff.}}$  = 2; für Gruppe IV ist:  $\frac{M_{BS} - M_{SB}}{m \text{ Diff.}}$  = 0.4;

für Gruppe V ist:  $\frac{M_{SB} - M_{BS}}{m \text{ Diff.}}$  = 0.3; für Gruppe VI ist:  $\frac{M_{SB} - M_{BS}}{m \text{ Diff.}}$  = 1.6

und für Gruppe VII ist:  $\frac{M_{BS} - M_{SB}}{m \text{ Diff.}}$  = 1.

dargeboten worden ist. Die Ergebnisse sind alle zusammen aufgezeichnet in Tabelle 3.

### B. Polarität für Kaffein.

Obgleich ich schon beim Transport von Kaffein durch Vallisneriablätter bewiesen habe, dass die Plasmarotation

dabei keinen Einfluss hat, so ist damit noch nicht die Transportbahn festgestellt. Es besteht also die Möglichkeit, dass der Transport von Kaffein polar stattfindet. Darum habe ich auch nun wieder eine Zeitlang geachtet auf die Richtung des Transportes. Die Ergebnisse, die ich auf diese Weise erhielt, zeigt Tabelle 8. Darin bedeutet B-Basis und S-Spitze. Für die Bedeutung von  $n$ ,  $M$ ,  $\sigma$ ,  $m$  und  $m$  Diff. siehe S. 96.

TABELLE 8.

Einfluss der Polarität auf den Transport von Kaffein durch Vallisneriablätter.

	Bemerkungen	Temp.	Transportrichtung	n	M	$\sigma$	$m$
I	Kaffein .....	19° C	B→S	18	4	1.2	0.27
			S→B	19	3.95	1.6	0.36
II	Kaffein + Aether ....	19° C	B→S	21	4.2	0.9	0.2
			S→B	12	4.5	1.9	0.4
III	Kaffein .....	10° C	B→S	12	1.83	1	0.29
			S→B	24	2.2	0.9	0.18

$$\text{Für Gruppe I ist: } \frac{M_{BS} - M_{SB}}{m \text{ Diff.}} = 0.1$$

$$\text{für Gruppe II ist: } \frac{M_{SB} - M_{BS}}{m \text{ Diff.}} = 0.7 \text{ und}$$

$$\text{für Gruppe III ist: } \frac{M_{SB} - M_{BS}}{m \text{ Diff.}} = 1.1$$

Weil wieder überall die Quotienten  $\frac{M_{SB} - M_{BS}}{m \text{ Diff.}}$  kleiner

sind als 3, gibt es auch hier keinen Unterschied in der Transportgeschwindigkeit in basaler und apikaler Richtung; folglich ist *der Transport von Kaffein bei Vallisneria nicht polar*.

### 3. Zusammenfassung.

In diesem Kapitel habe ich bewiesen, dass der Transport von Kaffein in Tentakeln von *Drosera* nicht polar statt-

findet. Das Kaffein wird nicht nur durch eine Längswand, sondern auch durch eine Querwand transportiert. Auch bei *Vallisneria* ist der Transport von  $\text{LiNO}_3$  und Kaffein nicht polar.

## KAPITEL VI.

### DIE TRANSPORTBAHN.

Die wichtigsten Schlussfolgerungen, die aus der vorhergehenden Untersuchung gezogen werden dürfen, und die ein wenig Klarheit geben können in der Frage, welchen Weg die hier gebrauchten Stoffe bei ihrem Transport einschlagen, sind:

- a. der Transport beruht auf Diffusion;
- b. der Transport geht von Zelle zu Zelle;
- c. die gebrauchten Stoffe können in die Vakuole permeieren;
- d. der Transport wird nicht durch Plasmarotation beeinflusst;
- e. der Transport ist nicht polar.

Die wichtigste Transportbahn in dem parenchymatischen Gewebe muss sein: die Wand, das Protoplasma oder die Vakuole.

#### 1. Die Wand als wichtigste Transportbahn.

Aus Fig. 6 auf S. 94 ist schon zu sehen, dass das Kaffein quer durch eine Längswand oder Querwand hindurch diffundieren kann. Ebenso muss es dann der Länge nach in einer Wand transportiert werden können, und die Menge des Stoffes die auf diese Weise befördert wird, kann angeben ob die Wand die wichtigste Transportbahn ist, oder ob diese anderswo gesucht werden muss. Bei einem Transport in der Wand müssen wir uns denken, der Stoff diffundiere durch das Imbibitionswasser der Wand und gehe von dieser Stelle aus in seitlicher Richtung durch das Protoplasma in die Vakuole, was bei *Drosera* das Auftreten des Nieder-

schlags verursacht. Es ist dann ein reiner Diffusionsprozess.

Hier möchte ich noch hinweisen auf die Ergebnisse von Van der Wey (86), der annimmt, dass der Wuchsstoff bei Avena-Koleoptile sich infolge elektrischer, in der Zellwand gelagerter Kräfte, zwischen den Mizellen im Zellwandplasma bewegt. Zusammen mit der ruhenden Hautschicht des Protoplasmas sieht er die Zellwand als wichtigste Transportbahn an. Dass der von ihm gefundene Transport auf eine andere Weise stattfinden muss als der Transport der von mir gebrauchten Stoffe, folgt, ausser aus dem Unterschied im Material und Transportstoff, auch noch aus folgendem. Nach ihm findet nur bei 0° C der Wuchsstofftransport durch Diffusion statt, und nicht bei 23° C und 45° C. Nach den von mir gemachten Versuchen mit *Drosera* (siehe Fig. 8 auf S. 110 und Fig. 9 auf S. 114) zeigt sich aber, dass der Kaffeintransport auch bei den Temperaturen von 10—35° C dem Diffusionsgesetz von Fick (siehe auch S. 68) entsprechend erfolgt.

Der Annahme, der Transport von Kaffein in *Drosera*-Tentakeln erfolge der Hauptsache nach in der Wand, steht aber noch vieles im Wege.

Fig. 7 stellt einen Teil eines Tentakels dar, worin das Kaffein von links nach rechts diffundiert. Die Grösse der Kreise gibt die Grösse der Niederschlagsballen an. Es zeigt sich nun, dass dieser Niederschlag, den ich auf S. 64 schon besprochen habe, nicht in allen Zellreihen genau gleich weit gefördert ist. Ebensowenig ist an beiden Seiten einer Längswand, also in zwei benachbarten Vakuolen, der Niederschlag immer an derselben Stelle zu finden. Bei einem Transport bei welchem die Stoffe der Hauptsache nach in der Wand transportiert wurden, muss das bestimmt immer vorkommen. Denn es ist unwahrscheinlich, dass das Kaffein von einem gewissen Punkte der Wand aus schneller in die eine benachbarte Vakuole eindringt als in eine andere.

Weiter wird es bei einem Transport in der Wand nicht unmöglich sein, dass der Niederschlag in der Vakuole an zwei Längswänden derselben Zelle ungleich weit gefördert

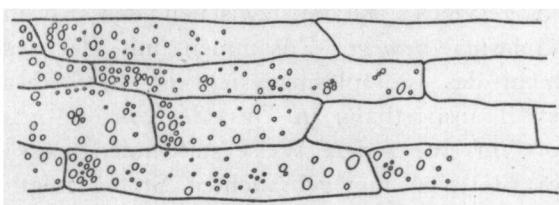


Fig. 7. Drosophila-Tentakel, worin Koffein diffundiert.

ist, weil der Weg, den der Transportstoff zurücklegen muss, um die Seitenwände der Zelle zu erreichen, nicht für alle diese Wände gleich lang ist. Weil der Niederschlag an der Stelle entsteht, wo das Koffein in die Vakuole eingedrungen ist, müsste dieser also an ganz verschiedenen Stellen in der Vakuole sich im gleichen Moment zeigen können. Wir müssten also erwarten, dass der Niederschlag an den verschiedenen Wänden sehr ungleich auftritt. Eine solche Beobachtung habe ich jedoch niemals gemacht: der Niederschlag entsteht in der Vakuole immer in der Mitte und an den Seiten gleich weit von den Querwänden entfernt. Das deutet darauf hin, dass der Transport nicht der Hauptsache nach in der Wand stattfindet.

Bei einem Transport hauptsächlich in der Wand muss sich die Konzentration des sich darin befindenden Koffeins dauernd vermindern, bis keine seitliche Diffusion mehr in die Vakuole stattfindet, weil dort die Konzentration gleich ist oder höher geworden ist als in der Wand. Die Menge des Koffeins, die auf diese Weise in die Vakuole eindringt, wird sehr gering sein, weil sie durch Diffusion in der sehr dünnen Zellmembran wieder angefüllt werden muss. Der eventuell an der Seitenwand entstehende Nieder-

schlag ist denn auch so gering, dass er nicht wahrnehmbar ist. Auch dieses macht einen Transport in der Wand unwahrscheinlich.

Auch der auf S. 103 noch zu besprechende Widerstand des Protoplasmas deutet darauf hin, dass die Wand nicht die wichtigste Transportbahn sein kann.

Schon in der Literaturbesprechung habe ich darauf hingewiesen, dass Steward, wie Priestley, einen Transport in der Wand annimmt, wenn der Transportstoff über eine geringe Strecke transportiert werden muss. Nach Steward wird bei Plasmolyse die Menge des Stoffes die transportiert wird, grösser, und ist um so grösser, je stärker die Plasmolyse ist. Es ist aber falsch, auf Grund dieser Versuche anzunehmen, dass der Protoplast dem Transport Widerstand leistet und dass der Transport in der Wand stattfindet. Der Transportstoff kann ja bequemer durch die gerade entstandene Flüssigkeitssäule diffundieren als durch die Zelle. Auch darf er diesen Schluss nicht ziehen, wenn es sich zeigt, dass in Objekten, in denen die Luft der Interzellularen durch Wasser ersetzt worden ist, die transportierte Menge 2 bis 3 mal so gross ist als die normale. Auch nun diffundiert der Transportstoff wieder durch eine Flüssigkeitssäule und wird nicht von Zelle zu Zelle transportiert. Dasselbe Resultat konnte ich auch mit Vallisneriablättern erhalten. Wenn hier die Luft der Interzellularen durch Wasser ersetzt worden ist, bleiben die Blätter frisch; selbst die Plasmarotation hört nicht auf. Lassen wir nun wieder  $\text{LiNO}_3$  bei  $30^\circ\text{C}$  18 Stunden diffundieren, und gebrauchen dabei Versuchsanordnung II (S. 54), dann zeigt sich, wie auf Tabelle 5 (S. 83) angegeben worden ist, dass  $\text{LiNO}_3$  durchschnittlich 15.7 mm transportiert ist. Die Abnahme der Transportgeschwindigkeit von der Basis zur Spitze (siehe S. 105) ist hier verschwunden. Das deutet darauf hin, dass der Transport hier auf eine andere Weise stattfinden muss als normalerweise. Auch

bei diesen, von mir gemachten Versuchen zeigt es sich, dass die Transportstrecke 2 bis 3 mal so gross ist als die normale. Meines Erachtens muss das einer Diffusion durch die mit Wasser gefüllten Luftgänge zugeschrieben werden, welche mehr als die Hälfte des Blattes einnehmen. Dieser Versuch sagt uns nichts über den normalen Transport. Der Weg, den  $\text{LiNO}_3$  unter normalen Umständen gehen kann um zu diffundieren, ist ziemlich eng, während ausserdem der noch lebende Protoplast den Transport durch die Zelle hemmt. In einer bestimmten Zeiteinheit wird hier also weniger Stoff transportiert werden als durch tote oder mit Wasser infiltrierte Blätter, und weil erst eine bestimmte Menge Transportstoff vorhanden sein muss um bemerkt werden zu können, so hat die Breite des Weges, der für den Transport benutzt werden kann, Einfluss auf die Transportstrecke. Die Transportstrecke in normalen Blättern darf dadurch nicht ohne weiteres verglichen werden mit der in Blättern, welche auf die Weise von Steward behandelt worden sind. Auch die Tatsache, dass in solchen Blattstücken der Transport von  $\text{LiNO}_3$  nicht durch Athernarkose beeinflusst wird, deutet auf eine andere Transportbahn hin als bei normalen Blättern, weil diese Versuche bei  $30^\circ \text{ C}$  angestellt worden sind und das gerade die Temperatur ist, wobei nach Tabelle 3 die Verzögerung des Transportes durch Athernarkose am meisten in den Vordergrund tritt.

Aus Obigem geht also hervor, dass der Transport von Kaffein durch parenchymatisches Gewebe nicht der Haupt- sache nach in der Wand stattfinden kann.

## 2. Das Protoplasma bietet dem Transport Widerstand.

Wenn wir auf die Zeit achten, die das Kaffein benötigt um durch die Vakuole zu diffundieren, (was sich äussert in dem Auftreten des Niederschlags) und diese vergleichen

mit der Zeit, die vergeht zwischen der Bildung des ersten Körnchens Niederschlag am Ende der einen Vakuole und dem Auftreten des Niederschlags am Anfang der nächsten Vakuole, dann zeigt sich, dass für den zweiten Prozess eine 4 bis 5 mal so lange Zeit nötig gewesen ist als für den ersten. Das kann nicht der Fall sein, wenn der Transport hauptsächlich in der Wand stattfindet. Es ist klar, dass beim Uebergang von der einen Zelle zur folgenden ein grosser Widerstand überwunden werden muss.

Die Wand übt nicht den Widerstand aus. Denn auf S. 84 und in Tabelle 5 habe ich gezeigt, dass die Transportgeschwindigkeit von  $\text{LiNO}_3$  durch Vallisneriablätter, die mit heissem Wasser getötet worden sind, ungefähr ebenso gross ist wie die Diffusionsgeschwindigkeit desselben Stoffes in Agar, während die Diffusionsgeschwindigkeit 5 bis 7 mal so gross geworden ist als in normalen, lebenden Blättern. In diesen toten Blättern ist die Diffusion also ohne besonderen Widerstand erfolgt, sodass ich schliessen darf, dass *die Transportgeschwindigkeit von  $\text{LiNO}_3$  in normalen Blättern durch das lebende Gewebe stark gehindert worden ist.*

In Vallisneriablättern, die durch 1 % Sublimat getötet worden sind, ist ebenfalls die Transportgeschwindigkeit von  $\text{LiNO}_3$  viel grösser geworden, wie auf S. 84 und in Tabelle 5 zu sehen ist. Nach Klebs (37) ändert sich bei einem auf diese Weise getöteten Blatte wohl die Permeabilität des Protoplasmas, aber die Wand erfährt keine Veränderung. Daraus lässt sich deutlich folgern, dass der schnellere Transport von  $\text{LiNO}_3$  dadurch zustande kommt, dass die hemmende Wirkung des Protoplasmas aufgehoben worden ist.

Auch äussert dieser Widerstand sich in den Versuchen, welche mit Versuchsanordnung II gemacht worden sind. Bei dieser Anordnung war in den Agarblöckchen zugleich 0.0001 %  $\text{CuSO}_4$  gelöst. Es zeigte sich, dass bei 30° C dann ein etwas schnellerer Transport von  $\text{LiNO}_3$  durch

die Blätter stattfand (S. 87). Weil, wie ich soeben zu beweisen versucht habe,  $\text{LiNO}_3$  nicht hauptsächlich in der Wand transportiert wird, aber wohl in die Vakuole permeieren kann, kann dieser schnellere Transport einer erhöhten Permeabilität des Protoplasmas für  $\text{LiNO}_3$  zugeschrieben werden.  $\text{CuSO}_4$  hat in diesem Falle vielleicht den Widerstand des Protoplasmas vermindert.

Der Widerstand, den das Protoplasma von *Drosera* dem Transport bietet, kann gemessen werden. Auf eine Entfernung von  $250\mu$  von der Schnittfläche hatten bei einem bestimmten *Drosera*-Tentakel die Zellen eine Länge von etwa  $95\mu$ . Das Kaffein diffundiert hier bei  $20^\circ\text{C}$  durch die Vakuole in etwa 56 Sek. und durch die Querwand mit den beiden Plasmaschichten in etwa 285 Sek. Die Dicke einer Protoplasmaschicht ist etwa  $1.5\mu$ . Daraus folgt, dass dem Transportstoff im Protoplasma mit dem Tonoplast ein Widerstand begegnet, der etwa 160 mal so gross ist als der, welcher in der Vakuole ist. Dieser Teil, in welchem die Diffusion am langsamsten stattfindet, hat grossen Einfluss auf den Diffusionsprozess; denn die erhaltene Transportgeschwindigkeit ist der Durchschnittswert der aufeinander folgenden Diffusionsgeschwindigkeiten des Kaffeins in dem Tentakel. Der Transport findet in der Vakuole also viel schneller statt als im übrigen Teil der Zelle.

Dass in getöteten *Drosera*-Tentakeln die Transportgeschwindigkeit grösser ist als in normalen, zeigt sich deutlich, wenn eine starke  $\text{NaOH}$ -Lösung in den Tentakeln diffundieren kann. Während beim Transport von Kaffein in lebenden Tentakeln immer beim Uebergang von der einen Zelle nach der folgenden, der gerade beschriebene Aufenthalt ist, diffundiert das  $\text{NaOH}$ , das während der Diffusion die Zelle tötet, mit gleichmässiger Geschwindigkeit (die Diffusionsstrecke ist an dem Farbwechsel zu sehen) und wird nirgends gehemmt. Der

Protoplast hat, wenn er getötet ist, den Widerstand aufgegeben.

Auch möchte ich noch auf folgendes hinweisen. Auf S. 93 und 94 wurde festgestellt, dass das Kaffein bei *Drosera* in gleichen Zeiten eine gleich grosse Anzahl Zellen passierte, wobei die Länge der Zellen weniger Bedeutung hatte. Bei *Vallisneria* tritt etwas Aehnliches auf. Die Transportstrecke in einem Teil mit langen Zellen ist hier in derselben Zeit grösser als in einem Teil mit kurzen Zellen. Bei einem Transport, hauptsächlich in der Wand, dürfte die Länge der Zellen keinen Einfluss haben. Bei den Versuchen mit *Vallisneriablättern* nach Versuchs-anordnung II zeigt sich nämlich folgendes.

Der unterste Teil des Blattes ist bisweilen zart, weisslich grün, bisweilen härter und grüner, und kann ausserdem noch verbreitert sein durch häutige Flügel. Zwischen diesen Extremen können viele Uebergänge angetroffen werden. Der weisse Teil kann bis 10 cm lang sein. Besonders in diesem basalen Teile ist die Transportgeschwindigkeit grösser als in einem mehr apikalen Teile; es gibt eine langsame Abnahme zur Spitze hin. Das kann ich durch einige Beispiele darlegen. Dabei muss daran gedacht werden, dass die Unterschiede in Wirklichkeit nicht so gross sind, wie es hier scheint. Sie werden hier mehr akzentuiert, weil jedes Blattstückchen, das ungefähr eine Länge von 5 cm hat, zur Bestimmung der Diffusionsstrecke in Streifen von 3 mm geschnitten wird. So erhielt ich z.B. als  $\text{LiNO}_3$  nach Versuchsanordnung II 18 Stunden bei  $30^\circ \text{ C}$  diffundiert hatte, in acht aufeinanderfolgenden Stückchen eines langen *Vallisneriablattes*, die folgenden Transportstrecken: 8, 5, 5, 5, 5, 5, 2 mm. Für Stückchen eines anderen Blattes wurde gefunden: 7, 4, 4, 4, 4, 4, 4 mm oder 8, 8, 5, 5, 5, 5 mm oder 9, 9, 6, 6, 6, 6, 6 mm. Am meisten links ist die Diffusionsstrecke zu finden im basalen, oft hellen Stückchen; die Diffusionsstrecke im

meist apikalen Stückchen ist rechts in der Reihe notiert worden. Diese Regelmässigkeit tritt ziemlich allgemein auf. Es gibt jedoch auch Ausnahmen, welche auf meiner Methode oder auf inneren, im Objekt liegenden Ursachen beruhen. Nicht nur bei  $30^{\circ}$  C tritt dieser Vorgang auf, sondern auch bei anderen Temperaturen ist er vorhanden. Bei narkotisierten Objekten und beim Kaffeintransport habe ich keine Ergebnisse hierüber gesammelt. Den Unterschied in der Transportgeschwindigkeit an Basis und Spitze habe ich auch bei  $0^{\circ}$  C konstatieren können. Er kann also nicht verursacht werden durch einen Unterschied in der Geschwindigkeit oder Allgemeinheit der Plasma-rotation, denn bei  $0^{\circ}$  C rotiert das Protoplasma nicht mehr. Diese Voraussetzung konnte leicht gemacht werden, weil bei den anderen Temperaturen an der Basis die Plasma-rotation allgemeiner und schneller ist als an der Spitze. Auch sind an der Basis mehr Luftgänge als an der Spitze. In Kapitel IV (S. 70) habe ich bewiesen, dass eine Lösung durch einen Druck von 50 cm Flüssigkeit nicht durch die Luftgänge gepresst werden kann. Bei Versuchsanordnung II womit ich diese Resultate erhalten habe, kann von Pressen gar nicht die Rede sein. Die verschiedene Anzahl der Luftgänge, die, wie ich S. 43 schon gesagt habe, mehr als die Hälfte des Volumens des Blattes einnehmen, kann also nicht die Ursache des ungleich schnellen Transportes an Basis und Spitze des Blattes sein. Weiter ist es möglich, dass eine verschiedene Permeabilität des Protoplasmas an Basis und Spitze die Ursache für diese ungleiche Transportgeschwindigkeiten ist. Weil, wie bewiesen ist, die Wand nicht die wichtigste Transportbahn ist, muss der Transportstoff also gewiss mit dem Protoplasma in Berührung kommen, wodurch eine andere Permeabilität des Protoplasmas sich in der Transportgeschwindigkeit äussern kann. Dass verschiedene Gewebe einer Pflanze eine ganz ungleiche Permeabilität haben können, bewiesen

u.a. Höfler und Stiegler (26). Die Permeabilität von einem und demselben Gewebe bleibt aber in der Hauptsache dieselbe. Wohl fanden die Verfasser, dass die Permeabilität der Epidermis von Gentiana an gut belichteten Stellen grösser ist als an beschatteten, aber meine Pflanzen waren solchen grossen Unterschieden in der Beleuchtung nicht ausgesetzt. Die Zellen an der Basis sind aber jünger als die an der Spitze und das konnte vielleicht eine grössere Permeabilität der basalen Zellen verursachen. Meines Erachtens muss aber auch der Länge der Zellen ein grosser Einfluss auf die Transportgeschwindigkeit zugeschrieben werden. Ich habe ja schon erkennen lassen, dass den grössten Widerstand beim Passieren der Querwand die beiden Protoplasmaschichten bieten. Wenn nun die basalen Zellen länger sind als die apikalen, dann muss der Transportstoff bei derselben Strecke an der Basis weniger Querwände passieren als an der Spitze, und kann auf diese Weise schneller transportiert werden. In Uebereinstimmung damit zeigte sich, dass die Länge der Vallisneriazellen von grünen Blättern von der Basis nach der Spitze hin immer geringer wurde, nicht nur die der Epideriszellen, sondern auch die der Mesophyllzellen. In einem Vallisneriablatt habe ich in Abständen von 7 cm die mittlere Länge von je 10 Zellen bestimmt. Die nacheinander gefundenen Werte sind für Epideriszellen: 174, 118, 108, 94, 80, 66 und 48  $\mu$ , während die Länge der Mesophyllzellen: 642, 600, 558, 378, 304, 266 und 258  $\mu$  war. Weil beide Gewebe sich in derselben Weise ändern, ist es nicht nötig, zu untersuchen, ob der Transport durch die Epidermis oder durch das Mesophyll geht. Es muss also wohl angenommen werden, dass *die grössere Länge der Zellen eine der Ursachen des schnelleren Transportes an der Basis ist.*

Letzteres gilt aber nur für grüne Blätter, deren unteres Ende mehr oder weniger durch Flügel verbreitert worden war. Es gibt aber auch Blätter, die am unteren

Ende, wie gesagt, weiss sind (bis etwa 10 cm), und je näher wir der Basis kommen, desto zarter ist das Gewebe. In solchem Gewebe sind fast keine Chloroplasten. Auch in solchen Blättern ist eine Abnahme der Transportgeschwindigkeit nach der Spitze hin zu konstatieren; eine Abnahme der Länge der Zellen in dieser Richtung gibt es aber nicht. Auf dieselbe Weise wie bei den grünen Blättern habe ich auch hier die Länge der Zellen bestimmt. Das Resultat war folgendes: die Epidermiszellen haben eine Länge von 31, 62, 82, 72, 56, 44  $\mu$ , und die Länge der Mesophyllzellen ist 150, 220, 448, 370, 288, 266  $\mu$ . Nicht nur die Länge der Epidermiszellen, sondern auch die der Mesophyllzellen vergrössert sich bis etwa 10 cm von der Basis. Dann nimmt ihre Länge bis zur Spitze wieder ab. Obgleich die Länge der Zellen geringer ist, ist doch die Transportgeschwindigkeit an der Basis grösser als mehr apikal. Das muss dadurch verursacht werden, dass die Zellen dieses jungen Gewebes eine grössere Permeabilität haben, während der Transport unterstützt wird durch die grössere Menge Flüssigkeit, welche noch in den Wänden ist (Priestley).

Im Obenstehenden habe ich also zeigen können, dass die Transportgeschwindigkeit von  $\text{LiNO}_3$  in normalen Blättern durch das lebende Gewebe stark gehindert wird. Der Widerstand wird nicht durch die Wand, sondern durch den Protoplast ausgeübt. Ich habe feststellen können, dass dieser Widerstand im Protoplasma mit dem Tonoplast bei *Drosera* etwa 160 mal so gross ist, als der, welcher in der Vakuole ist. Dass in langen Blättern von *Vallisneria* die Transportgeschwindigkeit von  $\text{LiNO}_3$  an der Basis grösser ist als an der Spitze, muss nicht nur der grösseren Länge der basalen Zellen, sondern auch deren grösserer Permeabilität zugeschrieben werden.

### 3. Das Protoplasma als Transportbahn.

In der Literaturbesprechung habe ich einige Publikationen genannt, in denen angenommen wird, dass der Protoplast die wichtigste Transportbahn ist und dass dieser Transport durch Plasmarotation beschleunigt wird. Jedoch sind dies nur Hypothesen, welche nicht experimentell untersucht worden sind.

Wie ich schon auf S. 84, 103 und 104 gezeigt habe (siehe auch Tabelle 5), erfolgt der Transport durch totes Gewebe schneller als durch lebendes, und hemmt das Protoplasma den Transport. Aber daraus darf nicht geschlossen werden, das Protoplasma spielt keine Rolle beim Transport.

#### A. Einfluss der Temperatur.

Der Einfluss, den die Temperatur auf den Diffusionsprozess hat, zeigt, dass der Transportstoff jedenfalls mit dem Protoplast in Berührung kommen muss. In Fig. 8 ist in einem Koordinatensystem auf der Abszisse die Wurzel aus der Zeit ( $\sqrt{\text{Zeit}}$ ) und auf der Ordinate die Strecke in  $\mu$  angegeben, über die das Kaffein in Drosera-Tentakeln diffundiert ist. In diesem System sind die Mittelwerte von je 30 Beobachtungen notiert worden. Diese Beobachtungen sind in Zwischenräumen von 10 Minuten gemacht worden an stark roten Tentakeln, in welchen bei verschiedenen Temperaturen Kaffein diffundieren konnte. Wenn für jede Temperatur diese Mittelwerte durch eine Linie verbunden werden, entstehen die Kurven wie Fig. 8 sie zeigt. Hier ist deutlich zu sehen, dass bei höherer Temperatur die Transportgeschwindigkeit grösser ist als bei niedrigerer. Wenn aus diesen Ergebnissen zu verschiedenen Zeiten nach Beginn des Versuchs der  $Q_{10}$  berechnet wird, dann erhalten wir die Werte, die in Tabelle 9 aufgezeichnet worden sind.

Geringe Abweichungen kommen natürlich vor, weil der  $Q_{10}$  aus Mittelwerten berechnet worden ist, wobei nicht auf die mittleren Fehler geachtet wurde. Im allgemeinen

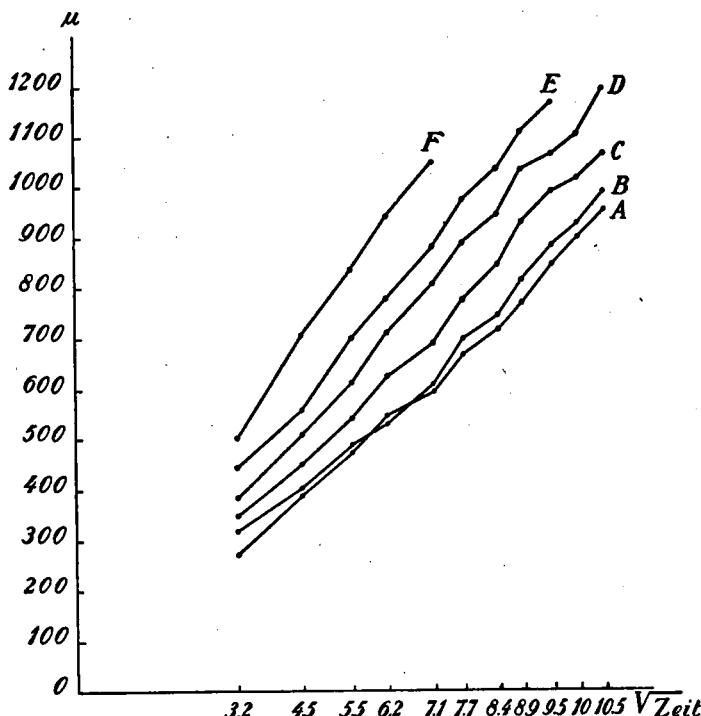


Fig. 8. Einfluss der Temperatur auf den Diffusionsprozess bei *Drosera-Tentakeln*.

A bei  $10^{\circ}\text{C}$   
B bei  $15^{\circ}\text{C}$

C bei  $20^{\circ}\text{C}$   
D bei  $25^{\circ}\text{C}$

E bei  $30^{\circ}\text{C}$   
F bei  $35^{\circ}\text{C}$

aber ist der  $Q_{10}$  für höhere Temperaturen etwas grösser als für niedrigere. Nur  $Q_{15-25}$  macht eine Ausnahme.

Nach Cohen Stuart (13) hat im allgemeinen  $Q_{5-15}$  den höchsten Wert, während sowohl bei höherer als auch

TABELLE 9.

Temperaturkoeffizienten für den Transport von Kaffein durch Tentakel von Drosera.

Zeit	$Q_{10-20}$	$Q_{15-25}$	$Q_{20-30}$	$Q_{25-35}$
nach 20 Min.....	1.15	1.28	1.24	1.39
nach 30 Min.....	1.14	1.25	1.29	1.36
nach 40 Min.....	1.16	1.33	1.24	1.31
nach 50 Min.....	1.16	1.33	1.27	1.3
nach 60 Min.....	1.16	1.28	1.24	
nach 70 Min.....	1.18	1.29	1.22	
nach 80 Min.....	1.2	1.28	1.19	
nach 90 Min.....	1.16	1.21	1.19	
nach 100 Min.....	1.12	1.19		
nach 110 Min.....	1.11	1.21		

bei niedrigerer Temperatur ein kleinerer  $Q_{10}$  auftritt. Etwas Aehnliches hätte man bei diesen Versuchen auch erwarten können. Der  $Q_{10}$  bei niedrigerer Temperatur (10—20° C) entspricht der eines einfachen Diffusionsvorganges. Vielleicht hat die Temperatur hier noch wenig Einfluss auf die Permeabilität. Das Zunehmen des  $Q_{10}$  bei höherer Temperatur in den von mir untersuchten Fällen weist dann wahrscheinlich darauf hin, dass *nicht nur die Temperatur den Diffusionsprozess beeinflusst, sondern auch andere Prozesse, in diesem Falle vermutlich die Permeabilität des Protoplasmas für den Transportstoff*.

In Tabelle 9 ist der  $Q_{10}$  des Diffusionsprozesses in den ersten 10 Minuten nicht angegeben. Denn das Kaffein, das bei der Schnittfläche eindringt, wird dort viele angeschnittene Zellen passieren müssen, wodurch die Diffusionsgeschwindigkeit etwas grösser erscheint als sie in Wirklichkeit ist. Ausserdem tritt in den Zellen bei der Schnittfläche und auch in den folgenden und den darauf folgenden Zellen Vakuolenkontraktion ein. Küster (42) hat dies zuerst beschrieben für die Epidermis der Schuppen

von Allium, wo dieses infolge des Entstehens einer Wunde auftrat. Auch Drosera-Tentakel, die abgeschnitten werden und in Wasser kommen, zeigen eine solche Vakuolenkontraktion, wie die Figur auf Seite 594 von Keil (33) ganz deutlich angibt. Bei solchen Zellen bleibt die Permeabilität bewahrt, aber weil die Vakuole sich zusammenzieht und der Protoplast anschwillt, worin ausserdem sehr kleine Vakuolen entstehen können (Küster), kann die Diffusionsgeschwindigkeit wohl etwas verändert werden. Auch das war eine Veranlassung dazu, auf die Diffusionsstrecke nach 10 Minuten nicht allzuviel Wert zu legen. Ausserdem waren die Tentakel bei Zimmertemperatur abgeschnitten und darnach in die Kaffeinlösung der gewünschten Temperatur gebracht worden. Die Tentakel müssen dann erst noch die Temperatur annehmen, weshalb die Strecke, die nach 10 Minuten angegeben werden muss, nicht ganz genau ist. Wenn die Transportstrecke nach 20 Minuten betrachtet wird, sind alle obengenannten Bedenken unerheblich, und fallen kaum ins Gewicht.

Eine solche Zunahme des  $Q_{10}$  sehen wir auch, wenn dieser berechnet wird für den Transport von  $\text{LiNO}_3$  oder Kaffein durch normale Vallisneriablätter. Diese Transportstrecken sind in Tabelle 3 und 6 notiert (S. 78 und S. 91). Daraus ist zu berechnen, dass für Kaffein gilt:

$Q_{0-10} = 1.51$ ;  $Q_{10-20} = 1.78$  und  $Q_{20-30} = 2.07$ , während für  $\text{LiNO}_3$  der folgende  $Q_{10}$  berechnet wird:  $Q_{0-10} = 1.18$ ;  $Q_{10-20} = 1.10$  und  $Q_{20-30} = 1.46$ .

Es fällt auf, dass der  $Q_{10}$  für Kaffein viel grösser ist als der für  $\text{LiNO}_3$ . In beiden Fällen nimmt der  $Q_{10}$  bei höherer Temperatur aber erheblich zu, und wird grösser als der  $Q_{10}$  der Diffusion.

*Auch beim Transport in Vallisneriablättern hat die Temperatur also ausser dem Einfluss auf den Diffusionsprozess auch Einfluss auf andere Prozesse, wahrscheinlich auch auf die Permeabilität des Protoplasmas für den Transportstoff.*

Der  $Q_{10}$  der bei *Drosera* gefunden wird, darf nicht mit dem von *Vallisneria* verglichen werden, weil die Zeitdauer der Versuche von beiden Gruppen sehr ungleich ist. Gerade bei den höheren Temperaturen wird die Zeit vielen Einfluss auf die Permeabilität ausüben können, was in dem  $Q_{10}$  zum Ausdruck kommen kann.

Das Obenstehende beweist also mit genügender Sicherheit, dass *LiNO<sub>3</sub>* und Kaffein bei ihrem Transport jedenfalls mit dem Protoplast in Berührung kommen müssen. Es kann aber daraus noch nicht geschlossen werden, ob der Protoplast oder die Vakuole die wichtigste Transportbahn ist.

#### B. Einfluss der Narkose.

Auch der Einfluss der Aethernarkose auf den Transport ist in Uebereinstimmung mit der Theorie, dass der Transport der hier gebrauchten Stoffe nicht in der Wand stattfindet. Sowohl bei *Drosera* als auch bei *Vallisneria* tritt dies deutlich zutage.

Wenn *Drosera*-Tentakeln mit  $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{4}$  % Aether (d.h.  $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{4}$  ccm Aether auf 100 ccm Luft) narkotisiert werden, hört die Plasmarotation auf. In Fig. 9 auf S. 114 ist der Einfluss zu sehen, den Narkose auf den Kaffeetransport hat. In dieser Figur ist auf der Abszisse die Wurzel aus der Zeit ( $\sqrt{-}$  Zeit) angegeben, denn wie in Kapitel III für *Drosera* bewiesen ist, ist der zurückgelegte Weg proportional der Wurzel aus der Zeit. Die Ordinate gibt die Strecke in  $\mu$  an, über die in einer gewissen Zeit das Kaffeetransportiert worden ist. Die Mittelwerte, die diese Figur angibt, sind berechnet aus je 30 Beobachtungen, welche ich bei 17° C machte. Wenn wir nun auf die Kurve A achten, die konstruiert worden ist aus den mittleren Strecken, über die das Kaffeetransportiert ist, und wenn diese verglichen wird mit Kurve E, die die mittleren Diffusionsstrecken in narkotisierten Tentakeln angibt, dann ist zu sehen, dass diese

sich ziemlich genau decken, mit anderen Worten, *die Narkose hat keine Veränderung in der Transportgeschwindigkeit von Kaffein in Drosera-Tentakeln hervorgerufen* (siehe auch Tabelle 10). Hier ist also die Transportgeschwindig-

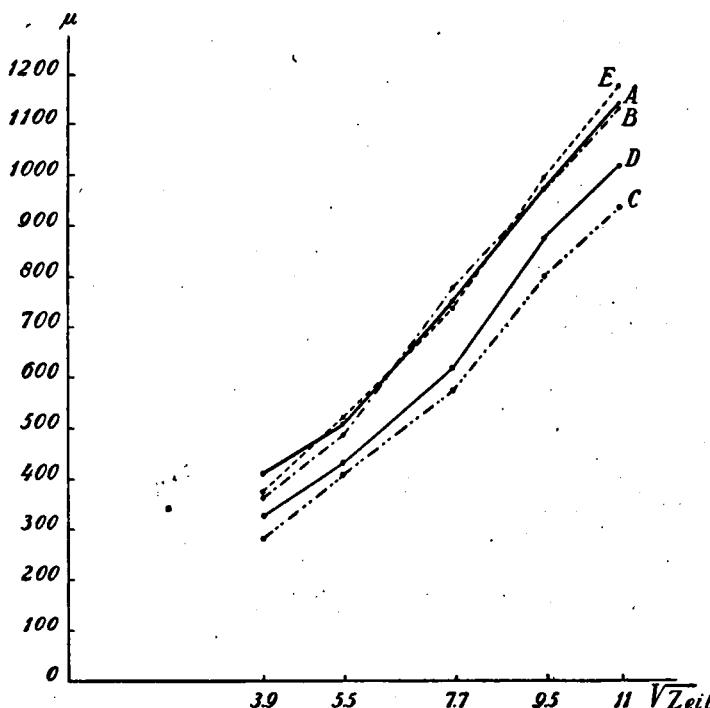


Fig. 9: Transport von Kaffein durch Tentakel von Drosera, welche auf verschiedene Weise behandelt worden sind; bei 17° C.  
 A normal. B plasmolysiert mit Saccharose. C plasmolysiert mit Zucker. D aggregiert. E narkotisiert.

keit von Kaffein in Tentakeln mit und ohne Plasmarotation gleich gross.

Bei Vallisneria habe ich beim Kaffeentransport (S. 91) auch schon darauf hingewiesen, dass dieser Transport

TABELLE 10.

Transportstrecken von Kaffein durch Tentakel von *Drosera*, welche auf verschiedene Weise behandelt worden sind. Für die Werte nach 30 und 60 Minuten habe ich den

Quotienten  $\frac{M_I - M_{II}}{m \text{ Diff.}}$  bestimmt.

	Bemerkungen	Zeit	n	M	$\sigma$	m
A	normal .....	nach 30 Min.	30	509	52.9	9
		nach 60 Min.	30	752	49.6	9
B	plasm. m. Zucker....	nach 30 Min.	30	486	37.8	7
		nach 60 Min.	30	776	37.8	7
C	plasm. m. $KNO_3$ ....	nach 30 Min.	30	404	30	5.5
		nach 60 Min.	30	575	36.9	7
D	aggregiert .....	nach 30 Min.	30	427	28.5	5
		nach 60 Min.	30	619	47.8	9
E	narkotisiert .....	nach 30 Min.	30	516	28.6	5
		nach 60 Min.	30	749	34	6

Für 30 Minuten ist:

$$\frac{M_A - M_B}{m \text{ Diff.}} = 2$$

$$\frac{M_A - M_C}{m \text{ Diff.}} = 10.5$$

$$\frac{M_A - M_D}{m \text{ Diff.}} = 8.2$$

$$\frac{M_E - M_A}{m \text{ Diff.}} = 0.7$$

Für 60 Minuten ist:

$$\frac{M_B - M_A}{m \text{ Diff.}} = 2.1$$

$$\frac{M_A - M_C}{m \text{ Diff.}} = 16$$

$$\frac{M_A - M_D}{m \text{ Diff.}} = 10$$

$$\frac{M_A - M_E}{m \text{ Diff.}} = 0.3$$

nicht von Aethernarkose beeinflusst wird. Wenn bei *Drosera* und *Vallisneria* der Kaffeentransport nur in der Wand stattfand, dann braucht uns das nicht zu wundern. Ich habe aber schon bewiesen, dass der wichtigste Transport nicht in der Wand stattfindet. Ausserdem lässt der Niederschlag in der Vakuole von *Drosera* erkennen, dass das

Kaffein mit dem Protoplast in Berührung gewesen sein muss. Und für *Vallisneria* habe ich bewiesen, dass das Kaffein in die Vakuole hineindiffundieren kann. Es ist also wohl sicher, dass das *Kaffein in das Protoplasma hineintritt, aber dies nicht als wichtigste Transportbahn benutzen kann.*

Beim Transport von  $\text{LiNO}_3$  durch *Vallisneriablätter* ist besonders bei  $30^\circ \text{ C}$  und  $0^\circ \text{ C}$  deutlich zu sehen, dass Aethernarkose die Transportgeschwindigkeit verlangsamt. Bei den anderen Temperaturen äussert sich das nicht so sehr. Die Narkose in der hier gebrauchten Konzentration wird vielleicht permeabilitätsverminderend für  $\text{LiNO}_3$  wirken, was ich schon auf S. 80 erwähnt habe. Das zeigt die geringere Transportgeschwindigkeit deutlich. Wenn  $\text{LiNO}_3$  hauptsächlich in der Wand transportiert würde, dann würde eine solche Permeabilitätsverminderung des Protoplasmas nicht bemerkt werden. Auch dies lässt deutlich erkennen, dass *der Transportstoff jedenfalls mit dem Protoplast in Berührung gekommen sein muss.*

### C. Einfluss der Aggregation.

Auch eine Vergleichung zwischen den Transportgeschwindigkeiten in normalen und aggregierten Tentakeln weist darauf hin, dass das Kaffein jedenfalls mit dem Protoplast in Berührung kommen muss. Dabei muss bemerkt werden, dass die normalen Tentakel gerade unter den Köpfchen bisweilen etwas aggregiert sind. Das gilt aber nur für eine kurze Strecke. Allgemeine Aggregation ist in dem Tentakel erregt worden, wenn dieses mit Köpfchen 18 Stunden in einer Lösung von 0.3 % Pepsin in Leitungswasser gewesen ist. Pepsin bewirkt auch Aggregation in Tentakeln, von denen die Köpfchen abgeschnitten waren, aber diese Aggregation wird nicht so stark wie in normalen. Sie beginnt und ist immer am stärksten in dem Teile, gerade unter der Drüse und nimmt

in der Richtung nach dem Blatte hin ab. Dabei tritt eine starke Polarität auf (Coelingh, 12). Bevor die Tentakel in das Kaffein gebracht werden, wird das Köpfchen mit einer Schere abgeschnitten. In den Tentakeln, die gewöhnlich in jeder Zelle eine grosse Vakuole haben, entstehen bei der Aggregation mehrere kleine, während das Volumen des Protoplasmas auf Kosten der Vakuole zugenommen hat. Obgleich es in einem normalen Tentakel hauptsächlich an der Spitze Plasmarotation gibt, so ist diese in einem aggregierten Tentakel über dessen ganze Länge vorhanden. Der Inhalt der Zellen eines aggregierten Tentakels gestaltet sich also ganz anders als der eines normalen, was sich in der Transportgeschwindigkeit äussert. Die Kurve D in Fig. 9, die die mittleren Strecken angibt, über die nach verschiedenen Zeiten das Kaffein in aggregierten Tentakeln diffundiert ist, liegt deutlich niedriger als die Kurve A, die die Diffusionsgeschwindigkeit in normalen Tentakeln angibt. Auf S. 115 in Tabelle 10 habe ich die mittleren Fehler berechnet, und für die Werte nach 30 und 60

Minuten den Quotienten  $\frac{M_I - M_{II}}{m \text{ Diff.}}$  bestimmt. Daraus folgt,

dass die Mittelwerte auch wirklich verschieden sind. Es zeigt sich also, dass *der Kaffeetransport in aggregierten Tentakeln langsamer stattfindet als in normalen, obgleich das Protoplasma schneller strömt und ein grösseres Volumen einnimmt*. Weiter zeigt es sich, dass die Quellung des Protoplasmas *hier dem Transport hindernd entgegentritt, was in Uebereinstimmung ist mit dem schon besprochenen Widerstand des Protoplasmas* (S. 102).

Wir dürfen aber nicht a priori sagen, durch welche Schicht des Protoplasmas dieses verursacht wird. Ein Versuch, die Zeit zu messen, die das Kaffein brauchte um in ein und derselben Zelle von der einen Vakuole zur anderen zu diffundieren, misslang. Also konnte diese Zeit auch nicht verglichen werden mit der, die das Kaffein

brauchte, um von der einen Zelle zur folgenden zu kommen. Daher konnte ich nichts berechnen hinsichtlich der Diffusionsgeschwindigkeit durch den Tonoplast.

#### D. Einfluss der Plasmarotation.

Schon bei *Vallisneria* habe ich für den Transport von  $\text{LiNO}_3$  und Kaffein bewiesen, dass die Plasmarotation diesen Transport nicht beschleunigt (S. 81 und 91). Ebenso ist beim Transport von Kaffein in *Drosera*-Tentakeln zu sehen, dass Plasmarotation keinen Einfluss auf die Transportgeschwindigkeit hat. Denn aus Tabelle 10 (S. 115) folgt, dass der Transport von Kaffein in normalen und narkotisierten Tentakeln gleich schnell ist. Und obgleich in den aggregierten Tentakeln die Plasmarotation schneller ist als in normalen, ist die Transportgeschwindigkeit von Kaffein hier sogar langsamer.

*Daraus folgt also, dass bei keiner der gebrauchten Objekte der Transport des untersuchten Stoffes durch Plasmarotation beschleunigt wird.*

#### 4. Die Vakuole als wichtigste Transportbahn.

Ausser der Wand und dem Protoplast kann auch die Vakuole als Transportbahn betrachtet werden. Aus den bisher gefundenen negativen Ergebnissen könnte wohl schon geschlossen werden, die Vakuole sei die wichtigste Transportbahn für die hier gebrauchten Stoffe. Denn ich habe ja schon bewiesen, dass die Stoffe nicht in der Hauptsache in der Wand transportiert werden, und dass der Protoplast dem Transport hindernd entgegentritt, während Plasmarotation keinen Einfluss auf die Transportgeschwindigkeit hat. Jedoch verstärken positive Ergebnisse diese Behauptung.

Für *Vallisneria* habe ich S. 72 schon festgestellt, dass der Transportstoff in die Vakuole eindringen kann. Auch für *Drosera* ist nicht daran zu zweifeln. Gerade das Eindringen des Kaffeins in die Vakuole lässt den Niederschlag

entstehen. Dieser Niederschlag entsteht zuerst an der Seite, die der Schnittfläche am nächsten ist, und hat sich schliesslich über die ganze Vakuole verteilt. Dass dieser Niederschlag in der Vakuole entsteht, ist kein Beweis für einen Transport auf diesem Wege, denn das Kaffein kann auch durch seitliche Diffusion aus der Wand oder dem Protoplast in die Vakuole gelangen.

Wenn ein Tentakel während drei Stunden in 15 % Saccharose liegt, dann tritt darin an den Querwänden deutlich Plasmolyse auf (der Plasmolysegrad ist etwa 0.8). Wird es darauf in eine Lösung von 15 % Saccharose + 1 % Kaffein gebracht, dann bleiben die Zellen plasmolysiert, während das Kaffein permeiert und einen Niederschlag in der Vakuole bildet. Auch unter diesen Umständen geht das Kaffein wieder von Zelle zu Zelle, was wieder zu sehen ist an dem Niederschlag, der entsteht. Auch jetzt können wir wieder die Diffusionsstrecke des Kaffeins nach verschiedenen langen Zeiten messen. Wir sehen dann, wenn wir, wie in Fig. 9 die Kurve B angibt (S. 114) die Mittelwerte von je 30 Beobachtungen nach verschiedenen Zeiten mit einander verbinden, dass diese Transportgeschwindigkeit ungefähr dieselbe ist, wie die in normalen Tentakeln.

Das Entziehen von Wasser aus der Zelle oder das Loslassen des Protoplasmas von der Querwand hat also keinen Einfluss ausgeübt auf die Transportgeschwindigkeit des Kaffeins (siehe auch Tabelle 9). Durch diese Plasmolyse wird der Kontakt (wenn vorhanden) zwischen zwei benachbarten Protoplasten unterbrochen, und doch ändert sich die Transportgeschwindigkeit des Kaffeins nicht. *Dass unter normalen Verhältnissen dieser Stoff von der einen Zelle zur anderen durch die Plasmodesmen geht, verliert dadurch an Wahrscheinlichkeit.* Münch (S. 61) hat für den Transport von organischen Stoffen eine ganz andere Ansicht, während Weevers (83) einen Zuckertransport durch Plasmodesmen nicht annehmen will.

Mein Versuch an und für sich sagt noch nichts über den Transportweg, denn die Diffusionsgeschwindigkeit in der Wand bleibt dieselbe, ob diese mit Wasser oder mit einer Zuckerlösung imbibiert ist. Wenn der Protoplast der Transportweg wäre, dann würde sich das bei diesen plasmolysierten Tentakeln äussern müssen. Denn, obgleich nach Walter (81) das Volumen des Protoplasmas bei Plasmolyse sich fast nicht geändert hat, so hat sich die Länge des Protoplasmaschlauches doch verkürzt. Dadurch muss bei Plasmolyse mit Saccharose, das die Permeabilität des Protoplasmas nicht verändert, die Transportgeschwindigkeit grösser werden. Denn der Transportstoff muss nun in einer Zelle ausser dem kürzeren Protoplast, zwei Flüssigkeitssäulchen passieren, die dem Transport weniger Widerstand leisten als der Protoplast. Weil die Transportgeschwindigkeit sich aber nicht geändert hat, kann das Protoplasma die wichtigste Transportbahn nicht sein. Ein Transport, der in der Hauptsache durch die Vakuole stattfindet, wird nicht durch blosses Wasserentziehen beeinflusst. Denn die Flüssigkeitssäule, die sonst die Länge der Vakuole andeutet, ist nun gespalten in Vakuoleninhalt und zwei Säulchen des Plasmolytikums, an jeder Seite der Vakuole ist eins, und alle drei zusammen haben wieder dieselbe Länge wie die ursprüngliche Säule.

Wenn die Tentakel aber, statt in Saccharose, 3 Stunden in 3 %  $\text{KNO}_3$  liegen, dann ändert sich die Transportgeschwindigkeit. Diese Lösung von  $\text{KNO}_3$  ist mit 15 % Saccharose isotonisch (Methode Barger) und verursacht also eine ebensostarke Plasmolyse. Der Protoplast löst sich jetzt auch nur an der Querwand und nicht an der Längswand. Das Kaffein wird hier jedoch mit einer anderen Geschwindigkeit transportiert, wenn die Tentakel in 3 %  $\text{KNO}_3 + 1\%$  Kaffein gebracht werden. In Fig. 9 und Tabelle 10 zeigt sich, dass diese Geschwindigkeit geringer geworden ist als die normale. Durch das Plasmolysieren

mit Saccharose liess sich feststellen, dass nicht die Plasmolyse als solche die Ursache war; diese muss also gesucht werden in einer speziellen Wirkung des  $\text{KNO}_3$ . Es ist bekannt, dass  $\text{KNO}_3$  die Permeabilität des Protoplasmas verringert. Fitting (18) zeigte, dass in Zellen die einige Zeit in einer plasmolysierenden Salzlösung lagen, eine allmähliche Abnahme der Permeabilität des Plasmas für dieses Salz erfolgte. Nach ihm wird die Oberfläche des lebenden Protoplasmas durch die zur Plasmolyse verwendeten Salze derart verändert, dass sie für diese selbst weniger durchlässig wird. Auch ist es beachtenswert, dass Lösungen, die hypotonisch sind, denselben Effekt haben können. Fittings Versuche deuten darauf hin, dass vielleicht die Salze auch eine Herabsetzung der Permeabilität des Plasmas für andere Salze oder für Wasser bewirken. Auch beim Kaffeetransport äussert sich dies. Uebrigens sind die Bedingungen hier dieselben wie bei der Plasmolyse mit Zucker. *Eine solche Wirkung kann sich nur äussern, wenn der Transportstoff durch die Vakuole transportiert wird. Da ich ausserdem schon bewiesen habe, dass der Protoplast den Transport hemmt, und nicht die wichtigste Transportbahn sein kann, muss der Stoff sicher der Hauptsache nach durch die Vakuole transportiert werden.*

### 5. Zusammenfassung.

In diesem Kapitel habe ich also gezeigt, dass die Wand nicht die wichtigste Transportbahn für die hier benutzten Stoffe ist. Das lebende Gewebe hemmt die Transportgeschwindigkeit. Dieser Widerstand wird durch den Protoplast ausgeübt, und ist bei Drosera etwa 160 mal so gross als der, welcher in der Vakuole ist. In langen Vallisneriablättern nimmt die Transportgeschwindigkeit von der Basis zur Spitze ab, was der grösseren Länge und der grösseren Permeabilität der basalen Zellen zugeschrieben werden muss. Weiter habe ich gezeigt, dass die Temperatur bei

Drosera und Vallisneria ausser Einfluss auf den Diffusionsprozess auch Einfluss auf andere Prozesse, wahrscheinlich auf die Permeabilität des Protoplasmas für den Transportstoff hat. Weiter wird der Transport von Kaffein nicht von Aethernarkose beeinflusst, während beim Transport von  $\text{LiNO}_3$  Aethernarkose die Transportgeschwindigkeit verlangsamt. Die Narkose wirkt vielleicht permeabilitätsvermindernd für  $\text{LiNO}_3$ . Der Kaffeintransport findet in aggregierten Tentakeln langsamer statt als in normalen, obgleich das Protoplasma schneller strömt und ein grösseres Volumen einnimmt. Die Quellung des Protoplasmas in solchen Tentakeln tritt dem Transport hindernd entgegen. Beim Transport von Kaffein in Drosera-Tentakeln und beim Transport von  $\text{LiNO}_3$  und Kaffein in Blattstücken von Vallisneria, ist zu sehen, dass Plasmarotation keinen Einfluss auf die Transportgeschwindigkeit hat. Hieraus folgt, dass der Transportstoff wohl mit dem Protoplast in Berührung kommen muss. Ich habe jedoch schon bewiesen, dass der Protoplast dem Transport einen starken Widerstand leistet. Also muss daraus geschlossen werden, dass  $\text{LiNO}_3$  und Kaffein nicht der Hauptsache nach durch das Protoplasma transportiert werden. Im letzten Teile dieses Kapitels habe ich feststellen können, dass der Transport der hier gebrauchten Stoffe, hauptsächlich durch die Vakuole stattfindet. Beim Uebergang von der einen Vakuole zur andern muss der Transportstoff quer durch die Protoplasmaschichten und die Querwand hindurchgehen, ohne dass er dabei die Plasmodesmen benutzt.

---

## KAPITEL VII.

### THEORETISCHE BETRACHTUNGEN.

Auf Grund der vorhergehenden Untersuchungen habe ich also die Schlussfolgerung gezogen, dass der Transport von Kaffein und  $\text{LiNO}_3$  bei Tentakeln von Drosera und

bei Blättern von *Vallisneria* auf analoge Weise stattfindet.

Der Transportstoff diffundiert durch die Wand und das Protoplasma in die Vakuole und geht von Zelle zu Zelle.

Die Protoplasmascicht bildet dabei den Widerstand, der die Ursache davon ist, dass der Transportstoff im lebenden Gewebe viel langsamer transportiert wird als in Agar.

Der Widerstand des Protoplasmas ist so gross, dass es für den Transport ziemlich wenig zu bedeuten hat, ob in der Zelle durch das strömende Protoplasma eine Bewegung verursacht wird, die die Verbreitung des Stoffes in der Vakuole befördert.

Wenn aber der Transport von Stoffen untersucht wird, die nicht in die Vakuole permeieren können, wie Zucker, wovon Weevers (83) sagt, der Tonoplast sei dafür impermeabel, dann ist es wohl denkbar, dass die Plasmarotation die Transportgeschwindigkeit beeinflusst. Denn nun bleibt der Transportstoff in dem Protoplast, und hat bei Objekten mit strömendem Protoplasma schneller die andere Seite der Zelle erreicht als bei Objekten mit ruhendem Protoplasma, denn die blosse Diffusion im Protoplast erfolgt sehr langsam. Wenn ein grosses Konzentrationsgefälle besteht, kann der Zucker durch nicht rotierendes Protoplasma über eine kurze Strecke ziemlich schnell diffundieren; darum ist der Einfluss, den die Plasmarotation bei kurzen Strecken hat, ziemlich gering. Bei geringeren Konzentrationsgefällen des Zuckers nimmt die Diffusionsgeschwindigkeit aber stark ab (Münch, S. 103) und dann wird der Einfluss der Plasmarotation auch mehr in den Vordergrund treten. Es ist nicht sicher, ob auch für Wuchsstoff ein beschleunigender Einfluss der Plasmarotation erwartet werden muss. Went (85) der den Protoplast als die Transportbahn für den Wuchsstoff der Koleoptile von *Avena* betrachtet, hat berechnet, dass dessen Transport

infolge der Plasmarotation 200 mal so schnell erfolgt. Nach der neueren Meinung von Van der Wey (86) soll dieser Einfluss aber nicht bestehen, und soll der Transport unter dem Einfluss elektrischer Kräfte in der Wand stattfinden (siehe S. 99). In dieser Verbindung muss bemerkt werden, dass das Molekulargewicht von Wuchsstoff ziemlich gross ist ( $\pm 340$ ). Es ist also nicht zu erwarten, dass dieser Stoff in genügender Menge durch den Tonoplast diffundiert. Er wird sich ziemlich sicher wie Saccharose verhalten. Daher ist es nicht unmöglich, dass mit Hilfe der Plasmarotation dieser Transport beschleunigt wird.

Man kann also sehr gut verstehen, dass von einem Stoff, der in die Vakuole eindringt, der Transport durch Plasmarotation wenig oder nicht beschleunigt wird.

Es darf also nicht wundernehmen, dass meine Versuche die Ergebnisse von Bierberg nicht bestätigen konnten. Es gibt ausserdem noch mehrere Bedenken gegen die Arbeit von Bierberg, und zwar gegen die Weise, worauf er seine Berechnungen macht. Das gilt auch für die Publikation von Birch—Hirschfeld.

Bierberg benutzt drei Transportstoffe, und zwar 1—2 %  $\text{KNO}_3$ ,  $\frac{1}{2}$ —1 %  $\text{Li}_2\text{CO}_3$  und  $1\frac{1}{2}$  %  $\text{NaCl}$ . Von rotierenden Blättern sagt er: „Bei diesen Temperaturen wurde ein 2 cm langes Stück eines Blattes von *Vallisneria spiralis* in 200—240 Minuten durchwandert.“ Weiter gibt er die Diffusionsstrecke in narkotisierten Blättern an, und fährt fort: „Nach abermals 2 Stunden hatte sich der Weg ungefähr verdoppelt.“ Gerade dieses „ungefähr“ verursacht seine falsche Berechnung, denn er nimmt an, dass der zurückgelegte Weg der Zeit proportional sei. Wenn er in 120 Minuten eine Transportstrecke von 3 mm feststellt, berechnet er daraus, dass bei der Diffusion in 800 Minuten 20 mm zurückgelegt werden. Bei rotierenden Blättern konstatiert er, dass 20 mm in 200—240 Minuten zurückgelegt werden, und berechnet daraus eine durch die Plasma-

rotation verursachte Beschleunigung von 3.63. Entsprechend dem Gesetz von Fick ( $s = KV\sqrt{t}$ ), nach dem  $s$  der zurückgelegte Weg bedeutet,  $K$  eine Konstante ist, und mit  $t$  die Zeit angegeben wird, mussten bei einer Diffusion 20 mm in 5333 Minuten zurückgelegt worden sein. Nach den hier genannten Ergebnissen von Bierberg hätte die durch Plasmarotation verursachte Beschleunigung bei einer Transportstrecke von 20 mm also tatsächlich 24 sein müssen. Wie schon auf S. 86 gesagt ist, kann ich die Ergebnisse Bierbergs nicht bestätigen. Denn bei der von ihm angegebenen Temperatur starben die von mir gebrauchten Vallisneriablätter. Und auch dann noch konnte ich nicht eine so grosse Transportgeschwindigkeit finden wie Bierberg sie bei seinen lebenden, nicht narkotisierten Objekten sah.

In der Berechnung von Birch—Hirschfeld steckt ein ähnlicher Fehler. Sie berechnet, dass 0.12 GM  $(\text{NH}_4)_2\text{CO}_3$ , das bei einer Diffusion durch Begonia-Schuppen in  $\frac{5}{4}$  Stunde 0.8 mm zurücklegt, in 24 Stunden über 15 mm diffundiert sein soll. Nach dem Gesetz von Fick hätte die Strecke in 24 Stunden aber 3.5 mm sein müssen.

Weiter vergleicht sie die Geschwindigkeit, womit 10 % Alkohol in Haaren von *Momordica* diffundiert, mit der Geschwindigkeit womit dieser in Begonia-Schuppen transportiert wird. Im ersten Falle ist die Strecke worüber der Alkohol diffundiert, an dem Aufhören der Plasmarotation zu sehen. Sie meint, dass dieser Transport in Zellen mit Plasmarotation stattfindet. In 8 Minuten sind hierin 0.8 mm zurückgelegt, woraus sie 14.8 cm pro Tag berechnet. Die Kontraktion der Protoplasmaschicht zeigt das Diffundieren des Alkohols in die Begonia-Schuppen an. In diesen Schuppen, in denen keine Plasmarotation ist, ist der Alkohol in 30 Minuten über 15.4 mm diffundiert, also nach Birch—Hirschfeld in 24 Stunden über 7.2 cm. Sie sagt dann: „Die Ausbreitungsgeschwindigkeit war also nur halb

so schnell wie in Zellen mit Plasmaströmung." Wenn wir aber darauf achten, dass der zurückgelegte Weg der Wurzel aus der Zeit proportional ist, und nicht der Zeit, dann zeigt sich, dass der Alkohol in einem Tag bei *Momordica* 1.072 cm und bei *Begonia* 1.067 cm diffundiert sein wird. Dann wird nach 24 Stunden der Alkohol also nicht schneller transportiert sein durch das Objekt, das Plasmarotation zeigen sollte. Dadurch, dass Birch—Hirschfeld den Vorgang nicht als einen Diffusionsprozess betrachtet hat, erhielt sie dieses unrichtige Resultat. Denn dem Gesetz von Fick zufolge, hatte sie, wie ich gezeigt habe, keinen beschleunigenden Einfluss der Protoplasmaströmung bekommen. *Aus dieser Publikation folgt also nicht, dass Plasmaströmung den Transport von Alkohol beschleunigt.*

Bei den von mir gemachten Versuchen ist der Transport von  $\text{LiNO}_3$  und Kaffein durch Blätter mit Protoplasma-rotation verglichen worden mit dem durch Blätter ohne Plasmarotation, und daraus sind Folgerungen gezogen über die Transportbahn. Dabei habe ich also angenommen, dass im ersten Falle der Protoplast wirklich strömt, während dieser im zweiten Falle in Ruhe ist. Nun besteht in der Tat die allgemeine Ansicht, dass der Protoplast unter bestimmten Umständen schneller strömen kann, wobei die Viskosität des Protoplasts abnimmt oder dieselbe bleibt.

Belehradek (5) ist anderer Meinung; er steht damit aber allein. Seiner Meinung nach strömt nicht nur bei alten, sondern auch bei jungen Zellen das Zytosol immer mit derselben Geschwindigkeit. Wenn nun auf den Protoplast ein Reiz wirkt, der die Viskosität erhöht, dann werden, wenn die Erhöhung gross genug ist, die Chloroplasten auch mit rotieren. Das Auftreten der Plasma-rotation ist also nur scheinbar; die Viskositätsveränderung veranlasst, dass die Chloroplasten mit herum rotieren, während das Zytosol immer mit derselben Geschwindig-

keit weiterströmt. Nach dieser Theorie muss  $\text{CuSO}_4$ , das Plasmarotation erregt, zu gleicher Zeit die Viskosität des Zytosplasmas erhöhen. Weil aber im allgemeinen Salze die Viskosität von Kolloiden herabsetzen, kann diese Theorie die Wirkung von  $\text{CuSO}_4$  nicht erklären. Ebenso wenig kann dadurch erklärt werden, wie es möglich ist, dass bei Temperatursteigerung die Rotationsgeschwindigkeit des Protoplasmas von *Vallisneria* zunimmt (bis  $40^\circ \text{ C}$ ). Dann müsste also erwartet werden, dass die Viskosität des Protoplasmas auch grösser würde. Im allgemeinen ist aber der Temperaturkoeffizient der Viskosität negativ (Bruins, 10). Dies kann also keine schnellere Plasmarotation erzeugen. Nach allem ist es also unwahrscheinlich, dass Plasmarotation durch erhöhte Viskosität des Zytosplasmas verursacht wird.

Dieser Meinung gegenüber steht die, nach welcher man annimmt, dass eine Herabsetzung der Viskosität Protoplasmaströmung erregt. Linsbauer (46) stellt sich dabei vor, normal bestehe keine Bewegung des Zytosplasmas, aber die Kräfte, die diese Bewegung erregen können, seien wohl vorhanden. Wenn nun ein Reiz die Viskosität des Protoplasmas herabsetzt, dann können diese Kräfte sich aussern und das Protoplasma rotieren lassen; es ist jedoch nicht bekannt, welche Kräfte dies sind. Hier erhält man also im Gegensatz zu der Auffassung von Belehradek nicht nur rotierendes sondern auch stilles Protoplasma. Auch viele andere schreiben das Entstehen der Protoplasmarotation der Herabsetzung der Viskosität zu. Es ist nicht meine Absicht, eine allgemeine Uebersicht hierüber zu geben, ich wollte nur die verschiedenen Meinungen konstatieren. Für die Theorie dass eine Herabsetzung der Viskosität Plasmarotation erregt, sprechen ziemlich viele Tatsachen. Die viskositätsvermindernde Wirkung des  $\text{CuSO}_4$  stimmt überein mit der Zunahme der Plasmarotation, die wir in Versuchsanordnung I (S. 52) sahen. Auch ist dadurch zu

erklären, warum die Plasmaströmung bei höherer Temperatur schneller wird.

Eine dritte Meinung ist die von Fitting (21). Dieser spricht weder über Viskositätserhöhung noch über eine Herabsetzung der Viskosität, sondern schreibt bestimmten Reizen die Fähigkeit zu, Protoplasmarotation zu erregen. Beim Fehlen dieser Reize tritt keine Plasmarotation auf. Diese Auffassung ist meines Erachtens die beste. Gerade die  $\alpha$  Aminosäuren sind sehr gut imstande, Plasmarotation zu erregen, und Fitting kann nicht annehmen, dass diese die Viskosität des Protoplasmas mehr herabsetzen sollten als stärker konzentrierte Salze, Säuren oder Basen, welche keine Strömung verursachen. Dass eine und dieselbe Lösung erst Viskositätsverminderung (d.h. Protoplasmaströmung) und, nachdem sie einige Zeit gewirkt hat, Viskositätserhöhung (d.h. Stillstand des Protoplasmas) verursacht, ist noch zu erklären. Aber dann muss auch eine stärkere Lösung derselben Stoffe wieder die Viskosität des Zytoplasmas herabsetzen können (denn diese macht, dass das Protoplasma wieder rotiert) und dafür gibt es keine Erklärung. Ausserdem müsste die Tatsache, dass eine bestimmte Konzentration einer  $\alpha$  Aminosäure die Viskosität herabsetzt (also Plasmarotation erregt), abhängen von der Konzentration der Lösung, in welcher das Blatt vorher gelegen hatte. Denn wenn ein stilles Blatt in eine  $\alpha$  Aminosäure von genügend starker Konzentration gebracht wird, tritt darin Plasmarotation auf. Nach einer gewissen Zeit lässt die Reaktion wieder nach und die Chloroplasten fangen nur dann wieder an zu rotieren, wenn das Blatt in eine stärker konzentrierte Lösung dieser Säure gebracht wird; es rotiert aber nicht in einer schwächeren Lösung. Die schwächere Lösung, die wohl Plasmarotation erregen kann in einem Blatt, das aus reinem Wasser kommt (und dann also viskositätsvermindernd wirken müsste), besitzt diese Eigenschaft hinsichtlich eines

Blattes, das zuerst in einer stärkeren Lösung gewesen ist, nicht. Fitting will das Entstehen der Protoplasmaströmung darum nicht einer Viskositätsänderung des Zytoplasmas zuschreiben. Darum sagt er, die Plasmarotation würde durch Reize verursacht.

Auf die Frage, welche dieser beiden letzten Meinungen die richtige ist, will ich nicht weiter eingehen. Sie nehmen aber beide an, dass wir Blätter mit und ohne Plasmarotation mit einander vergleichen können. Wir können also auch für die Transportgeschwindigkeit von  $\text{LiNO}_3$  und Kaffein durch die Blätter Folgerungen ziehen hinsichtlich des Einflusses, den die Plasmarotation auf den Transport hat.

Bei den Versuchen mit  $\text{LiNO}_3$  war zu sehen, dass Aethernarkose den Transport ein wenig verlangsamte. Diesen Einfluss des Aethers haben wir betrachtet als eine Permeabilitätsverringerung des Protoplasmas für  $\text{LiNO}_3$  (S. 80). Weiter stellte sich heraus, dass die Transportgeschwindigkeit von Kaffein weder bei *Vallisneria*, noch bei *Drosera* sich geändert hätte. In Uebereinstimmung damit sah Tröndle (75) 1920 bei *Buxus sempervirens*, dass zwar die Aufnahme von Salzen durch Narkotika gehemmt wurde, nicht aber die Aufnahme von Alkaloiden, wozu auch Kaffein gehörte. Anselmino (2) schliesst sich dieser Ansicht an. Man muss aber daran denken, dass Salze und Alkalioide längs verschiedenen Wegen in die Zelle eindringen können. Die Salze permeieren nicht nur durch die Interstitien, sondern auch durch die protoplasmatischen Teile. Die lipoidlöslichen Stoffe, wie Alkalioide, können ihren Weg durch die Lipoiden und durch die Interstitien nehmen. Das Permeieren der Salze, das nach Höber (25) auf einer aktiven Wirkung beruht, wird von ihm als eine „physiologische Permeabilität“ bezeichnet, während er dem passiven Eindringen der lipoidlöslichen Stoffe den Namen „physische Permeabilität“ gibt. Dass die Alka-

loide einen anderen Weg wählen als die Salze, ergibt sich auch daraus, dass die im Gegensatz zu diesen, dem Gesetz von Fick zufolge, proportional der Konzentration permeieren (Tröndle). Nach Anselmino gibt es drei Möglichkeiten, die Zellgrenzschichten zu permeieren. „Einmal kommt der Weg über die Lipoidphasen in Frage, zweitens steht der Porenweg zur Verfügung für alle die Substanzen, deren Molekulardurchmesser kleiner ist als das Porenlumen, und als dritte Möglichkeit bleibt für die Stoffe, die nicht mittels der eben geschilderten Physikalischen Permeabilität eindringen, übrig, mit Hilfe der Physiologischen Permeabilität im Sinne Höbers ins Zellinnere zu gelangen.“ Das Eindringen von Stoffen mittels der physiologischen Permeabilität wird, wie auch Höber sagt, durch Narkotika beeinflusst. Ebenso wird aber das Eindringen von Stoffen auf dem Porenweg mehr oder weniger gehemmt durch die an die Porenwand adsorbierte Narkotikumschicht, welche nach Anselmino eine Verengerung des Poredurchmessers verursacht. Der Weg über die Lipoidphasen wird nicht durch Narkotika geändert. In dieser Weise kann also auch das verschiedene Eindringen von Salzen und von lipoidlöslichen Stoffen erklärt werden. Nach der Theorie von Schönfelder (66) findet ebenfalls der Transport nicht nur durch die Plasmasubstanz und die Lipoide statt, sondern auch durch die Interstitien, welche sich zwischen den einzelnen Kolloidteilchen des Plasmas befinden. Die indifferenten Stoffe können nur durch deren Mitte permeieren, wo sie ausserhalb der Wirkungssphäre der Molekularkräfte sind, die von den umgebenden Molekülen ausgehen. Die Stoffe, welche adsorbiert werden, können ausserdem noch durch die Wirkungssphäre permeieren. Der Weg zum Permeieren ist dafür also grösser. Die Narkotikamoleküle umhüllen die einzelnen Plasmateilchen; dadurch verengen sie die zwischen diesen liegenden Räume. Die indifferenten Stoffe werden dadurch stark am Permeieren gehindert, da sie

ausserdem die Plasmateilchen nicht mehr zur Verfügung haben. Stoffe, wie Kaffein, welche sich wohl in Narkotikis lösen, werden beim Permeieren nicht gehemmt. Diese Theorie zeigt viel Uebereinstimmung mit der von Anselmino.

Dann muss noch folgendes bemerkt werden. In Fig. 10 gibt die Ordinate die Strecke in mm an, über die  $\text{LiNO}_3$

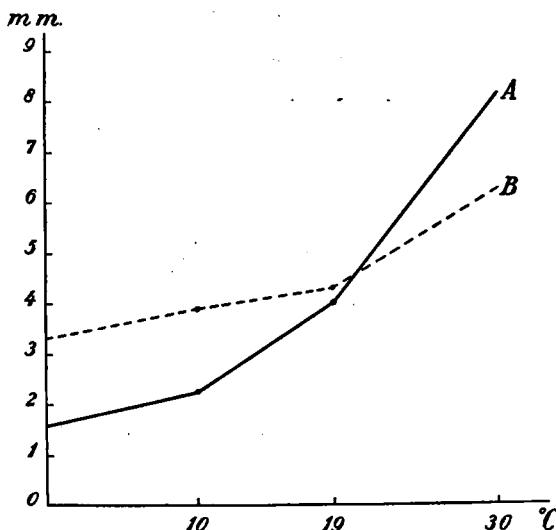


Fig. 10. Vergleichung des Einflusses der Temperatur auf den Transport von  $\text{LiNO}_3$  und Kaffein bei Vallisneria. A Kaffein. B  $\text{LiNO}_3$ .

oder Kaffein festzustellen ist. Die Abszisse gibt die Temperatur in  $^{\circ}\text{C}$  an, bei welcher diese Versuche unternommen wurden. Die Kurven habe ich dadurch erhalten, dass ich die mittleren Strecken, über die  $\text{LiNO}_3$  oder Kaffein in 18 Stunden bei verschiedenen Temperaturen diffundiert sind, mit einander verband. Die Werte hierfür ergaben sich aus Tabelle 3 und Tabelle 6. Die Kurve A gibt den Verlauf der Kaffeinlinie an, während B das Verhalten der

$\text{LiNO}_3$ -Linie wiedergibt. Die  $\text{LiNO}_3$ -Kurve hat einen anderen Verlauf als die Kaffeinkurve, und schneidet diese. Dies ist schwer zu erklären. Erstens muss ich darauf hinweisen, dass  $0.018 \gamma \text{ LiNO}_3$  noch festgestellt werden kann (S. 57), aber nur  $0.6 \gamma$  Kaffein (S. 58). Bei einer Vergleichung dieser zwei Kurven muss daran gedacht werden. Wenn von  $\text{LiNO}_3$  auch nur  $0.6 \gamma$  festgestellt werden konnte, dann müsste die Transportstrecke davon kleiner angegeben sein, und dann müsste die Kurve der Abszisse näher liegen. Aber auch der Verlauf der beiden Kurven ist ungleich. Wie wir gesehen haben, wird die Transportgeschwindigkeit bestimmt durch zwei Prozesse, die Diffusion und die Permeabilität des Plasmas. Es ist am meisten wahrscheinlich, dass der gefundene Unterschied durch einen Einfluss der Temperatur auf die Permeation der Stoffe durch das Protoplasma verursacht wird. Ich kann bemerken, dass nach Schönfelder Stoffe, die mehr oder weniger stark dissoziieren ( $\text{LiNO}_3$ ), langsamer permeieren als solche, die lipoidlöslich sind (Kaffein). Für den Einfluss der Temperatur auf die Permeabilität gibt es aber keine allgemeine Regel, denn die Temperaturkoeffizienten für verschiedene Stoffe und Objekte können stark von einander abweichen. Sah Masing (49) dass für das Permeieren von Traubenzucker in menschlichen Blutkörperchen  $Q_{0-10} = 12$ , aber  $Q_{15-25} = 2.25$  war, so fand Irwin (28) beim Permeieren basischer Farbstoffe in die Vakuole von Nitella einen  $Q_{15-25} = 4.9$ . Es kann kein Temperaturkoeffizient gefunden werden, der die Veränderung der Permeabilität bei einer gewissen Temperatur für jeden Stoff angibt; die Permeabilität für verschiedene Stoffe vollzieht sich ja in ganz verschiedener Weise. Wenn nun der Temperaturkoeffizient der Permeabilität für Kaffein ein anderer ist, als der der Permeabilität für  $\text{LiNO}_3$ , wodurch der erste Stoff bei höherer Temperatur besser permeiert als der zweite, dann könnte das vielleicht das Auseinanderweichen der Kurven erklären.

## SCHLUSSFOLGERUNGEN.

In erster Linie möchte ich verweisen auf die Ergebnisse, welche ich am Ende der vorigen Kapitel (S. 92, 97 und 121) genannt habe.

Ich habe den Transport des anorganischen Salzes  $\text{LiNO}_3$  und der organischen Verbindung Kaffein in parenchymatischem Gewebe untersucht. Es zeigte sich, dass von den verschiedenen Objekten die untersucht wurden, die Randtentakel von *Drosera capensis* und die Blätter der ♀ *Vallisneria spiralis* am besten zu gebrauchen waren.

In *Drosera*-Tentakeln entsteht in der Vakuole ein Niederschlag durch Kaffein, während in *Vallisneria*  $\text{LiNO}_3$  spektroskopisch festgestellt werden musste, und Kaffein sich mit Hilfe von  $\text{AuCl}_3$  feststellen liess.

Der Transport von Kaffein und  $\text{LiNO}_3$  findet durch dieses parenchymatische Gewebe durch Diffusion statt, denn der zurückgelegte Weg ist proportional der Wurzel aus der Zeit, entsprechend dem Gesetz von Fick. Der Transport findet statt von Zelle zu Zelle.

Der Transport von  $\text{LiNO}_3$  und Kaffein wird nicht durch Plasmarotation beschleunigt.

Narkose, die den Transport von  $\text{LiNO}_3$  etwas verlangsamt, beeinflusst den Kaffeintransport nicht.

Der Transport ist nicht polar.

Dass der Transport nicht in der Wand stattfindet, ist zu sehen in dem Augenblick, in dem der Niederschlag in der Vakuole der *Drosera*-Tentakel auftritt. Auch zeigt dies der Widerstand, den der Kaffeintransport beim Uebergang von der einen Zelle zur anderen erfährt. Ebensowenig ist der Protoplast die wichtigste Transportbahn, denn in narkotisierten Tentakeln, in denen keine Plasmarotation ist, ist die Transportgeschwindigkeit des Kaffins grösser als in aggregierten Tentakeln, in denen die Plasmaströmung ziemlich schnell ist, und die Menge des Protoplasmas

hinsichtlich der normalen Quantität zugenommen hat. Abgesehen von der Tatsache, dass Plasmarotation keinen Einfluss auf die Transportgeschwindigkeit hat, folgt hieraus auch, dass der Protoplast dem Transport hemmend entgegentritt. Auch bei *Vallisneria* beeinflusst Plasma-rotation die Transportgeschwindigkeit nicht. An dem Auftreten des Niederschlags bei *Drosera*-Tentakeln lässt sich das Eindringen des Kaffeins in die Vakuole erkennen. Auch habe ich bewiesen, dass  $\text{LiNO}_3$  und Kaffein in die Vakuole einer *Vallisneria*-zelle permeieren können. Diese zwei Tatsachen weisen schon darauf hin, dass die hier gebrauchten Stoffe hauptsächlich durch die Vakuole transportiert werden. Das habe ich ausserdem noch zeigen können durch die Plasmolyseversuche bei *Drosera* mit Saccharose und  $\text{KNO}_3$ .

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Laboratorium für Pflanzenphysiologie der Reichs-Universität in Groningen ausgeführt. Es sei mir an dieser Stelle gestattet, Herrn Prof. Dr. W. H. Arisz den herzlichsten Dank auszusprechen für seine zahlreichen Anregungen und seine stete Hilfsbereitschaft bei der Durchführung dieser Arbeit.

*Groningen, Juli 1932.*

#### Literaturverzeichnis.

1. Amelink, J. F. H. 1928. Schema voor microchemische identificatie van alkaloiden. Diss. Amsterdam.
2. Anselmino, K. J. 1928. Versuche über Permeabilität und Narkose. Pflügers Archiv, 220.
3. Barger, G. 1928. Eine mikroskopische Methode zur Bestimmung des Molekulargewichtes. Handb. der biol. Arb. Meth. von Abderhalden III, A. 1.
4. Beikirch, H. 1925. Die Abhängigkeit der Protoplasma Strömung von Licht und Temperatur und ihre Bedingtheit durch andere Faktoren. Bot. Archiv, 11, 12.

5. Belehradek, J. 1924/25. La viscosité du protoplasma vivant et ses rapports avec l'activité et le vieillissement cellulaires. Public. de la faculté de médecine, tome 3, Brno.
6. Bierberg, W. 1909. Die Bedeutung der Protoplasmarotation für den Stofftransport. Flora 99.
7. Birch—Hirschfeld, L. 1920. Untersuchungen über die Ausbreitungsgeschwindigkeit gelöster Stoffe in der Pflanze. Jahrb. f. wiss. Bot. 59.
8. Bokorny, Th. 1889. Ueber Aggregation. Jahrb. f. wiss. Bot. 20.
9. Brauner, L. 1922. Lichtkrümmung und Lichtwachstumsreaktion. Zeitschr. f. Bot. 14.
10. Bruins, H. R. 1922. Diffusiesnelheid en viscositeit. Diss. Utrecht.
11. Burgeff, H. 1930. Parasitismus, Wasserbewegung und Stofftransport. Zeitschr. f. Bot. 23.
12. Coelingh, W. M. 1929. Over stoffen die invloed uitoefenen op de aggregatie bij Drosera. Diss. Utrecht.
13. Cohen Stuart, C. P. 1912. A study of temperature coefficients and Van 't Hoff's rule. Proc. Royal Acad. Amsterdam, XIV.
14. Crafts, A. S. 1931. Movement of organic materials in plants. Plant Physiology 6.
15. Crüger, H. 1855. Westindische Fragmente. Bot. Zeitung 13.
16. Curtis, O. 1929. Studies on solute translocation in plants. Am. Journ. of Bot. XVI.
17. Dietrich, F. 1930. Beobachtungen über Stoffwanderung in lebendigen Zellen. Protoplasma VIII.
18. Fitting, H. 1915. Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle. Jahrb. f. wiss. Bot. 56.
19. —— 1925. Untersuchungen über die Auslösung von Protoplasmaströmung. Jahrb. f. wiss. Bot. 64.
20. —— 1928. Untersuchungen über Chemodinese bei Vallisneria. Jahrb. f. wiss. Bot. 67.
21. —— 1930. Untersuchungen über die Natur der chemodinnetischen Reizung und über die Unterschiedsschwellen für l-Asparagin. Zeitschr. f. Bot. 23.
22. Gellhorn, E. 1929. Das Permeabilitätsproblem. Berlin.
23. Hanstein, J. von. 1880. Das Protoplasma.
24. Hauptfleisch, P. 1892. Untersuchungen über die Strömung des Protoplasmas. Jahrb. f. wiss. Bot. 24.

25. Höber, R. 1926. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. VI. Auflage, Leipzig.
26. Höfler und Stiegler, 1930. Permeabilitätsverteilung in verschiedenen Geweben der Pflanze. *Protoplasma IX.*
27. Hörmann, G. 1898. Studien über die Protoplasmaströmung bei den Characeen.
28. Irwin, M. Accumulation of dye in Nitella. *Journ. of gen. Physiology VIII.*
29. Jacob, F. 1913. Studien über Protoplasma Strömung. *Diss. Jena.*
30. Janson, Erna. 1920. Studien über die Aggregationserscheinungen in den Tentakeln von Drosera. *Beih. z. Bot. Centralblatt. Bd. 37, 1.*
31. Jensen, P. 1902. Die Protoplasmabewegung. *Ergebn. der Physiologie I, II. Abt.*
32. Josing, E. 1901. Der Einfluss der Auszenbedingungen auf die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung vom Licht. *Jahrb. f. wiss. Bot. 36.*
33. Keil, R. 1930. Ueber systolische und diastolysche Veränderungen der Vakuolen in den Zellen höherer Pflanzen. *Protoplasma X.*
34. Keller, Ida A. 1890. Ueber Protoplasmaströmung im Pflanzenreich. *Diss. Zürich.*
35. Kienitz—Gerloff, F. 1891. Die Protoplasmaverbindungen zwischen benachbarten Gewebelementen in der Pflanze. *Bot. Zeitung, 49.*
36. —— 1893. Protoplasma Strömung und Stoffwanderung in der Pflanze. *Bot. Zeitung, 51.*
37. Klebs, G. 1918—19. Ueber das Verhalten der Farnprothallien gegenüber Anilinfarben. *Sitzungsber. Heidelberg. B., 18. Abh. Math. Naturwiss. Klasse.*
38. Kok, Ali C. A. 1931. Ueber den Einfluss der Plasmarotation auf den Stofftransport. *Proc. Kon. Acad. v. Wet. Amst. 34.*
39. —— 1932. Ueber den Transport von Kaffein und  $\text{LiNO}_3$  durch parenchymatisches Gewebe. *Proc. Kon. Acad. v. Wet. Amsterdam 35.*
40. Kretschmar, P. 1904. Ueber Entstehung und Ausbreitung der Plasmasströmung in Folge von Wundreiz. *Jahrb. f. wiss. Bot. 39.*
41. Kruseman, W. M. 1931. De invloed van temperatuur en narcose op het transport der assimilaten. *Diss. Utrecht.*
42. Küster, E. 1927. Beiträge zur Kenntnis der Plasmolyse. *Protoplasma I.*

43. Lakon, G. 1914. Beiträge zur Kenntnis der Protoplasma Strömung. *Ber. d. D. Bot. Ges.* XXXII.
44. Lambers, M. Hille Ris. 1926. Temperatuur en protoplasma-strooming. *Diss. Utrecht.*
45. Lauterbach, L. 1921. Untersuchungen über die Beeinflussung der Protoplasma Strömung der Characeen durch mechanische und osmotische Eingriffe. *Beih. z. Bot. Centralblatt*, Bd. 38, 1.
46. Linsbauer, K. 1929. Untersuchungen über Plasma und Plasmaströmung an Charazellen. *Protoplasma* V.
47. Lundegardh, H. 1922. *Handb. d. Pflanzenanatomie von K. Linsbauer: Zelle und Cytoplasma*, Bd I.
48. Mac Nab, W. R. 1874. Experiments on the transpiration of watery fluid by leaves. *Transact. Irish Acad. Dublin.*
49. Masing, E. 1914. Ueber die Verteilung von Traubenzucker im Menschenblut. *Pflügers Archiv*, 156.
50. Mason and Maskell. 1928. Studies on the transport of carbohydrates in the cotton plant. II. *Ann. of Bot.* 42.
51. Molisch, H. 1913. *Mikrochemie der Pflanze.*
52. Münch, E. 1930. *Die Stoffbewegungen in der Pflanze.* Jena.
53. Pekarek und Fürth. 1931. Ueber die Richtung der Protoplasmaströmung in benachbarten Elodea-Blattzellen. *Protoplasma* XIII.
54. Pfeffer, W. 1876. Die Wanderung der organischen Baustoffe in der Pflanze. *Landwirtsch. Jahrbücher*, 5.
55. —— 1897. *Pflanzenphysiologie.* Bd. 1, 2. Auflage.
56. Pfitzer, E. 1878. Ueber die Geschwindigkeit der Wasserströmung in der Pflanze. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 11.
57. Poyärvi, L. A. P. 1928—29. Ueber die Basenpermeabilität pflanzlicher Zellen. *Acta Botanica Fennica*, 4—5.
58. Priestley, J. H. 1929. The transport of carbohydrates in the plant. *Nature*, 123.
59. —— 1929. Cell growth and cell division in the shoot of flowering plant. *New Phytologist*, 28.
60. Rüter, E. und Bornstein, A. 1925. Ueber den Einfluss von Alkaloiden und Salzen auf die Vitalfärbung. *Pflügers Archiv*, 207.
61. Sachs, J. 1863. Ueber die Leitung der plastischen Stoffe durch verschiedene Gewebeformen. *Flora*, 64.
62. —— 1882. Ein Beitrag zur Kenntnis des aufsteigenden Saftstroms in transpirierenden Pflanzen. *Arb. d. Bot. Inst. Würzburg*, 2.

63. Sachs, J. 1882. Ueber die Porosität des Holzes. *Arb. d. Bot. Inst. Würzburg*, 2.
64. Scarth, G. W. and Lloyd, F. E. 1930. *An elementary course in general physiology*.
65. Schaeede, R. 1923. Ueber das Verhalten von Pflanzenzellen gegenüber Anilinfarbstoffen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 62.
66. Schönfelder, S. 1931. Weitere Untersuchungen über die Permeabilität von *Beggiatoa mirabilis*. *Planta*, 12.
67. Schröter, A. 1905. Ueber Protoplasma Strömung bei *Mucorineen*. *Flora*, 95. Ergänzungsband.
68. Schulz, C. H. 1823. *Die Natur der lebendigen Pflanze*.
69. Schuster, G. 1913. Ueber den Einfluss der Sauerstoffpressung auf die Protoplasma Strömung. *Diss. Leipzig*.
70. Schweickerdt, H. 1928. Untersuchungen über Photodinese bei *Vallisneria spiralis*. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 68.
71. Solereder, H. 1913. Systematisch anatomische Untersuchung des Blattes der Hydrocharitaceen. *Beih. z. Bot. Centralblatt*, 30, 1.
72. Stefan, J. 1879. Ueber die Diffusion der Flüssigkeiten. *Sitzungsber. d. Math. Naturw. Klasse d. K. Acad. d. Wiss., Wien*. 79, II.
73. Steward, F. C. 1930. Diffusion of certain solutes through membranes of living plant cells, and its bearing upon certain problems of solute movement in the plant. *Protoplasma* XI.
74. Strassburger, E. 1891. Bau und Verrichtungen der Leitungsbahnen.
75. Tröndle, A. 1920. Neue Untersuchungen über die Aufnahme von Stoffen in die Zelle. *Biochem. Zeitschr.* 112.
76. Ulehla, V. 1928. Vorversuche zur Kultur des Pflanzengewebes. *Arch. f. exper. Zellforschung*, 6.
77. Veiten, W. 1876. Die Einwirkung der Temperatur auf die Protoplasmabewegung. *Flora*, 59.
78. Voigtländer, F. 1889. Ueber die Diffusion in Agargallerte. *Zeitschr. f. physik. Chemie*, 3.
79. Vries, H. de. 1885. Ueber die Bedeutung der Circulation und der Rotation des Protoplasma für den Stofftransport in der Pflanze. *Bot. Zeitung*, 43.
80. ——— 1886. Ueber die Aggregation im Protoplasma von *Drosera rotundifolia*. *Bot. Zeitung*, 44.

81. Walter, H. 1923. Protoplasma- und Membranquellung bei Plasmolyse. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 62.
82. Weevers, Th. 1930. Die Funktion der Xanthinderivate im Pflanzenstoffwechsel. *Arch. néerlandaises, série III B, tome V.*
83. ——— 1931. Aufnahme, Verarbeitung und Transport der Zucker im Blattgewebe. *Rec. d. trav. bot. néerl.* 28.
84. Weixl—Hofmann, H. 1930. Beiträge zur Kenntnis der Salzpermeabilität des Protoplasten. *Protoplasma XI.*
85. Went, F. W. 1928. Wuchsstoff und Wachstum. *Rec. d. trav. bot. néerl.* 25.
86. Wey, H. G. van der. 1932. Der Mechanismus des Wuchsstoff-transportes. *Rec. d. trav. bot. néerl.* 29.
87. Wigand. 1885. *Botanische Hefte 1.*
88. Winterstein, H. 1919. Die Narkose.