

DIE PRODUKTE DER KOHLENSÄUREASSIMI-
LATION BEI TROPAEOLUM MAJUS, EINE
QUANTITATIVE UNTERSUCHUNG MIT
BIOCHEMISCHEN METHODEN
Mit Tafel VI
von
M. C. KEULEMANS.

I. EINLEITUNG.

Die modernen Untersuchungen über die Kohlensäureassimilation haben sich besonders mit dem Studium der begrenzenden Bedingungen beschäftigt. Einen besonderen Reiz erhalten diese Untersuchungen unstreitig dadurch, dasz man sich — indem man einige Faktoren sorgfältig konstant hält — von dem Einflusz, den sie auf die Verrichtungen der Pflanze ausüben, unabhängig machen kann, um dann den Einflusz eines einzigen wechselnden Faktors zu studieren. Diese Untersuchungen, bei denen es sich meistens um den Einflusz äusserlicher Faktoren handelt, gipfeln in feinster Laboratoriumarbeit.

Indem sich nun das Studium dieses Gebietes so einseitig zuspitzte, trat das Interesse für die Assimilation der Pflanze, wie sie unter natürlichen, sehr variierenden Bedingungen lebt, allmählich in den Hintergrund. Auch die qualitativen Unterschiede der gebildeten Assimilate fanden dabei nicht genügende Beachtung. Demzufolge liegen auf diesem Gebiete noch zahlreiche ungelöste Fragen. Mir bot sich in der Tatsache, dasz die 1914 von Kluyver ¹⁾ veröffentlichte biochemische Methode der

¹⁾ A. J. Kluyver, Biochemische suikerbepalingen. Diss. Delft 1914.

Zuckerbestimmung bis jetzt auf dem Gebiete der pflanzenphysiologischen Untersuchungen keine Anwendung gefunden hatte, ausserdem noch eine weitere Anregung, Experimente über die Funktion der Zuckerarten im Blatt anzustellen. Dadurch eröffnete sich mir zugleich die Gelegenheit ältere Untersuchungen auf andere Weise nachzuprüfen, um dann zu einem eignen Urteil fortzuschreiten.

Um dahin zu gelangen, stellte ich Versuche im Freien an und zwar mit *Tropaeolum majus*, einer Pflanze, die bereits bei den Untersuchungen von Brown und Morris¹⁾, Brown und Escombe²⁾, Schroeder und Horn³⁾, Ahrns⁴⁾ u.a. benutzt worden war. Übrigens empfiehlt sich dieses Objekt auch schon dadurch, dasz seine Blätter — im Gegensatz zu vielen anderen — eine verhältnismässig grosse Zuckermenge enthalten. Ausserdem enthält ein *Tropaeolum*-extrakt fast gar keine Stoffe, welche die beabsichtigte Vergärung beeinträchtigen könnten. Bei solchen Versuchen im Freien war es inzwischen nicht möglich mit unbedingter Sicherheit den Einflusz, den jeder Faktor auf die beobachteten Erscheinungen ausübt, zu bestimmen, weil der Versuch sich besonders darauf richtete, die Pflanzen unter den möglichst natürlichen Bedingungen zu beobachten.

Das Zusammenwirken mehrerer Faktoren jedoch hat zur Folge, dasz sich die Deutung der Erscheinungen bedeutend erschwert. Solches ist aber charakteristisch für Versuche im Freien überhaupt. Dasz übrigens bei der Deutung solcher Ergebnisse den Resultaten älterer Untersuchungen Rechnung getragen wird, versteht sich von selbst. Auch

¹⁾ Brown & Morris, A contribution to the chemistry and physiology of foliage leaves. Journ. of the Chemical Soc. Vol. 63 — 1893.

²⁾ Brown & Escombe, Phil. Transactions B 193. 1900.

³⁾ Schroeder & Horn, Biochem. Ztschr. Band 130, 1922. T. Horn, Bot. Arch. Band III, 1923.

⁴⁾ W. Ahrns, Bot. Arch. Band V, 1924.

reizte es mich, eine Antwort auf die alten Fragen nach den verschiedenen Stufen der Bildung und des Abbaus der Stärke zu finden. Schlieszlich wollte auch das modernere Saccharoseproblem berücksichtigt sein.

Zum besseren Begriff des Gegenstandes empfiehlt sich eine kurze Zusammenfassung der Resultate älterer Untersuchungen. Sachs¹⁾ hat offenbar geglaubt, dasz die Stärke das — wenn nicht einzige, so doch das quantitativ wichtigste — Produkt der Kohlensäureassimilation bilde, was nicht auffällig ist, da er ja mit typischen Stärkepflanzen experimentierte.

Er fand, dasz die Blätter bei Sonnenaufgang stärkefrei sind und im Laufe des Tages regelmäszig grosze Mengen Stärke anhäufen. Seine Ergebnisse beruhen auf: Schätzungen nach Entfärbung der Blätter mittels heiszen Alkohols und nachheriger Färbung der Stärke mittels einer jodkaliumhaltigen Jodlösung (*Jodprobe*) und weiter auf dem Wägen gleicher Längshälften eines Blattes vor und dem Versuch (*Blatthälftenmethode*).

Es konnte vorkommen, dasz am Mittag wenig Stärke vorgefunden wurde, (oft als Folgeerscheinung wenig günstiger Witterung), gegen 18 Uhr aber nahmen die Mengen gewöhnlich zu und waren später am Abend am gröszten. Der Schwund der Stärke wurde von ihm nicht unter allen Umständen in demselben Grade beobachtet. Einige Pflanzen verlieren nur in warmen Nächten ihre Stärke vollständig (Tabak), andere auch in kälteren Nächten, (*Tropaeolum* u.a.) Zuweilen stellt er auch Stärkeschwund am hellen Tage fest, namentlich bei hohen Wärmegraden. Dies entspricht auch ganz den Angaben von miss Matthaei²⁾, Lundegardh³⁾, und Kuyper⁴⁾. Sachs erklärt den

¹⁾ Jul. Sachs, *Arbeiten des Bot. Inst. in Würzburg*, Band III, 1883.

²⁾ G. C. Matthaei, *Phil. Transactions* Vol. 197, 1904.

³⁾ H. Lundegardh, *Jahrb. für wiss. Botanik*, Band 53, 1914.

⁴⁾ Kuyper, *Receuil des Trav. Bot. Néerl.* Deel VII, 1916.

Stärkeschwund aus einer Abwanderung in die Reserveorganen und betont mit Recht die Grösze der organischen Stoffmenge, die eine üppig wachsende Pflanze durch den Aufbau von Zellwänden u.d. festlegt. Diese Menge ist nach Sachs equivalent mit 50 % der eventuell durch Assimilation gebildeten Stoffe.

Haberlandt¹⁾ stellt das Schema für die Bildung der Assimilate und für die Abwanderung folgendermassen auf: zuerst und am stärksten nimmt er das Auftreten der Stärke in den Palissadenzellen wahr, wobei das Quantum zunimmt. Dann zeigen die Sammelzellen, und endlich die Trichterzellen und die Belegzellen des Gefäszbündels wachsende Stärkemengen.

Etwas später tritt im Schwammparenchym die erste Stärke auf, wo der weitere Verlauf dem im Palissadenparenchym analog ist. Seiner Methode entsprechend wurde dabei nur die Stärke und nicht die löslichen Kohlenhydrate berücksigt.

Langner²⁾ stellte mit einer gröszeren Anzahl von Objekten sehr verwandte Versuche an, wobei er auf die Schätzung der einzelnen Stärkebestände in verschiedenen Gewebearten eine quantitative Stärkebestimmung aufbaute. Er beobachtet eine Zunahme von Assimilaten bis 20 Uhr und sogar bis 23 (!) Uhr; dann Schwund. Morgens bei Sonnenaufgang sind die Blätter fast stärkefrei und es zeigt nur das Gewebe in der Umgebung des Gefäszbündels etwas Stärke. Er verrichtet seine Wahrnehmungen an Blatteilchen, die mit bestimmten Zwischenperioden aus demselben Blatte herausgenommen werden. Weil es sehr fraglich ist, ob Spitze und Basis eines Blattes sich gleich verhalten, wird der Wert dieser Versuche ziemlich zweifelhaft.

Brown und Morris bezogen zum erstenmal auch die

¹⁾ G. Haberlandt, Physiol. Pflanzenanatomie.

²⁾ W. Langner, Jahrb. f. wiss. Botanik, Band 67, 1927.

verschiedenen Zucker in ihre Untersuchungen hinein und versuchten mittels exakterer Methoden einen Zusammenhang zwischen Zucker und Stärke zu beweisen. Dadurch bekommt ihre Arbeit einen gröszeren Wert als die jener Untersucher, die nur die Stärke in Betracht gezogen haben.

Sie konstatieren u.a. bei *Tropaeolum majus* einen starken Saccharosezuwachs während des Tages und nennen diesen Stoff das erste Assimilationsprodukt und die erste *wichtige* vorübergehende Reserveform, aus der Stärke aufgebaut wird. Die Monosen sollten „*downgrade sugars*“ sein, d.h. Abbauprodukte. Die Glukose wird veratmet, während Fruktose zurückbleibt. Maltose betrachten sie ausschliesslich als Stärkeabbauprodukt.

Went¹⁾ pflichtete mit Hinsicht auf das Zuckerrohr dieser Ansicht bei.

Ein anderes Ergebnis erhielt Campbell²⁾ mit der Zuckerrübe. Auf Grund einer Analyse von alle zwei Stunden gesammelten Blättern weist er nach, dasz sobald die Assimilation anfängt, zunächst die Monosen zunehmen, dann die Saccharose und endlich die Stärke. Die Maltose mehrt sich nachts und wird darum allgemein als Spaltungsprodukt der Stärke betrachtet.

Weevers³⁾ kommt bei seinem Studium mit bunten Pflanzen über die primär bei der Assimilation auftretenden Kohlenhydrate zu einem ähnlichen Ergebnis. Mit Hinsicht auf den Bestand an löslichen Zuckerarten findet er einen Unterschied zwischen bunten und grünen Teilen. Die bunten Teile enthalten nur Saccharose, die grünen Teile Monosen und Saccharose. In den bunten Blättern des *Pelargonium zonale*, die durch Verdunkelung zuckerfrei gemacht worden

¹⁾ F. A. F. C. Went, *De chemische physiologie van het suikerriet* Archief v.d. Java Suiker Industrie. 1896.

²⁾ Campbell, *Journal for agricultural Science*. 1911—1912.

³⁾ Th. Weevers, *Verslagen van de Kon. Akademie v. Wetensch. te Amsterdam*. Deel 32, 1923.

waren, treten bei beginnender Assimilation erst Monosen auf, dann Saccharose und Stärke. Dies alles deutet entschieden darauf hin, dasz Monosen die primär bei der Assimilation gebildeten Kohlenhydrate sind.

Schroeder und Horn und späterhin frl. Horn l.c. allein, untersuchten den Zusammenhang zwischen Stärke und Zucker in abgeschnittenen Blättern des *Tropaeolum majus*. Sie finden ausser Stärke unter normalen Bedingungen stets grosze Mengen Monosen und Saccharose. Diese Tatsache wird jedoch von diesen Untersuchern nicht berücksichtigt. Sie lassen die Blätter in einer warmen und trocknen Umgebung welken und machen Kontrolversuche in feuchten und kühleren Räumen. Bei diesem Trocknen nimmt zunächst der Saccharosegehalt zu, später der Monosengehalt. Die Stärke → Saccharoseumwandlung zeigt sich ihnen als reversibel, die Umwandlung zu Monosen jedoch nicht.

Inzwischen bleibt die von ihnen beobachtete Zunahme der Saccharose nur gering.

Überzeugender und zahlreicher sind die Versuche von Ahrns. Er setzt die Arbeiten von Schroeder und Horn fort und untersucht verschiedene Objekte. Bei seinen Welkungsversuchen tritt sogar ziemlich viel Zucker auf. Auch macht er Versuche mit Blattstielen, bald an der Pflanze selbst, bald davon losgelöst, um einen Einblick in die Abwanderung zu gewinnen. Dabei stellt sich heraus, dasz in den Stielen mehr Monosen als Saccharose vorkommen, Maltose fehlt völlig. Die Welkungsversuche an intakten Pflanzen zeigen dieselben Erscheinungen als die mit abgeschnittenen Blättern. Dies veranlaszt ihn sogar die groszen Mengen Saccharose, die von Brown und Morris gefunden wurden, ganz auf Abfall des Wassergehalts zurückzuführen.

Frl. Gast¹⁾ gibt eine gründlich durchgeprüfte Me-

¹⁾ W. Gast, Hoppe-Seylers Zts. für physiologische Chemie. Band 99. 1917.

thode der Zuckerbestimmung an mittels *Torula pulcherrima* und *Saccharomyces marxiana*. Diese lassen nur die Maltose unvergoren, wobei man dieselbe durch Kupferreduktion bestimmen kann. Ihre wenigen Versuche rechtfertigen jedoch keine weitgreifenden, physiologischen Schlussfolgerungen.

Frl. Henrici¹⁾ fand bei einer Untersuchung der Assimilationsintensität von Sonnen- und Schattenpflanzen in den Alpen „zweigipflige Assimulationskurven“. Sie verfolgt den Einfluss steigender Temperaturen oder steigender Lichtintensitäten und wählt ihren Ausgangspunkt bei dem Schwellenwert. Sie bedient sich dabei der Kreuslerschen CO_2 -Absorptionsmethode.²⁾ Wenn nun bei konstanten Temperaturen als Abszisse die Lichtintensitäten und als Ordinat die Mengen gebundener Kohlensäure bezeichnet werden, zeigt ihre Kurve bald einen scharfen, niedrigen Gipfel, dann eine Senkung und darauf einen zweiten, höherliegenden Gipfel. Der zweite Gipfel kann auch der Anfang eines nahezu horizontal verlaufenden Teiles der Kurve sein. Wenn bei konstanter Beleuchtung die Assimilation als Funktion der Temperatur bezeichnet wird, zeigt sich eine ähnliche Kurve. Die geringere Intensität, worauf die Senkung schlieszen lässt, ist die Folge einsetzender Stärkebildung, wie die Kontrollversuche dartun. Es ist jedoch wahrscheinlich, dass die Pflanzen bei Versuchen im Freien gewöhnlich unter solchen Bedingungen wachsen, bei denen die Intensitäten des zweiten Gipfels vorkommen.

Stănescu³⁾ untersucht den täglichen Verlauf der Assimilation mittels der Jodprobe und taxiert also aus-

¹⁾ M. Henrici, Verhandl. der naturforsch. Gesellschaft in Basel, Band 22, 1920—1921.

²⁾ Kreusler, Landwirtschaftliche Jahrbücher. 1885—1890.

³⁾ P. P. Stănescu, Annales scientif. de l'Univ. de Jassy. Tome 14, 3/4, 1927.

schlieszlich Stärke. Weil er um die Mitte des Tages geringere Schwärzungen beobachtet als morgens und am Nachmittag, kann auch bei ihm von zweigipfligen Kurven gesprochen werden, vereinzelt sogar von mehrgipfligen. Es scheint mir jedoch unrichtig, diese Tageskurven mit denen von frl. Henrici vergleichen zu wollen, weil die Tageskurven den Produkt einiger variierenden Bedingungen darstellen, während die von Henrici ausschlieszlich die Folge steigender Beleuchtungen und steigender Temperaturen sind. Meines Erachtens ein grundsätzlicher Unterschied!

Es ist inzwischen sehr fraglich, ob die von Stânescu angewandte Methode richtig ist. Er macht stündlich eine Jodfärbung in einem Streifen desselben Blattes. Wenn Spitze und Basis nicht gleichmäzig assimilieren und anhäufen und wenn, was gar nicht ausgeschlossen erscheint, die Blätter an der Schnittfläche austrocknen, so büszen seine Versuche einen groszen Teil ihrer Bedeutung ein. Seine Versuche, in denen quantitativ Stärke und Zucker bestimmt werden, ergeben keine vergleichbaren Daten. Die Schwankungen seiner Kurven können die Folge individueller Unterschiede zwischen den von ihm gebrauchten ungeteilten Blättern sein.

Kostytschew, Kudriawzewa, Moissijewa und Smirnowa¹⁾ die mit der von Thodday verbesserten Blatthälftenmethode arbeiteten, untersuchten das Unterbleiben der Assimilation am Mittag. Sie fanden, dasz um diese Zeit die Stomata geschlossen sein können, und aus diesem Grunde musz dann die Assimilation unterbleiben. Ihr Ergebnis lehrt ausserdem, dasz der weitere tägliche Verlauf sehr sprunghaft sein kann. Nach intensiver Assimilation folgt schon bald Abwanderung. Ihre zweigipflige Kurven sind, wie die Stânescuschen, Tageskurven.

Neuerdings betonen die Untersuchungen von Kostyt-

¹⁾ S. Kostytschew, Kudriawzewa, Moissijewa und Smirnowa, *Planta* 1, 1926.

schein, Bazyrina und Tschesnekow (1927—1928)¹⁾ diesen unregelmässigen Verlauf. Innerhalb einer Stunde sollte 50 % der Tagesausbeute gebildet sein können, während auf eine solche hochproduktive Periode eine Stockung oder doch wenigstens eine Verringerung der Assimilation folgen könne.

Er erblickt darin einen Grund zur Annahme, dasz die Assimilation auch durch innere Faktoren (grosse Anhäufung) begrenzt werden könne.²⁾

Dieses von der hergebrachten Vorstellung abweichende Ergebnis erfordert gewiss eine nähere Begründung. Meine Untersuchung, die vor dem Erscheinen der ersten Kostytschew'schen Veröffentlichung bereits im Gang war, eröffnete die Gelegenheit, mit anderen Methoden an diese Frage heranzutreten.

II. ÜBER ZUCKER, ZUCKERBESTIMMUNGEN ÜBERHAUPT UND DAS BIOCHEMISCHE VERFAHREN IM BESONDERN.

Die für Blätter normalen Zuckerarten Glukose, Fruktose, Saccharose und Maltose kommen, wie die Untersuchungen von Brown und Morris dargetan haben, im Blatte des *Tropaeolum majus* vor. Von den Eigenschaften dieser Zuckerarten, die für quantitative Bestimmungen und für die Physiologie des Blattes von Bedeutung sind, nenne ich folgende:

Glukose, $C_6 H_{12} O_6$, eine Aldohexose, reduziert Fehlingsche Lösung, dreht die Polarisationsebene nach rechts und wird durch Kochen mit Säure destruiert.

¹⁾ S. Kostytschew, K. Bazyrina und W. Tschesnokow, *Planta* 5, 1928.

²⁾ Als meine Dissertation bereits beim Drucker war, kam mir „Berichte d. deutsch. bot. Gesellsch.“ Band 46, N. 6 in die Hände, worin Maximow und Krasnosselsky—Maximow einen noch sprunghafteren Verlauf der Assimilation glauben darlegen zu können.

Fruktose, $C_6 H_{12} O_6$, eine Ketohexose, reduziert Fehlingsche Lösung, dreht die Polarisationsebene nach links und wird durch Erwärmen mit Säure stärker und schneller als Glukose destruiert.

Saccharose, $C_{12} H_{22} O_{11}$, eine Biose, wird durch das Enzym Invertase oder durch Erwärmen mit verdünnten Säuren in ein Molekül Glukose und ein Molekül Fruktose zerlegt. Saccharose reduziert nicht und dreht die Polarisationsebene nach rechts.

Maltose, $C_{12} H_{22} O_{11}$, eine Biose, wird durch Maltase in zwei Molekülen Glukose zerlegt. Diese Spaltung ist auch mittels Anwendung von Säuren möglich, verläuft dann aber viel langsamer als die Saccharosespaltung. Maltose reduziert mit einer Carbonylgruppe und dreht die Polarisationsebene nach rechts.

Stärke, $(C_6 H_{10} O_5)_n$, das bekannteste Polysaccharid wird von den Amyloplasten zu Körnern aufgebaut, und ist demzufolge in Wasser nicht löslich. Stärke wird durch Amylasen zerlegt in die löslichen Produkten, Dextrin, Maltose, und Glukose, die optisch aktiv sind. Dextrin ergibt eine geringe Reduktion Fehlingscher Lösung. Stärke wird durch Kochen mit Wasser verkleistert. Diese hochdisperse Form reduziert Fehlingsche Lösung nicht.

Ausser den obengenannten Sacchariden kommen im Blatte noch andere Stoffe vor, die einige Eigenschaften mit den Zuckern gemeinsam haben und deshalb durch chemische Analyse als solche bestimmt werden können. Es sind dies hauptsächlich: Eiweisze, Gerbstoffe, Schleimstoffe und Dextrine. Sie sollen von vornherein der Analyse entzogen werden. Letzteres erreicht man gewöhnlich dadurch, dasz man sie im wässerigen Extrakt mit halbbasischem Bleiazetat niederschlägt. Darauf folgt Entfernung der übermäszigen Bleionen durch Fällen als Sulfide, Sulfat oder Phosphat. Durch Extraktion mittels achtzigprozentigen Alkohols bleibt der gröszere Teil der auszu-

scheidenden Stoffe in den Blattresten zurück. Reinigung mittels halbbasischen Bleiazetats dient in diesem Falle nur dazu, ein wenig Gerbstoff zu entfernen. Die so behandelte Flüssigkeit kann für die Analyse gebraucht werden.

Ein wichtiger Teil der Zuckeranalyse wird durch die Zerlegung der Biosen gebildet. Vollständige Inversion des Rohrzuckers ist eine Funktion der Temperatur und der H-Ionenkonzentration der Flüssigkeit. Sie wird nach Angabe von Herzfeld bei 70° schon in 10 Minuten erreicht in einer Lösung die 2½ oder 2.7 % HCl. enthält. Davis und Daish¹⁾ erreichen dasselbe Resultat nach zehnminutigem Kochen einer Lösung die 10 % Zitronensäure enthält. Es ist dies eine primitive Methode zur Erreichung einer geringen H-Ionenkonzentration.

Die Inversion der Maltose wird erst mittels mehrstündigem Kochen mit starker Säure erreicht. Ein Nachteil dabei ist der Umstand, dasz zugleichzeitig eine Destruktion der schon vorhandenen oder gleichzeitig gebildeten Fruktose und Glukose stattfindet.

Als die empfehlenswertesten Inversionsmethoden werden genannt: das Erwärmen einer 2.5 % oder 2.75 % HCl-haltigen Maltoselösung während 3 Stunden auf 100° im Wasserbade — Loomis²⁾ und Davis und Daish¹⁾ — oder während 24 Stunden bei 70°. — Tollenaar³⁾.

Gewöhnlich verläuft eine chemische Zuckeranalyse folgendermaßen:

Man bestimmt die Reduktion Fehlingscher Lösung. (A). Diese Bestimmungen werden in Holland meistens den

¹⁾ W. A. Davis & A. J. A. Daish, Journ. of agricult. Science. Vol. 5 1913.

²⁾ Loomis, Plant Physiology.

³⁾ D. Tollenaar, Omzettingen van Koolhydraten in het blad van Nicotiana Tabacum. Diss. Wageningen 1925.

Schoorlschen Angaben entsprechend ausgeführt¹⁾), in Deutschland nach Bang,²⁾ u.a., — in England nach Ring Rendle Jones,³⁾ — und in Frankreich nach Bertrand⁴⁾.

Nach irgend einer beliebigen Inversion der Saccharose wird die Reduktion eines gleichen Quantum der Flüssigkeit bestimmt. (B). Nach Inversion von Maltose in derselben Flüssigkeit wird abermals die Reduktion bestimmt. (C).

Die Reduktion A wird durch Glukose, Fruktose und die offene Karbonylgruppe der Maltose gegeben.

Die Reduktion B wird durch Glukose, Fruktose, die offene Karbonylgruppe der Maltose und die durch Zersetzung der Saccharose entstandenen Monosen gegeben.

Die Reduktion C wird durch dieselben und die zweite Karbonylgruppe der Maltose gegeben.

C — B ergibt nach Umrechnung den Maltosengehalt.

B — A den Saccharosengehalt.

A ergibt, wenn die Reduktion durch Maltose in Abzug gebracht worden ist, den Monosenbestand.

Schlieszlich lässt sich aus der Drehung der Polarisations-ebene durch die Flüssigkeit mit Hilfe der spezifischen Drehungen der Zuckerarten den Fruktose- und Glukosegehalt berechnen.

An diesen Methoden haben namentlich Davis & Daish, später Kluyver und Tollenaar Kritik geübt. Diese Kritik greift vor allem die Inversions-methoden und ihre Folgen an. Davis & Daish bestimmten die Destruktion der Monosen durch höhere HCl-Konzentration bei der Maltoseinversion; diese waren zuweilen sehr hoch. Ausserdem zeigt eine bestimmte Zuckermenge

¹⁾ N. Schoorl, Ned. Tijdschrift voor Pharm., Chem. & Toxicol. 1899. Chem. Weekbl. 9, 1912.

²⁾ J. Bang, Biochem. Zeitschr. 49, 1913.

³⁾ Siehe ¹⁾ Seite 339.

⁴⁾ G. Bertrand, Guide pour les manipulations de Chimie biologique. 1913.

eine geringere Reduktionszunahme, je nachdem die Flüssigkeit zuckerhaltiger ist. Daraus ergibt sich unter anderem, dasz der stark schwankende Saccharosegehalt die Genauigkeit dieser Versuche stark beeinträchtigt. Demzufolge ist die Zuckerbestimmung durch Reduktionszunahme nach erfolgter Inversion immer unzuverlässig, wenn Maltose vorhanden ist. Davis & Daish kommen nun zum Ergebnis, dasz die Monosen und die Saccharose in derselben Flüssigkeit durch Reduktion vor und nach Inversion bestimmt werden können. Die Maltose jedoch soll hier in einer Flüssigkeit bestimmt werden, woraus durch maltasefreie Hefen Monosen und Saccharose ausgegoren worden sind. Dies erfordert ihrer Ansicht nach eine drei- bis vierwöchige Vergärung, was als eine hinderliche Verzögerung des Experiments betrachtet werden musz. Gegen ihre Methode lässt sich einwenden, dasz sie für die Inversion Zitronensäure benutzen. Dieselbe veranlaszt nach Neutralisation eine geringe Reduktion.

Aus dem Vorhergehenden erhellt, dasz die üblichen Zuckerbestimmungsmethoden zu groben Fehlern führen können, die uns a priori leicht dazu bringen, die Ergebnisse quantitativer Untersuchungen über Zucker in der Pflanze anzuzweifeln. Tollenaar hat die Vor- und Nachteile der chemischen Methode klar auseinandergesetzt und gibt rationelle Vorschriften.

Kluyver hatte bei der Bearbeitung seiner Dissertation die Absicht, „zu versuchen, die Vergärungsmethoden durch Heranziehung solcher Hefearten auszubauen, die sich verschiedenen Zuckerarten gegenüber verschieden verhalten, um auf diese Weise zu einer quantitativen Bestimmung der einzelnen Zuckerarten zu gelangen.“

Seine Untersuchungen führten dazu die folgende Methode aufzustellen.

Es wird dabei die Eigenschaft der *Torula monosa* Kluyver benutzt, in einer Zuckerlösung ausschlieslich

Glukose, Fruktose und Mannose quantitativ in Kohlensäure und Alkohol zu zerlegen. Eine andere Hefe, *Torula dattila Kluyver* vergärt nächst den obengenannten Monosen auch quantitativ Saccharose.

Saccharomyces cerevisiae hat ausserdem das Vermögen Maltose zu vergären.

Torula monosa ist eine von Kluyver aus Bierhefe isolierte Hefeart, die keine Sporen bildet und zitronenförmig ist. Siehe für eine weitere Umschreibung Kluyver, Dissertation S. 16.

Torula dattila ist eine von Kluyver von der Dattelschale isolierten Hefeart, die äusserlich der obengenannten Sorte sehr ähnlich sieht und auf S. 14 der genannten Dissertation näher umschrieben wird.

Die Bestimmungen werden mittels eines von van Iterson konstruierten Apparats vorgenommen, der später von Kluyver abgeändert und beschrieben worden ist. Der ganz aus Glas angefertigte Apparat besteht hauptsächlich aus einer U-Röhre, woran der eine Schenkel offen und mit einem Ablaszhahn K 1 versehen ist. Der andere Schenkel hat ungefähr auf einem Viertel der Länge von oben herab einen Verschlusszhahn K 2. Die Röhre unterhalb des Hahnes K 2 ist kalibriert und zwar so, dasz der Nullpunkt an der Unterseite des verschlossenen Hahnes liegt. Die Teile der Skala betragen 0.1 cm³. Der Gesamtinhalt des kalibrierten Röhrenteils beträgt 13 bis 15 cm³. Gleich bei dem ersten cm³ verengt sich die Röhre, um beim Abmessen von genau einem Kubikzentimeter eine möglichst grosse Präzision zu erreichen. Es empfiehlt sich aus Zweckmässigkeitserwägungen, den Schenkel mit dem Hahne K 2 so lang zu nehmen, dasz es mehr als 15 cm³ enthält. Der Apparat steckt mit einer an der Biegungsstelle verschmolzenen Glasspitze in einem Holzgestell.

Diesen Apparat gebraucht man so:
Zunächst werden die beiden Mündungen der U-Röhre

mittels Wattenpfropfen keimfrei verschlossen, worauf der Apparat in einem Trockenschrank durch Erhitzung auf etwa 160° sterilisiert wird. Dann gieszt man ebenfalls durch Erhitzung sterilisiertes Quecksilber vorsichtig in den offenen Schenkel, wobei Hahn K 1 geschlossen und K 2 geöffnet ist. Man nimmt soviel Quecksilber, dasz es in der Röhre ein wenig über K 2 hinaussteigt. Nun gieszt man 1 bis 2 cm³ der zu untersuchenden Flüssigkeit steril auf das Quecksilber oberhalb K 2. Mit Hilfe eines geglühten Platinfadens wird etwas Hefe in der Flüssigkeit suspendiert. Dann wird K 2 geöffnet. Darauf wird durch K 1 soviel Quecksilber abgelassen, dasz das Quecksilber, wenn man den Apparat ein wenig überhängen lässt, gerade auf dem 1 cm³-Strich steht. Darauf schlieszt man K 2. Endlich wird durch K 1 soviel Quecksilber abgelassen, dasz das Niveau in dem offenen Schenkel sehr niedrig ist.

Der Apparat wird nun in einen Thermostat gestellt und zwar bei einer Temperatur von 30° bis 35° Cels. Wenn leicht vergärbare Zuckerarten vorhanden sind, zeigt sich schon nach 15 bis 30 Minuten kräftige Gasbildung. Indem man dann und wann Quecksilber ablässt, kann man die ganze Vergärung unter verringertem Druck stattfinden lassen. Meistens ist schon nach 12 bis 18 Stunden die Vergärung grösstenteils beendet; um jedoch alle Zuckerreste völlig zu zerlegen, musz man die Vergärung bis zu 30 oder 36 Stunden ausdehnen. Es empfiehlt sich während der Vergärung den Apparat noch einige Male vorsichtig zu schütteln, wodurch die Hefe aufs neue regelmässig in der Flüssigkeit suspendiert und eine Ubersättigung mit Kohlensäure vermieden wird. Nachdem die Vergärung abgelaufen ist, bringt man den Apparat wieder auf Laboratoriumstemperatur, gleicht die beiden Quecksilberniveaus aus und merkt sich nach einer Stunde das vorhandene Gasvolumen.¹⁾

¹⁾ Es stellte sich heraus, dasz dazu eine halbe Stunde nicht genügt. In der zweiten halben Stunde verringert sich das Kohlensäurevolum gewöhnlich noch etwas.

Unmittelbar darauf werden Temperatur und Barometerstand aufgenommen.

Da dieselben auf das Volumen einen bedeutenden Einfluss ausüben, wird ein durch diese beiden Faktoren bedingter Prozentsatz in Abzug gebracht. Es ist zweckdienlich, diese Prozentzahlen für die am häufigsten vorkommenden Kombinationen zu einer Tabelle zu verarbeiten.

Die Korrektion für gelöste Kohlensäure. Bei jedem vorgefundenen Gasvolumen soll ein bestimmtes Quantum als Korrektion für die in der ausgegorenen Flüssigkeit gelöst vorhandene Kohlensäure addiert werden. Diese Korrektion wurde von Kluyver für alle Fälle auf 1.2 cm³ CO₂ von 0° und 760 mm festgesetzt. Anfangs führte die Anwendung dieses Werts zu annehmlichen Ergebnissen. Später, während der warmen Sommermonate, wenn die Apparate bei einer Temperatur von 20° und mehr abgelesen werden mussten, erhielt ich zu hohe Zahlen für Zuckerslösungen von bekanntem Gehalt. Diese Erscheinung konnte schließlich nur aus einer Ungenauigkeit der Korrektion erklärt werden. Es gab dabei zwei Möglichkeiten: entweder die Korrektion von 1.2 war für alle Fälle zu hoch, oder die Gase lösen sich bei höherer Temperatur in bedeutend geringerem Quantum. Letzteres ist ganz sicher der Fall mit Hinsicht auf die Löslichkeit der Kohlensäure in reinem Wasser. Landoldt Björnsten gibt dafür die nachstehenden Zahlen:

bei 10° löst 1 cm ³ Wasser	1,194 cm ³ normal CO ₂
„ 15° „ 1 „ „	1,019 „ „ „
„ 20° „ 1 „ „	0,878 „ „ „
„ 25° „ 1 „ „	0,759 „ „ „

Zur Berichtigung der Korrektion stellte ich in ähnlicher Weise als Kluyver Versuche über die Löslichkeit der Kohlensäure bei verschiedenen Temperaturen an. Die Kohlensäure wurde mittels eines kohlensäurefreien Luft-

stroms aus der langsam auf 100° erhitzen ausgegorenen Flüssigkeit aufgesogen, getrocknet und durch Natronkalk hindurchgeführt. Als Mittelwert aus untereinander wenig übereinstimmenden Zahlen fand ich bei

12°	42.9 mg
17.5	40.0 mg
21.5	43.2 mg CO_2 gelöst in 25 cm ³ ausgegorene Flüssigkeit. Das ergibt einen Mittelwert von 41.5 mg/25cm ³
Weil 1 cm ³ CO_2 1.96 mg wiegt, entspricht das <u>41.5</u>	
<u>25×1.96</u>	
= 0.85 cm ³ CO_2 gelöst in einem cm ³ der Flüssigkeit.	

Diese Zahlen zeigen leider nicht unzweideutig, dasz bei niedrigeren Temperaturen weniger CO_2 gelöst wird. Weil es mir an Zeit gebrach, diese sehr zeitraubenden Bestimmungen fortzusetzen, stellte ich einen anderen Versuch an. Eine etwa einprozentige und eine etwa dreiprozentige Glukoselösung und eine Saccharoselösung wurden vergoren und nach dem Schoorlschen Verfahren titriert.

Die Ablesungen der Doppelversuche wurden bei 17.5 und 21.0 vorgenommen. Wenn wir nun annehmen, dasz die Korrektion für 21.0 kleiner ist als für 17.5, so wird der Fehler in Milligramme ausgedrückt sowohl für die ein- als für die dreiprozentige Lösung nur bei gleichen Temperaturen gleich sein, weil die Verwendung eines falschen Faktors das Erhöhen des Resultats mit einer nur von der Temperatur abhängigen Zuckermenge zur Folge hat. Der relative Fehler bei der dreiprozentigen Lösung wird also der kleinere von beiden sein. Ausserdem wird dann durch die Anwendung von kleiner werdenden Korrektionen bei 17.5 am ehesten ein richtiges Ergebnis herauskommen. Die Tabelle gibt die Berechnungen an.

TABELLE I.

Ablesungen bei:	Glukoselösung I 8,1 mg/cm ³ 17,5 21,0		Glukoselösung II 28,4 mg/cm ³ 17,5 21,0		Saccharose- lösung 14,6 mg/cm ³ 17,5
12 U 30 17,5	1,18	—	6,55	—	2,98
21,0	—	1,40	—	6,74	—
14 U 30 18,7	1,10	1,15	6,55	6,57	2,94
Nach Korrigieren..... für Temperatur und Druck.	1,12	—	6,21	—	2,83
—	—	1,31	—	6,30	—
CO ₂ Korrektion 1,2	2,32	—	7,41	—	4,03
—	—	2,51	—	7,50	—
Ergebnis.....	9,3 mg	10,0	29,8	30,1	15,4
CO ₂ Korrektion 1,0	2,12	—	7,21	—	3,83
—	—	2,31	—	7,30	—
Ergebnis.....	8,5	9,25	28,9	29,2	14,6
CO ₂ Korrektion 0,8	1,92	—	7,01	—	3,63
—	—	2,11	—	7,10	—
Ergebnis.....	7,7	8,4	28,1	28,5	13,8

Tatsächlich ist der relative Fehler bei der einprozentigen Lösung gröszer als bei der dreiprozentigen.

Für die Ablesungen bei 17,5 gewährt eine Korrektion von 1,0 oder 0,9 ein richtiges Ergebnis, für die bei 21° eine Korrektion von 0,8. Diese Ergebnisse bestimmten mich, die Korrektion für gelöste Kohlensäure

über 20° auf 0,8 cm³
von 13°—20° auf 1,0 cm³ und
unter 13° auf 1,2 cm³

anzusetzen. Obengenannte Zahlen gelten im allgemeinen auch für reines Wasser. Die Berechnung der Ergebnisse geschah unter Heranziehung der Kluyverschen Tabelle. Die Zahlen dieser Tabelle stellen Mittelwerte dar, die auf Grund einer Vergärung von bekannten Zuckermengen gewonnen worden sind.

TABELLE II.

Milligramme wasserfreier Zucker, übereinstimmend mit 1 cm³ Kohlensäure bei 0° und 760 mm.

	Glukose	Fruktose	Mannose	Saccharose	Maltose
Saccharomyces cerevisiae	4,0	4,1	4,0	3,8	3,8
Torula dattila	4,0	4,1	4,1	3,8	—
Torula monosa	4,1	4,1	4,1	—	—

Die Berechnung gestaltet sich nun folgendermassen: Das Gasvolumen, das Temperatur und Druck der Umgebung angenommen hat, wird mit dem entsprechenden Prozentsatz vermindert. Darauf wird die der Temperatur entsprechende Korrektion für gelöste CO₂ addiert. Das durch Vergärung mittels Torula monosa gewonnene Gasvolumen ergibt nach Multiplizierung mit dem Faktor 4,1 das in der analysierten Flüssigkeit vorhandene Quantum Monosen und zwar in mg/cm³ Glukose berechnet, welcher Wert alsdann als Monosengehalt bezeichnet wird.

Die Differenz zwischen den Volumen bei Vergärung mit Torula dattila und Torula monosa ergibt nach Multiplizierung mit dem Faktor 3,8 das Quantum Saccharose in mg/cm³.

Die Differenz zwischen den Volumen bei Vergärung mit Saccharomyces cerevisiae und Torula dattila ergibt nach Multiplizierung mit dem Faktor 3,8 das Quantum Maltose in mg/cm³.

Unter den Vorteilen dieser Methode gegenüber die chemische Zuckeranalyse mögen erwähnt werden: erstens, dasz jede Säureinversion umgangen wird, sodasz Zucker-verlust durch Zerlegung ausgeschlossen ist. Weiter wirken die Hefen weit selektiver als die chemische Methode, weil sich die Vergärung überhaupt auf die Hexosen und Polyhexosen beschränkt, wodurch also etwaige Pentosen, Eiweisz und andere reduzierende Stoffe ausgeschlossen

werden. Weiter ist die Verwandlung des Zuckers in Alkohol und Kohlensäure nicht von dem vorhandenen Zuckergehalt abhängig. Auch wird diese Methode nicht, wie es bei dem Verfahren von Davis und Daish der Fall ist, dadurch gefährdet, dasz die Hefen Maltose assimilieren.

Die Anwendung des van Iterson-Kluyverschen Apparats bietet folgende Vorteile. Der Apparat erlaubt, mit genügender Sicherheit ein bereits kleines Quantum irgend einer Zuckerlösung zu bestimmen. Es ist für pflanzenphysiologische Untersuchungen von groszer Bedeutung, dasz man für eine Bestimmung (= 3 Vergärungen) nur 5 cm³ Flüssigkeit, die 30 mg. Monose enthält, bedarf. Die ausserordentlich genaue Kalibrierung der käuflichen Apparate¹⁾ verbürgt, dasz man bei der Zuckerbestimmung keine falschen Ergebnisse als Folge etwaiger Konstruktionsfehler am Apparat zu befürchten hat. Die von mir gefundenen Konstruktionsfehler beließen sich auf nicht mehr als 0,5 %. Man kann den ganz aus Glas konstruierten Apparat ohne Schaden erhitzen, was eine vollständige Sterilisation ermöglicht. Weiter ist man durch eine völlige Ausschließung der atmosferischen Luft gegen eine Vervielfältigung der Hefezellen, welche Zuckerassimilation auslöst, völlig gesichert. Die volumetrische CO₂-Bestimmung schlieszt eine empirische Skala mitsamt deren Nachteile aus.

Um festzustellen, ob mir die Methode geläufig war, unternahm ich biochemische Zuckerbestimmungen in Lösungen von bekanntem Zuckergehalt. Bald erhielt ich dabei zufriedenstellende Ergebnisse. Im darauffolgenden Winter von 1927—1928 übertrug ich diese Methode auf Analysen von aufbewahrten Blättern.

Zwecks Prüfung der Genauigkeit dieser Methode nahm ich in den Monaten Juni und Juli 1928 meine quantitativen

¹⁾ Sie werden fabriziert von Ernst Heintz, Stützerbach in Thüringen.

Vergärungen in Lösungen von bekanntem Zuckergehalt wieder auf. Dabei ergaben sich jedoch alarmierende Resultate. Nachdem ich mich darüber mit Prof. Kluyver verständigt und einige neue Untersuchungen angestellt hatte, entschloss ich mich zu der Abänderung der Korrektion für gelöste Kohlensäure. Die neue Korrektion wurde bei der Berechnung der Resultate von 1928 benutzt. Dasz ich infolge dieser Korrektionsfehler bei meinen Versuchen von Juni und Juli 1928 völlig auf dem Holzweg war, leuchtet jetzt ein.

Nun sind jedoch noch nicht alle Fehlerquellen beseitigt. Es ist wahrscheinlich, dasz Lösungen mit einer Zuckerkonzentration unter 1 % nach Vergärung eine andere Kohlensäuremenge lösen, als die empfohlenen drei- bis vierprozentigen Lösungen. Ausserdem kann die Zusammensetzung des Hefewassers schwankend sein, was auch die Löslichkeit der Kohlensäure bedingt.

Diese Probleme, die ich mangels Zeit nicht mehr untersuchen kann, sind inzwischen im Laboratorium von Prof. Kluyver in Angriff genommen worden. Das Ergebnis dieser Untersuchungen wird auch Angaben über die Genauigkeit der biochemischen Zuckerbestimmung enthalten, sodasz ich für eingehendere Kritik in dieser Materie nach einer zu erwartenden Publikation von Kluyver verweisen musz.

III. BIOCHEMISCHE STÄRKEBESTIMMUNGEN.

Noch blieb es fraglich, ob die Gährungsmethode sich auch zu quantitativen Stärkebestimmungen eignen würde. Dabei erhoben sich folgende Fragen: erstens, wie lässt sich die Stärke in ein lösliches Produkt verwandeln und zweitens, wird dieses lösliche Produkt völlig vergoren? Zwecks experimenteller Beantwortung dieser Fragen bereitete ich eine Lösung, die in 100 cm³ Wasser 1 Gramm Stärke enthielt. Es wurde prima Kartoffelstärke ver-

wendet, die durch Trocknung bei 103°—105° auf konstantes Gewicht gebracht worden war. Dieses Produkt ergibt durch Kochen eine helle Kleister. Davon werden 10 cm³ im Autoklaven nach hergebrachter Methode drei Stunden auf 4 Atmosphären erhitzt. Der Lösung wird nun soviel HCl. hinzugefügt, dasz die Säurekonzentration 2.5 % beträgt, dann steht der Kolben an einem Steigrohr drei Stunden im kochenden Wasserbade. Mittels Soda wird die noch warme Lösung eben neutralisiert und nach Abkühlung in einem Maszkolben bis auf 100 cm³ befüllt. Davon werden 10 cm³ nach dem Schoorlschen Verfahren mittels Fehlingscher Lösung titriert. Ergebnis: 9.9 und 10.0 mg.

Mir standen zwei Methoden zum Abbau von Stärke mittels Enzyme zu Gebote, die durch Speichel und die durch Takadiastase, das von Park Davis & Co. in den Handel gebrachte Enzympräparat aus *Aspergillus oryzae*. Nun wurde 10 cm³ Stärkelösung mit 10 cm³ einer Mischung von einem Teile Speichel und neun Teilen Wasser, die durch grobes Filterpapier filtriert worden war, mit 10 cm³ von einem Phosphatpuffer ($P_H = 6.2$) 20 Stunden bei 33° gestellt. Die Lösung wurde bald dünnflüssig, blieb jedoch etwas trübe. Diese Flüssigkeit wurde eingeeignet und mit Hefewasser bis auf 10 cm³ angefüllt. Mit dieser Flüssigkeit wurden einige Vergärungen vorgenommen.

Eine andere Mischung von 10 cm³ Stärkelösung, einer Suspension von einem Takadiastasetablett und einer Pufferlösung ($P_H = 4.8$) wurde gleichfalls 20 Stunden bei 33° gestellt und nachher wie oben umschrieben auf 10 cm³ gebracht.

Ich durfte nun voraussetzen, dasz beide Flüssigkeiten nach Angaben von Oppenheimer¹⁾ ausser einem

¹⁾ Oppenheimer, Die Enzyme.

kleinen Quantum Dextrin nur Maltose und Glukose enthalten würden. In diesem Falle würde die Flüssigkeit nach Angaben in Lafar¹⁾ durch Oberhefe quantitativ vergoren werden können. Die Vergärungen wurden mit einer Probe Oberhefe vorgenommen, die ich von der Brauerei „De Gekroonde Valk“ erhielt.

Die Vergärungen gingen äusserst langsam von statten. Die Ergebnisse stimmten nicht sehr befriedigend. Zur Berechnung dieser Ergebnisse wurde aus den Glukose- und Maltosefaktoren ein Stärkefaktor von 3,65 berechnet. Nach wiederholten Versuchen ergab der Speichelabbau als wahrscheinlichste Werte, 9,4, 9,5 und 9,7 mg. Die durch Takadiastase zerlegten Lösungen ergaben sehr variierende Werte, nämlich 8,8, 9,7 und 10,3 mg. Die Zahlen sind nicht konstant genug, um daraus auf einen höheren Stärkefaktor zu schlieszen. Diese hohen Werte erklären sich aus dem Zuckergehalt des Takadiastasepräparats. Aus diesem Grunde eignet sich dieses Präparat nicht zu quantitativen Versuchen.

Man kann sich jetzt nur darüber wundern, dasz frühere Untersucher dieses Präparat benutzten und zwar zur Stärkebestimmung mittels Kupferreduktion; die Diastase und seine eiweiszartigen Begleitstoffe reduzieren ebenfalls. Letzteres geht hervor aus quantitativen Bestimmungen, bei denen eine Takadiastasesuspension eine Reduktion ergibt, die vor Klärung mittels halbbasischen Bleiazetats grösser ist als nach diesem Verfahren.

Dasz diese Werte zu niedrig sind, lässt sich daraus erklären, dasz das Dextrin, das in der Flüssigkeit zurückbleibt, von der Oberhefe nicht angegriffen wird. Es ist vielleicht richtiger mit Zwicker²⁾ anzunehmen, dasz es sich hier um einen sehr langsam diastatischen

¹⁾ Lafar, Handbuch der technischen Mykologie.

²⁾ J. J. Lijnst Zwicker, Diss. Amsterdam 1919. Rec. des travaux bot. néerl. 18, 1919

Abbau der Blasenwand der Stärkekörner handelt, welche sich aus Amylopektin zusammensetzt und deren Abbauprodukte nicht ganz vergärbar sind. Von Lippmann¹⁾ behauptet, dasz Stärke vollständig abgebaut wird durch gleichzeitige Einwirkung von Diastase und Hefe. Trotz der technischen Schwierigkeiten, welche eine solche Methode mit Hinsicht auf die Sterilität mit sich bringt, könnte auf dieser Erkenntnis vielleicht durch eine Kombination von Speichel und Oberhefe eine Stärkebestimmungsmethode aufgebaut werden. Ich muszte aber darauf verzichten, dies weiter auszuprobieren.

Dieses führte mich dazu, in dem so viel schwieriger zu verarbeitenden Material, wie es extrahierte Blätter sind, die Stärke dadurch zu bestimmen, dasz ich die Probe bei vier Atmosphären drei Stunden lang im Autoklaven erhielt, mit warmem Wasser wusch, und weiter verfuhr wie oben angegeben.

Weil eine Probe extrahierter Blätter von 5.485 dm^2 Oberfläche, welche nach der Jodprobe stärkefrei war, bei dieser Bestimmungsweise eine Reduktion von kleiner als $0.5 \text{ cm}^3 0.1 \text{ N. thio}$ ergab, geht daraus hervor, dasz ausser Stärke in diesen Blättern so wenig reduzierende Substanz vorhanden ist, dasz dieselbe nicht zuvor entfernt zu werden braucht.

IV. TECHNISCHES.

A. Die Pflanzen.

Die in Rede stehenden Versuche wurden mit groszen, gesunden, nahezu ausgewachsenen, tagsüber nicht beschatteten Blättern der Kapuzinerkresse, *Tropaeolum majus*, (groszblättrige, nichtrankende Varietät) vorgenommen. Zu diesem Zweck wurde Anfang April 1927 und 1928 der gewöhnliche Handelssamen in sogenannten

¹⁾ E. O. von Lippmann, Chemie der Zuckerarten, 1904.

Treibbeeten ausgesäht, die anfangs künstlich geheizt wurden. Nachdem Mitte Mai wenig Aussicht auf Nachtfröste mehr vorhanden war, wurden die Pflanzen durch regelmäsziges Ventilieren der Beete abgehärtet. Darauf folgte Auspflanzung auf dem Versuchsfelde, auf dem sandigen Gartenboden des Amsterdamer Hortus Botanicus. Nach einigen Tagen wurde ein wenig Kuhdünger gestreut. In der Saison 1927 waren die Pflanzen von ungefähr zwei Stunden nach Sonnenaufgang an regelmäzig der Sonnenhitze ausgesetzt. In der Saison 1928 lagen die Beete weniger günstig, ich muszte dafür sorgen, dasz ich nur solche Blätter gebrauchte, die während der Versuchsperiode nicht beschattet gewesen waren.

Es kommt vor, dasz die Pflanzen nach dem Pikieren noch einige Wochen nur sehr minimalen Wachstum zeigen. Während dieser Periode bilden sie nicht mehr als etwa zehn Blätter von 3 bis 5 cm. Durchmesser. Erst nach einigen warmen Tagen erfolgt eine stärkere Blattentfaltung und gröszerer Wachstum. Dabei entstehen dann gut ausgewachsenen Blätter, die einen Maximaldurchmesser von 7 bis 12 cm. haben. Diese Blätter eignen sich besonders gut zu den betreffenden Versuchen.

Ich konnte feststellen, dasz die Pflanzen Temperaturen von weniger als 4° schlecht ertragen. Nach kalten Nächten zeigen sie schlaffe Blätter mit vergilbenden Spitzen. Es empfahl sich also, die Pflanzen dagegen durch Abdeckung mittels Glasfenster und Rohrmatten zu schützen.

Auf diese Weise standen mir Anfang Juni einige geeignete Blätter zur Verfügung, ein gröszeres Quantum derselben konnte ich jedoch erst gegen Ende des Monats ernten. Nach einer Periode starken Wachstums muszten jedoch bald einige Pflanzen ausgedünnt werden, da sie einander gegenseitig am regelmäzigen Auswachsen behinderten.

B. Die Versuche.

Die Änderungen der Zucker- und Stärkemengen in den Blättern wurden durch die folgenden Versuche dargetan: *Dreistündige Versuche*, d.h. eine Vergleichung zwischen Blatthälften, die bzw. um ungefähr 7 und 10 Uhr gepflückt wurden. Die betr. Pflanzen hatten die vorangehenden 12 Stunden im Dunkeln gestanden.¹⁾

Sechsstündige Versuche, d.h. eine Vergleichung von Blatthälften, die bzw. um ungefähr 7 und 13 Uhr gepflückt wurden. Weiter wie oben.

Neunstündige Versuche. Wie oben, bzw. 7 und 16 Uhr.

Zwölfstündige oder Tagesversuche. Wie oben, 7 und 19 Uhr.

Nachtversuche, d.h. Vergleichungen von Blatthälften, die bzw. um 19 Uhr und 7 Uhr des folgenden Tages gepflückt wurden. Die betr. Pflanzen hatten diese Periode dunkel gestanden, nachdem sie den ganzen vorhergehenden Tag Sonnenbeleuchtung gehabt hatten.

Spätnachmittagsversuche, d.h. eine Vergleichung von Blatthälften, die bzw. um ungefähr 16 und 19 Uhr gepflückt wurden. Die betr. Pflanzen waren von ungefähr 7 Uhr an der Sonnenbeleuchtung ausgesetzt gewesen.

Die Abdunkelung wurde durch Bedeckung mit dichtem schwarzem Tuch bewerkstelligt.

Die Zeiteinteilung ist sogew ählt, dass im Laufe des zwölfstündigen Tages fortwährende Assimilationsmöglichkeit besteht. Im Laufe der Nacht findet nur Kohlenhydrate schwund statt. Die dreistündige Periode ist deshalb gewählt worden, weil innerhalb derselben eine reichliche und fortwährende Assimilation erwartet wurde, während Komplikationen infolge Ermüdung nicht wahrscheinlich sind. Die sechs- und neunstündige und die Spätnachmittagsversuche wurden angestellt, um den Zustand um

¹⁾ Alle Zeitbestimmungen sind in ungeänderter Amsterdamer Zeit angegeben worden.

die Mitte und am Ende des Tages feststellen zu können.

Die lange Nacht hatte zum Zweck, den Schwund so weit gehen zu lassen, dasz morgens nicht mit „überladenen“ Blättern angefangen zu werden brauchte.

Natürlich wäre es auch möglich gewesen, die Pflanzen so lange im Dunkeln zu lassen, dasz sie stärkefrei geworden waren. Dagegen war jedoch manches einzuwenden. Erstens, würde das ziemlich viel Zeit erfordern, wie aus den Versuchen von Tollenaar hervorgeht und wie es meine V.(ersuche) 29 und 30 vermuten lassen. Zweitens könnte man ebenso gut die Möglichkeit erwägen die Blätter zuckerfrei zu machen. Der restlose Zuckerschwund lässt jedoch lange auf sich warten; auserdem liegen mehrere Andeutungen vor, dasz solches oft eine Schädigung des assimilatorischen Organs mit sich führt.

C. Die Blatthälftenmethode.

In Anlehnung an Sachs wurde das Prinzip der Vergleichung von „Blatthälften“ angewandt. Durch ein genaues Reproduktionsverfahren wurde die Oberfläche bestimmt. Die Blatthälften wurden in der Weise genommen, dasz zu Anfang des Versuchs die Blatteile hart an dem Hauptnerv entlang abgeschnitten und gesammelt wurden. Aus der Analyse dieser Hälften wurde der Anfangszustand *a*) berechnet. Nach Ablauf des Versuchs wurde ungefähr gleich weit vom Hauptnerv bei jedem Blatte eine zweite Einschneidung gemacht und die abgelösten Teile gesammelt; *(b)* der Endzustand aus den Tabellen). Aus der Anfangsanalyse ging hervor, dasz 30 bis 40 Blatthälften eine zur Bestimmung genügende Zuckermenge enthielten.

Um das Verhältnis der Blattmengen der ersten und zweiten „Hälften“ bestimmen zu können, wurden die Oberflächen geteilt. Eine ausführliche Besprechung der Blatthälftenmethode und eine Motivierung dieser Einrichtung der Versuche wird man in der Publikation von

frl. Gouwentak, die in kurzem erscheinen wird, finden. Für die Reproduktion wurde *Lichtdruckpapier* benutzt, das von den Technikern vielgebrauchte Blaudruckpapier, das sich als ein ausgezeichnetes Hilfsmittel bewährte. Auf diese Weise lassen sich viel schneller, einfacher und auch billiger *sehr scharfe* Abdrucke herstellen als mit photographischem Papier. Die Einfachheit des Verfahrens ermöglicht die Festlegung in kürzester Zeit von einer groszen Anzahl noch so wunderlich geformter Blätter.

Die Blathälften werden gleich nach dem Abschneiden hinter einem Vorhang im Laboratorium auf dem auf einem Holzbrett liegenden Papier ausgelegt und mit einer Glasplatte bedeckt. Nach einer Beleuchtung von $\frac{1}{2}$ bis 1 Minute mit direktem Sonnenlicht war ein Abdruck hergestellt, der — nachdem er einige Minuten gespült worden war — getrocknet und weiter behandelt werden konnte. An dunklen Tagen half ich mich mit einem von innen weisz angestrichenen Schrank aus, in dem zwei 150 Watt Argentalampen brannten. Nach einigen Minuten lieszen sich auch mit diesem einfachen Hilfsmittel sehr scharfe Abdrucke erzielen. Die Abdrucke wurden ausgeschnitten und die Reproduktionen eines halben Versuchs in einer Wägeflasche bei 103° bis 105° auf konstantes Gewicht getrocknet und gewogen. Aus diesem Gewicht und dem einer Reproduktion eines Quadratdezimeters lässt sich die Oberfläche der Blathälften durch Teilung bestimmen.

Die Homogenität des Papiers bestimmte ich folgenderweise: aus einem dünnen Pappenblatt schnitt ich ein Viereck mit einer Seite von einem Dezimeter. Von diesem Viereck machte ich auf die oben umschriebene Weise Abdrucke, deren Gewicht dann festgestellt wurde. Die dabei herausgekommenen Zahlen sind:

0,9562 0,9455 0,9560 und 0,9525 g.

Mittelwert 0,9525. Durchschnittliche Abweichung 0,0035 g oder 0,34 %. Eine zweite Papierrolle lieferte folgende Zahlen:

0,7855 0,7715 0,7865 0,7890 0,7895 0,7938 g.
 Mittelwert 0,7858 g. Durchschnittliche Abweichung 0,0050
 oder 0,64 %. Eine dritte Rolle ergab die nachstehenden
 Zahlen:

0,965 0,9643 0,971 0,9838 0,9783
 Mittelwert 0,972 Durchschnittliche Abweichung 0,0055 g
 oder 0,56 %.

Diese geringen Abweichungen beweisen eine genügende Homogenität. Dasz das Papier infolge des Spülens und Trocknens etwas eingeht, schadet nichts, es wird ja nicht die Oberfläche einer Reproduktion, sondern die Reproduktion einer Oberfläche benötigt.

Ein Bedenken gegen diese Oberflächebestimmung ist nicht zu beseitigen¹⁾. Während der wärmeren Tagesperiode verlieren die Blätter durch starke Verdunstung Wasser, was Verringerung des Turgor und Zusammenschrumpfen nach sich ziehen musz.

Bei einigen untereinander unabhängigen Messungen zeigte sich jedoch keinerlei periodische Verringerung der Abmessungen. Deshalb betrachte ich den Einfluss des Zusammenschrumpfens als so gering, dasz ich denselben bei meinen Versuchen vernachlässigen konnte. Nach der Reproduktion werden die Blätter in kochenden Alkohol gelegt und in Stöpselflaschen aufbewahrt. Dem Alkohol war ein wenig Calciumcarbonat zugefügt, um die saure Reaktion des Blattes und des Alkohols zu neutralisieren.

Zur Bestimmung der Genauigkeit der Vergleichung wurden Blatthälften, die zur gleichen Zeit gepflückt waren, analysiert. Die Resultaten dieser Analysen folgen hier:

Nummer	Monosen	Saccharose	Maltose	Stärke	mg dm ³
35a	12,7	7,3	1,0	10,0	
b	12,0	7,4	1,0	9,3	
36a	13,3	15,1	1,9	25,2	
b	12,4	13,8	1,5	26,8	

¹⁾ D. Thoday. Proc. Royal Soc. of London, Vol. 82 1909—10.

Daraus geht hervor, dasz die kleinsten Unterschiede nicht anerkannt werden können.

D. Die Extraktion.

Die Extraktion hatte zum Zweck, die Zucker quantitativ in einem kleinen Volum wässriger Flüssigkeit zu lösen, worin ein Mindestmasz von fremden, vielleicht schädlichen Stoffen vorkommen dürfte. Aus Vorversuchen ging hervor, dasz die Fällung mit halbbasischem Bleiazetat und nachherige Entfernung des übermäszigen Bleis mittels Na_2HPO_4 bald konzentrierte Salzlösungen vermittelt, welche die Vergärungstätigkeit hemmen. Darum ist Wasser als Extraktionsflüssigkeit nicht brauchbar. In Anlehnung an eine gebräuchliche Methode extrahierte ich mit achtzigprozentigem Alkohol, was folgende Vorteile mit sich bringt:

1. in Alkohol dieser Konzentration sind die gesuchten Zuckerarten genügend löslich;
2. der Alkohol schlägt Stärke, Dextrine, Schleimstoffe, Eiweisze und andere nieder und bringt dadurch eine Scheidung zustande;
3. Extraktions- und Fixationsmittel sind dieselben;
4. die Verdunstung der Flüssigkeit kann schnell und bei niedriger Temperatur stattfinden.

Die Ausführung ging folgendermassen vor sich: Die fixierten Blätter werden in einen „Fettkolben“ von 250 cm³ gelegt und in 70 cm³ achtzigprozentigem Alkohol dreimal an einem Kühlrohr auf dem Wasserbade eine halbe Stunde extrahiert. Die angesammelten Flüssigkeiten werden in einer geräumigen Porzellanschale auf dem Wasserbade eingeengt, während ein „Fön“ einen kalten Luftstrom über die Flüssigkeit bläst. — Dadurch wird die Einengung bedeutend beschleunigt und bleibt die Temperatur niedriger. — Wenn der Alkohol völlig ausgedampft ist, wird die abgekühlte Flüssigkeit zur Be seitigung des Chlorophyls abfiltriert. Die wässrige Flüssig-

keit wird auf die obenumschriebene Weise eingeengt und mit Hefewasser auf 10 cm³ angefüllt.

Die Flüssigkeit wurde durch Erwärmung in kochendem Wasser während ein oder zwei Minuten und schnelle Abkühlung möglichst steril gemacht. Die Erfahrung hat diese Maßnahme gebilligt, die Flüssigkeiten blieben gewöhnlich eine Woche lang klar.

V. ÜBER DIE ÄUSZEREN BEDINGUNGEN.

Die letzten Untersuchungen von Kostytschew c.s. zeigen noch deutlicher als diejenigen ihrer Vorgänger (Matthaei c.s.) wie bedeutend der Einfluss der Witterung auf die Kohlensäureassimilation sein kann. Wenn sie finden, dassz die Kohlensäurenmenge, die in einer halben Stunde assimiliert werden kann, fast ebenso grosz ist als das Quantum eines ganzen Tages und sie trotzdem keine genügende Erklärung dieser groszen Intensität geben können, so enthält diese Feststellung eine Warnung, bei Versuchen im Freien mit Bezug auf den Anfangspunkt derselben äuszerst wählerisch zu sein und genau zu beobachten unter welchen Bedingungen der Versuch vor sich geht. Um den letztgenannten Anforderungen einigermaßen zu genügen, notierte ich die gebräuchlichen meteorologischen Stundenzahlen, (Temperatur, relative Feuchtigkeit und Sonnenschein) die im Verlauf des Versuchs aufgenommen wurden. Es sind dies die Zahlen, die in der meteorologischen Station „Amsterdam Hortus“ gesammelt wurden und zwar in unmittelbarer Nähe meiner Beete. Sie wurden mir von Herrn dr. Pinkhof bereiwilligst zur Verfügung gestellt. Der Mittelwert dieser Stundenzahlen ist hinter den Ergebnissen meiner Versuche vermerkt worden.

Der *Sonnenschein* wird mit dem Sonnenscheinautographen von Campbell-Stokes gemessen. Der Apparat besteht in einer massiven Glaskugel, die das

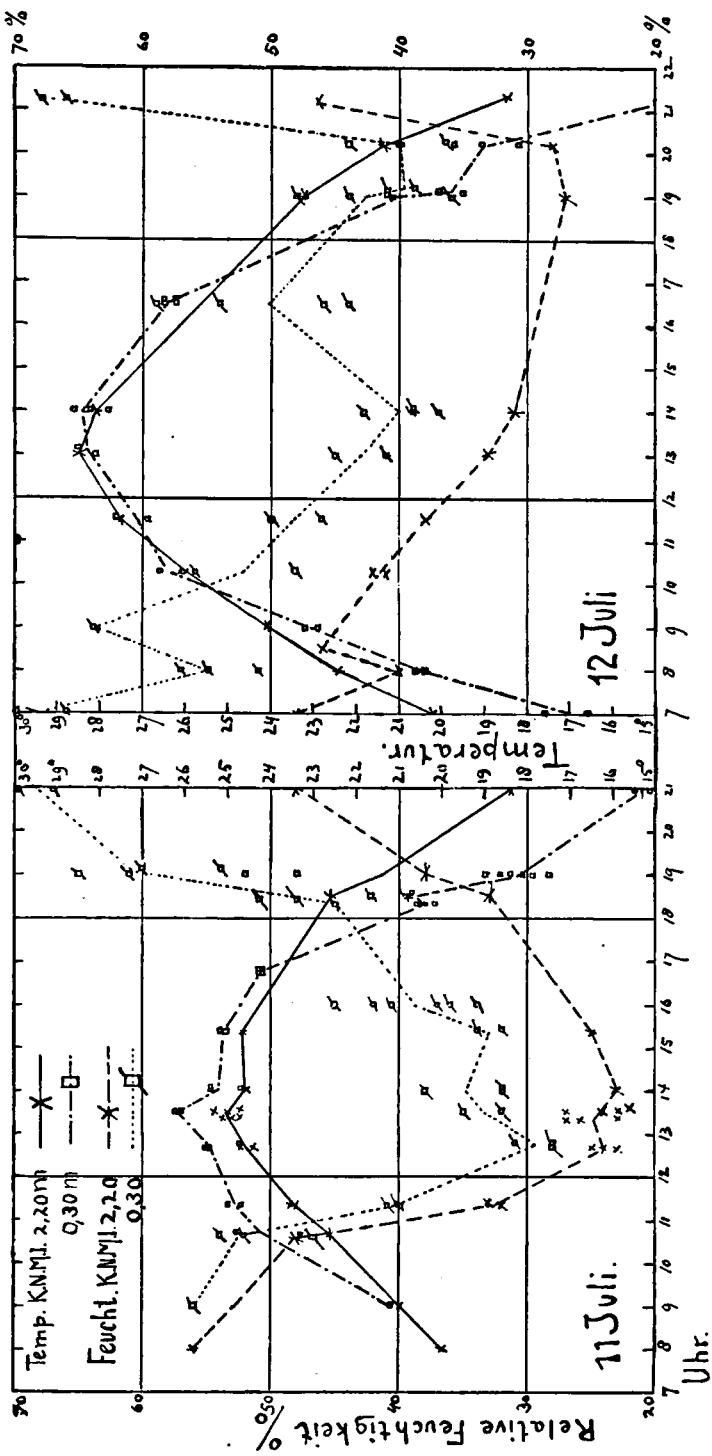
Sonnenlicht auf einen in der Brennfläche aufgestellten Papierstreifen konzentriert. Dadurch entsteht auf dem Papier ein Brandmal, mittels dessen sich infolge der Sonnenbewegung die Stunden, in denen die Sonne geschienen hat, ablesen lassen.

Die *Temperatur* wird in der sog. englischen Hütte aufgenommen, einem weisz angestrichenen Holzschränk von 60 cm Seite, in dem feste, doppelte Jalousien Ventilation ermöglichen, ohne dasz Strahlung eindringen kann. Das Thermometer in der Hütte befindet sich auf 2.20 Meter Höhe über dem Boden und wird dreimal täglich abgelesen. Die Stundenzahlen ergeben sich aus der Kurve eines Thermographen, der sich neben dem Thermometer befindet.

Die *relative Feuchtigkeit* wird in der Hütte mittels eines Psychrometers aufgenommen, wobei auch das bereits genannte trockne Thermometer seine Dienste leistet. Die Stundenzahlen ergeben sich aus der Registrierung eines Haarhygrographen, der in der unmittelbaren Nähe der Thermometer steht.

Es ist selbstverständlich, dasz diese nach den Vorschriften des K. N. M. I. für die Klimatologischen Statistiken an verschiedenen Stellen gesammelten Zahlen nicht sofort die Bedingungen, unter denen die Versuchspflanzen wachsen, darstellen. Freilich besteht ein Zusammenhang zwischen diesen Bedingungen und den Zahlen, aber dieser würde erst mit Hilfe anderer Angaben (Windstärke, Sonnenstrahlung, Erdfeuchtigkeit, u.s.w.) zu berechnen sein. Die ausführlichen Studien von Geiger über „das bodennahe Klima“, die für die Pflanzenphysiologie von groszer Bedeutung sind, erhellen vieles in dieser Hinsicht. Sie veranlaszten Dr. Pinkhof und mich an den sehr warmen Tagen 11 und 12 Juli 1928 mehrere Ablesungen zu machen, die in den beiden Graphiken gruppiert sind.

¹⁾ R. Geiger. Das Bodennahe Klima 1927.



Gang der Temperatur und relativen Feuchtigkeit der Luft a) in der englischen Hütte 2.20 m über den Boden, b) in den Tropaeolumbeeten 0.30 m über den Boden. Beachtenswert sind die von Konvektionsströmungen hervorgerufenen innerhalb 5 Minuten beobachteten, stark auseinanderliegenden Werte der Feuchtigkeit. 11 Juli 16 Uhr.

Die Ablesungen auf 0,30 m wurden mit dem *Assmannschen Aspirationspsychrometer* vorgenommen. Diese Zahlen zeigen aufs deutlichste die groszen Unterschiede in Feuchtigkeit und Temperatur in der Hütte und in der unmittelbaren Nähe der Pflanzen.

Dies alles beweist, dasz die meteorologischen Angaben nur relativen Wert besitzen, weil sie nicht genau umschreiben unter welchen Bedingungen die Versuche vor sich gehen. Sie ermöglichen also nur eine Vergleichung zwischen den Bedingungen, unter denen die verschiedenen Versuche vorgenommen wurden. Dieses gilt mit Hinsicht auf Temperatur und Feuchtigkeit. Für die Beleuchtung gibt der registrierte Sonnenschein kein Masz; bei geringer direkter Sonnenstrahlung entsteht schon ein Brandmal, das gerade so notiert wird wie ein bei starker Besonnung entstandenes.

Es war zu befürchten, dasz, indem ich bei verschiedener Witterung experimentierte, ich sosehr voneinander abweichende Ergebnisse erhalten würde, dasz deren Vergleichung nicht zulässig erschiene. Deshalb entschloss ich mich für die Versuche solche Tage zu wählen, an denen „schönes Wetter“ erwartet wurde. Natürlich haben einige dieser Tage mich später enttäuscht. Dies führte mich jedoch nur zweimal dazu einen Tagesversuch nicht weiter zu verarbeiten. Bei den anderen Tagesversuchen bleibt die Witterung ein nicht zu vernachlässigender Faktor, was aus den Ausbeuten ersichtlich ist. Der Einflusz dieses Faktors bei den 3- und 6-stündigen Versuchen war viel kleiner, weil die Witterung bei so kurzer Dauer gewöhnlich der Erwartung entspricht. Man könnte vielleicht daraus schlieszen, dasz die 3-stündigen Versuche durchschnittlich bei günstigerer Witterung vorgenommen worden sind als die 6- bzw. 9- und 12-stündigen. Wenn nötig wird nachher noch von einem möglichen Einflusz der Witterung die Rede sein.

VI. BETRACHTUNGEN EINIGER FRÜHEREN AUTOREN ÜBER DIE BEZIEHUNG ZWISCHEN ZUCKER UND STÄRKE.

Die physiologische Einteilung, welche zuckerführende und stärkeführende Pflanzen unterscheidet, ist bereits sehr alt. Eine genaue Umschreibung dieses Unterschieds fehlt. In der Literatur nennt man gewöhnlich diejenigen Blätter, die Stärke anhäufen und in denen man wenig Zucker antrifft, Stärkeblätter und solche, worin keine Stärke, sondern Zucker gefunden wird, Zuckerblätter. So ist es oft sehr schwierig in einem *Helianthus*blatt durch Reduktion oder Vergärung Zucker nachzuweisen; das Blatt des *Allium* oder der *Gentiana* hingegen, zeigt nur in den Schließzellen der Stomata bei Jodfärbung einige winzige Stärkekörper. Sowie ältere als neuere Untersuchungen scheinen die Richtigkeit dieser scharfen Unterscheidung noch immer zu stützen. Den Konsequenzen dieser scharfen Trennung verdanken wir die Auffassung, dasz sich die Assimilation der Stärkepflanzen ganz besonders auf Stärkebildung richtet.

Die mikroskopischen Untersuchungen von Schimper¹⁾ und Haberlandt über die Funktion der Plastide weisen anscheinend in dieselbe Richtung hin. Diese Forscher haben beobachtet, wie in der Plastide die Stärke in sehr kurzer Zeit, zuweilen schon in einigen Minuten, gebildet wurde. Daraus lässt sich natürlich folgern, dass innerhalb dieser Körper über in kürzester Zeit durchlaufene Zwischenstufen Stärke gebildet wird.

Schimper behauptet, dasz diese Stärke erst gebildet wird, nachdem eine bestimmte Glukosekonzentration erreicht worden ist. Diese Konzentration ist für alle Pflanzen nicht gleich grosz. Bei niedrigstem Schwellenwert findet die Stärkebildung am schnellsten statt. Schimper

¹⁾ A. F. W. Schimper, Bot. Zeitung. Bnd 43 1885.

betrachtet die Zucker also nur als Zwischenstufe bei Aufbau und Abbau der Stärke.

Welch einen weit ausgreifenden Einfluss diese Betrachtungsweise auf manche Erklärungen der Vorgänge im Blatt ausüben müssen, liegt klar zu Tage. Um eine genaue chemische Analyse zu ermöglichen, wählten frühere For- scher solche Blätter, die fortwährend erhebliche Zuckermengen enthielten. Zu den beliebtesten Objekten gehörten denn auch *Tropaeolum majus*, *Vitis vinifera* u.a. Auf den Beobachtungen an diesen Objekten gründen sich dann ihre Theorien über den Aufbau der Stärke.

Offenbar bewegen sich Brown und Morris in diesem Gedankenkreis, wenn sie berichten, eine Untersuchung nach den „upgrade and downgrade sugars“ angestellt zu haben. Sie füssen sich dabei auf den Experimenten von Sachs und auf dem obenerwähnten Werke Schimpers.

Bei dieser Betrachtungsweise wird nun völlig übersehen, dasz es erstens jene scharfe Trennung zwischen Stärke- und Zuckerpflanzen nicht gibt, dasz jedoch zweitens auch in jeder Stärkepflanze mehr oder weniger Zucker vorhanden ist. Erstaunlich grosz sind die Zuckermengen, die Brown & Morris bei der Stärkepflanze, *Tropaeolum majus* und *Deleano* bei *Vitis vinifera* vorfinden; dieselben sind sogar um mehrere Male gröszer als der Stärkegehalt.

Die Beweisführung bei Brown & Morris gestaltet sich nun folgendermassen:

III	a	b ¹⁾	IV	a	b ¹⁾
Stärke	3.693 %	2.98 %		5.425 %	0.906 %
Saccharose ...	9.98 %	3.49 %		7.33 %	3.35 %
Glukose	0.00 %	0.58 %		0.00 %	1.34 %
Fruktose	1.41 %	3.46 %		2.11 %	3.76 %
Maltose	2.25 %	1.86 %		2.71 %	1.28 %
Zucker	13.64 %	9.39 %		12.15 %	9.73 %
Verlust.....		— 4,93 %			— 6.93 %

¹⁾ a = nach einem warmen sonnigen Tage. b = nach der Nacht.

Die Versuche III und IV über Schwund zeigen eine Abnahme von allen Zuckern ausser Fruktose. Die Vermehrung der Fruktose weist auf Saccharosespaltung hin. Die gleichzeitig entstandene Glukose soll für „respiratorische und andere vitale Bedürfnisse der Zelle“ benutzt worden sein. In gleicher Weise entstehe Fruktose während der Assimilation. Sie beweise also die vorherige Bildung von Saccharose. Deshalb sollte dieser Zucker das erste Assimilationsprodukt sein. Weil die Saccharose auch längere Zeit, namentlich in abgeschnittenen Blättern, gefunden wird, nennen Brown und Morris die Saccharose auch die erste, wichtige, vorübergehende Reserveform. Aus der Saccharose werde dann Stärke gebildet. Es ist aber merkwürdig, dasz bei den beiden Versuchen I b und II b soviel Saccharose und bei I b auch Monosen gefunden werden. Hier wäre auch Stärkezunahme zu

	I Heller Tag. 5—17 Uhr			II 9—16	
	Morgens geerntet	a	b	c	Trüber Morgen und Sonniger Tag
		12 Stunden auf Wasser	12 Stunden an der Pflanze	a	
Stärke	1.23 %	3.91 %	4.95 %	3.24 %	4.22 %
Saccharose ..	4.65 %	8.85 %	3.86 %	4.94 %	8.02 %
Glukose	0.97 %	1.20 %	0.00 %	0.81 %	0.00 %
Fruktose	2.99 %	6.44 %	0.39 %	4.78 %	1.57 %
Maltose	1.08 %	0.69 %	5.33 %	1.21 %	3.62 %
Total Zucker	9.69 %	17.18 %	9.58 %	11.7 %	13.21 %

erwarten, während blosz von Anhäufung gebildeter Kohlenhydrate die Rede war. Das Ausbleiben der neuen Stärke und Vorherrschen der Saccharose scheint mir aber eigen-tümlich. (In ihrer letzten Veröffentlichung erklärten Schroeder und Horn dieses grosze Quantum natürlich aus Entwässerung). Es bleibt jedoch fraglich, ob es erlaubt ist aus den wenigen Versuchen, die untereinander noch verschieden sind, solche weitgreifende Schlusfolgerungen

zu ziehen. Ein Maltosengehalt von 5.33 % kommt mir unbegreiflich hoch vor.

Frl. Gast versucht durch analoge Argumentation denselben Fragen näher zu treten. Sie untersucht mehrere Objekte und weist in dem einen bedeutend mehr Stärke nach als in dem anderen. Es fällt ihr auf, dasz nur am Tage soviel Saccharose da ist. Sie betont, dasz diese groszen Quanten einen Beweis zu liefern scheinen für die Annahme, dasz Saccharose das erste Assimilationsprodukt sei. Gleichfalls aber könne eine Monose das erste Produkt sein; dieses könne sich jedoch der Wahrnehmung entziehen, weil die Stufe so schnell durchlaufen worden sei. Demzufolge wäre die nächste Stufe, die Saccharose, mehr auffallend. Sie unterlässt es aus ihren Versuchen Schlussfolgerungen zu ziehen. Darin hat sie meiner Meinung nach recht, weil die geringe Zahl und die Anordnung ihrer Versuche das nicht erlauben würden.

Ganz anderer Natur sind die Untersuchungen Ursprungs, der nach starker Assimilation eine Solarisation der Stärke infolge übermässiger Beleuchtung beobachtete. Das Auftreten der Zucker ist hier aber eine abnorme Erscheinung und wird von einigen als „Ermüdung“ betrachtet.

Auch bei den vielgenannten Versuchen von Rywosch, Neger und Molisch ist immer die Rede von abnormen Bedingungen. Der Schwund der Stärke und die üppige Saccharosebildung wird bei ihren abgeschnittenen Blättern von Welken begleitet.

Schroeder, Horn und Ahrns beschäftigen sich mit Blättern, die infolge *Entwässerung* in einer abnormen Lage verkehrten. Indem die abgeschnittenen Blätter in einem beleuchteten, verschlossenen Raum aufbewahrt wurden, gelang es ihnen den Kohlenhydrategehalt künstlich konstant zu halten. Die Atmungskohlensäure konnte darin gleich assimiliert werden. Ihre Schlusfolgerung ist, dasz Stärke durch Entwässerung in Saccharose umgewandelt

werde. Bedeutende Saccharosebildung wird erst nach langen Welkungsperioden beobachtet (8—24 Stunden). Ihre Behauptung, dasz die Saccharosebildung durch Wasserverlust veranlaszt werde beweisen sie dadurch, dasz sie den Wassergehalt in verschiedener Weise hinabdrücken, wobei immer die Saccharose sich vermehrt. Folgendes scheint mir noch bemerkenswert. Bei einem Teile ihrer Versuche findet auch Monosenz Vermehrung statt. Besonders zeigen sich viel Monosenz in Blättern, die verdunkelt waren, oder in solchen die nach vorangehender Welkung feuchtgestellt wurden. Ich will nachher noch darauf zurückgreifen.

Die letztgenannten Untersucher bilden aber eine gesonderte Gruppe, weil sie die Zuckerarten als gewöhnliche und unerlässliche Bestandteile des Zelleninhalts betrachten und nicht blosz als Zwischenstufen bei Aufbau und Abbau der Stärke. Darauf deuten auch die quantitativen Zucker- und Stärkebestimmungen von Stanesch hin. Seine Zahlen für Stärkeblätter wie die von Acer Negundo, Urtica dioica, Rhus typhina, u.s.w. zeigen jede Stunde einen grösseren Zucker- als Stärkegehalt. Sie betonen also das allgemeine Vorkommen der Zucker.

VII. EINREIHUNG MEINER VERSUCHSERGEBNISSE.

Nachdem ich im Jahre 1927 die Versuche 1—39 vorgenommen, und im Verlaufe des folgenden Winters deren Ergebnisse zahlenmässig zusammengestellt hatte, bekam ich bereits einen etwas klareren Einblick in den Verlauf der Zuckermengen während des Tages. Warum jedoch die Zuckermenge zwischen 12 und 18 Uhr und namentlich an heissen Tagen schwankte, blieb noch unaufgeklärt. Deshalb wurden vergangenen Sommer an einem hellen und zweimal an einem sehr warmen und trocknen Tage Versuche angestellt, gleich denen, die im vorigen Sommer stattfanden und zwar so, dasz die Versuche in Reihen

von je vier nebeneinander Gelegenheit zu Vergleichungen darboten.

Die V. 40, 41, 42 und 43 stellen bezw. die drei-, sechs-, neun- und zwölfstündigen Versuchen vom 2. Juni mit in einem Beete wachsenden Pflanzen dar.

Ebenso sind am 11. und 12. Juni vier Versuche ausgeführt worden.

Weil diese zwölf Versuche eine Art Verwandschaft besitzen, sollen sie auch gesondert besprochen werden; bei der Berechnung der Mittelwerte dagegen werden sie normalerweise zu den anderen gestellt.

Die dreistündigen Versuche (Tabelle III).

Die Ausgangszustände dieser Versuche weisen übereinstimmende und auseinanderlaufende Zahlen auf. Die Monosenmenge ist nicht ganz konstant und schwankt zwischen 5.4 und 17.4 mg/dm³. Die durchschnittliche Abweichung vom Mittelwert 11.2 beträgt 2.5. Auf Grund dieser Tatsache glaube ich dazu berechtigt zu sein, den Wert 11.2 als einen ziemlich festen zu betrachten. Die Saccharosemenge jedoch unterliegt manchem Wandel. Darin widerspiegelt sich die Assimilation des vorhergehenden Tages und der nächtliche Schwund. Die Maltosemenge ist zwar klein, jedoch nicht zu vernachlässigen. Stärke wird in sehr verschiedenen Quanten nachgewiesen.

Als einen ersten Erfolg dieser Versuche erblickte ich überall eine bedeutende Assimilatenzunahme, die im Durchschnitt 18.3 mg/dm³ beträgt. Auffallend grosz ist die Ausbeute aus dem vierstündigen Versuch 33, der ziemlich spät (13 Uhr) abgeschlossen wurde. Die Zunahme bei V. 34, der nur zwei Stunden dauerte, ist klein. Es gibt bei dieser Versuchsdauer also irgendeine Proportionalität von Zeit und Menge. Die Zeit erweist sich demzufolge bei diesen Versuchen als ein wichtiger Faktor. Hier liegt also nicht der Fall vor, auf den Kostytschew so groszen Wert

TABELLE III.
3-stündige Versuche.

Num- mer.	Datum	Zeit	Monosaccharose	Sacharose	Maltose	Stärke	Total	$\frac{\text{mg}}{\text{dm}^3}$	Tempe- ratur	Beleuch- tung	Relativ- Feuch- tigkeit	Bemer- kungen
11 a	2-8-27	8 -11	10,6 11,0+	0,4 10,0+	4,0 6,0	0,8 1,3 +	0,5 0,1	—	—	18,2	0,8	74
b	3-8	8 1/2-11 1/2	10,6 14,6	4,0 9,8	6,5 9,8 +	1,7 1,8 +	0,1 0,1	16,4 20,0 +	3,6 46,2 + 11,0	20,9	0,8	53
17 a	9-8	8 1/4-11 1/4	14,3 14,9 +	0,6 9,8 +	2,3 7,5	1,2 2,5 +	1,3 3,2	5,5 8,7	3,2 37,9	23,3 14,6	21,0	1,0
b	17-8	9 -12	12,1 12,1 +	0,0 0,0	2,2 7,8	3,0 2,2 —	0,8 0,8	12,1 12,1 +	8,9 36,4	20,5 15,9	18,0	1,0
20 a	31-8	9 -12	< 14,4 < 14,4 +	> 8 > 8	5,0 13,3 + < 8,3	0,5 1,7 +	1,2 1,2	7,3 21,0 + 13,7	31,1 58,4	27,3 31,1	21,5	1,0
b	34 a	8 1/2-10 1/2	17,4 20,6 +	3,2 7,2 —	7,3 7,2 —	0,0 0,0	1,9 1,9 +	10,7 13,7 +	3,0 43,8	35,4 8,0	21,9	1,0
b	40 a	2-6-28	7- 10	11,8 16,5 +	4,7 4,7	13,2 16,0 +	2,8 1,4 +	0,6 0,6	4,7 29,3 + 24,6	30,5 63,2	32,7	13,58
b	44 a	11-7	7 -10	5,3 12,4 +	7,1 14,9 +	12,1 2,8	0,0 1,9 +	1,9	—	—	21,0	1,0
b	48 a	12-7	7 -10	7,3 13,8 +	6,5 6,5	6,6 8,5	1,9 1,7 +	0,8 0,8	11,9 16,5 +	26,7 40,6	13,9	23,52
Mittelwerte 1)			11,2 15,4 +		6,6 11,1 +	4,5 1,0 +			—	—	—	—
Mittelwerte der drei 2)			8,1 14,2 +		10,6 13,1 +	2,5 0,6			27,3 45,6 + 8,3 *)	—	—	—
letzten Versuche.									8,8 22,9 + 14,5	27,7 51,9	24,2	—

¹⁾ Die Mittelwerte sind trotz den Schwankungen der verschiedenen Zahlen berechnet worden, weil einige Beobachtungen im letzten Abschnitt ohne sie nicht möglich wären. ²⁾ Dieser Wert ist durch Aufzählung der Mittelwerte aufgestellt worden.

gelegt hat. V. 44 zeigt weiter eine überraschend reichliche Ausbeute.

Die durchschnittliche Zunahme pro Stunde beträgt 6.1 mg/dm^2 . Obgleich der Wert einer solchen Zahl von meinen eignen und anderen modernen Untersuchungen stark herabgesetzt wird, ist es noch nicht überflüssig sie zu berechnen. Gerade diese Zahl beweist im Vergleich zu den Ergebnissen der anderen Versuchsarten eine gröszere oder kleinere Aktivität der Blätter während einer bestimmten Periode.

Die Vergleichung der Zuckerquanten vor und nach dem Versuch ergibt Folgendes. Bei den Versuchen 33, 40, 44 und 48, die eine grosze Totalausbeute aufweisen, tritt eine bedeutende Monosenzunahme auf. Auch V. 14 an einem trocknen, warmen Tage zeigt eine grosze Totalausbeute. Bei den anderen Versuchen bleibt der Monosenbestand ziemlich konstant. Man beobachtet bei allen Versuchen eine deutliche Saccharosezunahme. Dieselbe ist gröszer je nachdem die Saccharosemenge im Anfangszustand kleiner ist. Die Saccharosequanten im Endzustand schwanken nur wenig um den Mittelwert von 11.1 mg/dm^2 herum. Die Versuche zeigen eine geringe Maltosezunahme, 1.1 mg/dm^2 .

Eine Stärkezunahme findet überall statt, die Grösze derselben ist sehr verschieden. Es lässt sich darin keine treffende Gesetzmässigkeit aufdecken.

Die sechsstündigen Versuche (Tabelle IV).

Die Anfangszustände geben Veranlassung zu denselben Bemerkungen als die 3-st. Versuche. Die etwas gröszeren Monosen- Saccharose- und Stärkemengen als bei den dreistündigen Versuchen müssen durch unbekannte, mehr oder weniger zufällige Umstände bedingt sein.

Die Ausnahme bildet hier V. 25. Dieser fand an einem Tage statt, der meinen Erwartungen in Bezug auf die Wit-

TABELLE IV.
6-stündige Versuche.

Nummer	Datum	Zeit	Monosen	Saccharose	Maltose	Stärke	Total mg dm ³	Temperatur	Befeuchtung	Relative Feuchtigkeit	Bemerkungen
6 a	29-7-27	8 -14	16,4 20,0	3,6 13,8	9,2 + 4,6	2,3 2,0	0,3 —	11,5 26,0	+ 14,5 —	39,4 61,8	20,° + 22,4
b	30-7	8 1/2-13 1/2	z u s a m m e n	10,2	—	—	—	2,1 1,8	— 0,3	13,1 26,2	0,75 1,0
9 a	25-8	7 -15 1/2	13,2	1,2	8,4 11,1	2,7 + 2,7	0,9 1,3	6,5 + 0,4	5,2 11,9	29,1 36,3	25,° 15,°
b	26-8	7 -13	15,4 17,6	2,2 + 2,2	8,1 11,9	3,8 + 3,8	2,6 1,0	25,5 + 1,6	+ 18,9 44,4	51,6 74,9	17,° 23,°
27 a	29-8	7 -14	< 16,1 8,0	> 0,7 14,6	0,7 1,5	0,8 + 0,8	0,7 1,5	11,2 30,0	+ 18,8 + 20,0	28,7 64,1	21,° 35,4
b	31-8	8 1/2-14 1/2	15,8 20,2	4,4 + 4,4	18,7 16,4	2,3 — 2,3	1,1 1,7	+ 0,6 + 0,6	8,4 30,0	+ 21,6 + 24,3	21,° 1,0
32 a	41 a	2-6-28	z u s a m m e n	26,0 13,1	0,8 16,0	0,6 1,4	0,6 + 0,6	5,7 28,1	+ 22,4 + 22,4	68,3 58,6	21,° 14,°
b	45 a	11-7	7 -13	7,5 17,9	+ 10,4 + 16,1	0,0 3,8	1,2 1,2	+ 1,2 —	— —	1,0 26,7	1,0 14,°
b	49 a	12-7	7 -13	7,0 14,6	+ 7,6 + 4,9	0,0 1,8	+ 1,8 0,9	10,0 10,9	+ 0,9 + 0,9	41,9 15,2	45 21,°
b	Mittelwerte.			12,3 16,3	+ 4,0 + 4,6	9,4 14,0	0,9 1,3	10,1 + 0,4	25,4 + 15,3	32,7 57,0	— —
Mittelwerte der drei letzten Versuche.				9,2 15,2	+ 6,0 + 3,9	0,3 1,5	+ 1,2 + 1,2	7,8 19,5	+ 11,7 + 11,7	29,0 51,8	— —

terung nicht entsprach, indem es kühl blieb und die Nachmittagsstunden zu dunkel waren. Daraus lässt sich trotz der langen Dauer (8½ Stunden) die geringe Anhäufung von Assimilaten erklären. Die anderen Versuche beweisen eine reichliche Assimilation mit einer durchschnittlichen Ausbeute, die gröszer ist als die der dreistündigen Versuche, 24,3 mg/dm² statt 18,3 mg/dm².

Die stündliche Zunahme ist hier 4,0 statt 6,1. Die grössten Zunahmen bei V. 29, 32 und 41 stammen von nicht sehr warmen, jedoch hellen Tagen her. V. 29 wurde nach 36-stündiger Verdunkelung vorgenommen. Diese lange Abdunkelung ergibt immer grosze Zunahme, was den letzten Ergebnissen Kostytschews entspricht. An sehr warmen und trocknen Tagen (V. 9, 45, 49) wurden nicht die grössten Zunahmen gefunden.

Mit Ausnahme von V. 25 zeigen alle Versuche eine Monosaccharosevermehrung. Diese Vermehrung, die sehr klein sein kann, ist am grössten an Tagen mit reichlicher Assimilation oder geringer Luftfeuchtigkeit (V. 29, 32 und 9, 45, 49). Die Saccharosezunahme ist überall beträchtlich, ausser bei V. 32, der sehr sonderbar ausfiel. Die Saccharosemenge kann sehr grosz werden, die Versuche zeigen eine geringe Maltosevermehrung.

Die Stärkezunahme ist nicht proportional der, die bei den 3-stündigen Versuchen gefunden wurde.

Die neunstündigen Versuche (Tabelle V).

Die Anfangszustände ergeben nichts Neues.

Das grosse Saccharosequantum wird vielleicht aus der reichlichen Assimilation an den vorhergehenden Tagen erklärt.

Die durchschnittliche Ausbeute ist 23,2 mg/dm², also 2,6 pro Stunde. Das ist eine ungefähr gleiche Totalausbeute wie bei den sechsstündigen Versuchen gefunden

TABELLE V.
9-stündige Versuche.

Spätnachmittagsversuche.

wurde. Demzufolge ist die stündliche Zunahme wieder bedeutend kleiner.

Auffällig ist die sehr grosse Monosenzunahme. Die Saccharosezunahme ist sogar kleiner als diese. Die in beiden Fällen gefundenen Zahlen sind sehr hoch. Durchschnittlich nimmt die Maltose zu.

Die Stärkeausbeute ist kleiner als bei den vorigen Versuchen.

Zwölfstündige oder Tagesversuche (Tabelle VI).

Die Ausgangszustände entsprechen den vorhergenannten.

Die Totalausbeute hat als Mittelwert 23.0, und ist dem der vorigen Versuche fast gleich. Das ergibt eine stündliche Ausbeute von 1.9, die niedriger ist als bei den vorhergehenden Versuchen. Die Zunahme war dreimal grösser als 30 mg/dm^3 . (V. 2, 22, 30). Diese hohen Zahlen wurden zweimal nach 36-stündiger Abdunkelung gefunden. Sie werden aber von V. 29 — einem sechsstündigen Versuch — übertroffen, V. 24 und 5 beweisen den Einfluss dunkler Witterung gegen Ende des Tages.

Die Mittelwerte und die meisten Versuche zeigen eine Übereinstimmung der Monosenzahlen am Anfang und am Ende des Tages. Die Werte sind ungefähr $10-12 \text{ mg/dm}^3$. Bei Versuchen mit grosser Anhäufung wird immer neben Stärke eine bedeutende Saccharosezunahme konstatiert. In den Endzuständen sind die Saccharosemengen sehr verschieden. Im Durchschnitt verschwindet etwas Maltose.

Erst in diesen Versuchen wird überall eine grosse Stärkezunahme beobachtet.

Die Nachtversuche (Tabelle VII).

Diese Versuche wurden angestellt zu dem Zweck, zu bestimmen ob sich der nächtliche Verlust und der tägliche Gewinn ausgleichen. Die Mittelwerte zeigen, dass dies ungefähr der Fall sein muss. Die hohen Werte von 40.7

TABELLE VI.
12-stündige oder Tagesversuche.

Nummer	Datum	Zeit	Monosaccharose	Saccharose	Maltose	Stärke	Total mg dm ²	Temperatur	Befeuchtung	Relative Feuchtigkeit	Bemerkungen
2 a	22-7-27	7 -19	9,1— 0,2	2,4+ 9,0	1,0 + 0,5	23,8+ 22,8	13,5+ 30,6	18,1	0,25	77%	
b			8,9—	11,4+ 9,0	1,5—	44,1					nach 36-stünd. Verdunklung
4 a	27-7	7 -19	< 13,5	> 4,5	1,7— 0,7	8,6+ 13,0	28,3	21,8	0,45	69	
b			14,7	8,3	1,0—	21,6	45,6				
5 a	29-7	7 -19 1/2	12,5+ 0,7	9,2+ 3,4	1,8 + 0,0	19,3+ 10,7	42,8	14,9	20,2	0,77	64
b			13,2	12,6	1,9—	30,0	57,7				
22 a	19-8	7 1/4-19 1/4	zusammen	10 → ·	0,9— 0,3	9,0+ 12,5	19,9	30,1	16,4	0,67	74
b			12,1	15,8	0,6—	21,5	50,0				
24 a	20-8	7 1/2-19 1/2	15,2— 2,6	6,5+ 2,8	1,7— 1,2	12,4+ 12,2	35,8	11,2	15,3	0,10	79
b			12,6	9,3	0,5—	24,6	47,0				trüb endigender Tag
28 a	26-8	7 1/2-19	17,4— 1,9	4,7— 8,3	2,4— 1,0	27,1+ 18,9	51,6	24,3	17,4	0,75	68
b			15,5	13,0	1,4—	46,0	75,9				
30 a	29-8	7 -19	< 14,4	> 0,6	0,6 + 0,7	16,4+ 23,3	32,0	33,5	22,0	0,83	59
b			13,2	11,3	1,3—	39,7	65,5				nach 36-st. Verdunklung
31 a	30-8	7 -19	15,7— 1,0	9,2+ 4,6	0,7 + 0,7	21,0+ 18,0	46,6	68,9	22,3	18,7	77
b			14,7	13,8	1,4—	39,0					
43 a	2-6-28	7 -19	13,2— 3,0	12,8+ 4,2	3,3— 1,3	13,2+ 22,3	42,5	22,3	15,3	1,0	45
b			10,2	17,0	2,0—	35,6	64,8				
47 a	11-7	7 -19	7,0+ 0,3	6,6+ 7,0	1,0— 1,0	—	—	—	22,6	1,0	39
b			7,3	13,6	0,0—						
51 a	12-7	7 -19	12,6— 2,2	9,5+ 7,4	0,0 + 0,9	10,0+ 16,6	32,1	22,7	25,9	1,0	37
b			10,4	16,9	0,9—	26,6	54,8				
Mittelwerte.			12,7— 0,6	6,1+ 6,9	1,4— 0,3	13,8+ 17,0	34,0	23,0	—	—	—
Mittelwerte der drei			12,1	13,0	1,1—	30,8	57,0				
letzten Versuche.			10,9— 1,6	9,6+ 6,2	1,4— 0,4	11,6+ 19,5	33,5	57,2	23,7	—	—

TABELLE VII.
Nachversuche.

Num- mer	Datum	Zeit	Monosen	Saccharose	Maltose	Stärke	Total mg dm ³	Tempe- ratur	Beleuch- tung	Relative Feucht- igkeit	Bemer- kungen
7 a b	29-7-27 30-7	19 -7 1/2 < 15,0	< 15,4 < 15,0	> 10,0 > 5,0	1,6 1,6	0 0	20,0 10,4	47,0 32,0	16,7 -15,0	— —	85% —
12 a b	2-8-27 3-8	19 ^{8/4} -7 1/2 9,7	12,0 2,3	13,7 7,5	2,4 1,8	0,6 —	43,4 11,8	71,5 —31,6	14,4 30,8	— —	91 —
13 a b	2-8-27 3-8	20 -8 11,7	12,7 —1,0	11,7 ← zusammen	2,5 2,7	— —2,5	5,2 19,1	32,1 —13,0	14,6 —	— —	90 —
18 a b	9-8-27 10-8	19 -7 ← zusammen	11,3 13,5	0,6 + 0,7	34,5 5,5	— —29,0	59,9 16,8	17,7 —43,1	— —	— —	89 —
Mittelwerte			12,0 10,4	13,0 5,3	1,8 —0,4	— 7,6	25,8 —18,2	52,6 —27,9	— —	— —	— —

und 43.1 mg/dm^2 übersteigen die möglichen Tagesausbeuten nicht, wenn man annimmt, dass während des Tages durch Veratmung und Abwanderung schon Assimilate schwinden. Mit Bezug auf die Zuckermengen sind die Nachtversuche den Tagesversuchen völlig entgegengesetzt. Sie zeigen eine minimale Monosen- und Maltoseverlust. Der Saccharose- und Stärkeschwund ist sehr grosz.

Die Spätnachmittagsversuche (Tabelle V).

Diese wurden angestellt, um die Verwandlungen der Zucker gegen Ende des Tages zu studieren. In der zweiten Saison wurden sie nicht wiederholt, weil die Vergleichung der neun- und zwölfstündigen Versuche an ihre Stelle trat. Die Monosen- und Saccharosemengen nehmen ab, dabei kehrt die erstere auf ihre normale Grösze von 11 mg/dm^2 zurück. Bemerkenswert ist mit Bezug auf den Saccharoseschwund, dass dieser da am grössten ist, wo die Saccharose am reichlichsten vorhanden war.

Die Reihen zusammengehöriger Versuche (Tabelle VIII).

An drei sehr hellen Tagen in 1928 wurde eine Reihe Versuche Solcherweise angestellt, dassz ein 3-, 6-, 9- und 12-stündiger Versuch zu gleicher Zeit anfingen. Es war der Zweck dieser Einreihung eine Vergleichung zwischen Versuchen von verschiedener Dauer zu ermöglichen. Alles Material für eine Reihe wurde von einem Beete gepflückt. Später stellte sich heraus, dassz mit Hinsicht auf die Witterung diese drei Tage von einander verschieden waren, weshalb die Erfolge der Reihen nicht ganz ubereinstimmen. Deshalb betrachte ich die erste Reihe als eine, die unter sehr günstigen Bedingungen vorgenommen war, (weil die Ausbeute der drei- und sechsstündigen Versuche sehr grosz war). Die zweite und dritte Reihe stammen von dem sehr trocknen 11. und 12. Juli her.

An den genannten Tagen wurde der Öffnungsgrad

TABELLE VIII.

Zunahme der Kohlenhydrate in den Reihen zusammengehörender Versuche.

Zunahme in mg von		Monosen	Saccharose	Maltose	Stärke	Total	Temp.	Relative Feuchtigkeit
Erste Reihe V. 40 2-6-28	7-10 Uhr	4,7	2,8	0,6	24,6	32,7	13,8	46 %
	7-13 "	0,0	3,0	0,6	22,4	26,1	14,5	46
	7-16 "	7,4	1,5	2,0	11,9	22,8	15,3	45
	7-19 "	-3,0	4,2	-1,3	22,3	22,3	15,3	45
Zweite Reihe V. 44 11-7-28	7-10 "	6,9	2,8	1,9	-	-	20,1	56
	7-13 "	10,4	3,8	1,2	-	-	21,7	45
	7-16 "	6,0	5,3	1,6	-	-	22,6	38
	7-19 "	0,3	7,0	-1,0	-	-	22,6	39
Dritte Reihe V. 48 12-7-28	7-10 "	6,5	1,9	0,8	4,6	13,9	23,2	44
	7-13 "	7,6	4,9	1,8	0,9	15,2	25,0	41
	7-16 "	7,4	11,7	-1,2	6,8	24,7	25,9	38
	7-19 "	-2,2	7,4	0,9	16,6	22,7	25,9	37

der Stomata verfolgt. Die Spaltöffnungen können sich an warmen, trocknen Tagen ganz schlieszen und dadurch eine Hemmung der Assimilation veranlassen. (Nach Kostytschew wird aber diese Hemmung meistens durch Anhäufung von Assimilate bewirkt). Es war nicht ganz zuverlässig mit dem Porometer zu arbeiten, weil die zarten Blätter sich schwer an dem Apparat ankleben lieszen. Deshalb wurde an Stückchen eines Blattes mittels Alkoholinfiltration ebenfalls der Öffnungsgrad untersucht. Es zeigte sich, dasz die Spaltöffnungen von 13 Uhr her sich allmählich schlieszen und gegen 19 Uhr ganz verschlossen sind.

Darum glaube ich, dasz die Assimilation um Mitte des Tages im äuszersten Fall erschwert wird, gegen Abend durch den Verschluss der Stomata völlig unmöglich ist.

Was geht nun aus diesen Versuchen hervor?

Die erste Reihe, die an einem ziemlich kühlen Tage vorgenommen wurde, zeigt eine üppige Assimilation in den ersten drei Stunden. Darauf folgt eine Abnahme der Assimilate. Das bedeutet, dasz die Abwanderung zwischen 10 und 13 Uhr schon stattgefunden hat (ob sie schon früher angefangen hat ist bei meiner Versuchseinrichtung nicht feststellbar). Auch zwischen 13 und 16 Uhr verschwinden noch Kohlenhydrate. Die Menge ist während der letzten drei Stunden konstant.

Die Monosenmenge in V. 40 ist auffallend grosz. Bei dem 9-stündigen Versuche tritt wieder eine so grosze Menge auf. Schliesslich schwindet sie; dann ist das Saccharosequantum etwas angestiegen. Im übrigen ist jenes Quantum fast stationär und hoch. Über die Maltose lässt sich wenig aussagen. Die Stärkemenge ist nach dem 3-stündigen Versuche und abends am grössten.

Die zweite und dritte Reihe können zugleich besprochen werden. Es ist auffällig, dasz an diesen warmen Tagen keine groszen Ausbeuten herauskommen. Ich möchte daraus schlieszen, dasz die Assimilation von der groszen Trocken-

heit behindert wird, weil in früheren Versuchen (V. 29, 32, 33) bei derselben Temperatur eine gröszere Kohlenhydratmenge gebildet wurde.

Die Monosenmenge steigt allmählich an bis in den Nachmittag und sinkt abends wieder auf den Anfangswert zurück. Die groszen Saccharosequanten treten um die Mitte des Tages auf und verschwinden später nur teilweise. Die Maltosemenge weist keinen regelmäszigen Verlauf auf.

Eigentümliche Schwankungen werden in der dritten Reihe von der Stärkemenge gezeigt. Diese nimmt bis 10 Uhr zu, schwindet darauf zum Teil und steigt erst gegen Ende des Tages beträchtlich an. Der Verlauf der Stärkemenge ist dem der Zuckermenge ungefähr entgegengesetzt. Vielleicht kann hier auch von einem Gegensatz zwischen Stärke und Saccharose im Besonderen die Rede sein.

Die Mittelwerte dieser Reihen haben keine gröszere Bedeutung als die Mittelwerte aller ähnlichen Versuche, weil die Reihen untereinander verschieden sind. Sie zeigen eine starke Assimilation zu Anfang des Tages und erneuerte Aktivität gegen Ende des Tages.

ZUSAMMENFASSUNG.

Die im Vorhergehenden genannten Ergebnisse können folgendermassen zusammengefaszt werden. Dabei sind ver einzelte Daten, die zu den übrigen im Widerspruch stehen könnten, vernachlässigt worden.

1^o. Zunahme der Kohlenhydrate heiszt Zunahme von Stärke und Zunahme von Zucker.

2^o. Die Assimilation hat während den lichtreichsten Stunden nicht denselben Verlauf.

3^o. Unter günstigen Bedingungen findet die stärkste Assimilation vormittags statt.

4^o. Bei langsamer Assimilation wird mehr Saccharose als Stärke gebildet, wenn anfangs wenig Saccharose da ist; die Monosenmenge steigt wenig.

5^o. Bei üppiger Assimilation werden Monosen, Saccharose und Stärke neu gebildet.

6^o. An warmen und trocknen Tagen sieht man zwischen 10 und 16 Uhr eine vorübergehende Monosenzunahme und ebenfalls eine Saccharosebildung, welche nicht so schnell rückgängig gemacht wird. Die Vergleichung der 6- und 9-stündigen Versuchen führt zu der Annahme, dasz zwischen 13 und 16 Uhr der Stärkeabbau gröszer ist als die Stärkebildung.

7^o. Während der Nacht schwinden Stärke und Saccharose; von beiden bleibt nach einer Nacht von 12 Stunden noch einen Teil übrig.

8^o. Die Monosenzmenge im Blatte fällt nach Perioden von starker Assimilation und groszer Trockenheit bald zurück auf einen konstanten Wert. Dieser beläuft sich auf 10—12 mg/dm².

9^o. Die Saccharosemenge kann sehr wechselnd sein je nach der Assimilation der vorgehenden Perioden.

Die Menge überschreitet meistens nicht 20 mg/dm².

10^o. Die von einem Blatte angehäufte Stärkemenge kann sehr grosz sein (> 40 mg/dm₂).

VIII. DISKUSSION DER ERGEBNISSE.

Nachdem ich in dem vorigen Kapittel das aus den Versuchen eroberte direkte Zahlenmaterial zusammengefaszt habe, stelle ich noch eine Vergleichung dieser Ergebnisse mit den Daten früherer Untersucher an um endlich eine Betrachtung über die Assimilationsprobleme aufzubauen. Dabei möge man Rücksicht darauf nehmen, dasz meine Versuche im Freien auch ein anderes Resultat liefern müssen als Experimente mit abgeschnittenen Blättern, die unter genau kontrollierbaren Bedingungen ausgeführt wurden.

Erstens soll eine Vergleichung mit den neuen Untersuchungen Kostytschews, Bazyrinas und Tschesnokows angestellt werden, ebenfalls Versuche im Freien,

bei denen die von Brown verbesserte Kreuslersche Versuchsanstellung benutzt wurde. Ihr Ergebnis ist, dass *der tägliche Verlauf der Assimilation sehr unregelmässig sei*, sodass die stärkste Kohlenhydratebildung schon früh vor sich gehe und sogar die Hälfte der Tagesausbeute innerhalb einer Stunde angehäuft werden könne. Meine Versuche bei denen die kürzeste Betrachtungszeit 3 Stunden war, können selbstverständlich keine völlige Bestätigung der Kostytschewskchen Ergebnisse liefern. Wohl aber weisen meine Totalausbeuten darauf hin, weil die Menge, die dann und wann in drei oder sechs Stunden gebildet wurde, den Ausbeuten der 12-stündigen Versuche ganz nahe kommt.

Vergleichung mit den Ergebnissen von Brown und Escombe führt zu den folgenden Betrachtungen. Sie fanden durchschnittlich eine Bildung von Kohlenhydrate von $0,166-0,305 \text{ g/m}^2$ pro Stunde bei Bestimmung des gebundenen CO_2 , was beträchtlich höher ist als mein Mittelwert von $1,9 \text{ mg/dm}^2$ bei den Tagesversuchen. Deshalb¹⁾ musz ich *eine Abwanderung am vollen Tage*, die nur bei der ersten Reihe aus den Daten deutlich nachweisbar ist, als normale tägliche Erscheinung betrachten. Wenn diese Abwanderung stattfindet, lässt sich daraus auf eine Assimilationstätigkeit nach dem Mittag schlieszen, weil die Menge der vom Blatte aufgespeicherten Kohlenhydrate fast konstant bleibt, wie aus Reihe 1 und 3 und der Vergleichung der Ausbeuten der 6-stündigen und Tagesversuche hervorgeht. Es gibt nämlich zwei Möglichkeiten: entweder hört die Assimilation auf, weil die Menge der vorhandenen Kohlehydrate konstant bleibt oder mittels Assimilation werden die Verluste der Abwanderung und Veratmung kompensiert. Dieses ist umso wahrscheinlicher

¹⁾ Die abwandernden Stoffe, werden von Brown und Escombe auch mitbestimmt; sie entziehen sich bei meinen Versuchen aber der Analyse.

weil bis 18 Uhr die Spaltöffnungen gewöhnlich geöffnet sind. Ich bin also mit Kostytschew c.s. der Ansicht, dasz zwischen 12 und 18 Uhr gleichzeitig Assimilation und Abwanderung stattfinden.

Es springt bei der Betrachtung der Zuckermenge ins Auge, dasz dieselbe die Tendenz zeigt immer auf bestimmte Werte zurückzufallen. Dieses wird von den Tagesversuchen unzweideutig bewiesen. Zu Anfang des Tages hat das Blatt nach einer Periode groszen Kohlenhydrate-schwunds einen Zustand der Ruhe erreicht. Durch 24-stündiges Verdunkelen wird dieser Zustand nicht mehr merklich abgeändert; höchstens bewirkt diese lange Ruheperiode noch den Schwund von ± 10 mg/dm² Stärke und einige mg. Saccharose. Diese Zahl bleibt immer bedeutend kleiner als der normale Schwund von 28 mg/dm² in einer Nacht von 12 Stunden. Inzwischen beläuft sich die Monosenmenge immer auf 10—12 mg/dm². Schon am Ende des Tages, wenn das assimilatorische Organ seine Ruhepause angefangen hat, nimmt der Monosenwert seine Anfangsgrösze wieder an.

Die Saccharosemenge ist sogar nach den Versuchen, bei denen viel Kohlenhydrate gebildet wurden, (V. 2, 22, 28, 30, 31) nicht ausserordentlich grosz und beläuft sich auf ± 13 mg/dm². Die Ausnahmen, die am meisten auffallen, bilden V. 43, 47, 51 mit einem Mittelwert von 14,9 mg/dm², die auch an besonders trocken endigenden Tagen vorgenommen wurden. Maximalwerte findet man am Ende der 6- und 9-stündigen Versuche.

Aus dem Vorhergehenden glaube ich schlieszen zu dürfen, dasz für die Unterhaltung der Zelle die 10—12 mg/dm² Monosen unerlässlich sind. Wahrscheinlich gilt das-selbe von einem Minimalwert an Saccharose, vielleicht ± 3 mg/dm², was jedoch nicht völlig bewiesen ist. Meiner Ansicht nach ist das Vorhandensein dieser Zuckerquanten in der lebendigen Zelle von *Tropaeolum majus* von vitaler

Bedeutung. Mit anderen Worten: die löslichen Kohlenhydrate, Monosen und Saccharose, sind (ausser etwaigen Zwischenstufen bei der Stärkebildung aus Formaldehyd) dem lebendigen Gewebe *unentbehrliche* Stoffe. Es ist wahrscheinlich, dasz quantitative Unterscheide dieser Stoffe in erster Linie von dem Genotypus und zweitens von ausseren Umständen bedingt werden.

Einen zweiten Beweis für die Hypothese, dasz die Zucker normale Bestandteile des Zelleninhalts sind, und nicht blosz Stufen in dem Stärkeabbau bilden, liefern jene 3- und 6-stündigen Versuche bei denen nur eine geringe Totalausbeute auftritt (V. 11, 17, 20, 9, 25). Obschon es unwahrscheinlich ist, dasz bei der langsamten Assimilation in diesen Versuchen Anhäufung von Zwischenstufen stattfindet, erfolgt doch immer eine bedeutende Saccharosebildung.

Ich pflichte deshalb jener Ansicht von Brown und Morris bei, dasz *Saccharose ein bedeutender Reservestoff ist*. Damit ist jedoch nicht erwiesen, dasz Saccharose das erste nachweisbare Produkt bei der Stärkebildung aus Formaldehyd sei.

Obgleich die Versuche van Schroeder, Horn und Ahrns den meinigen nicht ähnlich sind, will ich doch ihr Resultat mit meinen Beobachtungen vergleichen.

Ahrns gibt folgende Zusammenfassung ihrer Ergebnisse: „An der im welkenden Blatte durch Stärkehydrolyse beobachteten Zuckerzunahme beteiligen sich nur Rohrzucker und Hexosen“.

„Bei Gegenwart von Stärke steigt der Rohrzuckergehalt sowohl in verdunkelten als auch in belichteten detachierten Blättern bei fallendem, und fällt bei steigendem Wassergehalt. Diese Rohrzucker-Zunahme vollzieht sich unabhängig vom Lichtzutritt; es muss also der Rohrzuckergehalt nur als eine Funktion des Wassergehaltes angesehen werden“.

„Der Hexosengehalt steigt in stärkehaltigen verdunkelten

Blättern stets, doch erreicht diese Zunahme in den welkenden Blättern einen höheren Wert als in den feucht gehaltenen".

„Weil ich keine Trocken- und Frischgewichtsbestimmungen vornahm, kann von einer direkten Nachprüfung durch die Versuche im Freien nicht die Rede sein. Deshalb möchte ich annehmen, dasz ein merklicher Wasserverlust mit niedriger Luftfeuchtigkeit zusammenfällt. Deshalb ist dieses Welken um die Mittagstunde herum und einige Stunden später an trocknen Tagen zu erwarten. Beispiele solches Welkens bilden: die zweite Hälfte der ersten Reihe, die zweite und dritte Reihe, V. 6 und V. 9 und die Anfangszustände der Spätnachmittagsversuche. Es gibt aber einen Unterschied mit den Versuchen von Schroeder, Horn und Ahrns. Dieser besteht in der groszen *Monosenmenge*; deshalb sind in der nächsten Tabelle die Ziffern der Reihen so zusammengestellt worden, dasz die erste Spalte die Saccharosemenge, die zweite die Summe der Saccharose und der Monosen, und die dritte die Stärkemenge darstellt. Die Ziffern vergebenwärtigen den Zustand um 7, 10, 13, 16, und 19 Uhr. Um 13 und 16 Uhr kann man die grösste Welkung erwarten, diese wird um 10 und 19 Uhr schon wieder kleiner geworden sein.

TABELLE IX.

	Erste Reihe 2-6-'28. Relative Feuchtigkeit durchschn. 45 %.			Zweite Reihe 11-7-'28. Relative Feuchtigkeit durchschn. 39 %.			Dritte Reihe 12-7-'28. Relative Feuchtigkeit durchschn. 37 %.		
	Saccharose	Saccharose + Monosen	Stärke	Saccharose	Saccharose + Monosen	Stärke	Saccharose	Saccharose + Monosen	Stärke
7 Uhr	13.3	25.5	8.2	10.9	18.2	—	8.6	17.8	10.5
10 „	16.0	32.5	29.3	14.9	27.3	—	8.5	22.3	16.5
13 „	16.0	29.1	28.1	16.1	34.0	—	14.6	29.2	10.9
16 „	15.9	33.8	21.0	17.8	33.4	—	20.4	37.4	17.0
19 „	17.0	27.2	35.6	13.6	20.9	—	16.9	27.3	26.6

Aus der Tabelle ergibt sich, dasz bei der ersten Reihe keine Korrelation zwischen Stärke und Saccharose im Sinne von Schroeder und Horn besteht. Ein Parallelismus zwischen beiden ist deutlich zu bemerken. Obgleich ich nachher für den Monosenwert von 10 Uhr eine andere Erklärung geben werde, darf nicht in Abrede gestellt werden, dasz nachmittags ein Gegensatz zwischen Stärke und Gesamtzucker besteht.

Bei der zweiten Reihe ähnelt der Verlauf der Saccharosemenge dem der Gesamtzucker derart, dasz beide auf eine Welkung an dem betreffenden sehr warmen Tage hindeuten.

In der dritten Reihe ist die Saccharosemenge um 10 Uhr zu klein um auf Welkung hinzuweisen. Die Menge von 19 Uhr entspricht der Stärkevermehrung nicht. Die Summe der Saccharose und Monosen ist aber dem Stärkequantum entgegengesetzt, und deshalb wahrscheinlich die Folge einer Welkung.

Die Spätnachmittagsversuche (V. 15, 19, 21) weisen alle bei zunehmender Feuchtigkeit eine Saccharoseabnahme auf, die der Monosenabnahme ungefähr gleicht.

Die Anordnung der Erfolge meiner Versuche scheint, wenn die Monosen mit einbezogen werden, eine völlige Bestätigung der Schroeder und Hornschen Ergebnisse darzustellen. Die Unterschiede sollen jedoch auch genannt werden. Ihre groszen Saccharosemengen wurden nur nach einer 12—24 Stunden langen Welkung der abgeschnittenen Blätter vorgefunden. Dieses Welken kann nicht ohne Schädigung stattfinden. Bei meinen Versuchen wurden die hohen Saccharosewerte bei Blättern, die noch mit der Pflanze verbunden waren, schon in 3—6 Stunden erreicht. Schädigung der Blätter ist ausgeschlossen, weil sie schon nach 3 Stunden das normale Zuckerquantum hergestellt haben, wie die Analysen um 19 Uhr nachweisen. Deshalb ist es vielleicht besser, sich über den Vorgängen im Blatte folgende Anschauung zu bilden. Die Stärke- und Zucker-

mengen im Blatt befinden sich im Gleichgewicht. Dieses Gleichgewicht würde durch Neubildung von Stärke gestört werden. Deshalb werden immer Zucker und Stärke in bestimmten Verhältnissen gleichzeitig gebildet. Es zeigt sich nun, dasz die Entwässerung der Gewebe vorherrschende Zuckerbildung mit sich führt.

Hieraus lassen sich die Stärkezunahmen bis zu 23 Uhr, wie sie Langner und Stanescu (pag. 332, 336) gefunden haben, leicht erklären.

Unter ganz verschiedenen Bedingungen werden in den Versuchen 33, 34 (2-stündl.) 40, 29 und 32 grosze Mengen Monosen im Zellsaft neugebildet. Die fast stürmische Kohlenhydratbildung bei diesen Versuchen wird von der groszen Totalausbeute deutlich dargetan. Man darf auch behaupten, dasz die äuszeren Bedingungen bei einer so üppigen Assimilation günstig waren. Weil aber keinen bedeutenden Saccharosegewinn beobachtet wird, möchte ich aus den Zahlen schlieszen, dasz die Saccharosebildung aus den Monosen noch nicht stattgefunden hat. (Eine Saccharosezunahme könnte man jedoch bei solchen Blättern erwarten, die unter günstigen Bedingungen assimilieren). Diese nachträgliche Verwandlung der Monosen in Saccharose wird zum Teil von V. 41 gezeigt, wo der Monosenwert wieder abnimmt. Damit glaube ich in einer *Monose* jene Zwischenstufe ertappt zu haben, die man das *erste sichtbare Assimulationsprodukt* zu nennen pflegt.

Nun kann folgendes Schema konstruiert werden:

Die Bildung der Kohlenhydrate innerhalb der Plastide führt zu zwei Produkten: Zucker und Stärke. Dabei ist eine Monose die einfachste, nachweisbare Zwischenform. Das Durchlaufen der Zwischenstufen zu Stärke geht so schnell vor sich, dasz diese sich gewöhnlich der Beobachtung entziehen. Ein Teil der Monosen gelangt aber in den Zellsaft und bleibt darin unverwandelt oder aber wird zu einer Biose und namentlich zur Saccharose. Diese Um-

lagerungen werden durch die äuszeren und inneren Bedingungen bedingt, wobei namentlich der Hydratation der protoplasmatischen Kolloide Rechnung getragen werden soll.¹⁾

Diese Annahmen stimmen mit den Ergebnissen von Campbell überein, der eine Monose als erstes Assimilationsprodukt betrachtet, und mit denen von Weevers, der in den bunten Teilen der Blätter nur Saccharose vorfand, und in den grünen Monosen und Saccharose. Ausserdem fand Weevers, dasz die bunten Blätter von *Pelargonium zonale*, wenn sie durch Verdunklung ungefähr stärke- und zuckerfrei gemacht worden sind, zuerst Monosen bilden und nach einigen Stunden auch Saccharose.

Unter günstigen Bedingungen (es ist überhaupt bei Versuchen im Freien, wie die meinigen, nicht festzustellen welche Bedingungen günstig sind) erfolgt vorwiegende Stärkebildung und Anhäufung dieses Produkts. Die Monosen werden in Saccharose verwandelt.

Höhere Temperaturen und Trockenheit veranlassen vorwiegende Zuckerbildung. Wenn der Zuwachs oder der Welkungsgrad sehr grosz ist, bleiben die Monosen unverwandelt. Ihre Menge kann bis auf 20 mg/dm^2 ansteigen. Gewöhnlich wird aus den Monosen Saccharose gebildet.

Die biologische Bedeutung der erhöhten Zuckerbildung im Zellsaft, die grösseren osmotischen Wert und gröszere Saugkraft zur Folge hat, gerade an Tagen und Stunden groszer Trockenheit, unterliegt keinem Zweifel.

Eine bedeutende Vermehrung der Monosen zeigt sich

¹⁾ Dieses widerspricht der Brown- und Morrischen Theorie, dasz Saccharose das erste Assimilationsprodukt sei. In den groszen Fructosemengen erblicken sie den Beweis, dasz zuerst Saccharose gebildet werde. Durch die Mitteilung Kostytschews in seinem Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, dasz innerhalb der Zelle die Glukose leicht in Fructose verwandelt werden kann und umgekehrt, hat der Beweis von Brown und Morris viel von seiner Kraft verloren.

erst unter besonderen Bedingungen. Meines Erachtens kann solches in den folgenden Fällen eintreten: 1^o bei Anhäufung durch intense Assimilation, 2^o durch starkes Welken wie in der zweiten und dritten Reihe, 3^o nach Schädigung des assimilatorischen Organs, wie man sie annehmen muss in den auf Seite 366 zitierten Ahrnschen Versuche.

Es ist mir unmöglich erschöpfende Betrachtungen über Abwanderung anzustellen, weil die Versuche keine Angaben über die bezüglichen Zuckerarten verschaffen.

Eins muss ich jedoch noch betonen. Die im Pflanzenreich stark verbreitete Verwandlung Stärke \rightleftharpoons Saccharose ist chemisch noch unverfolgbar. Die Versuche um diesen Prozess in Vitro oder mit Zuhilfenahme von Enzymen nachzuahmen sind bis jetzt mislungen. Man bekommt durch Stärkeabbau nur Maltose und Glukose. Nun könnte vielleicht aus meinen Versuchen geschlossen werden, dass die grossen Saccharosemengen, welche in intakten Blättern bei stillstehender Stärkebildung auftreten, durch direkte Assimilation entstehen*. Eine Erklärung für die Stärkebildung gegen Ende des Tages, die keine direkte Verwandlung von Saccharose in Stärke voraussetzt, kann aus meinen Versuchen — weil die Angaben über Abwanderung unzureichend sind — nicht aufgebaut werden. Ich erblicke darin also mit Müller Thurgau¹⁾ Prinsen Geerligs²⁾ Waterman³⁾, Schroeder, Horn und Ahrns, Tolenaar und de Wolff⁴⁾ eine Umwandlung in der lebendigen Zelle, die ein chemisches Problem darstellt.

* Ich möchte diese Frage jedoch offen lassen.

¹⁾ Müller Thurgau, Landwirtsch. Jahresb., Bnd 14, 1885.

²⁾ H. C. Prinsen Geerligs, Arch. d. Java-suiker Ind. 1908.

³⁾ Waterman, Chemisch Weekbl., 11, 1914.

⁴⁾ C. J. de Wolff. De saccharosevorming in aardappelen tijdens het drogen. Diss. Delft, 1926.

Schlussfolgerungen

1^o. Durch Kohlensäureassimilation werden im Blatte von *Tropaeolum majus* gleichzeitig Zucker und Stärke gebildet.

2^o. Es gibt keine scharfe Grenze zwischen Zucker- und Stärkepflanzen.

3^o. Für die Unterhaltung des Blattes von *Tropaeolum majus* ist eine bestimmte Monosenmenge unerlässlich.

4^o. Eine Monose ist hier das erste Assimilationsprodukt.

5^o. Das Gleichgewicht zwischen Zucker und Stärke und deren Bildung wird in erster Linie durch den Genotypus und zweitens durch äuszere Umstände bedingt.

6^o... Die Folgen von Wasserverlust im Blatte sind: höhere Saccharose- und Monosenbildung und sehr verminderte Stärkebildung.

7^o... Stärkeabbau, wie Schroeder, Horn und Ahrns sie beobachteten, tritt im ganz intakten Blatte nicht bald auf. Bei starkem Welken kann er gleichzeitig mit Abwanderung stattfinden. Gegen Abend erfolgt gröszere Stärkebildung, wahrscheinlich durch Verwandlung der Saccharose.

8^o... Unter günstigen Bedingungen erfolgt die stärkste Assimilation vor der Mittagsstunde, aber auch nachmittags assimiliert das Blatt...

Diese Arbeit wurde im „Plantenphysiologisch Laboratorium“ der Universität Amsterdam unter Aufsicht von Herrn Prof. Dr. T. h. Weevers vorgenommen.

Ich möchte nicht unterlassen Herrn Prof. Weevers für manche Anregungen und das stete Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, meinen ergebenen Dank auszusprechen.