

Zeitschrift:	Bulletin de la Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles = Bulletin der Naturforschenden Gesellschaft Freiburg
Herausgeber:	Société Fribourgeoise des Sciences Naturelles
Band:	53 (1963)
Artikel:	Beeinflussung der Absorption durch Temperatur und einige chemische Körper : Kupfersulfat, Pikrinsäure, Methylsäure, Äthylalkohol und Gesafid
Autor:	Wicki, Joseph
DOI:	https://doi.org/10.5169/seals-308412

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

Download PDF: 29.01.2026

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>

Beeinflussung der Absorption durch Temperatur und einige chemische Körper

(Kupfersulfat, Pikrinsäure, Methyl-, Äethylalkohol und Gesafid)

von JOSEPH WICKI

Veröffentlicht mit der Unterstützung des Hochschulrates
der Universität Freiburg

INHALT

Einleitung	7
I. Methodisches	8
A. Untersuchungsmethode.	8
B. Versuchsmaterial	9
C. Präparation des Untersuchungsmaterials.	11
D. Fehlerquellen.	21
II. Das Verhalten von Gewebestückchen in Wasser.	22
A. In Wasser von Zimmertemperatur.	22
B. Einfluß der Erwärmung und Abkühlung auf die Wasseraufnahme	29
1. Untersuchungen mit der Hebelmethode	29
2. Versuchsergebnisse	32
3. Darstellung der Temperatureinwirkung auf die Wasserabsorption.	36
a) Physikalische Faktoren.	38
b) Physiologische Faktoren	40
α) Für den Bereich unterhalb der prämortalen Zone . . .	40
β) Für die prämortale Zone.	41
γ) Für die letale Zone	41
Zusammenfassung	42

III. Der Einfluß von Kupfersulfat auf die lebende pflanzliche Zelle	43
A. Bisherige Untersuchungen	43
B. Eigene Untersuchungen	45
1. Untersuchungen mit der Hebelmethode	45
a) <i>Solanum tuberosum L.</i>	45
b) <i>Echeveria metallica Hort.</i>	50
c) <i>Sempervivum spec.</i>	53
2. Versuche mit der Potometermethode	55
a) Methode und Versuchsmaterial	55
b) Versuche mit Kupferlösungen	57
c) Erklärungsversuch der Einwirkung von Kupfersulfat auf die Absorption	62
α) Subprämortale Phase	62
β) Phase des prämortalen Anstiegs	67
γ) Letale Phase	67
Zusammenfassung	68
IV. Der Einfluß von Pikrinsäure auf die lebende pflanzliche Zelle	69
A. Einleitung	69
B. Eigene Untersuchungen	71
1. Untersuchungen mit der Hebel- und der Wägemethode	72
a) <i>Solanum tuberosum L.</i>	72
b) <i>Echeveria metallica Hort.</i>	76
2. Untersuchungen mit der Potometermethode	79
Zusammenfassung und Erklärungsversuche	84
V. Der Einfluß von Methyl- und Äthylalkohol auf die lebende pflanzliche Zelle	88
A. Frühere Untersuchungen	88
B. Eigene Untersuchungen	91
1. Versuche mit der Hebelmethode	91
a) Das Verhalten pflanzlicher Gewebe in Äthylalkohol	92
α) Expansionstypus	92
αα) <i>Solanum tuberosum L.</i>	92
ββ) <i>Sempervivum spec.</i>	99
γγ) <i>Echeveria metallica Hort.</i>	100
β) Kontraktionstypus	101
αα) <i>Rhoeo discolor Hance</i>	101
ββ) <i>Peperomia cordifolia A. Dietr.</i>	104
b) Vergleichende Untersuchungen des Verhaltens von Kartoffelstückchen in Methyl- und Äthylalkohol	107
2. Versuche mit der Potometermethode	117
Zusammenfassung	121

VI. Einfluß von Insektiziden auf die lebende pflanzliche Zelle	122
A. Einleitung	122
B. Bisherige Untersuchungen	123
C. Eigene Untersuchungen	125
1. Versuche mit der Hebelmethode	125
a) Vergleichende Untersuchungen mit Gesafid und Gesafid ohne DDT	125
b) Versuche mit niedrigen Gesafidkonzentrationen	128
2. Einfluß von Gesafid auf die Transpiration	130
3. Einfluß von Gesafid auf die Saugkraft	134
Zusammenfassung	136
Schluß	137
Literaturverzeichnis	140

EINLEITUNG

Nachdem im hiesigen Institut schon mehrere Veröffentlichungen über die Einwirkung der Temperatur auf die Wasseraufnahme gemacht worden sind (vgl. *Ursprung*, 1905, S. 147; 1906, S. 503; 1907, S. 287; 1907a, S. 67; 1912, S. 311; 1918, S. 514. *Roshardt*, 1910, S. 243. *Koller*, 1947, S. 39), erschien es wünschenswert, den Absorptionsverlauf genauer zu verfolgen und auf einige Chemikalien auszudehnen. Ich arbeitete vor allem mit der Hebelmethode, die sich für derartige Versuche als geeignet erwies. Die Untersuchungen beziehen sich auf die Wasseraufnahme bei verschiedenen Temperaturen, sowie auf die Absorption unter Einfluß von Kupfersulfat – einem Schwermetallsalz –, Pikrinsäure – einem Fixierungsmittel –, Äthyl- und Methylalkohol. In diese Arbeit sollten wenn möglich auch Experimente mit Insektiziden einbezogen werden; sie sind im folgenden fast ausschließlich auf Gesafid, ein DDT-Produkt der Firma Geigy, beschränkt.

Die Versuche wurden im Botanischen Institut der Universität Freiburg (Schweiz) mit mehreren Unterbrechungen in den Jahren 1946 bis 1950 ausgeführt. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. A. *Ursprung*, der mir die Anregung zu dieser Arbeit gab, möchte ich

für die vielen Ratschläge und das mir während meiner Studienzeit stets bewiesene Interesse und Wohlwollen herzlich danken. Ebenfalls bin ich Herrn Prof. Dr. *G. Blum* für wertvolle Anregungen zu aufrichtigem Dank verpflichtet.

I. Methodisches

A. Untersuchungsmethode

Für meine Absorptionsversuche, die ich mit Gewebestückchen ausführte, wählte ich hauptsächlich die Hebelmethode (*Ursprung* und *Blum*, 1930, S. 306, *Ursprung*, 1937, S. 1387). Diese besitzt z. B. der Wägemethode (*Stiles and Jørgensen*, 1917a, S. 415, *Brauner* und Mitarbeiter, 1940, S. 270, *Reinders*, 1942, S. 5 ff.) gegenüber den Vorteil, das Objekt während der gesamten Versuchsdauer beobachten zu können. Zudem wird ein rascheres Arbeiten ermöglicht, indem man das Gewebestückchen für die ganze Untersuchungszeit in der Flüssigkeit belassen kann, wogegen beim Experimentieren mit der Wägemethode dieses für jede Wägung aus der Lösung genommen und sorgfältig getrocknet werden muß. Was öfters auch vorteilhaft sein kann, ist der Umstand, daß für Untersuchungen mit der Hebelmethode bedeutend kleinere Objekte genügen, als sie etwa für die Wägemethode erforderlich sind.

Die Versuche mit der Hebelmethode wurden so angestellt, daß von vergleichbaren Objekten das eine in Wasser und eines oder mehrere andere in die entsprechende Lösung, deren Einwirkungen auf die Pflanze ich feststellen wollte, gebracht wurden. Das Verhalten in Wasser diente somit als Vergleichsbasis.

Es erübrigt sich, mich weiter über den Hebelapparat auszulassen, da er bereits von *Ursprung* und *Blum* (1930, S. 306) und *Ursprung* (1937, S. 1387) beschrieben worden ist. Die Vergrößerung wählte ich so, daß ein Teilstreich des Messokulaires einer Hebung, bzw. Senkung des Tasters von 0,6-0,8 μ entsprach. Zu Vergleichszwecken wurden auch andere Methoden angewandt, die an den betreffenden Stellen beschrieben sind.

B. Versuchsmaterial

Für meine Untersuchungen mit der Hebelmethode scheinen von vornehmerein homogene Gewebestücke am geeignetsten. Saugkraftdifferenzen im Untersuchungsobjekt lassen sich so weitgehend vermeiden, womit auch Krümmungerscheinungen nach Möglichkeit ausgeschlossen werden.

Daher wählte ich unter anderem das Rindengewebe der Karotte (**Daucus Carota L.**). Verwendet wurden zwei Formen : « Pfälzer », eine gelbe, lange, abgestumpfte Sorte (vgl. *Becker-Dillingen*, 1928, S. 214) und eine rote, zylinderförmige Karotte, vermutlich Sorte Nantes (vgl. *Becker-Dillingen*, 1938, S. 620). Ich experimentierte vorwiegend mit letzterer.

Nach *Havis* (1939, S. 560) ist an der Bildung der eßbaren Partie der Karotte neben der Wurzel auch das Hypokotyl beteiligt : « The edible portion of the carrot is largely hypocotyl and varying amounts of the upper taproot, the relative amount of taproot depending somewhat on the horticultural variety. Thus, with the exception of the few millimeters of transition zone at the upper part of the hypocotyl, the enlarged edible portion of the mature carrot is anatomically of root structure. » Weiter schreibt derselbe Autor über den Bau der reifen Möhre unter anderem folgendes (S. 562) : « The mature enlarged or fleshy root and hypocotyl of **Daucus carota** is composed largely of parenchyma. If one examines a cross section of a mature carrot (enlarged part) with the unaided eye a pithlike center is noted. This is relatively large at the upper part of the hypocotyl and is smaller as a lower region is reached. With the exception of the few millimeters of transition zone in the upper hypocotyl, this pithlike zone consists largely of thin-walled xylem parenchyma and not true pith. » Wirkliches Mark findet sich nur in der kurzen Übergangszone (vgl. S. 562) : « In the short transition zone there is a true pith composed of thin-walled parenchyma which is surrounded by the primary xylem in the younger plant. » Weiter bemerkt *Havis* (S. 561) zur kambialen Tätigkeit : « Eventually the cambium opposite the protoxylem points lays down tracheae, tracheids, and considerable parenchyma in the xylem and a relatively small number of sieve tubes, companion cells, and parenchyma in the phloem. » Über den Bau von Kambium und Rinde sagt er folgendes (S. 562) : « The primary cambium remains active as

the edible carrot reaches maturity. The cambial region is composed of four to six rows of thin-walled, compact, rectangular cells, as seen in transverse sections. The phloem of the mature structure consists of a relatively large amount of parenchyma, although there are also sieve tubes, companion cells, and a few fibers. » *Havis* (S. 562) stellte auch Ölgänge fest: « Oil ducts are also present near the periphery of the phloem. » Die nächsten, nach außen gelegenen Schichten bezeichnet er als Perizykel (S. 562): « The pericycle makes up about a third as much of the region outside of the cambium as the phloem. » Darauf fährt der genannte Autor fort (S. 562 und 563): « The pericycle remains meristematic throughout the growing season; both radial and tangential division of cells takes place. Oil ducts are present near the periphery of the pericycle. » Den Abschluß nach außen bildet ein Periderm (S. 563): « The periderm, formed from pericyclic cells, is five to eight cells in width. The phellogen forms cork cells on the outside and phelloderm cells inside. The number of cork cells formed is much greater than the number of phelloderm cells, since the cork cells are constantly sloughed off and replaced. » (Zur Anatomie der Karotte vgl. auch: *de Bary*, 1877, S. 531, *Solereder*, 1899, S. 479 ff., *Fruwirth*, 1904, S. 118, *Haberlandt*, 1918, S. 651, *Becker-Dillingen*, 1938, S. 611 ff. *Metcalfe and Chalk*, 1950, S. 719). Ich verwendete für meine Untersuchungen diejenige Partie der Karotte, die zwischen dem Kambium und den von *Havis* als Perizykel bezeichneten Schichten liegt, das « Phloem », das im folgenden als Wurzelrinde angeführt ist. Die Beschreibung von *Havis* und auch eigene Befunde ließen jedenfalls dieses Rindengewebe als weitgehend homogen und damit für meine Untersuchungen als geeignet erscheinen. Gröbere Störungen verursachen einzig abzweigende Seitenwürzelchen, was aber makroskopisch sichtbar ist, sodaß Objekte, die solches Gewebe enthalten, leicht vermieden werden können.

Weiter experimentierte ich mit Kartoffelknollen (***Solanum tuberosum* L.**). Zur Untersuchung gelangte das parenchymatische Speicher-gewebe, das zwischen dem peripher gelegenen Bündelring und dem verhältnismäßig kleinen Markkörper liegt. Nach *Artschwager* (1924, S. 815) sind diese Schichten ziemlich homogen. Sie bestehen zur Hauptsache aus großen Parenchymzellen, zwischen welche kleine Phloemgruppen eingelagert sind. Er schreibt dazu: « In their entirety the tissues so far discussed – namely, cortex, pith, and vascular ring – form

only a small part of the tuber. By far the larger bulk of tuber tissue lying between cortex and pith and divided into two unequal parts by the narrow vascular ring consists of large polyhedral parenchyma cells in which small islets of phloem are embedded. » Jedenfalls dürfen auch nach eigener Erfahrung Objekte aus der verwendeten Knollenpartie als anatomisch ziemlich einheitlich bezeichnet werden. (Zur Anatomie vgl. ferner : *de Vries*, 1918, S. 204 ff., *Tschirch* und *Oesterle*, 1900, S. 233, *Becker-Dillingen*, 1928, S. 249, *Reinders*, 1942, S. 6.)

C. Präparation des Untersuchungsmaterials

Als erstes war zu erwägen, ob eine Präparation des Untersuchungsmaterials in Luft zulässig sei. Zur Beurteilung der Größe dieser Fehlerquelle schnitt ich aus einer frischen Karotte parallelepipedische Objekte von 1,2 mm Dicke und einer Grundfläche von 6 mm² (2 × 3 mm) heraus und brachte sie von Luft umgeben zwischen Taster und Glästischchen.

Tabelle 1

Daucus Carota

Wurzelrinde, in Luft präpariert und in Luft gemessen. Wo für **Daucus** nichts weiteres vermerkt ist, wurde die Dickenänderung parallel zur Längsachse gemessen.

Versuch	Dickenänderung nach Minuten												
	-1	-3	-4	-5	-6	-7	-9	-14	-18	-23	-34 ¹		
1	1	2	3	4	5	8	15	20	25	30	40 ²		
	-5	-7	-9	-11	-13	-15	-17	-22	-28	-41	-52		
2	1	2	3	4	6	7	9	15	20	30	40		
	-5	-9	-13	-16	-18	-20	-28	-34	-41	-48	-66		
3	1	2	4	6	8	10	15	20	25	30	40		

¹ Die Dickenänderung ist in Teilstrichen des Okularmikrometers wiedergegeben. Die Anzahl der Teilstriche ist in jedem Zeitpunkt als Gesamtdickenänderung von Versuchsbeginn weg zu verstehen. Dies gilt für alle Untersuchungen mit der Hebelmethode.

² Zeit in Minuten nach Versuchsbeginn ; gilt ebenfalls für alle folgenden Versuche mit der Hebelmethode.

Versuch	Dickenänderung nach Minuten											
	- 9	- 12	- 16	- 21	- 24	- 28	- 38	- 48	- 58	- 70	- 95	
4	1	2	4	6	8	10	15	20	25	30	40	
5	- 3	- 6	- 8	- 10	- 12	- 14	- 22	- 31	- 42	- 54	- 81	
6	1	3	5	6	8	10	15	20	25	30	40	
7	- 3	- 5	- 7	- 9	- 11	- 13	- 15	- 20	- 30	- 39	- 71	
7	1	3	4	6	8	10	15	20	25	30	40	
8	- 3	- 6	- 10	- 17	- 28	- 54						
8	1	15	20	25	30	40						
9	- 2	- 5	- 9	- 12	- 16	- 19	- 21	- 29	- 37	- 57	- 79	
9	1	2	4	6	8	9	10	15	20	30	40	
10	- 4	- 7	- 9	- 11	- 15	- 17	- 18	- 23	- 33	- 42	- 69	
10	1	2	3	4	7	8	10	15	25	30	40	

Diese 10 Versuche zeigen, daß die Zusammenziehungen des Gewebes in der ersten Minute 1-9 Teilstriche betragen. Für Saugkraftmessungen ist nach Vergleich von Tab. 1 mit Tab. 5,6 und 7 ein Arbeiten in Luft zulässig, da die ganze Präparation vom Schneiden bis zur ersten Ablesung bei einiger Übung kaum eine Minute Zeit in Anspruch nimmt (vgl. *Malin*, 1932, S. 365). Um die Gewebespannungen zu studieren, die einerseits durch das Schneiden selber und anderseits durch das Isolieren eines Gewebestückes aus der ganzen Wurzel entstehen, wurde das Verhalten von Karotten- und Kartoffelstückchen in Paraffinöl untersucht. Das Schneiden erfolgte ausschließlich mit Rasierklingen.

Daucus Carota weist in den ersten 30 Minuten Kontraktionen von 3 - 14, das Gewebe der Kartoffelknolle von 4 - 20 Teilstrichen auf. Während der dritten halben Stunde betragen die Dickenänderungen bei **Daucus** noch - 2 bis + 1, bei der Kartoffelknolle in der zweiten Stunde noch + 1 bis - 5 Teilstriche. Somit dürften nach einstündigem Verbleiben der Objekte in Paraffinöl die Spannungsdifferenzen einigermaßen ausgeglichen sein. Noch größer werden diese, wenn das Untersuchungsgewebe mit einem Korkbohrer herausgestochen wird. Zur Veranschaulichung seien folgende Versuche angeführt (vgl. Tab. 4).

Tabelle 2

Daucus Carota

Wurzelrinde, in Paraffinöl präpariert und in Paraffinöl untersucht. Objektgröße wie bei Tab. 1.

Versuch	Dickenänderung nach Minuten											
	- 2	- 1	- 3	- 5	- 8	- 14	- 19	- 20	- 20	- 19	- 19	
1	1	2	3	5	9	30	60	90	120	300	360	
2	- 1	- 2	- 3	- 4	- 3	- 2	- 1	0	0	+ 1	+ 1	
	1	5	6	8	25	30	40	50	60	90	360	
3	- 1	- 3	- 3	- 4	- 5	- 6	- 8	+ 4	+ 19			
	1	9	20	30	40	60	90	360	25 ^h			
4	- 1	- 2	- 3	- 4	- 3	- 3	+ 1	+ 2	+ 5	+ 3	- 3	- 9
	2	6	7	10	15	30	60	90	270	18 ^h	49 ^h	90 ^h

Tabelle 3

Solanum tuberosum

Knollengewebe in Paraffinöl präpariert und in Paraffinöl gemessen. Parallelepipedische Objekte von 1,2 mm Dicke und 6 mm² Grundfläche (2 × 3 mm)¹.

Versuch	Dickenänderung nach Minuten											
	0	- 1	- 2	- 3	- 4	- 5	- 4	+ 4				
1	1	4	6	20	30	60	120	360				
2	- 1	- 4	- 5	- 6	- 10	- 15	- 20	- 25	- 25	- 20		
	1	4	7	10	20	30	60	120	180	360		
3	- 1	- 2	- 3	- 3	- 10	- 13	- 12					
	1	3	5	10	60	120	180					
4	- 4	- 6	- 8	- 9	- 10	- 14	- 20	- 23	- 21	- 19	- 14	
	1	2	3	4	5	10	30	60	120	180	360	

¹ Diese Objektgröße gilt für alle Versuche mit **Solanum tuberosum**, sofern nichts anderes bemerkt ist.

Tabelle 4

Daucus Carota

Wurzelrinde in Luft präpariert und in Luft gemessen.

Zylinderförmige Objekte mit einem Durchmesser von 4 mm und einer Dicke von 1,2 mm (Präparation mit Korkbohrer).

Versuch	Dickenänderung nach Minuten							
	+ 6	+ 9	+ 11	+ 15	+ 25	+ 18	- 8	- 19
1	1	2	3	5	9	10	15	20
2	- 2	- 5	- 7	- 11	- 18	- 21	- 28	- 30
3	1	2	3	4	6	7	9	10
	+ 1	+ 3	+ 10	+ 16	+ 25	+ 32	+ 31	+ 23
	1	2	4	5	7	23	24	30
								- 3
								50

In zwei von drei Fällen sind während der ersten Minuten sogar positive Werte zu verzeichnen, die aus der Dickenzunahme durch den Ausgleich der Gewebespannungen minus der Abnahme durch die Verdunstung resultieren.

Es scheint am ehesten möglich, in einer Versuchsreihe wirklich vergleichbare Objekte zu haben, wenn diese einer möglichst eng begrenzten Stelle von weitgehend einheitlicher Gewebeart und ein und derselben Karotte entnommen werden. Tatsächlich zeigt die folgende Tabelle, daß jedenfalls Karotten, die den Winter über im Keller lagen, Saugkraftunterschiede aufweisen können.

Aus Tab. 5 geht hervor, daß zu Vergleichszwecken nicht zwei Objekte aus zwei verschiedenen Karotten genommen werden dürfen, da die Wasserabsorption infolge verschiedener Saugkräfte natürlich auch nicht dieselbe sein würde.

Ich hatte noch die Frage zu prüfen, ob es zu Vergleichszwecken zulässig sei, Gewebestückchen aus verschiedenen Stellen ein und derselben Karotte zu verwenden. Um dies abzuklären, untersuchte ich die Saugkraftverteilung. (Tab. 6 und 7)

Tabelle 5

Daucus Carota

Saugkraftmessungen an zwei verschiedenen Karotten.

Untersuchungsmaterial: Im Keller überwinternte Karotten (Sorte Nantes).

Rindenschichten (« Perizykel ») der Basis der Karotte.

Rohrzucker- konzentra- tion in Mol	Dickenänderung nach Minuten					Mittlere Saugkraft in Atm.
	1. Karotte (Nantes)					
0,45	+ 10 4	+ 10 12	+ 10 16	+ 10 21	+ 10 30	> 12,8
0,50	0 2	+ 1 5	+ 2 9	+ 3 14	+ 3 19	+ 4 30
0,55	0 1	- 4 6	- 12 10	- 21 18	- 34 25	- 39 30
0,60	- 4 2	- 9 6	- 12 11	- 20 21	- 30 30	< 16,2
						< 18,0
	2. Karotte (Nantes)					
0,50	+ 6 1	+ 12 2	+ 43 8	+ 65 15	+ 78 23	+ 87 30
0,55	+ 4 1	+ 6 6	+ 9 13	+ 12 20	+ 17 30	> 14,5
0,60	+ 1 1	+ 2 5	- 3 11	- 5 16	- 8 23	- 13 30
0,65	- 4 1	- 16 4	- 25 18	- 30 23	- 35 30	< 16,2
						< 18,0
						< 19,8

Zur Feststellung der Saugkraftverteilung auf dem Querschnitt der Karotte wurden Messungen an fünf verschiedenen Stellen vorgenommen. Die erste bezieht sich auf die äußern Rindenschichten (« Perizykel »), die zweite auf die nächsten, nach innen gelegenen Rindenschichten (« Phloem »), die dritte auf die Umgebung des Kambiums, die vierte und fünfte beziehen sich auf den Holzkörper.

Zur Saugkraftbestimmung an einer bestimmten Stelle des Querschnittes wurden jeweils 4-6 senkrecht übereinanderliegende Objekte verwendet.

Tabelle 6

Daucus Carota

Saugkraftverteilung in der Längsrichtung der peripheren Rindenschichten („Perizykel“). Untersuchungsmaterial: Im Keller überwinternte Karotten (Sorte Nantes).

Rohrzucker- konzentra- tion in Mol	Dickenänderung nach Minuten						Mittlere Saugkraft in Atm.
	<i>Basis der Karotte</i>						
0,45	+ 10 4	+ 10 12	+ 10 16	+ 10 21	+ 10 30		> 12,8
0,50	0 2	+ 1 5	+ 2 9	+ 3 14	+ 3 19	+ 4 30	> 14,5
0,55	0 1	- 4 6	- 12 10	- 21 18	- 34 25	- 39 30	< 16,2
0,60	- 4 2	- 9 6	- 12 11	- 20 21	- 30 30		< 18,0
<i>Mitte der Karotte</i>							
0,45	+ 3 1	+ 12 6	+ 18 16	+ 22 25	+ 24 30		> 12,8
0,50	+ 2 1	+ 3 6	+ 3 11	+ 3 17	+ 3 20	+ 2 30	> 14,5
0,55	- 2 1	- 3 4	- 4 9	- 10 23	- 14 30		< 16,2
<i>Spitze der Karotte</i>							
0,40	+ 8 1	+ 16 9	+ 19 12	+ 29 20	+ 37 25	+ 45 30	> 11,2
0,45	+ 2 1	+ 11 8	+ 13 11	+ 19 19	+ 22 24	+ 24 30	> 12,8
0,50	+ 2 2	+ 3 5	+ 3 9	+ 5 16	+ 6 22	+ 7 30	> 14,5
0,55	- 4 1	- 20 4	- 48 13	- 53 15	- 70 25	- 77 30	< 16,2

Tabelle 7

Daucus Carota

Verteilung der Saugkraft auf dem Querschnitt. Untersuchungsmaterial: Im Keller überwinternte Karotten (Sorte Nantes).

Rohrzucker- konzentra- tion in Mol	Dickenänderung nach Minuten						Mittlere Saugkraft in Atm.
<i>Außere Rindenschichten (« Perizykel »)</i>							
0,50	+ 6 1	+ 12 2	+ 43 8	+ 65 15	+ 78 23	+ 87 30	> 14,5
0,55	+ 4 1	+ 6 6	+ 9 13	+ 12 20	+ 17 30		> 16,2
0,60	+ 1 1	+ 2 5	- 3 11	- 5 16	- 8 23	- 13 30	< 18,0
0,65	- 4 1	- 16 4	- 25 18	- 30 23	- 35 30		< 19,8
<i>Nächste, nach innen gelegene Rindenschichten (« Phloem »)</i>							
0,40	+ 17 2	+ 25 5	+ 30 8	+ 43 16	+ 50 23	+ 58 30	> 11,2
0,45	+ 4 1	+ 10 6	+ 15 12	+ 18 21	+ 21 28	+ 22 30	> 12,8
0,50	+ 1 1	+ 1 8	+ 2 16	+ 4 23	+ 8 30		> 14,5
0,55	- 4 3	- 10 9	- 15 20	- 16 28	- 16 30		< 16,2
<i>Umgebung des Kambiums</i>							
0,40	+ 1 1	+ 2 3	+ 3 14	+ 3 20	+ 3 30		> 11,2
0,45	+ 1 1	+ 2 3	+ 2 12	+ 2 18	+ 2 30		> 12,8
0,50	- 2 1	- 10 6	- 14 11	- 15 26	- 15 30		< 14,5
0,55	- 2 1	- 5 3	- 28 21	- 30 30			< 16,2

Rohrzucker- konzentra- tion in Mol	Dickenänderung nach Minuten					Mittlere Saugkraft in Atm.
<i>Außere Holzschichten</i>						
0,40	+ 4	+ 12	+ 13	+ 14	+ 15	> 11,2
	1	7	12	22	30	
0,45	0	+ 3	+ 4	+ 5	+ 5	> 12,8
	1	5	9	19	30	
0,50	- 1	- 6	- 8	- 10	- 12	< 14,5
	1	10	16	23	30	
0,55	- 2	- 5	- 10	- 20	- 26	< 16,2
	1	4	8	17	23	
<i>Innere Holzschichten</i>						
0,40	+ 5	+ 8	+ 8	+ 8	+ 8	> 11,2
	1	8	18	24	30	
0,45	+ 1	+ 3	+ 4	+ 4	+ 4	> 12,8
	1	5	16	21	30	
0,50	- 2	- 5	- 13	- 13	- 14	< 14,5
	1	4	14	19	30	

In der Rinde wurden in gleicher Entfernung von der Korkschicht in der Längsrichtung keine wesentlichen Saugkraftunterschiede konstatiert. Die mittlere Saugkraft von Objekten aus der Basis, der Mitte und der Spitze der Karotte lag zwischen 14,5 und 16,2 Atm (durch Interpolation : Basis 14,5 Atm, Mitte 14,8 Atm und Spitze 14,5 Atm). Von außen nach innen ist dagegen eine Abnahme zu verzeichnen, indem in der äußersten Schicht eine mittlere Saugkraft zwischen 16,2 und 18,0 Atm (durch Interpolation : 17,2 Atm), in der innersten zwischen 12,8 und 14,5 Atm (durch Interpolation : 13,1 Atm) zu finden ist, was sich bei diesen im Keller überwinternten Karotten mit der Transpiration der peripheren Partien erklären läßt.

Somit mußten die zu vergleichenden Objekte mindestens aus gleicher Entfernung vom Kork entnommen werden. Gewebestückchen, deren Verhalten gegenüber verschiedenen Flüssigkeiten verglichen werden sollten, untersuchte ich mit ein und demselben Hebelapparat, um allfällige Unterschiede zu vermeiden, die auf eine verschieden starke Vergrößerung zurückgeführt werden könnten. Die Präparation

hatte somit in Paraffinöl zu erfolgen, worin das Versuchsmaterial bis zur Untersuchung zu belassen war.

Aus der Notwendigkeit, die Präparation in Paraffinöl vornehmen zu müssen, ergab sich eine weitere Frage : Beeinflußt das verschieden lange Verweilen der Objekte in Paraffinöl die Wasserabsorption in irgend einer Weise?

Zum vornehmerein durfte erwartet werden, daß während der notwendigen Wartezeit in Paraffinöl bezüglich der Absorption kaum eine wesentliche Veränderung eintritt ; denn nach *Segmüller* (1948, S.142 ff.) wurde gerade bei der Kartoffel mit der Hebelmethode für die fragliche Zeit weder eine Saugkraftänderung noch eine Verlangsamung der Dickenänderungen von Bedeutung gefunden.

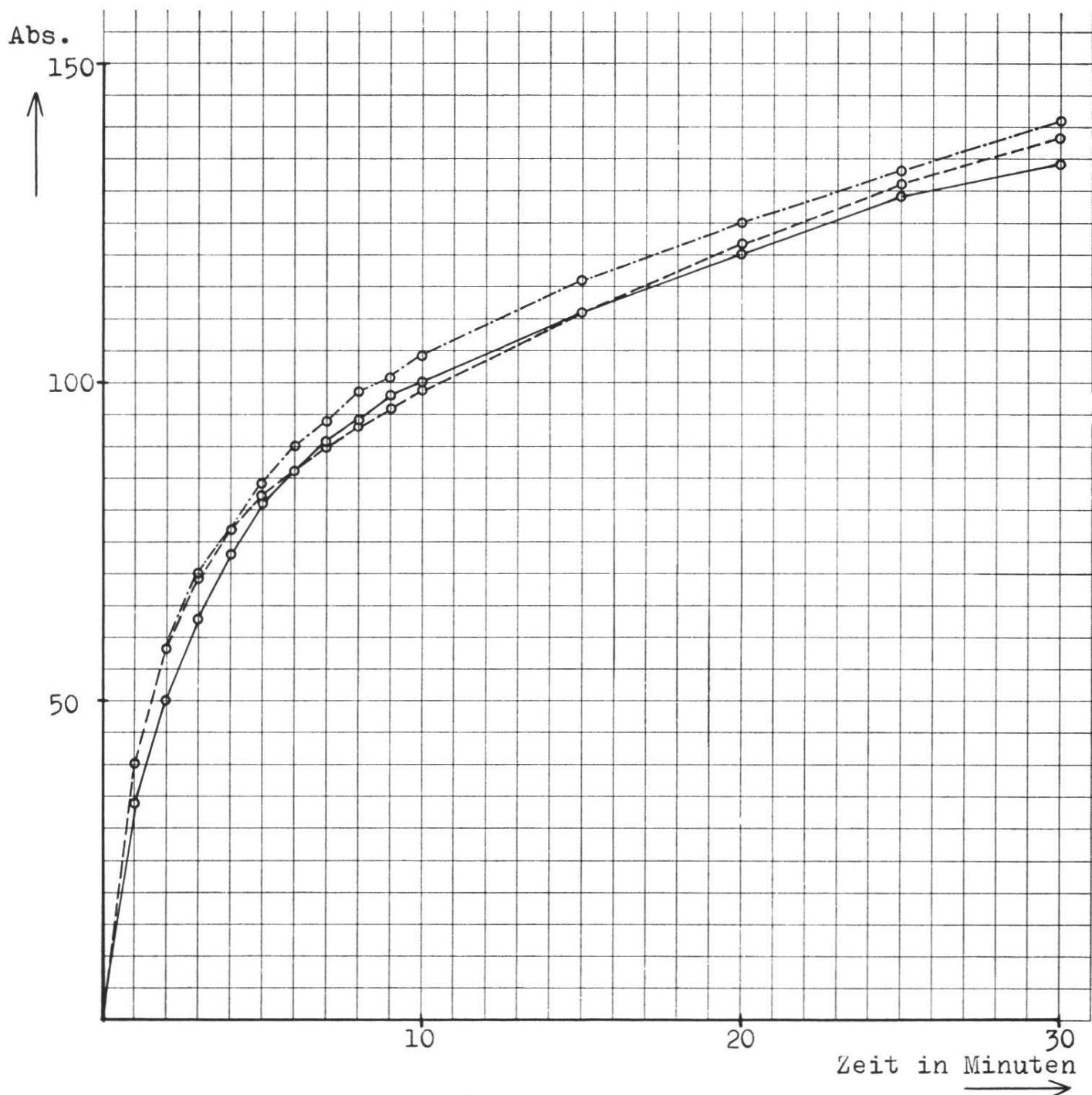
Zur Beantwortung dieser Frage schnitt ich aus einer Kartoffelknolle drei vergleichbare Gewebestückchen heraus und untersuchte das erste nach einstündigem Verweilen in Paraffinöl, das zweite nach zwei und das dritte nach drei Stunden. 15 Mal führte ich diese drei Vergleichsmessungen aus und berechnete die Mittelwerte. Letztere habe ich auf ganze Zahlen aufgerundet.

Tabelle 8

Solanum tuberosum

Wasserabsorption durch Objekte, die vor der Untersuchung verschieden lang in Paraffinöl lagen. (Mittel von 15 Versuchen.)

Dauer der Paraffinölein- lage in Stunden		Dickenänderung nach Minuten						
		+ 34	+ 50	+ 63	+ 73	+ 81	+ 86	+ 91
1	1	1	2	3	4	5	6	7
	+ 94	+ 98	+ 100	+ 111	+ 120	+ 129	+ 134	
	8	9	10	15	20	25	30	
	+ 40	+ 58	+ 69	+ 77	+ 82	+ 86	+ 90	
2	1	2	3	4	5	6	7	
	+ 93	+ 96	+ 99	+ 111	+ 122	+ 131	+ 138	
	8	9	10	15	20	25	30	
	+ 40	+ 58	+ 70	+ 77	+ 84	+ 90	+ 94	
3	1	2	3	4	5	6	7	
	+ 98	+ 101	+ 104	+ 116	+ 125	+ 133	+ 141	
	8	9	10	15	20	25	30	



Kurve zu Tab. 8

Solanum tuberosum

Einfluß von Paraffinöl auf die Wasserabsorption

— 1-stündige Paraffinöleinlage

- - - 2-stündige Paraffinöleinlage

- - - - 3-stündige Paraffinöleinlage

Abs. bedeutet die Dickenzunahme in Teilstichen des Okularmikrometers

D. Fehlerquellen

Auf Fehlerquellen, die bei Messungen mit der Hebelmethode möglich sind, haben schon *Ursprung* und *Blum* (1930, S. 309 ff.) hingewiesen.

Beim Eintauchen des in Luft liegenden Gewebestückchens in die Flüssigkeit zeigt der Taster fast immer eine mehr oder weniger große Bewegung. Diese röhrt zunächst her vom kapillaren Eindringen der Flüssigkeit zwischen Objekt und Glastischchen (vgl. *Ursprung* und *Blum*, 1930, S. 309 ff.) und von allfälligen Erschütterungen (*Malin*, 1932, S. 369). Störungen durch kapillares Eindringen zwischen Objekt und Glastischchen können vermieden werden, indem das Gewebe in einen Tropfen der Versuchslösung gebracht wird.

Zuweilen kann es vorkommen, daß das Objekt durch den Taster nicht genügend beschwert ist, sodaß es beim Eintauchen etwas gehoben wird und nicht mehr genau in die ursprüngliche Lage zurückfällt. Dies ist besonders der Fall bei schwer benetzbaren Geweben. Entsprechende Versuche habe ich mit fettigen Deckglassplittern gemacht. Jedenfalls kann die erste zuverlässige Ablesung erst nach dem Eintauchen in die Flüssigkeit erfolgen. Krümmungerscheinungen ließen sich bei meinem Untersuchungsmaterial keine beobachten, sofern eine bestimmte Objektgröße nicht überschritten wurde. Geeignet schienen mir Parallelepipede von 1-1,5 mm Dicke, 3 mm Länge und 2 mm Breite. Die konstante Dicke konnte dadurch erreicht werden, daß ich mit zwei parallel gerichteten Rasierklingen Doppelschnitte ausführte.

Falsche Resultate entstehen, wenn das Untersuchungsgewebe Luft aus den Interzellularen zwischen das Objekt und das Glastischchen abgibt, was meist schon makroskopisch oder mit Hilfe einer Lupe festgestellt werden kann. Zudem ist das nur der Fall bei rasch eindringenden Flüssigkeiten, wie Alkohol oder bei Temperatursteigerung.

II. Das Verhalten von Gewebestückchen in Wasser

A. In Wasser von Zimmertemperatur

Tabelle 9

Daucus Carota

Wurzelrinde von Frischmaterial in destilliertem Wasser untersucht. Die parallelepipedischen Objekte von 1,2 mm Dicke und 6 mm² Grundfläche (2 × 3 mm)¹ wurden in Paraffinöl präpariert. Die Messungen erfolgten an verschiedenen Karotten und nicht gleichzeitig.

Wassertemperatur 18° C.

Versuch	Dickenänderung nach Minuten										
	+ 14	+ 23	+ 27	+ 30	+ 31	+ 33	+ 35	+ 39	+ 40		
1	3	5	7	9	10	15	20	60	100		
2	+ 7	+ 21	+ 32	+ 41	+ 44	+ 47	+ 49	+ 54	+ 57	+ 59	+ 60
	1	3	5	7	8	9	10	15	20	60	100
3	+ 12	+ 20	+ 24	+ 31	+ 34	+ 36	+ 38	+ 44	+ 47	+ 49	+ 49
	2	4	5	7	8	9	10	15	30	60	100
4	+ 5	+ 11	+ 14	+ 18	+ 21	+ 23	+ 32	+ 38	+ 40	+ 38	
	1	3	5	7	9	10	15	20	30	60	
5	+ 22	+ 28	+ 37	+ 41	+ 42	+ 46	+ 47	+ 46	+ 43		
	4	5	7	9	10	15	20	30	60		

Diese fünf Versuche zeigen, daß in den meisten Fällen die stärkste Dickenzunahme in den ersten 20-30 Minuten erfolgt. Nach dieser Zeit ist die Absorption gewöhnlich nur mehr gering, oder sie wird, wie die zwei letzten Versuche zeigen, sogar negativ. Diese Dickenabnahme kann auf verschiedene Ursachen zurückgeführt werden. Als nahe liegendste möchte man Krümmungserscheinungen bezeichnen, was sich bei solch minimalen Dickenänderungen nicht leicht nachweisen läßt. Hauptursache aber dürfte Exosmose sein, bei welcher Diffusion, vielleicht erhöht infolge Schädigung des Zellplasmas durch destilliertes Wasser, oder Zerstörung von osmotischem Material eine Rolle spielen könnte.

¹ Diese Objektgröße gilt für alle folgenden Versuche mit **Daucus**, sofern nichts vermerkt ist.

Ähnliches Verhalten zeigte auch das Gewebe der Kartoffelknolle, wie folgende Tabelle zeigt.

Tabelle 10

Solanum tuberosum

Parenchymatisches Gewebe von Frischmaterial in destilliertem Wasser untersucht. Die Messungen erfolgten an verschiedenen Kartoffeln und nicht gleichzeitig.

Wassertemperatur 18° C. (Präparation in Paraffinöl.)

Versuch	Dickenänderung nach Minuten											
	+ 24	+ 40	+ 46	+ 50	+ 53	+ 56	+ 58	+ 60	+ 62	+ 65		
1	1	2	3	4	5	6	7	8	10	30		
2	+ 26	+ 42	+ 47	+ 50	+ 52	+ 54	+ 56	+ 58	+ 59	+ 59		
	1	3	4	5	6	7	9	15	20	30		
3	+ 21	+ 34	+ 41	+ 45	+ 50	+ 52	+ 54	+ 55	+ 55	+ 55		
	1	2	3	4	6	7	9	15	20	30		
4	+ 36	+ 45	+ 50	+ 54	+ 56	+ 58	+ 61	+ 60	+ 58	+ 54		
	2	3	4	5	6	7	10	15	20	30		

Das Kartoffelgewebe zeigt einen ähnlichen Absorptionsverlauf wie die Karottenrinde. Auch hier lässt sich zuweilen nach einem erreichten Maximum eine Dickenabnahme feststellen. Als Ursachen hierfür dürften wiederum die oben angeführten gelten. Gegenüber der Karotte weist dieses Objekt bei gleicher Dicke in der gleichen Zeiteinheit eine stärkere Dickenzunahme auf, was mit unterschiedlichen Permeabilitäts-, Plastizitäts- oder Saugkraftverhältnissen in Zusammenhang gebracht werden mag.

Die Gesamtdickenänderung variiert oft sehr stark bei Objekten derselben Größe und gleichartigen Gewebes von einer **Daucus**-Wurzel zu andern oder bei verschiedenen Kartoffelknollen. So kann ein Gewebestück ein anderes in der Dickenzunahme in Wasser um das Doppelte und mehr übertreffen (vgl. Tab. 9 und 11 für die Karotte sowie Tab. 10 und 14 für die Kartoffel). Dieselben Faktoren, die für ungleiche Absorption der Karottenrinde und des Kartoffelparenchyms geltend gemacht wurden (verschiedene Permeabilitäts-, Plastizitäts- und Saugkraftverhältnisse), mögen auch in diesem Falle zutreffen.

Ebenso kann die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme unterschiedlich sein, was teilweise ungleichem Befreien des Untersuchungsmaterials von Paraffinöl zuzuschreiben ist.

Um das Verhalten gleicher Gewebe bei verschiedenen Außenbedingungen zu beobachten, müssen vergleichbare Objekte hergestellt werden. Einmal sind sie nach den vorausgehenden Ausführungen derselben Karotte bzw. Kartoffel zu entnehmen und nach Möglichkeit derselben Stelle, um Saugkraftdifferenzen zu vermeiden (vgl. Tab. 5 und 6). Weiter darf eine Vergleichsserie auch nicht Gewebestücke aufweisen, die an Seitenwurzeln angrenzen oder sogar Gewebe davon enthalten, was praktisch nur für **Daucus** in Frage kommt. Natürlich war besonders auf gleiche Dimensionen, vor allem auf gleiche Dicke zu achten. Um allfällige Gewebespanssungen sich ausgleichen zu lassen, kamen die Objekte mindestens für eine Stunde in Paraffinöl (vgl. Tab. 2 und 3). Unterschiedliche Werte, verursacht durch verschieden starke Vergrößerungen, wurden vermieden, indem ich die Messungen einer Serie jeweils mit ein und demselben Apparate durchführte.

So schnitt ich gleichzeitig vergleichbare Parallelepipede und brachte sie in Paraffinöl. Nach ca. einstündigem Verweilen experimentierte ich mit dem ersten der Reihe. Daß durch Paraffinöleinlagen bis zu drei Stunden die Wasseraufnahme kaum beeinflußt wird, ist bereits nachgewiesen worden (vgl. Tab. 8).

Bei Berücksichtigung aller oben angeführten Faktoren war es möglich, Serien von Objekten zu erhalten, die bei gleichen Außenbedingungen dieselben Dickenänderungen aufwiesen.

In den einzelnen Versuchsserien zeigen die extremen Werte Unterschiede bis zu ca. 8 %. Diese Streuungen wären schon verständlich, wenn sie einzig auf unterschiedliche Schnittdicke zurückgeführt werden dürften. Wie ich feststellte, entfallen auf ein Objekt von 1,2 mm Dicke ca. 25 Zellschichten. Nun ist leicht einzusehen, daß in einem Falle die obere und untere Grenzzellschicht intakt bleiben oder beiderseits verletzt werden kann, wenn die Schnittdicke nur um wenige μ variiert. Natürlich werden auch individuelle Unterschiede eine Streuung bewirken.

Die Versuche mit Karottenparenchym zeigen jedenfalls, daß es möglich ist, vergleichbare Objekte herzustellen, welche nach einer Einlage von 20-30 Minuten Dickenänderungen aufweisen, die nicht mehr wie 8 % voneinander differieren.

Tabelle 11

Daucus Carota

Serien von je drei vergleichbaren Objekten aus dem Rindenparenchym der Wurzel (in destilliertem Wasser).

Ver-
such

Dickenänderung
nach Minuten

I. Serie

1	+ 15	+ 23	+ 28	+ 31	+ 33	+ 35	+ 36	+ 37	+ 38	+ 39	+ 42	+ 44
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	15	20
2	+ 11	+ 19	+ 25	+ 29	+ 32	+ 34	+ 36	+ 38	+ 39	+ 40	+ 44	+ 47
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	15	20
3	+ 13	+ 22	+ 28	+ 32	+ 34	+ 36	+ 38	+ 40	+ 41	+ 42	+ 45	+ 47
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	15	20

II. Serie

1	+ 7	+ 12	+ 15	+ 16	+ 17	+ 18	+ 19	+ 20	+ 21	+ 22	+ 24	+ 26	+ 26	+ 27	+ 28
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	15	20	25	30	40
2	+ 15	+ 21	+ 24	+ 25	+ 26	+ 26	+ 27	+ 28	+ 28	+ 28	+ 29	+ 29	+ 30	+ 30	+ 30
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	15	20	25	30	40
3	+ 10	+ 15	+ 18	+ 20	+ 20	+ 21	+ 21	+ 22	+ 22	+ 23	+ 25	+ 26	+ 27	+ 28	+ 28
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	15	20	25	30	40

III. Serie

1	+ 9	+ 14	+ 17	+ 20	+ 22	+ 23	+ 24	+ 25	+ 26	+ 27	+ 29	+ 32	+ 33	+ 35	+ 36
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	15	20	25	30	40
2	+ 10	+ 15	+ 18	+ 20	+ 21	+ 22	+ 22	+ 23	+ 24	+ 24	+ 26	+ 29	+ 30	+ 31	+ 33
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	15	20	25	30	40
3	+ 7	+ 13	+ 17	+ 19	+ 21	+ 23	+ 24	+ 25	+ 26	+ 27	+ 30	+ 33	+ 34	+ 35	+ 36
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	15	20	25	30	40

IV. Serie

1	+ 7	+ 11	+ 14	+ 16	+ 18	+ 20	+ 21	+ 22	+ 23	+ 23	+ 25	+ 26	+ 27	+ 27	+ 28
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	15	20	25	30	40
2	+ 6	+ 10	+ 13	+ 16	+ 18	+ 19	+ 20	+ 21	+ 22	+ 23	+ 25	+ 27	+ 28	+ 28	+ 29
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	15	20	25	30	40
3	+ 8	+ 12	+ 15	+ 17	+ 19	+ 20	+ 21	+ 22	+ 23	+ 24	+ 25	+ 26	+ 27	+ 28	+ 28
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	15	20	25	30	40

Wie aus Tabelle 12 hervorgeht, kann die Streuung noch weiter reduziert werden, wenn man mit Mittelwerten arbeitet. Im folgenden errechnete ich das Mittel der Dickenänderungen bis zur 20. Minute: Das erste Mittel wurde aus den vier ersten Versuchen der vier Serien (z. B. für die sechste Minute: $+ 35 + 18 + 23 + 20 = + 96 : 4 = + 24$), das zweite aus den vier zweiten und das dritte aus den vier dritten Versuchen der vier Serien erhalten.

Tabelle 12

Daucus Carota

Mittelwerte der 4 Serien zu je 3 vergleichbaren Versuchen (vgl. Tab. 11).

	Dickenänderung nach Minuten											
Mittel aus den 4 Serien der	+ 10	+ 15	+ 18	+ 21	+ 23	+ 24	+ 25	+ 26	+ 27	+ 28	+ 30	+ 32
Versuche 1	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	15	20
Versuche 2	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	15	20
Versuche 3	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	15	20

Je größer die Anzahl der Messungen ist, aus denen die Mittelwerte errechnet werden können, umso geringer wird natürlich die Streuung, umso größer die Zuverlässigkeit bei Vergleichsmessungen. War das Verhalten eines Objektes in der Versuchslösung, verglichen mit Wasser, zu wenig eindeutig, machte ich entsprechend mehr, gewöhnlich bis 10 Versuche, und berechnete die Mittelwerte. War das Verhalten eindeutig, konnte ich mich mit weniger oder gar nur mit einer Vergleichsmessung begnügen.

Obwohl die Parenchymzellen der Kartoffel beträchtlich größer sind, sodaß auf eine Objektdicke von 1,2 mm nur ca. 8 Zellschichten entfallen, so zeigt doch die folgende Versuchsreihe, daß es möglich war, vergleichbare Objekte zu erhalten, deren Dickenänderungen in Wasser nach ungefähr 30 Minuten Streuungen von nicht mehr als 8 % aufwiesen.

Tabelle 13

Solanum tuberosum

Serie von vergleichbaren Objekten in destilliertem Wasser.

Ver- such	Dickenänderung nach Minuten											
	+ 12	+ 19	+ 26	+ 32	+ 39	+ 45	+ 49	+ 59	+ 68	+ 88	+ 105	
1	1	2	3	4	6	8	10	15	20	30	40	
2	+ 8	+ 15	+ 27	+ 32	+ 44	+ 48	+ 58	+ 71	+ 95	+ 114		
3	1	2	3	4	6	9	10	15	20	30	40	
4	+ 10	+ 20	+ 29	+ 36	+ 46	+ 55	+ 57	+ 67	+ 77	+ 95	+ 109	
	1	2	3	4	6	9	10	15	20	30	40	

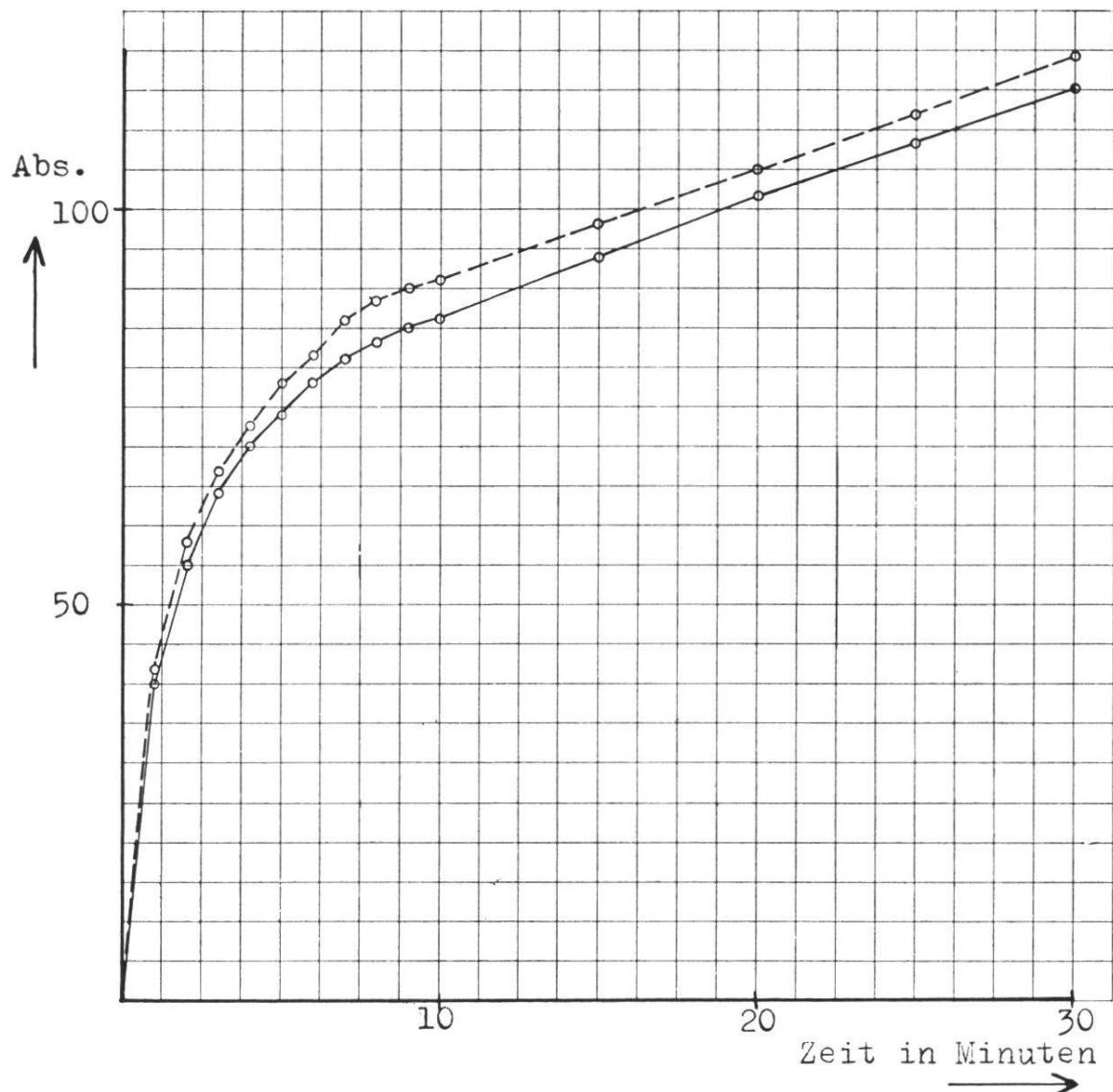
Als weitere methodologische Frage war noch zu prüfen, ob für die vergleichenden Untersuchungen Leitungswasser oder destilliertes Wasser verwendet werden sollte ; denn ich durfte natürlich nicht eine Vergleichsflüssigkeit wählen, die selbst schon ein anomales Verhalten des Untersuchungsgewebes hervorrief. Wie die folgende Tabelle aber zeigt, kann wenigstens für die entsprechende Untersuchungsdauer nicht auf eine schädliche Wirkung meines destillierten Wassers geschlossen werden (vgl. *Ursprung*, 1937, S. 1126).

Tabelle 14

Solanum tuberosum

Absorption in Leitungswasser und in destilliertem Wasser. Mittel von 10 Versuchen.

	Dickenänderung nach Minuten													
	+ 42	+ 58	+ 67	+ 73	+ 78	+ 82	+ 86	+ 88	+ 90	+ 91	+ 98	+ 105	+ 112	+ 119
Dest. Wasser	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	15	20	25	30
Leitungs- Wasser	+ 40	+ 55	+ 64	+ 70	+ 74	+ 78	+ 81	+ 83	+ 85	+ 86	+ 94	+ 102	+ 108	+ 115
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	15	20	25	30



Kurve zu Tab. 14

Solanum tuberosum

— — — Absorption in Leitungswasser
- - - - Absorption in destilliertem Wasser

In dem von mir verwendeten destillierten Wasser ist die mittlere Absorptionsgeschwindigkeit etwas größer als in Leitungswasser, was man einer geringen Saugkraft von letzterem zuschreiben könnte. Allerdings sind die Dickenänderungen so wenig verschieden, daß ein Zufallsresultat nicht ganz ausgeschlossen wäre, zumal das Verhalten in den einzelnen Vergleichsversuchen nicht so eindeutig war. Sicher aber scheint destilliertes Wasser für die Versuchszeit keine beobachtbaren Schädigungen auszulösen, dürfte daher als Vergleichsflüssigkeit geeignet sein.

B. Einfluß der Erwärmung und Abkühlung auf die Wasseraufnahme

1. Untersuchungen mit der Hebelmethode

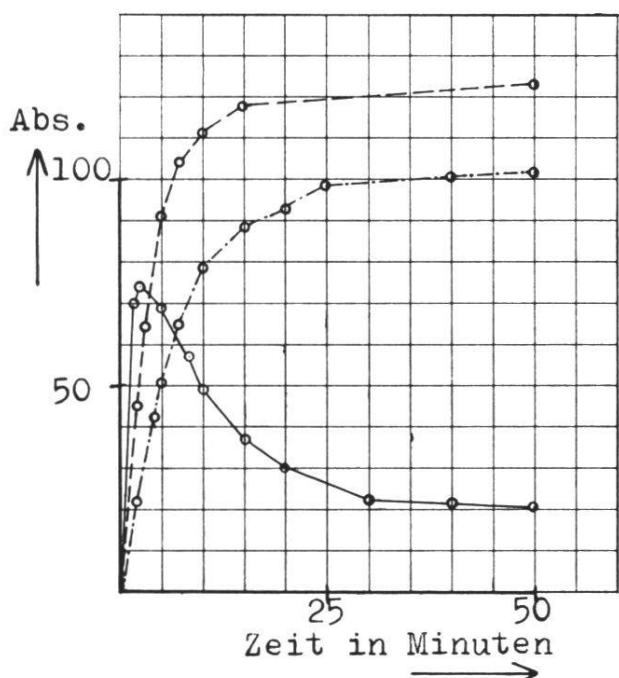
Das Versuchsmaterial bildeten Gewebestückchen von Karotten und Kartoffeln. Das Untersuchungsobjekt wurde wie gewohnt auf das Glastischchen unter den Taster des Hebelapparates gebracht und in ein Zylindergläschen mit destilliertem Wasser von der gewünschten

Tabelle 15

Daucus Carota

Vergleichbare Objekte in destilliertem Wasser von verschiedenen Temperaturen untersucht.

Wasser- temperatur	Dickenänderung nach Minuten											
15, 2-16°	+ 22	+ 43	+ 51	+ 65	+ 74	+ 78	+ 88	+ 93	+ 97	+ 101	+ 102	
	2	4	5	7	9	10	15	20	30	40	50	
40 -41°	+ 45	+ 65	+ 91	+ 104	+ 109	+ 111	+ 117	+ 119	+ 123			
	2	3	5	7	9	10	15	40	50			
56 -57°	+ 70	+ 74	+ 73	+ 69	+ 57	+ 49	+ 37	+ 30	+ 23	+ 22	+ 21	
	2	3	4	5	8	10	15	20	30	40	50	



Kurve zu Tab. 15

Daucus Carota

Absorption in destilliertem Wasser
von verschiedenen Temperaturen

—·— 15, 2-16°
- - - 40 -41°
— 56 -57°

Temperatur eingetaucht. In das Zylindergläschen führte ich auch ein Thermometer ein, dessen Kugel sich auf der Höhe von Glastischchen und Objekt befand. Um die Wassertemperatur im Gläschen zu regulieren, stellte ich dieses in ein Gefäß mit Wasser, in dem die Temperatur durch Erwärmen mittels eines Heizkörpers, dem ein regulierbarer Widerstand vorgeschaltet war, konstant gehalten oder auch beliebig rasch erhöht werden konnte. Zur Abkühlung unter Zimmertemperatur umgab ich das Zylindergläschen mit einem Eismantel. So wurde das Verhalten vergleichbarer Objekte in Wasser von verschiedenen Temperaturen untersucht.

Tabelle 16

Solanum tuberosum

Vergleichbare Objekte in destilliertem Wasser von verschiedenen Temperaturen untersucht.

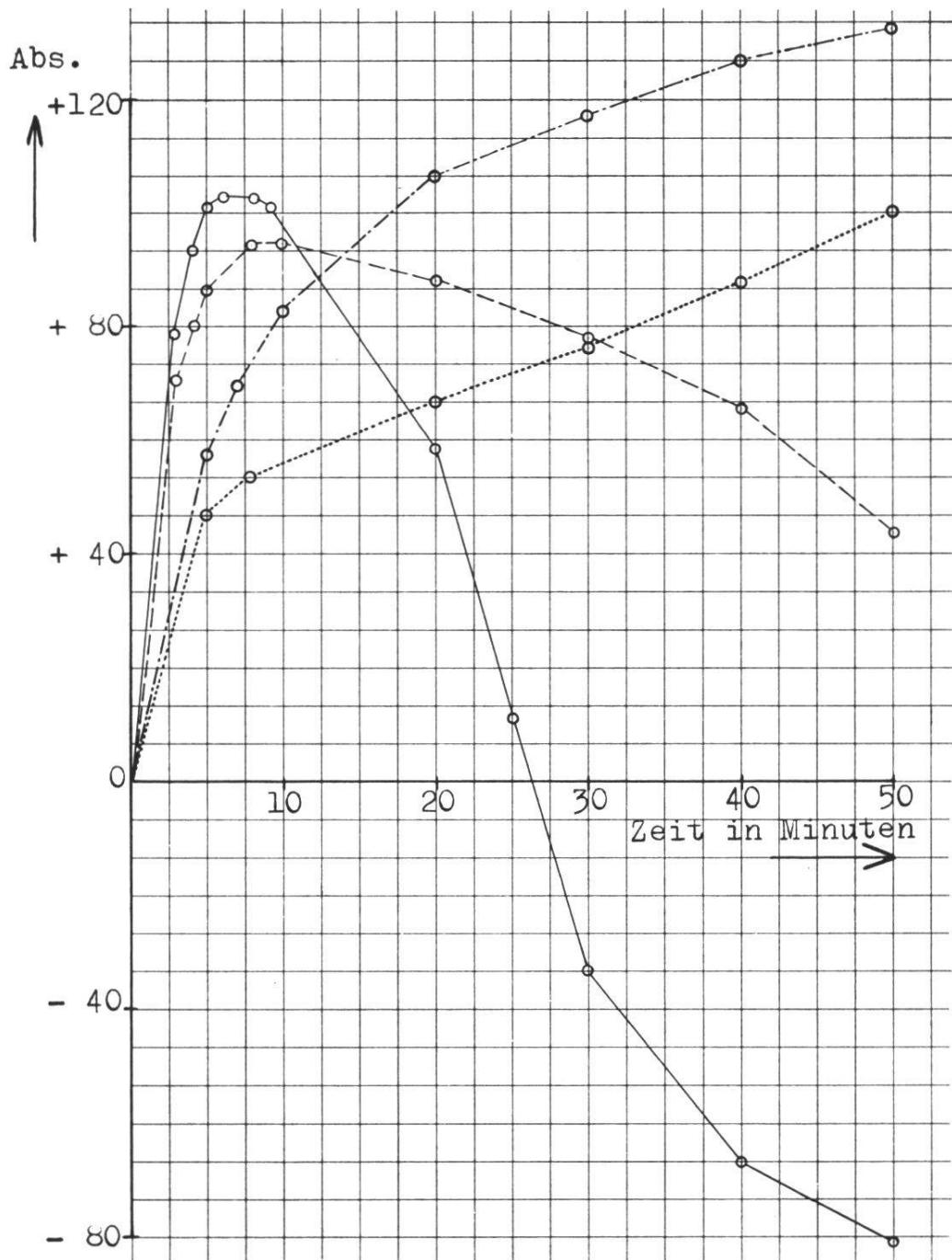
Wasser-temperatur	Dickenänderung nach Minuten								
	+ 6	+ 10	+ 14	+ 17	+ 19	+ 25	+ 31	+ 33	
3-4°	1	2	3	4	5	10	20	30	
16, 4-16, 8°	+ 10	+ 18	+ 23	+ 27	+ 29	+ 38	+ 47	+ 50	
	1	2	3	4	5	10	20	30	
29-30 °	+ 13	+ 21	+ 26	+ 30	+ 33	+ 48	+ 54	+ 60	
	1	2	3	4	5	10	20	30	

Tabelle 16a

Solanum tuberosum

Vergleichbare Objekte in destilliertem Wasser von verschiedenen Temperaturen untersucht.

Wasser- temperatur	Dickenänderung nach Minuten										
	+ 47	+ 49	+ 53	+ 55	+ 67	+ 76	+ 88	+ 100			
15°	5	6	8	10	20	30	40	50			
32°	+ 57	+ 64	+ 69	+ 79	+ 82	+ 107	+ 118	+ 126	+ 132		
	5	6	7	9	10	20	30	40	50		
41°	+ 70	+ 80	+ 86	+ 95	+ 95	+ 94	+ 88	+ 77	+ 65	+ 44	
	3	4	5	8	10	11	20	30	40	50	
50°	+ 79	+ 93	+ 101	+ 103	+ 103	+ 101	+ 58	+ 41	- 33	- 67	- 81
	3	4	5	6	8	9	20	25	30	40	50



Kurve zu Tab. 16a

Solanum tuberosum

Absorption in destilliertem Wasser von verschiedenen Temperaturen

----- 15° -.-.- - 32° - - - - 41° ————— 50°

2. Versuchsergebnisse

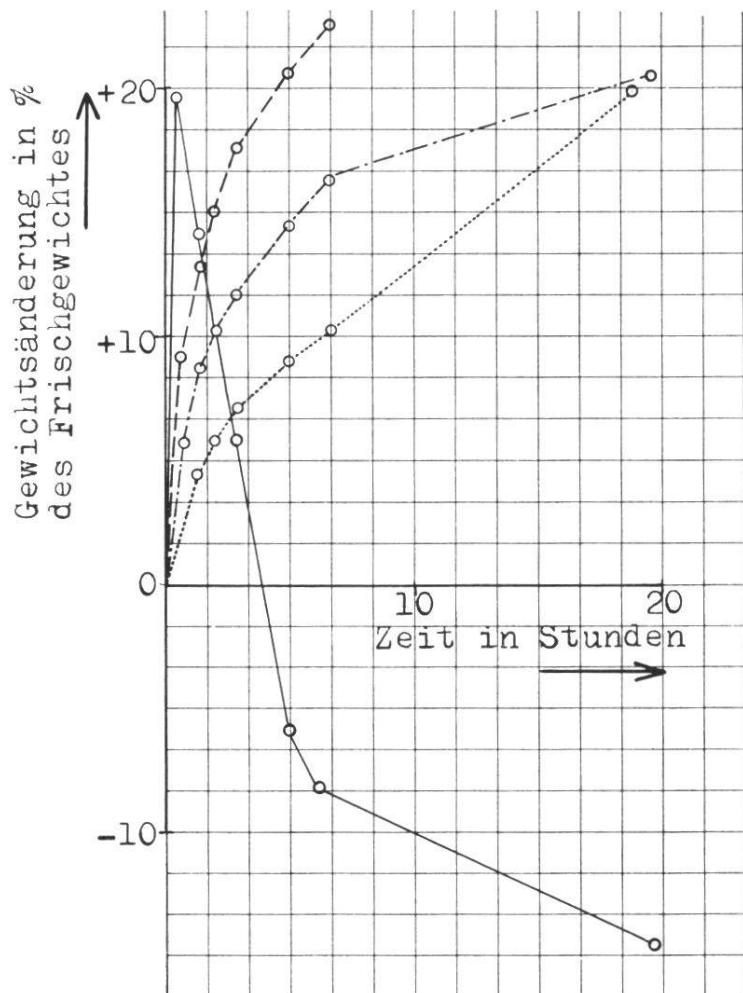
Ich untersuchte die Wasseraufnahme bei verschiedenen Temperaturen an Gewebestückchen von Karotten und Kartoffeln, welche Objekte auch *Stiles* und *Jørgensen* (1917a, S. 415) verwendet hatten, die mit Hilfe der Wägmethode ebenfalls Temperatureinwirkungen auf die Absorption studierten. Meine Untersuchungsergebnisse decken sich prinzipiell mit den Resultaten der eben zitierten Autoren. Sie fanden an Kartoffelscheiben in dest. Wasser folgende Gewichtszunahmen (S. 422) :

Tabelle 17

10°		20°		30°		40°	
Zeit in Stunden	Gew.-Zunahme in %						
—	—	0,65	5,6	0,53	9,1	0,60	19,6
1,23	4,4	1,27	8,7	1,28	12,6	1,30	14,4
1,95	5,8	2,00	10,2	2,00	15,1	2,02	10,3
2,85	7,2	2,87	11,8	2,87	17,7	2,87	5,8
4,98	8,9	5,03	14,5	5,05	20,6	5,08	— 5,8
6,57	10,3	6,65	16,2	6,67	22,5	6,08	— 8,2
18,80	19,8	19,23	20,6	—	—	19,68	— 14,6

Die Wasseraufnahme bei zunehmender Temperatur lässt drei verschiedene Etappen unterscheiden : Einen Bereich unterhalb der prämortalen Zone, eine prämortale und eine letale Zone. Unter prämortaler Zone ist der Bereich der Wasseraufnahme zu verstehen, der unmittelbar der negativen Absorption, die nach Abtöten der lebenden Zelle erfolgt, vorausgeht. Als letale Zone wird der Absorptionsbereich nach dem Abtöten der lebenden Zellen bezeichnet (vgl. *Ursprung*, 1918, S. 514, *Koller*, 1947, S. 39).

1. *Unterhalb der prämortalen Zone* nimmt die Geschwindigkeit der Wasserabsorption mit steigender Temperatur mehr oder weniger regelmäßig zu (Tab. 16, vgl. auch Tab. 17 bei 10°, 20° und 30°).
2. *Innerhalb der prämortalen Zone* erfährt die Absorptionskurve eine besonders starke Steigerung (Tab. 15 bei 56-57°, Tab. 16a bei 41 und 50°, vgl. auch Tab. 17 bei 40°). Besonders deutlich zeigt sich



Kurve zu Tab. 17

Solanum tuberosum

Einfluß der Temperatur auf die Wasserabsorption

- Wassertemperatur = 10°
- - - - Wassertemperatur = 20°
- - - Wassertemperatur = 30°
- Wassertemperatur = 40°

dieser prämortale Anstieg in Potometerversuchen. Zum Vergleich sei im folgenden ein Beispiel der Untersuchungen von *Ursprung* (1918, S. 518) angeführt (vgl. auch *Koller*, 1947, S. 39). *Ursprung* untersuchte Zweige, die in Flüssigkeit von steigender Temperatur untergetaucht waren. Die Schnittflächen wurden mit einem Potometer mit horizontaler Kapillare in Verbindung gebracht.

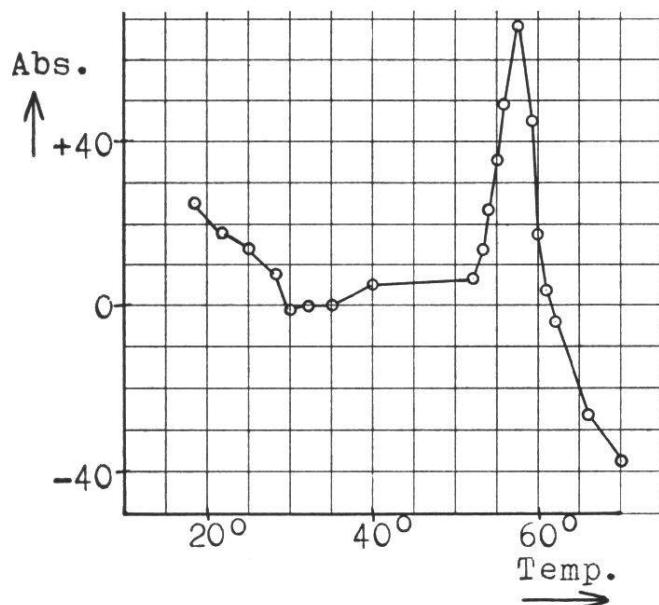
Tabelle 18

Fagus

Zweig unter Wasser. 1,2 m lang mit 470 Blättern. Erwärmung von 19°-70° in 2 1/2 Stunden.

« Temp. » bedeutet die am Thermometer, das in die Flüssigkeit mit dem Zweige eingetaucht wurde, abgelesene Temperatur, « Absorpt. » die Wasseraufnahme pro 30 Sekunden in Millimetern der Potetometerkapillare.

Temp.	19°	22°	25°	28°	30°	32°	35°	40°	52°	53°	54°
Absorpt.	25	18	14	8	-1	0	0	5	7	13	23
Temp.	55°	56°	56,5°	57,5°	58°	59°	60°	61°	62°	66°	70°
Absorpt.	35	49	58	68	60	45	17	4	-4	-27	-38



Kurve zu Tab. 18

Fagus

Zweig unter Wasser

Daß der prämortale Anstieg, wie er bei Kartoffelstückchen beobachtet wurde, nicht etwa auf Quellung der Kartoffelstärke beruht, zeigen folgende Versuche.

Ich beobachtete das Verhalten von Kartoffelstückchen in Wasser von steigender Temperatur. Wie Tabelle 19 und die dazugehörige Kurve zeigen, trat nach anfänglich positiver Absorption bei ca. 45° die erwartete Dickenabnahme ein. Plötzlich aber, zwischen 62 und 63° erfolgte ein Umschwung, und das Objekt zeigte wieder ganz bedeutende Dickenzunahme. Jedenfalls dürfte erst diese letztere Gewebe-

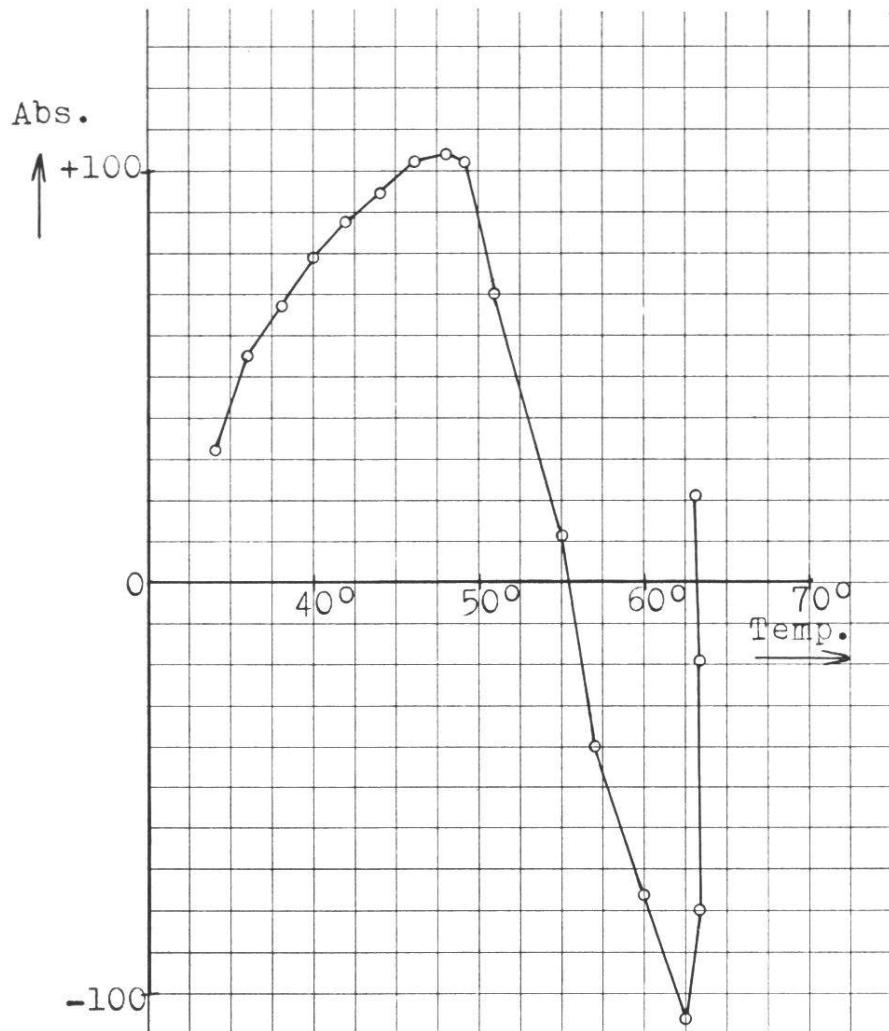
Tabelle 19

Solanum tuberosum

Dickenänderung eines Gewebestückchens in Wasser von steigender Temperatur.

Dicken- änderung	nach Minuten	Wassertempe- ratur in °C
+ 32	2	34
+ 41	3	35
+ 56	5	36
+ 62	6	37
+ 67	7	38
+ 73	8	39
+ 79	9	40
+ 84	10	41
+ 88	11	42
+ 92	12	43
+ 95	13	44
+ 101	15	45
+ 103	17	46
+ 104	20	48
+ 103	21	49
+ 70	30	51
+ 11	35	55
- 40	38	57
- 59	39	58
- 77	40	60
- 93	41	61,6
- 106	42	62,6
- 80	43	63,4
- 19	44	63,2
+ 21	45	63

dehnung auf einer Stärkequellung beruhen. Nach *Nägeli* (1858) beginnt tatsächlich Kartoffelstärke etwa in diesem Temperaturbereich zu quellen. Er schreibt (S. 67) : « Jene Temperaturgrenze, bei welcher an feuchter Kartoffelstärke die Quellungserscheinungen beginnen, beträgt 55 Grad Cent. für die größern und 65 Grad für die kleinen Körner ». Für die Verkleisterungstemperatur der Kartoffelstärke gibt *Lißmann* (vgl. *Wiesner*, 1900, S. 578) ein Intervall von 58,7 - 62,5° C. an. Die Ergebnisse der eigenen Untersuchungen deckten sich mit denen der erwähnten Autoren.



Kurve zu Tab. 19

Solanum tuberosum

Dickenänderung eines Gewebestückchens in Wasser von steigender Temperatur

3. In der *letalen Zone* fällt die Kurve mehr oder weniger rasch ab, indem aus den abgetöteten Zellen, die der Semipermeabilität verlustig gegangen sind, Zellsaft durch den Wanddruck ausgepreßt wird.

3. Darstellung der Temperatureinwirkung auf die Wasserabsorption

Alte Belege über den Einfluß der Temperatur auf die Wasseraufnahme finden wir bei *Sachs* (1892, S. 17), der für Kürbis- und Tabakpflanzen verminderte Absorption feststellte, wenn die Wurzeln abgekühlt wurden. In der Zusammenfassung einer Arbeit von *Krabbe*

(1896, S. 441) schreibt *Kolkwitz* (S. 497 und 498) : « Die Geschwindigkeitsänderung osmotischer Processe durch die Temperatur ist ziemlich erheblich. Spaltet man z. B. einen jugendlichen Markgewebecylinger von **Helianthus annuus** der Länge nach und legt die eine Hälfte in Wasser von 1-2° C., die andere in solches von ca. 25° C., so nehmen beide, besonders zu Anfang, mit ganz verschiedener Schnelligkeit Wasser auf, durchschnittlich im Verhältnis von 1:5. Diese und ähnliche Thatsachen müssen ihre Ursache im Protoplasmaschlauch haben und sind bis jetzt rein physikalisch nicht verständlich. Würde sich der Primordialschlauch mit seinen für Wasser durchlässigen Interstitien mit Glascapillaren, thierischen Häuten oder Ferrocyan kupfermembranen direct in allen wesentlichen Punkten gleich verhalten, so dürfte dieses Verhältniß allerhöchstens 1 : 2 betragen. Wir müssen annehmen, daß dem lebenden Plasmaschlauch die ganz besondere Fähigkeit zu kommt, die Weite seiner Interstitien bei Temperaturschwankungen erheblich zu ändern, denn eine andere Deutung hat sich für die mitgetheilten Thatsachen nicht finden lassen. »

Van Rysselberghe (1902, S. 209), der u. a. die Verkürzung zweier Markstücke von **Sambucus nigra** in 25 % Rohrzuckerlösung bei verschiedenen Temperaturen miteinander verglich, konnte die experimentellen Befunde von *Krabbe* im wesentlichen bestätigen. Er bemerkt allerdings (S. 246) : « Le fait que la perméabilité du protoplasme augmente, sous l'influence de la température, plus fortement que ne le fait celle d'une membrane précipitée de ferrocyanure de cuivre, ne permet pas de voir, par cela seul, dans les changements de la perméabilité protoplasmique, une action vitale, comme *Krabbe* l'admet. »

Ähnliches ergaben die Versuche von *Delf* (1916, S. 283), die die Kontraktionsgeschwindigkeit von Zwiebelblattstücken und Blütenschäften des Löwenzahns in wasserentziehenden, aber nicht plasmolysierenden Lösungen verfolgte.

Wie bereits erwähnt, bestimmten *Stiles* und *Jørgensen* (1917a, S. 421 ff.) mit der Wägemethode die Wasseraufnahme bei verschiedenen Temperaturen (vgl. Tab 17) und fanden zwischen 10° und 30° eine ziemlich regelmäßig beschleunigte Absorption, bei 40° aber eine sehr rasche, gefolgt von einer Stoffabgabe zufolge Abtötung des Gewebes. Einer genaueren Analyse enthielten sich die beiden Autoren. *Ursprung* (1918, S. 514), der bei Absorptionsversuchen mit nicht transpirierenden Zweigen im prämortalen Bereich eine besonders starke Wasserauf-

nahme feststellen konnte (vgl. Tab. 18), hielt dann die verschiedenen Faktoren, die die Absorption durch die lebende Zelle bedingen, deutlich auseinander. Nach seinen Ausführungen dürften entsprechende Permeabilitätsänderungen des Protoplasmas als Hauptursache des von ihm beobachteten prämortalen Anstieges angenommen werden (vgl. S. 524). *Huber* und *Höfler* (1930, S. 351), die mit freiliegenden Protoplasten arbeiteten (vgl. S. 451), konnten zeigen, daß der Hauptwiderstand für die Absorption nicht in der Zellwand, sondern im Plasma liegt, womit *Ursprungs* Ansicht weitgehende Bestätigung fand. Dazu schreiben sie folgendes (S. 506): « Bei Epidermiszellen der Zwiebelschuppen von **Allium cepa**, die im Zustand der Plasmolyse teilweise geöffnet worden sind, ist bei nachträglicher Deplasmolyse kein nennenswerter Unterschied in der Ausdehnungsgeschwindigkeit geöffneter und geschlossener Zellen nachweisbar, ein Beweis dafür, daß der Widerstand der Zellwand nicht entscheidend ist. » *De Haan* (1933, S. 234) konnte durch seine Untersuchungen einerseits die Befunde von *Huber* und *Höfler* bestätigen und kam im weiteren zum Schluß (S. 328), « daß die Wasserpermeabilität des Protoplasmas von einem Quellungsprozeß beherrscht wird ». (Zum Einfluß der Temperatur auf die Permeabilität vgl. auch: *Gellhorn*, 1929, S. 76 u. 133, *Ursprung*, 1937, S. 1190, *Koller*, 1947, S. 95.)

Ähnliche Absorptionssteigerungen im prämortalen Bereich, wie sie *Ursprung* (1918, S. 514) und *Stiles* und *Jørgensen* (1917a, S. 422) fanden, konnten durch *Koller* (1947, S. 39) beobachtet werden. (Vgl. dazu auch meine Versuche mit der Hebelmethode, bes. Tab. 16a bei 41° und 50°.) Obwohl ich mit einer andern Versuchsanordnung experimentierte, handelt es sich doch um Absorption bei fehlender Transpiration. Mit *Ursprung* (1918, S. 519) und *Koller* (1947, S. 88 ff.) unterscheide ich zwischen physikalischen und physiologischen Faktoren.

a) *Physikalische Faktoren*

Bei meiner Versuchsanordnung wird das Wasser direkt von den lebenden Zellen aufgenommen und nicht erst durch Gefäße an diese übermittelt. Bei einer Erwärmung von Gewebestückchen ist der Einfluß auf die Interzellularluft sowie auf den Zellsaft (über den Einfluß der Erwärmung auf die Zellwand scheint nichts Näheres bekannt zu sein) zu untersuchen. Beide vergrößern mit steigender Temperatur

ihre Volumina, und zwar Gase in viel stärkerem Maße als Flüssigkeiten. Bei konstantem Druck gilt für

Wasser : Vol. bei 4° = 100, bei 100° = 104
Gas : Vol. bei 4° = 100, bei 100° = 135

(vgl. *Koller*, 1947, S. 88). Da es im vorliegenden Falle genügt, den Gesamteinfluß der Dehnung von Interzellularluft und Zellsaft auf die Dickenänderung meiner Objekte zu kennen, untersuchte ich ein Kartoffelstückchen in Paraffinöl von steigender Temperatur.

Tabelle 20

Solanum tuberosum

Dickenänderung in Paraffinöl von steigender Temperatur.

Dickenänderung	0	+	1	+	1	+	2	+	3	+	3	+	2	
Nach Minuten	1		7		20		26		40		44		47	
Temperatur	21,8		21,8		21,8		21,8		21,8		23,6		30	
Dickenänderung	+	3	+	4	+	6	+	7	+	6	+	5	+	3
Nach Minuten	50		51		53		54		56		57		58	
Temperatur	38,4		41,4		47,2		50		54,6		55,6		56,2	

Während der ersten 40 Minuten ist bei konstanter Temperatur eine Dehnung von 3 Teilstichen zu beobachten, was einem Ausgleich von Spannungsdifferenzen zugeschrieben werden mag. (Vgl. Tab. 3.) Darauf erfolgt innert 14 Minuten eine Erwärmung auf 50° , wobei sich eine Dickenzunahme von nur 4 Teilstichen konstatieren läßt. Die geringe Größe der bei 50° einsetzenden Letalreaktion führe ich darauf zurück, daß das Objekt nicht den Grad des Wassergehaltes aufweist, wie es bei Absorptionsversuchen in Wasser der Fall ist. Der kleine Betrag der Gesamtdickenänderung dürfte dahin ausgelegt werden, daß bei steigender Temperatur im Gewebeinnern keine bedeutende Druckzunahme erfolgt, da die Interzellularluft entweichen kann. Zudem wird eine Dickenzunahme auf Grund einer entsprechenden Volumänderung des Zellsaftes kaum stark ins Gewicht fallen. Nach *Hagen* (*Winkelmann*, 1906, 3, S. 91, vgl. dazu *Koller*, 1947, S. 56 u. 57) folgt, daß eine 1 m lange Wassersäule von konstantem Querschnitt bei einer Erwärmung von 20° auf 50° eine Verlängerung von 10,3 mm, somit von rund 1 % erfährt. Wenn ich mein Gewebestück von 1200 μ Dicke mit

einer Wassersäule von derselben Länge vergleichen dürfte, müßte dieses bei einer Erwärmung von 20° auf 50° um 12μ dicker werden. Bei der Annahme, daß 1 Teilstreich einer Dickenänderung von $0,8 \mu$ gleichkommt (vgl. S. 6), wäre eine Dickenzunahme von 15 Teilstichen zu erwarten. Natürlich reduziert sich dieser Betrag im vorliegenden Falle, da sich das Gewebe nicht nur parallel zur Tasterrichtung, sondern auch in den beiden andern Dimensionen dehnt.

Als weiterer physikalischer Faktor mag auch die Viskositätsabnahme des Wassers bei steigender Temperatur die Absorptionsgeschwindigkeit fördern.

Die Bedeutung der rein physikalischen Saugkraftsteigerung des Zellsaftes bei Temperaturzunahme soll im Zusammenhang mit der physiologischen Saugkraftänderung besprochen werden.

b) *Physiologische Faktoren*

α) Für den Bereich unterhalb der prämortalen Zone

Nachdem oben gezeigt wurde, daß durch Erwärmung die Interzellulär Luft kaum einen Einfluß auf die Dickenänderung ausübt (sie kann aus den Interzellularen austreten), darf ich die Bedeutung der Atmungstätigkeit in diesem Zusammenhang übergehen. Es ist das ein Faktor, der für Potometerversuche unter Umständen in Betracht fallen kann (vgl. dazu *Ursprung*, 1918, S. 520 u. 521, *Koller*, 1947, S. 89, *van der Paauw*, 1935, S. 309).

Dagegen ist die Bedeutung der osmotischen Zustandsgrößen zu erwägen. Über den Einfluß der Erwärmung auf die Saugkraft, Sz_n bei fehlender Transpiration liegen Versuche von *Gamma* (1932, S. 517 ff.) an Submersen, sowie von *Blum* (vgl. *Koller*, 1947, S. 90 ff.) an **Phaseolus**-Blättern vor. Ihre Versuche decken sich darin, daß Sz_n unterhalb des prämortalen Bereiches ansteigt. Wie die folgenden Beispiele zeigen, sind die Reaktionen der Pflanzen zu stark, als daß die tatsächlich beobachtete Sz_n -Zunahme einzig durch den physikalischen Anstieg der Saugkraft des Zellsaftes bedingt sein könnte. So fand *Gamma* (1932, S. 521) an **Elodea canadensis** bei einer Temperatursteigerung um 8° eine Sz_n -Zunahme von 30% oder bei **Myriophyllum verticillatum** (S. 526) einen Sz_n -Anstieg bei Erwärmung um 19° von rund 100% , wogegen nach Versuchen von *Morse* (1914, S. 184) die Saugkraft einer

1-moligen Rohrzuckerlösung bei 10° 25,693 und bei 40° 27,701 beträgt, also um 7,8 % ansteigt. (Vgl. dazu *Ursprung*, 1937, S. 1268, *Koller*, 1947, S. 92.) Zudem steht nach *de Haan* (1933, S. 303) die beschleunigte Wasseraufnahme bei Temperaturerhöhung mit einem Quellungsprozeß im Zusammenhang. Er schreibt: « Temperaturerhöhung beschleunigt die Quellung und erhöht den Quellungsgrad; im Zusammenhang damit besteht eine erhöhte Permeabilität des Protoplasmas, also eine beschleunigte Wasseraufnahme und ebenfalls eine beschleunigte Wasserbewegung von Zelle zu Zelle. » Über Wasserpermeabilität siehe auch *Frey-Wyssling*, 1945, S. 330; 1946, S. 132; *Frey-Wyssling* und *Bochsler*, 1947, S. 30; *Bochsler*, 1948, S. 73; *Höfler*, 1950, S. 677.)

β) Für die prämortale Zone

Nach *Ursprung* (1918, S. 524) steht die Wasseraufnahme lebender Zellen in Abhängigkeit von osmotischem Wert, Elastizitätsverhältnissen sowie von Zellwand- und Plasmapermeabilität. Nach Untersuchungen von *Blum* (vgl. *Koller*, 1947, S. 90 und 91) und *Gamma* (1932, S. 521 ff.) nimmt aber Sz_n gerade im prämortalen Bereich ab (vgl. auch *Ursprung*, 1932, S. 505), welche Verhältnisse ich wohl auch auf meine Objekte übertragen darf. Da auch kein bedeutender Einfluß der Temperatur auf die Elastizität zu erwarten ist (vgl. *Ursprung*, 1918, S. 521), muß schließlich die Erklärung in der Permeabilität von Zellwand und Plasma gesucht werden. Durch die tote Wand scheint aber die Filtration nach ähnlichen Gesetzen zu verlaufen, wie das Strömen durch Kapillaren (*Ursprung*, 1918, S. 523). Zudem fanden auch *Huber* und *Höfler* (1930, S. 351) wenigstens bei einer Temperatur unterhalb der prämortalen Zone, daß das Plasma und nicht die Zellwand für die Absorptionsgeschwindigkeit verantwortlich sei. Da die Wasseraufnahme im prämortalen Bereich bedeutend ansteigt (vgl. Tab. 16a bei 41 und 50° , Tab. 17 bei 40° , Tab. 18), muß nach allem Vorausgehen den geschlossen werden, daß der prämortale Anstieg in erster Linie auf eine entsprechende Permeabilitätszunahme des lebenden Plasmas für Wasser zurückzuführen ist. (Vgl. *Ursprung*, 1918, S. 524, *Koller*, 1947, S. 95 ff.)

γ) Für die letale Zone

Hier liegen die Verhältnisse einfach. Durch den Verlust der Semipermeabilität wird Zellsaft durch den Wanddruck ausgepreßt; die Ab-

sorptionskurve beginnt zu fallen. (Vgl. *Ursprung*, 1918, S. 524 und 525, *Koller*, 1947, S. 97.)

Zusammenfassung

1. In Wasser von Zimmertemperatur zeigen Gewebestückchen von Karotte und Kartoffel ähnlichen Absorptionsverlauf. Die stärkste Wasseraufnahme erfolgt in den ersten 20-30 Minuten. Nach dieser Zeit ist die Absorption bei den von mir untersuchten Objekten meist nur mehr unbedeutend.
2. Es konnten vergleichbare Objekte hergestellt werden, deren Dickenzunahmen in Wasser Streuungen von nicht mehr als 8 % aufwiesen. Bei Arbeiten mit Mittelwerten lässt sich diese noch weiter reduzieren.
3. Das von mir verwendete destillierte Wasser bewirkte während der Beobachtungszeit (30 Minuten) keine nachweisbare Schädigung an Kartoffelstückchen (vgl. Tab. 14).
4. Absorptionsversuche bei steigender Temperatur führten zu ähnlichen Ergebnissen wie sie *Stiles* und *Jørgensen* (1917a, S. 421 ff.) mit der Wägemethode erhielten :
 - a) Unterhalb der prämortalen Zone nimmt die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme mit steigender Temperatur zu (vgl. Tab. 16, Tab. 17 bei 10°, 20° und 30°), was zur Hauptsache mit einer Sz_n -Zunahme und Permeabilitätssteigerung zufolge erhöhter Quellung erklärt wurde.
 - b) Im prämortalen Bereich wird die Absorption besonders stark (vgl. Tab. 16a bei 41° und 50°, Tab. 17 bei 40°, Tab. 18), was man in erster Linie als Folge einer Permeabilitätszunahme des Protoplasmas für Wasser auffassen kann.
 - c) Die letale Zone ist durch eine negative Absorption charakterisiert ; denn mit dem Tode verliert das Protoplasma seine Semipermeabilität, worauf durch den Wanddruck Zellsaft ausgepreßt wird.

III. Der Einfluß von Kupfersulfat auf die lebende pflanzliche Zelle

A. Bisherige Untersuchungen

Wohl seit *Nägeli* (1893) gelten die Schwermetalle, vor allem das Kupfer, für die Pflanzenzelle als außerordentlich giftig. Der besagte Autor schreibt nämlich (S. 23) : « 1 Teil Kupfer erteilt also 1000 Millionen Teilen Wasser noch deutliche oligodynamische, für die Spirogyrenzellen tödliche Eigenschaften. » *Szücs* (1913, S. 85) benutzte als Indikator für die Giftwirkung des Kupfersulfates das Ausbleiben der geotropischen Reaktion bei Hypokotyl und Keimwurzel von *Cucurbita Pepo*. Die ausgekeimten Pflänzchen tauchte er in Kupfersulfatlösung, wenn ihre Würzelchen 1-2 cm lang waren. Dabei wurden die Keimlinge bis zum untersten Drittel der Kotyledonen benetzt. Er fand, daß nach zweistündigem Verweilen der Wurzeln in einer 0,001875 n Kupfersulfatlösung 57,1 % der Untersuchungsobjekte nicht mehr reagierten. Eine 0,02815 n Lösung verhinderte nach einer Einwirkungsdauer von 51 Minuten bereits schon an 73,3 % diese Reaktion (vgl. S. 98). *Pringsheim* (1925, S. 1) zeigte, daß Schwermetallsalze doch nicht so schädlich sind, wie bis anhin angenommen wurde. Er sagt (S. 12) : « Aus meinen Versuchen und Beobachtungen sind zwei Tatsachen in diesem Zusammenhange von Bedeutung. Nämlich einmal die Speicherung von einer Kupferverbindung bei *Elodea* im Zellsaft der Idioblasten, die beweist, daß das Kupfer zum mindesten in gewisse Zellen eindringt, ohne deren Struktur sichtbar zu verändern, und zweitens die Tatsache, daß in Schwermetallsalzlösungen von hoher Konzentration und selbst in dem so giftigen Kupfersulfat trotz Plasmolyse die Plasmaströmung noch längere oder kürzere Zeit anhalten kann. »

Weiter schreibt *Pringsheim* (S. 13) : « Die Giftwirkung der Schwermetallsalze ist eine Zeitreaktion, im schroffen Gegensatz etwa zu der der oxydierenden Gifte, z. B. Halogene, die nur von einer bestimmten Konzentration ab, dann aber fast momentan abtötend wirken. » *Lepeschkin* (1927, S. 250) führte Versuche aus, um festzustellen, ob für Zellschädigungen durch Metallsalze die Metallionen selber oder der in der Salzlösung vorhandene Überschuß an Wasserstoffionen verantwortlich gemacht werden könne. Er fand, daß Algenzellen in einer

0,00001 normalen Kupfervitriollösung bereits nach 3 Stunden Schädigungen aufwiesen, während die Zellen in einer 0,00001 normalen Schwefelsäure vollkommen normal aussahen, trotzdem der pH Wert beider Lösungen gleich, nämlich 5,2 sei. Daher schließt *Lepeschkin* (1937, S. 127) : « Was nun Schwermetallsalze anbelangt, deren Lösungen ebenfalls eine große Menge von Wasserstoffionen enthalten, so wirken sie hauptsächlich durch ihre Metallionen. » Weiter schreibt derselbe Autor (S. 127) : « Merkwürdig ist die Tatsache, daß die Zellen dieser Alge (sc. *Spirogyra*) in 0,01 n CuSO_4 nach 40 Minuten absterben, während sie durch eine 0,5 n CuSO_4 -Lösung sich plasmolysieren lassen und erst nach 4 Stunden getötet werden. » *Lepeschkin* erklärt (S. 127) die Möglichkeit der Plasmolyse mit Schwermetallsalzen « mit einer schützenden Wirkung der bei der Plasmolyse stattfindenden Entwässerung des Protoplasmas. In der Tat wird die Resistenz des Protoplasmas gegen mechanische Eingriffe durch genügend konzentrierte Zucker- oder Salzlösungen bedeutend erhöht. Die Entwässerung vermindert außerdem die Permeabilität des Protoplasmas und also das Eindringen der Schwermetallsalze in die Zelle ». Über die Schädlichkeit von Salzen spricht sich *de Haan* (1933, S. 307) ähnlich aus : « Salze, die einen starken Quellungseinfluß auf das Protoplasma ausüben und dadurch eine sehr hohe Wasserpermeabilität verursachen, was eine schnelle Plasmolyse und Deplasmolyse zur Folge hat, sind ebenfalls sehr schädlich. »

Nach *Kaho* (1933, S. 664), der den Einfluß von Co-, Ni- und Cd-Salzen auf die Zellen der Rotkohlblätter untersuchte, kann die Giftwirkung ebenfalls mit einer Quellung in Zusammenhang gebracht werden, da er schreibt (S. 678) : « Diese (sc. Versuchsergebnisse) zeigen deutlich, daß diejenigen Schwermetallsalze, die in allen Konzentrationen die Quellung von Agar am stärksten hindern (Azetate und insbesondere Sulfate), auch für das Pflanzenplasma am wenigsten giftig sind. » Die unterschiedliche Giftwirkung der Salze mit demselben Metallion und der Umstand, daß die Pflanzenzellen in den Lösungen hoher Konzentrationen (bis 0,5 mol) stundenlang am Leben bleiben können, während etwa tausendmal schwächere Lösungen das Eiweiß rasch irreversibel koagulieren, erklärt *Kaho* (S. 681 und 682) folgendermaßen : « Die untersuchten Schwermetallsalze erzeugen bei der Be- rührung mit der Pflanzenzelle auf der Plasmaoberfläche eine Schutzschicht (irreversible koagulierte Oberflächenschicht), die das Eindringen des Salzes auf einige Zeit verhindert und die größere Masse des

Plasmas vor der momentanen Abtötung schützt. Die Durchlässigkeit dieser Schutzschicht für die Salze nimmt (bei demselben Kation) nach der lyotropen Reihe



ab. »

Schindler (1944, S. 225) stellte die kennzeichnenden Todeserscheinungen der Zellen in Kupfersalzlösungen fest. Nach ihm (vgl. S. 243) wirken hypotonische Kupfersalzlösungen vielfach giftiger als hypertonische, « vermutlich weil die Plasmolyse eine Verfestigung des Plasmalemmas und damit eine Verzögerung des Eintrittes der Metallionen ins Plasma bewirkt ». (Über den Einfluß von Kupfersalzen auf die lebende Zelle vgl. auch *Michalesco-Sorin*, 1928.)

Biebl (1949, S. 1), der die Resistenzgrenzen von Blattepidermen verschiedener Kartoffelsorten sowie für eine Reihe Laub- und Lebermoosen in Borsäure und einigen Sulfaten untersuchte, schreibt über den Einfluß von Kupfersulfat (S. 9), daß « ihm gegenüber alle untersuchten Plasmen recht ähnliche Resistenzgrenzen besitzen ». Leider gibt er aber keine Werte an. (Zum Einfluß der Schwermetallsalze auf die pflanzliche Zelle vgl. auch *Ursprung*, 1937, S. 1129 und 1130.)

Besonders umfangreich ist die Literatur, die sich mit Stimulationsfragen der Kupfersalze oder deren Bedeutung als Spurenelement beschäftigt. (Vgl. *Scharrer*, 1944, S. 109, und Literaturverzeichnis, S. 252.)

B. Eigene Untersuchungen

Ich experimentierte mit Cuprum sulfuricum purissimum ad analysis ($\text{CuSO}_4 \cdot 5\text{H}_2\text{O}$) von der Firma A. G. vorm. *B. Siegfried*, Zofingen. (Molekulargewicht = 249,7.) Aus einer 1-moligen Lösung wurden durch Verdünnung die verwendeten Konzentrationen hergestellt. Für Konzentrationen unter 0,1 Mol benutzte ich eine 0,1-molige Stammlösung.

1. Untersuchungen mit der Hebelmethode

a) *Solanum tuberosum L.*

Zuerst wurde an vergleichbaren Kartoffelstückchen das Verhalten in Konzentrationen geprüft, die in der Nähe der Saugkraft des Untersuchungsgewebes liegen.

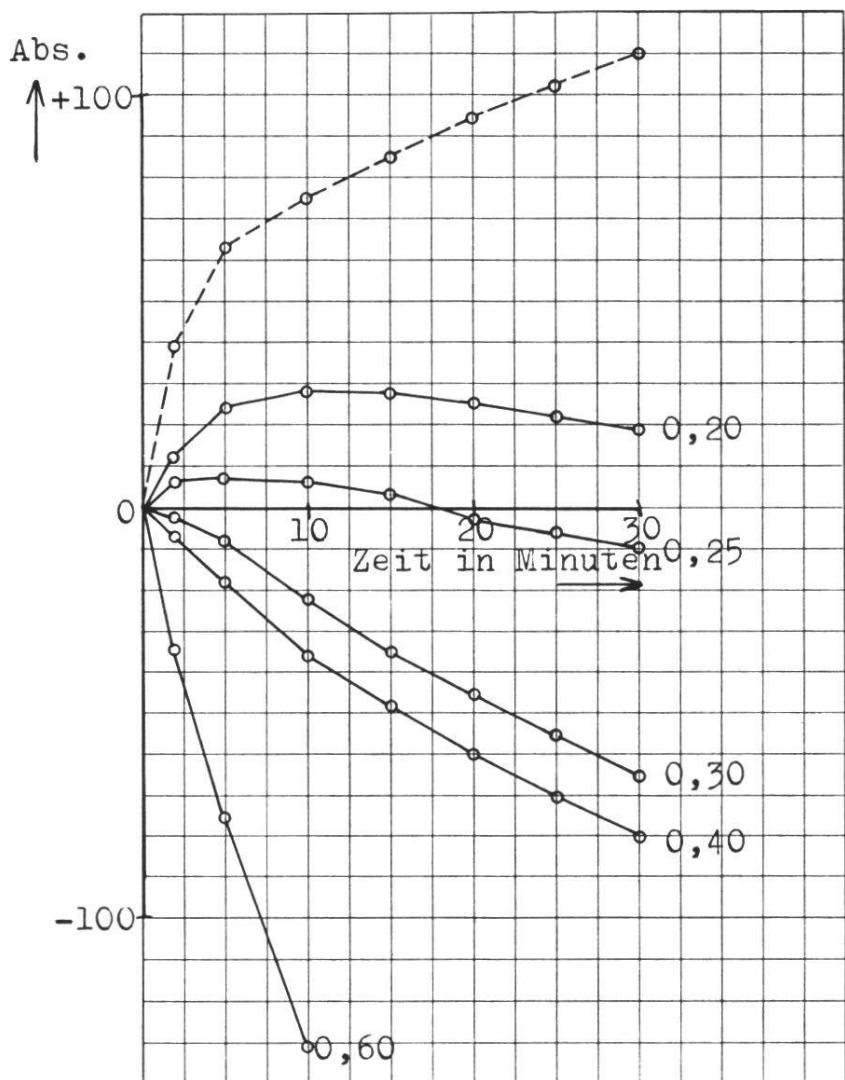
Tabelle 21

Solanum tuberosum

Absorption in Kupfersulfat. Mittel von je 2 Versuchen.

Versuchs- flüssigkeit	Dickenänderung nach Minuten													
	+	24	+	39	+	50	+	58	+	63	+	66	+	69
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)		1		2		3		4		5		6		7
	+	71	+	73	+	75	+	85	+	94	+	102	+	110
		8		9		10		15		20		25		30
0,2 Mol <chem>CuSO4</chem>	+	8	+	12	+	17	+	20	+	24	+	25	+	26
	1		2		3		4		5		6		7	
	+	26	+	27	+	28	+	27	+	25	+	22	+	19
		8		9		10		15		20		25		30
0,25 Mol <chem>CuSO4</chem>	+	4	+	6	+	6	+	7	+	7	+	6	+	6
	1		2		3		4		5		6		7	
	+	6	+	6	+	6	+	3	-	2	-	6	-	10
		8		9		10		15		20		25		30
0,3 Mol <chem>CuSO4</chem>	-	1	-	2	-	4	-	5	-	8	-	10	-	12
	1		2		3		4		5		6		7	
	-	16	-	20	-	22	-	35	-	46	-	56	-	65
		8		9		10		15		20		25		30
0,4 Mol <chem>CuSO4</chem>	-	3	-	6	-	11	-	14	-	18	-	22	-	26
	1		2		3		4		5		6		7	
	-	30	-	33	-	36	-	48	-	60	-	70	-	80
		8		9		10		15		20		25		30
0,6 Mol <chem>CuSO4</chem>	-	18	-	34	-	48	-	62	-	76	-	88	-	100
	1		2		3		4		5		6		7	
	-	110	-	121	-	131	-	176	-	218	-	253	-	276
		8		9		10		15		20		25		30

Der Versuch zeigt, daß es trotz der schädlichen Wirkung der Kupfersalze, die hier besonders in den 0,2 und 0,25-moligen Lösungen zu Tage tritt, gelingt, diejenige Kupfersulfatkonzentration zu finden, die der Saugkraft des Untersuchungsgewebes annähernd gleichkommt. Diese dürfte bei ca. 0,25 Mol CuSO4 liegen. In den Konzentrationen von



Kurve zu Tab. 21

Solanum tuberosum

— — — Absorption in Kupfersulfat (Konzentration in Mol)
- - - - - Absorption in Wasser

0,3 Mol an aufwärts wird die Giftwirkung durch die Saugkraft des Salzes verdeckt, während sie in den niedrigeren Konzentrationen im absteigenden Kurvenast zum Ausdruck kommt. In der 0,2-moligen Lösung erfolgt eine Dickenabnahme zwischen der 10. und 15. Minute nach Versuchsbeginn, für die 0,25-molige schon zwischen der 5. und 10. Minute. Die Kurve ist die Summe zweier Komponenten: der Dickenzunahme der Zellen, die Flüssigkeit aus dem Außenmedium aufnehmen, und der Dickenabnahme der geschädigten oder getöteten Zellen, die nach Verlust der Semipermeabilität durch den Wanddruck Zellinhalt auspressen.

Weiter untersuchte ich das Verhalten von Kartoffelstückchen in verdünnten Kupfersulfatlösungen. Von drei vergleichbaren Objekten wurde eines in dest. Wasser (Vergleichsflüssigkeit) und die andern in zwei verschiedene Kupfersulfatkonzentrationen gebracht.

Tabelle 22

Solanum tuberosum

Absorption in Kupfersulfat. Mittel von je 10 Versuchen.

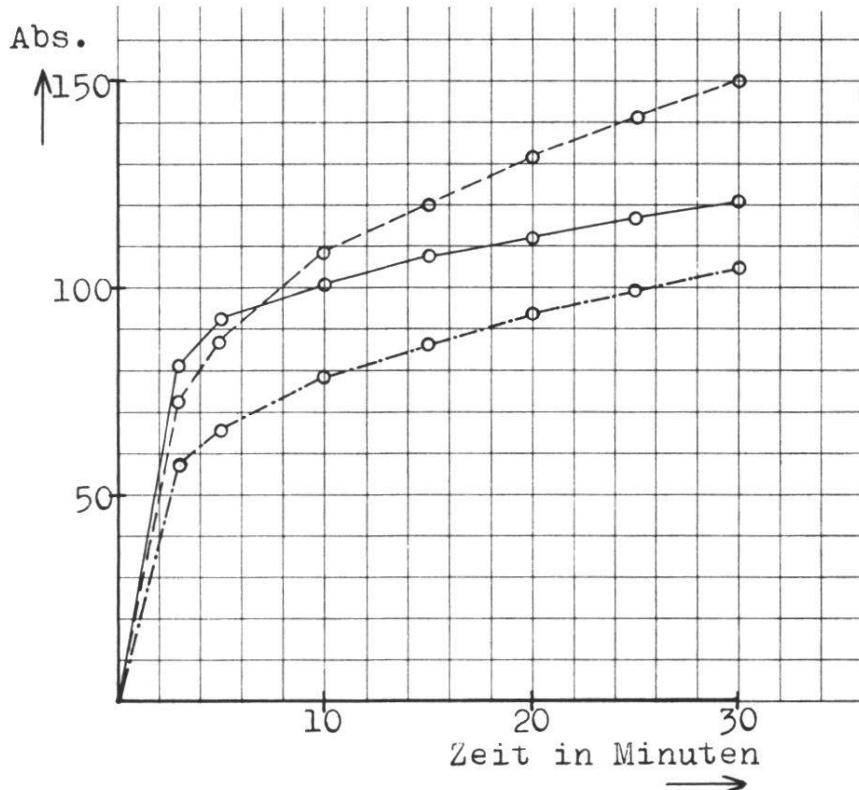
Versuchs- flüssigkeit	Dickenänderung nach Minuten						
	<i>I. Reihe</i>						
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+ 74 1	+ 94 2	+ 105 3	+ 113 4	+ 120 5	+ 126 6	+ 131 7
0,04 Mol CuSO ₄	+ 136 8	+ 141 9	+ 144 10	+ 158 15	+ 166 20	+ 173 25	+ 177 30
0,06 Mol CuSO ₄	+ 39 1	+ 59 2	+ 70 3	+ 78 4	+ 83 5	+ 87 6	+ 90 7
0,01 Mol CuSO ₄	+ 92 8	+ 93 9	+ 94 10	+ 96 15	+ 94 20	+ 93 25	+ 91 30
0,02 Mol CuSO ₄	+ 38 1	+ 58 2	+ 71 3	+ 78 4	+ 84 5	+ 87 6	+ 90 7
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+ 91 8	+ 92 9	+ 92 10	+ 94 15	+ 93 20	+ 91 25	+ 88 30
<i>II. Reihe</i>							
0,01 Mol CuSO ₄	+ 49 1	+ 66 2	+ 76 3	+ 84 4	+ 91 5	+ 96 6	+ 101 7
0,02 Mol CuSO ₄	+ 106 8	+ 110 9	+ 113 10	+ 126 15	+ 133 20	+ 140 25	+ 145 30
0,01 Mol CuSO ₄	+ 42 1	+ 54 2	+ 61 3	+ 66 4	+ 69 5	+ 72 6	+ 74 7
0,02 Mol CuSO ₄	+ 76 8	+ 78 9	+ 79 10	+ 85 15	+ 89 20	+ 93 25	+ 96 30
0,01 Mol CuSO ₄	+ 37 1	+ 50 2	+ 56 3	+ 60 4	+ 63 5	+ 64 6	+ 66 7
0,02 Mol CuSO ₄	+ 67 8	+ 68 9	+ 69 10	+ 75 15	+ 80 20	+ 84 25	+ 87 30

Versuchs- flüssigkeit	Dickenänderung nach Minuten							
	III. Reihe							
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+ 39 1	+ 58 2	+ 72 3	+ 81 4	+ 87 5	+ 92 6	+ 97 7	
	+ 101 8	+ 105 9	+ 108 10	+ 120 15	+ 132 20	+ 141 25	+ 150 30	
0,004 Mol <chem>CuSO4</chem>	+ 40 1	+ 68 2	+ 81 3	+ 88 4	+ 92 5	+ 94 6	+ 96 7	
	+ 98 8	+ 100 9	+ 101 10	+ 108 15	+ 112 20	+ 117 25	+ 121 30	
0,008 Mol <chem>CuSO4</chem>	+ 32 1	+ 48 2	+ 57 3	+ 62 4	+ 66 5	+ 69 6	+ 72 7	
	+ 74 8	+ 76 9	+ 78 10	+ 86 15	+ 93 20	+ 99 25	+ 104 30	

Die I. Reihe zeigt, daß bei Versuchen mit der Hebelmethode der Einfluß der beiden Lösungen (0,04 und 0,06 Mol) auf die Kartoffel wenig verschieden ist. Eine ganz geringe Dickenabnahme war von der 15. Minute an in beiden Lösungen zu beobachten. Es kommt auch hier sehr deutlich der Charakter der Giftwirkung des Kupfersalzes zum Ausdruck : Der langsame Abstieg weist auf eine Zeitreaktion hin, während es sich bei den früher beschriebenen Erscheinungen in erwärmtem Wasser von einer bestimmten Temperatur an um eine momentane Reaktion handelte, was aus dem steilen Kurvenabfall hervorging (vgl. *Pringsheim*, 1925, S. 13).

In der II. Reihe bleibt die Absorption in beiden Konzentrationen (0,01 und 0,02 Mol) die ganze Beobachtungszeit über positiv, sodaß kaum auf eine Schädigung geschlossen werden kann. Jedenfalls wird eine allfällige Giftwirkung durch die Dickenzunahme verdeckt.

Interessant ist der Absorptionsverlauf der Objekte in der 0,004-moligen Lösung der III. Reihe. In dieser Konzentration zeigen die Gewebestückchen wenigstens für die ersten paar Minuten eine stärkere



Kurve zu Tab. 22, III. Reihe

Solanum tuberosum

— — — Absorption in Wasser
— — — Absorption in 0,004 Mol Kupfersulfat
- - - - - Absorption in 0,008 Mol Kupfersulfat

Dickenzunahme als die Vergleichsobjekte in Wasser. Im vorliegenden Falle muß das Kupfersalz somit die Permeabilität des Plasmas erhöht haben. Bald aber überwiegen Giftwirkung und Saugkraft der Kupferlösung, wie die nunmehr steiler ansteigende Wasserkurve zeigt.

b) *Echeveria metallica* Hort.

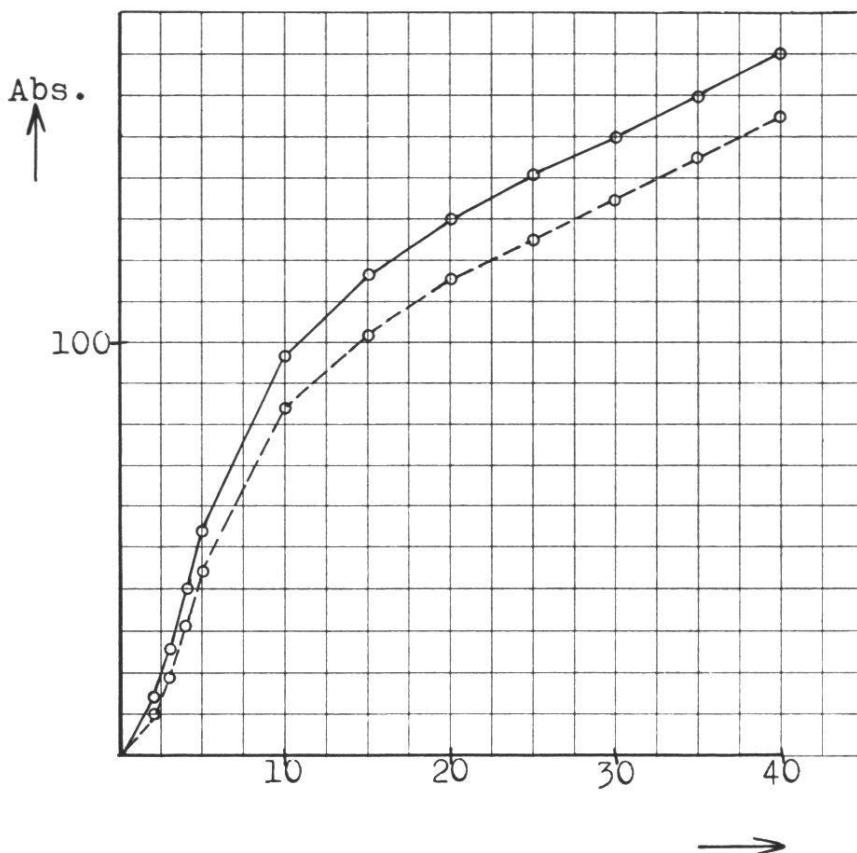
Für die folgenden Untersuchungen schnitt ich mit dem Rasiermesser Blattstückchen heraus, die symmetrisch zur Blattmitte lagen. Die Dickenänderung wurde senkrecht zur Blattfläche gemessen, sodaß das Objekt jeweils unten und oben von der Epidermis begrenzt war. Zur Untersuchung gelangten Parallelepipede von 4 mm Länge und 3 mm Breite. Die Dicke variierte zwischen drei und vier mm, war aber zwischen zwei verglichenen Objekten gleich.

Tabelle 23

Echeveria metallica

Absorption in Kupfersulfat.

Versuchs- flüssigkeit	Dickenänderung nach Minuten																			
<i>I. Reihe</i>																				
(Mittel von je 4 Versuchen)																				
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+	6	+	15	+	29	+	42	+	54										
	1		2		3		4		5											
	+	90	+	96	+	120	+	136	+	148										
	9		10		15		20		25											
	+	2	+	7	+	12	+	18	+	22										
0,04 Mol <chem>CuSO4</chem>	1		2		3		4		5											
	+	39	+	43	+	62	+	78	+	88										
	9		10		15		20		25											
	+	94	+	96	+	94	+	96	+	94										
	30		35		40															
<i>II. Reihe</i>																				
(Mittel von je 4 Versuchen)																				
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+	6	+	14	+	26	+	40	+	56										
	1		2		3		4		5											
	+	123	+	135	+	177	+	199	+	217										
	9		10		15		20		25											
	+	74	+	90	+	108	+	124	+	135										
	30		35		40															
	+	4	+	10	+	19	+	27	+	42										
0,02 Mol <chem>CuSO4</chem>	1		2		3		4		5											
	+	86	+	94	+	124	+	144	+	161										
	9		10		15		20		25											
	+	174	+	187	+	197	+	232	+	246										
	30		35		40															
<i>III. Reihe</i>																				
(Mittel von je 5 Versuchen)																				
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+	4	+	10	+	19	+	31	+	44										
	1		2		3		4		5											
	+	78	+	84	+	102	+	115	+	125										
	9		10		15		20		25											
	+	134	+	145	+	155	+	177	+	185										
	30		35		40															
	+	6	+	14	+	26	+	40	+	54										
0,01 Mol <chem>CuSO4</chem>	1		2		3		4		5											
	+	92	+	97	+	117	+	130	+	141										
	9		10		15		20		25											
	+	150	+	160	+	170	+	174	+	186										
	30		35		40															



Kurve zu Tab. 23, III. Reihe

Echeveria metallica

— — — Absorption in Wasser

— — — Absorption in 0,01 Mol Kupfersulfat

Auffallend ist bei Versuchen mit ***Echeveria***-Blattstückchen, daß die Dickenzunahme, wie sie aus Tab. 23 hervorgeht, nicht zu Beginn am stärksten ist, sondern eine allmähliche Steigerung erfährt, wonach wiederum eine Geschwindigkeitsabnahme eintritt. Diese Tatsache suche ich damit zu erklären, daß die Objekte unten und oben durch die Epidermis begrenzt sind. Somit wird praktisch nur von der Seite her absorbiert. Den Taster legte ich jeweils dem Gewebestückchen genau in der Mitte auf. Alle darunter liegenden Zellen zeigen natürlich nicht sofort stärkste Dickenzunahme. Bedeutende Wasseraufnahme erfolgt vorerst nur durch die Randzellen, die direkt von der Flüssigkeit umspült werden. Infolgedessen nimmt die Saugkraft der Randpartien ab. Damit steigt aber das Sauggefälle zu Gunsten der weiter innen gelegenen Zellen, das mit fortschreitender Wasseraufnahme wieder abflaut. So läßt sich der mehr oder weniger S-förmige Verlauf der Absorptionskurven verstehen.

In der I. Reihe, in der 0,04-moligen Lösung tritt gegen den Schluß des Versuches in einer leichten Dickenabnahme die Giftwirkung der Kupfersulfatlösung zu Tage.

Der Versuch mit einer 0,02-moligen Lösung in der II. Reihe läßt bezüglich einer Giftwirkung keine Schlüsse zu.

Merkwürdigerweise zeigen die Objekte in einer 0,01-moligen Kupfersulfatlösung stärkere Dickenzunahme als in reinem Wasser. Bei dieser Konzentration dürfte somit eine Permeabilitätserhöhung eingetreten sein.

Das Verhalten des Blattgewebes von **Echeveria** gegenüber Kupfersulfat ist ähnlich, wie das der Kartoffelknolle. Auf eine unterschiedliche Empfindlichkeit gegenüber dem Kupfersalz darf aus den vorliegenden Versuchen nicht geschlossen werden, da die Versuchsbedingungen für beide Objekte verschieden sind: Das Kartoffelgewebe ließ die Flüssigkeit leichter eindringen als die Blattstückchen von **Echeveria**, die unten und oben von einer Epidermis begrenzt waren. Auch wurden für die Untersuchungen an der Kartoffelknolle bedeutend kleinere Objekte verwendet.

c) *Sempervivum spec.*

Zur Untersuchung gelangten parallelepipedische Blattstückchen von 2 mm Breite, 3 mm Länge und bis zu 4 mm Dicke.

Tabelle 24

Sempervivum spec.

Absorption in Kupfersulfat. Mittel von je 10 Versuchen.

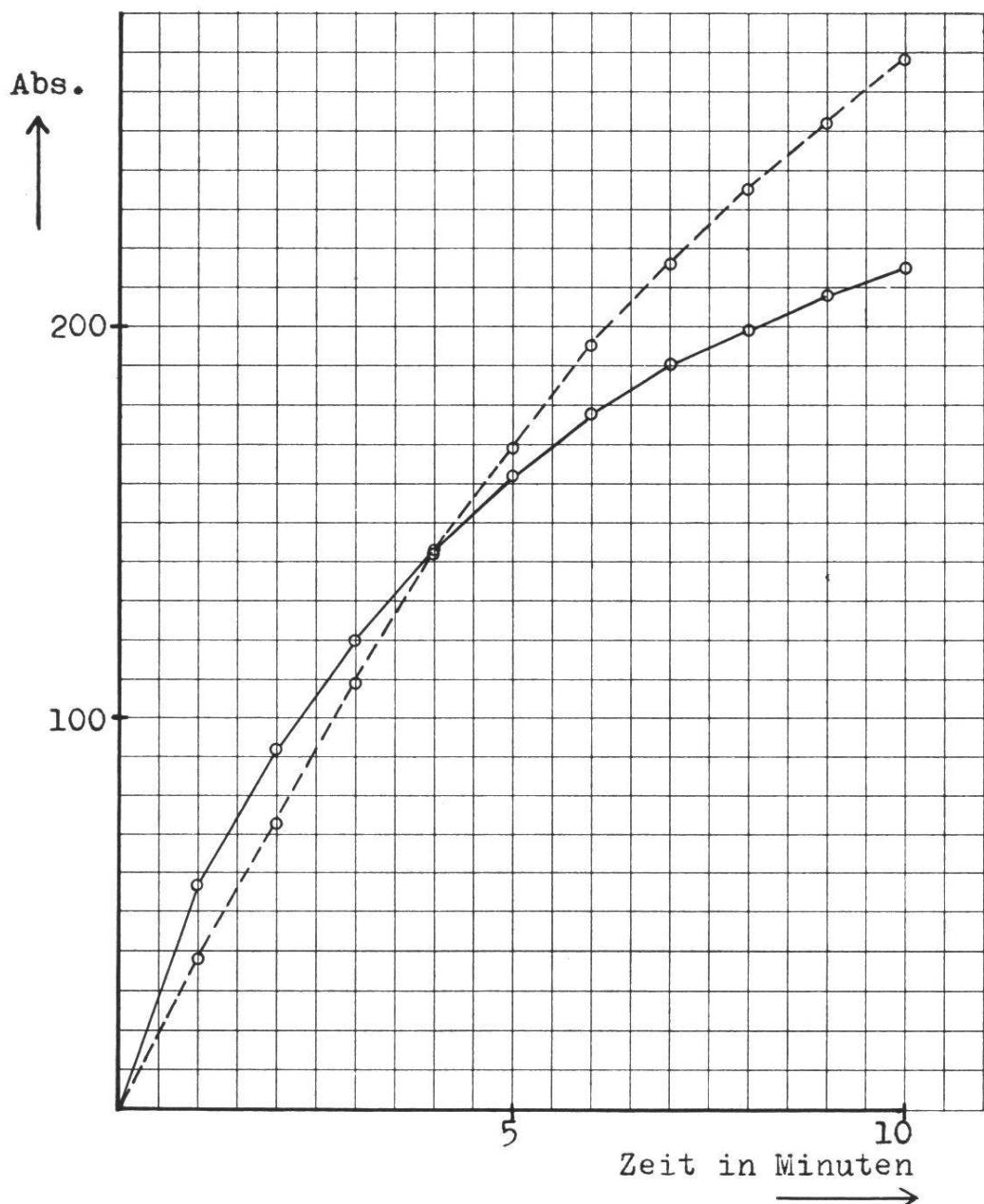
Versuchs- flüssigkeit	Dickenänderung nach Minuten									
	I. Reihe									
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+ 47	+ 83	+ 113	+ 138	+ 160	+ 178	+ 195	+ 210		
	1	2	3	4	5	6	7	8		
	+ 222	+ 234	+ 279	+ 317	+ 348	+ 376	+ 402	+ 422		
	9	10	15	20	25	30	35	40		
0,04 Mol <chem>CuSO4</chem>	+ 44	+ 72	+ 95	+ 112	+ 125	+ 136	+ 146	+ 154		
	1	2	3	4	5	6	7	8		
	+ 163	+ 167	+ 196	+ 217	+ 233	+ 246	+ 258	+ 265		
	9	10	15	20	25	30	35	40		

Versuchs-
flüssigkeit

Dickenänderung
nach Minuten

II. Reihe

	+ 38	+ 73	+ 109	+ 142	+ 169	+ 195	+ 216	+ 235
Wasser	1	2	3	4	5	6	7	8
(Vergleichs- flüssigkeit)	+ 252	+ 268	+ 332	+ 382	+ 415	+ 449	+ 474	+ 493
	9	10	15	20	25	30	35	40
	+ 57	+ 92	+ 120	+ 143	+ 162	+ 178	+ 190	+ 199
0,02 Mol	1	2	3	4	5	6	7	8
<chem>CuSO4</chem>	+ 208	+ 215	+ 247	+ 272	+ 294	+ 317	+ 339	+ 359
	9	10	15	20	25	30	35	40



Kurve zu Tab. 24, II. Reihe

Sempervivum spec.

— — — Absorption in Wasser

— — — Absorption in 0,02 Mol Kupfersulfat

Obwohl bei den Untersuchungsobjekten die obere und untere Epidermis vorhanden war, nahm die Absorption einen ähnlichen Verlauf wie bei den Kartoffelstückchen. Ich schreibe es dem Umstand zu, daß die Objekte von **Sempervivum** eine um die Hälfte kleinere Grundfläche aufwiesen, als die von **Echeveria**; infolgedessen kann die Flüssigkeit auch rascher zu den innersten Gewebeschichten vordringen.

In der 0,04-moligen Lösung ist bis zum Schluß eine Dickenzunahme zu beobachten, sodaß über eine allfällige Giftwirkung nichts ausgesagt werden kann. Die 0,02-molige Lösung scheint während der ersten Minuten eine gewisse Permeabilitätsverhöhung zu bewirken. Eindeutig ist diese Erscheinung hier nicht, da der raschere Kurvenanstieg kaum außerhalb der Fehlergrenze liegen dürfte, zumal es nicht sehr leicht ist, von einem **Sempervivum**-Blatt vergleichbare Objekte zu erhalten.

2. Versuche mit der Potometermethode

a) Methode und Versuchsmaterial

Als Potometergefäß verwendete ich eine Pulverflasche von 1 Liter Inhalt. In diese tauchten mit einem Ende Potometerkapillare, Versuchspflanze, sowie ein Glasrohr, das mit einem Flüssigkeitsreservoir verbunden war. Potometerkapillare, Versuchspflanze und Glasrohr durchstießen einen Gummistopfen, der die mit Flüssigkeit ganz angefüllte Flasche luftdicht abschloß. Das von der Pflanze aufgenommene Wasser oder die Versuchslösung konnten nur aus der Kapillare nachgezogen werden, sofern der Hahn zum Reservoir geschlossen war. Unmittelbar über dem Stopfen lief die 1 m lange Potometerkapillare horizontal über einen Streifen aus Millimeterpapier weiter. So war es möglich, den Stand des Meniskus jederzeit auf 1 mm genau abzulesen.

Experimentiert wurde in einem gut isolierten Kellerzimmer, in welchem die Temperaturschwankungen während eines Versuches (die Versuchsdauer dehnte sich in einzelnen Fällen bis 4 Tage aus) nicht mehr als 1° ausmachten. Die relative Luftfeuchtigkeit konnte dagegen Unterschiede bis zu 5 % aufweisen. Die Versuche führte ich unter völligem Abschluß vom Tageslicht aus. Der Raum war ständig durch elektrisches Licht erhellt.

Für die vorliegenden Untersuchungen verwendete ich in Töpfen kultivierte Tomatenpflanzen (**Solanum Lycopersicum L.** ; Sorte Rhein-

lands Ruhm). Das Abschneiden des Sprosses erfolgte unter Wasser. Als Vergleichsbasis für die Absorption von Giftstoffen diente die Wasseraufnahme. Daher prüfte ich zuerst das Verhalten abgeschnittener Tomatensprosse in Wasser bei den gegebenen Versuchsbedingungen. Es zeigte sich, daß die Absorption schon vor Ablauf von 24 Stunden keinen größeren Schwankungen mehr unterworfen war (vgl. dazu *Gäumann und Jaag, 1947, S. 11 ff.*). Somit wurden die Pflanzen nach Entfernung des Wurzelwerkes ein Tag, bevor sie für einen Versuch Verwendung fanden, in Wasser eingestellt im Versuchsraum belassen. Am Anfang eines jeden Experimentes beobachtete ich während einiger Stunden die Wasserabsorption, die ja als Vergleichsbasis dienen sollte, worauf die Pflanze in die Versuchslösung kam. Das bedingt einen Wechsel der Potometerflasche. Daher war zu prüfen, ob schon der Austausch dieser Flüssigkeitsgefäße eine Störung in der Absorption hervorrufe.

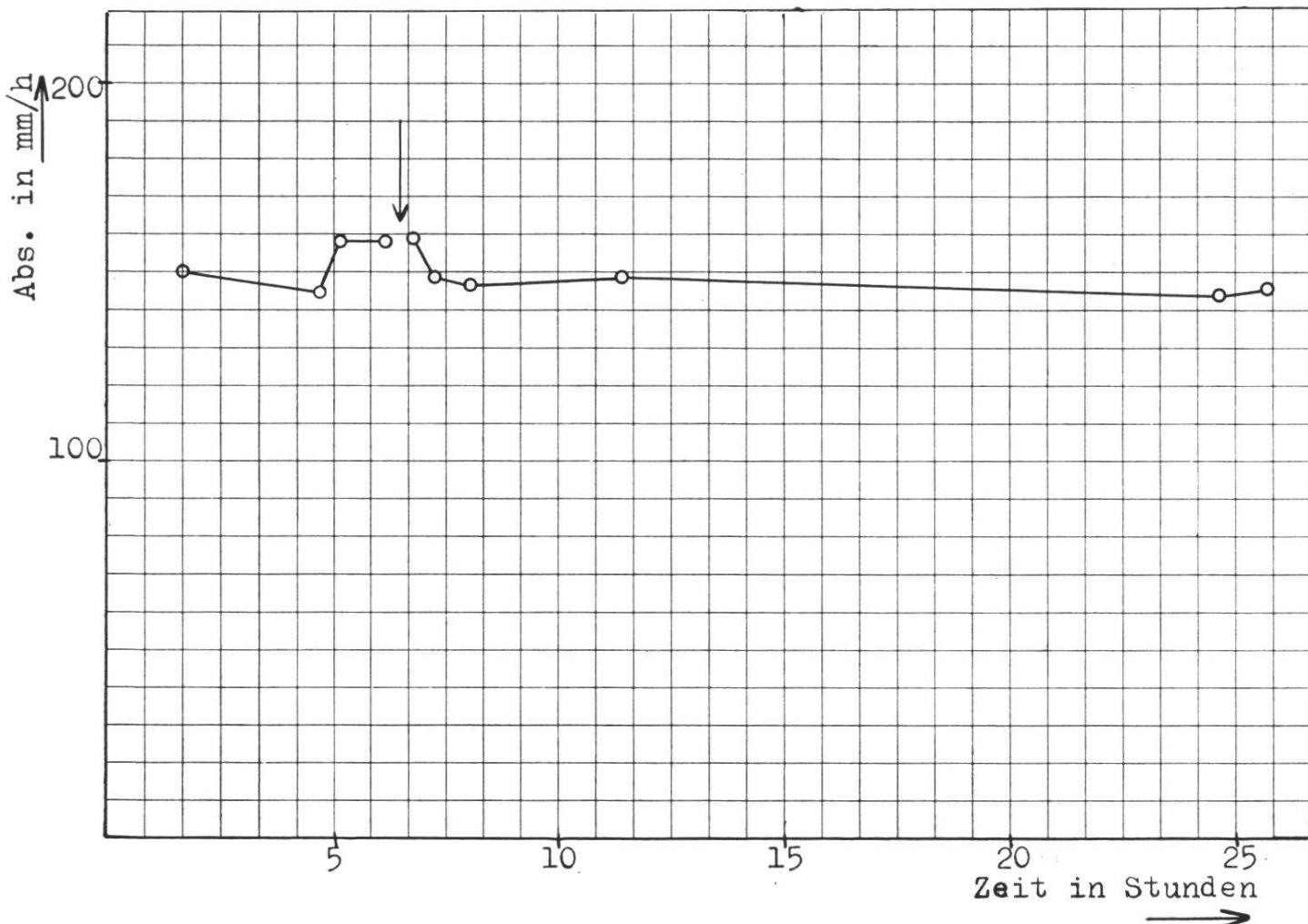
Tabelle 25

Solanum Lycopersicum

Die abgeschnittene Pflanze stand vor dem Versuch 24 Stunden in Wasser. Der transpirierende Sproß war 30 cm lang und trug 5 große und 2 kleine Blätter.

Absorption in mm/h	nach Stunden	Rel. L. F. in % im Versuchsraum	T in °C
150	1,67	66	16
144	4,67	67	16
158	5,17	67	16
158	5,67	67	16
158	6,17	67	16
Wasserwechsel (nahm ca. 5 Minuten in Anspruch, worauf die erste Ablesung wieder erfolgen konnte)			
159	6,75	68	16
149	7,25	70	16
147	8,00	70	16
149	11,42	69	16
143	24,67	66	16
146	25,67	66	16

Wie aus dieser Tabelle und der folgenden Kurve hervorgeht, wird die Wasseraufnahme durch den Wechsel der Potometerflasche nicht gestört.



Kurve zu Tab. 25

Solanum Lycopersicum

Abgeschnittener Sproß. Wasserabsorption bei Übertragung der Pflanze von einem Gefäß in ein anderes

↑ Gefäßwechsel

b) Versuche mit Kupferlösungen

Nach der oben dargelegten Vorbehandlung wurden die über dem Wurzelwerk abgeschnittenen Tomatenpflanzen in ein Potometergefäß mit Wasser gebracht und die Absorption während mehrerer Stunden beobachtet. Darauf vertauschte ich die Flasche gegen eine solche mit der gewünschten Flüssigkeit. Für die Experimente wählte ich eine 0,004-molige Lösung, die bei Kartoffelstückchen (vgl. Tab. 22, III. Reihe) eine erhöhte Absorption bewirkte, sowie eine 0,01-molige, die denselben Effekt für **Echeveria**-Blattstückchen (vgl. Tab. 23, III. Reihe) hatte.

Tabelle 26

Solanum Lycopersicum

35 cm langer Sproß mit 5 kräftigen Blättern. Absorption in 0,004-moliger Kupfersulfatlösung.

Absorption in mm/h	nach Stunden	Rel. L. F.	
		in %	T. in °C
		im Versuchsraum	
411	1,00	64	16,5
409	2,92	64	16,5
416	3,42	64	16,5
416	3,92	64	16,5
416	4,42	64	16,5
0,004 Mol Kupfersulfat			
406	5,00*	64	16,5
322	5,50	64	16,5
310	6,00	64	16,5
332	6,50	65	16
432	7,00	65	16
419	9,00	65	16
406	11,00	65	16
156	21,50	64	16
150	22,00	64	16
146	22,50	64	16
142	23,00	64	16
140	23,50	64	16
140	24,00	64	16
130	27,50	64	16
128	28,00	64	16
126	28,50	64	16
126	29,00	64	16
126	29,50	64	16
121	30,50	64	16
120	32,08	64	16
85	46,50	65	16
84	47,00	65	16
83	47,67	66	16
81	48,00	66	16
75	48,75	66	16
74	52,50	66	16
76	54,00	66	16
106	54,50	66	16
82	54,75	66	16
72	69,67	66	16



Kurve zu Tab. 26

Solanum Lycopersicum

Absorption unter Einfluß von 0,004 Mol Kupfersulfat.

↑ Beginn der Kupfersulfatabsorption.

Nachdem die Absorptionsgeschwindigkeit des Tomatensproßes in Wasser während mehr als vier Stunden praktisch konstant geblieben war, wurde die Potometerflasche mit Leitungswasser gegen eine solche mit 0,004-moliger Kupfersulfatlösung ausgewechselt. In der ersten halben Stunde nahm die Absorption ganz unbedeutend ab, sank in der zweiten dagegen auf ca. 80 % der Anfangsgeschwindigkeit. Nach der 90. Minute nahm sie wieder zu und erreichte ihr Maximum $2 \frac{1}{2}$ Stunden nach Übertragung der Pflanze in die Kupferlösung. Gleichzeitig konnte am Tomatensproß noch nicht die geringste Veränderung fest-

gestellt werden. Erst nach $6\frac{1}{2}$ -stündiger Einwirkung des Kupfersalzes, als die Absorptionsgeschwindigkeit bereits wieder zu sinken begann, weisen die untersten Blätter vereinzelte dunkle Flecken auf (in der Kurve mit ** bezeichnet). Die ganze Pflanze hatte im übrigen ein frisches Aussehen. Nach 17 Stunden war die Absorption fast auf $\frac{1}{3}$ gesunken. Alle Blätter wiesen Flecken auf, und die zwei untersten begannen zu welken (in der Kurve mit + bezeichnet). Am wenigsten mitgenommen schienen noch die jüngsten. Drei Stunden später begann auch das dritte Blatt zu welken (in der Kurve mit * bezeichnet). Merkwürdig ist der kurze Anstieg, der nach der 50. Stunde trotz Konstanz der kontrollierten Außenfaktoren beobachtet werden konnte.

Nach drei Tagen, als die Absorptionsgeschwindigkeit nur mehr schwach fiel und alle Blätter welk waren, brach ich den Versuch ab. An Stengelquerschnitten untersuchte ich darauf mit Kaliumferrocyanid die Verteilung des Kupfers. Dieses ließ sich nur im Holzkörper und in den ihn umgebenden Zellen nachweisen.

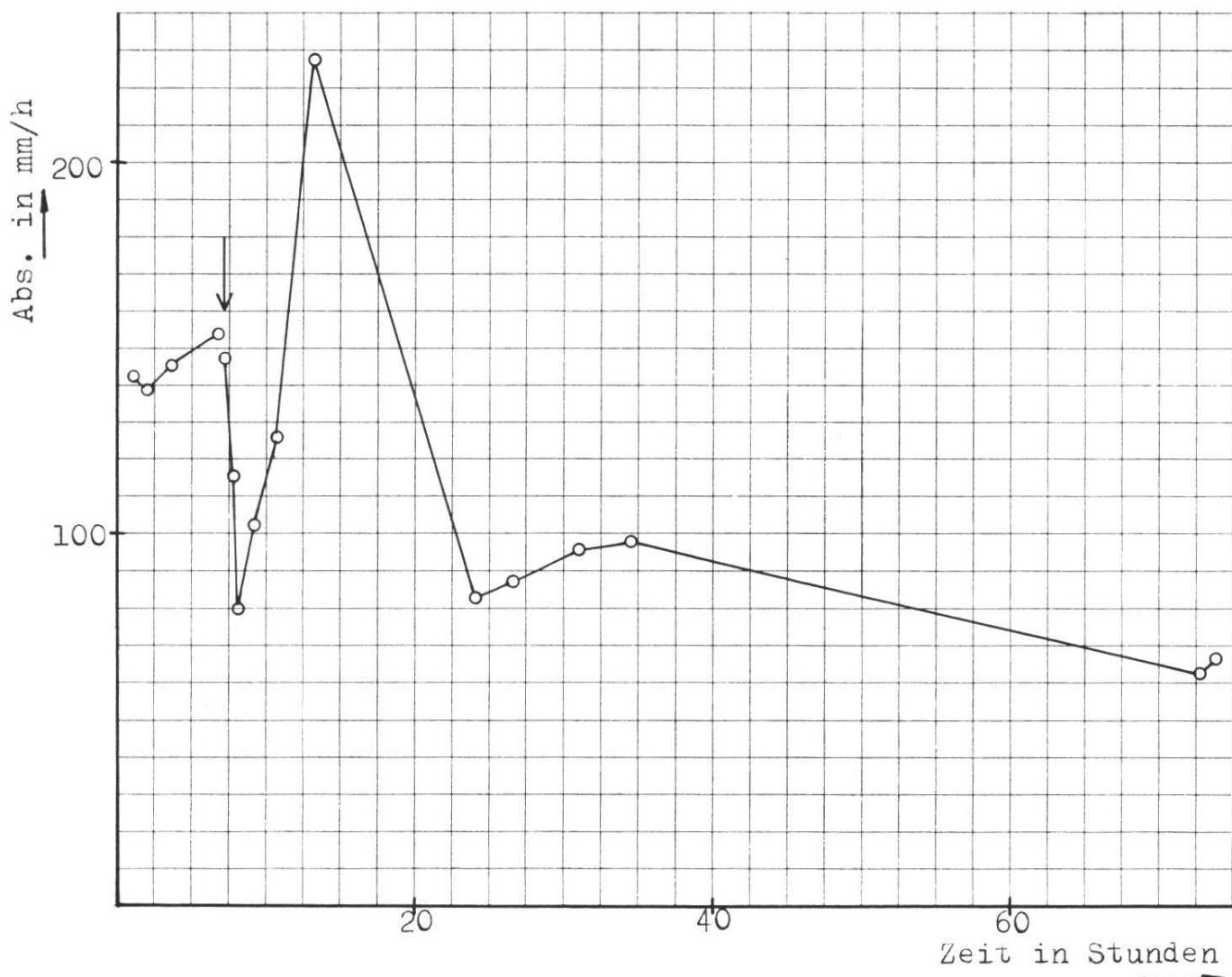
Tabelle 27

Solanum Lycopersicum

30 cm langer Sproß mit 7 kräftigen Blättern. Absorption in 0,01-moliger Kupfersulfatlösung.

Absorption in mm/h	nach Stunden	Rel. L. F. in %	T in °C im Versuchsraum
143	1,00	66	16
139	2,00	66	16
146	3,67	66	16
154	6,67	66	16
0,01 Mol Kupfersulfat			
148	7,25	66	16
114	7,75	66	16
80	8,25	67	16
84	8,75	68	16
102	9,25	69	16
110	9,75	70	16
120	10,25	69	16
126	10,58	69	16
207	13,00	69	16
228	13,33	69	16

Absorption in mm/h	nach Stunden	Rel. L. F.	
		in %	T, in °C im Versuchsraum
83	24,00	68	16
89	24,83	68	16
87	26,50	68	16
89	27,50	69	16
93	30,00	69	16
96	31,00	69	16
97	32,00	69	16
98	34,58	69	16
63	72,75	69	16
67	73,75	69	16
56	99,08	69	16



Kurve zu Tab. 27

Solanum Lycopersicum

Absorption unter Einfluß von 0,01 Mol Kupfersulfat

↑ Beginn der Kupfersulfatabsorption

In der ersten halben Stunde zeigt sich, ähnlich wie beim vorigen Versuch, keine wesentliche Verringerung der Absorptionsgeschwindigkeit. In der nächsten halben Stunde erfolgt ein Abfall um rund 50 % der Anfangsgeschwindigkeit. Darauf nimmt die Absorption wieder rasch zu und erreicht den höchsten Wert $6 \frac{1}{2}$ Stunden nach dem Giftzusatz. Dieses Maximum liegt mehr als 50 % über der anfänglichen Wasseraufnahme. Gleichzeitig kann erstmals eine geringe Schädigung festgestellt werden, die sich in einer leichten Bräunung der Nerven in den untersten Blättern äußert. 17 Stunden nach Zugabe der Kupfersulfatlösung ist die Absorption wieder auf 50 % der Anfangsgeschwindigkeit gefallen. Zugleich kann eine Braunfleckung an allen Blättern konstatiert werden. Die jüngsten sind nur an den Spitzen gebräunt. Von diesem Zeitpunkt an verläuft die Absorption wenig regelmäßig, im gesamten aber fällt sie leicht. Als der Versuch nach vier Tagen abgebrochen wurde, schienen die oberen Blätter stellenweise noch lebend.

c) Erklärungsversuch der Einwirkung von Kupfersulfat auf die Absorption

Für beide Konzentrationen lassen sich im Gesamtverlauf der Kurven deutlich drei Phasen unterscheiden.

α) Subprämortale Phase

In der ersten Phase fällt die Absorptionsgeschwindigkeit stark ab. Die Erklärung dieser Erscheinung muß in einer Erhöhung des Filtrationswiderstandes der Leitelemente und bzw. oder in einem entsprechenden Verhalten der lebenden Zellen gesucht werden. Ebenso wäre auch eine Transpirationsverminderung unter Einfluß des Kupfersalzes denkbar, worauf die Pflanze mit einer verminderten Absorption antworten könnte.

Wäre der Filtrationswiderstand der Leitelemente für Kupfersulfat dem beobachteten Absorptionsabfall entsprechend größer als für Wasser, müßte die Geschwindigkeitsabnahme schon eintreten, bevor die Lösung weitgehend in der Pflanze verteilt ist.

Mögen auch die verwendeten Kupfersalzlösungen größere Viskosität besitzen als Wasser, so kann der beobachtete Rückgang der Absorptionsgeschwindigkeit doch kaum damit erklärt werden, wie aus dem folgenden hervorgeht.

Der Viskositätskoeffizient von Wasser beträgt bei 25° 0,008941 (*Landolt-Börnstein*, I. Erg. Bd., 1927, S. 83), während eine $\frac{n}{8}$ CuSO_4 -

Lösung bei 25° eine Viskosität von 1,0384 besitzt, wenn die Zähigkeit des Wassers bei der Versuchstemperatur = 1 gesetzt wird (*Landolt-Börnstein*, Hw. I, 1923, S. 155). Darnach berechnet sich der Viskositätskoeffizient einer $\frac{n}{8}$ CuSO₄-Lösung bei 25° zu 0,009284.

Die Bedeutung der Viskosität ergibt sich aus der Formel von *Poiseuille*: $Q = \frac{\pi \cdot PR^4}{8\eta \cdot L} \cdot T$, worin Q = Ausflußmenge in der Zeit T , P = Druck, R = Radius des Rohrlumens, η = Viskositätskoeffizient, L = Länge des Rohres bezeichnen. Somit ist das Verhältnis der Ausflußmenge von Wasser (Q_w) zur Ausflußmenge $\frac{n}{8}$ Kupfersulfatlösung (Q_{Cu}) den entsprechenden Viskositätskoeffizienten (η_w und η_{Cu}) umgekehrt proportional:

$$\frac{Q_w}{Q_{Cu}} = \frac{\eta_{Cu}}{\eta_w} = \frac{0,009284}{0,008941} = 1,0383$$

Pro Zeiteinheit fließen folglich bei 25° C durch ein Rohr bei gleichen Bedingungen 3,83 % mehr Wasser als $\frac{n}{8}$ Kupfersulfatlösung. Damit können Geschwindigkeitsabnahmen, wie sie beobachtet wurden (20-50 %), nicht erklärt werden, zumal ich mit noch verdünnteren Lösungen (0,004 und 0,01 Mol) experimentierte. Wenn nämlich mit der Konzentrationsabnahme auch die Viskositätskonstante kleiner wird, muß sich ja mit zunehmender Verdünnung die Ausflußmenge der Kupfersulfatlösung mehr und mehr derjenigen von Wasser nähern.

Handelt es sich bei diesem Geschwindigkeitsabfall um ein entsprechendes Verhalten der lebenden Zellen, sollte zu diesem Zeitpunkt die Kupferlösung schon weitgehend in der Pflanze verteilt sein. Um diese Verhältnisse nachzuprüfen, stellte ich einen über dem Wurzelwerk abgeschnittenen Tomatensproß eine halbe Stunde in eine 0,01-molige Kupfersulfatlösung. Darauf wurde die Pflanze in 4-5 cm lange Teilstücke zerschnitten, und die Schnittfläche mit Kaliumferrocyanid bestrichen. So konnte auf einer Länge von 20 cm in aller Deutlichkeit Kupfer nachgewiesen werden. An Längsschnitten war auf weitere 5 cm nur mehr eine äußerst geringe Bräunung nachweisbar, die sich allmählich verlor. Obwohl sich Kupfer nur über eine Länge von 25 cm feststellen ließ, liegt die Vermutung nahe, daß die Kupferionen doch weiter hinaufgestiegen waren, vielleicht bis zur Spitze des 35 cm langen Sprosses, was ich aber mit der relativ groben Methode nicht mehr nachweisen konnte. Diese Vermutung mag durch Versuche von *Gäumann* und *Jaag* (1947, S. 19 und 20) gestützt werden. Sie fanden, daß Eosin

beispielsweise rund eine halbe Stunde benötigte, um durch sämtliche Gewebe ihres vermutlich noch längeren Tomatensprosses transportiert zu werden.

Die Absorption durch die lebende Zelle wird von verschiedenen Faktoren bestimmt. Eine Rolle spielt dabei die Saugkraftdifferenz Zelle – Gefäß. Zudem sind auch Elastizitätsverhältnisse sowie Permeabilität von Zellwand und Plasma in Betracht zu ziehen (vgl. *Ursprung*, 1918, S. 524).

Um die Bedeutung der Saugkraft der Versuchslösung für die Absorptionsgeschwindigkeit zu untersuchen, beobachtete ich im folgenden Versuch das Verhalten eines Tomatensprosses in einer Rohrzuckerlösung. Vorerst versuchte ich mittels einer Dampfdruckmethode die den verwendeten Kupfersulfatlösungen isotonischen Rohrzuckerkonzentrationen zu ermitteln, was aber nicht gelang. Da die Kupfersalzlösungen mit der unbekannten Saugkraft stark verdünnt waren (0,004 und 0,01 Mol), mußte mit solch minimalen Konzentrationsunterschieden gearbeitet werden, daß die Empfindlichkeit dieser Methode nicht mehr genügte.

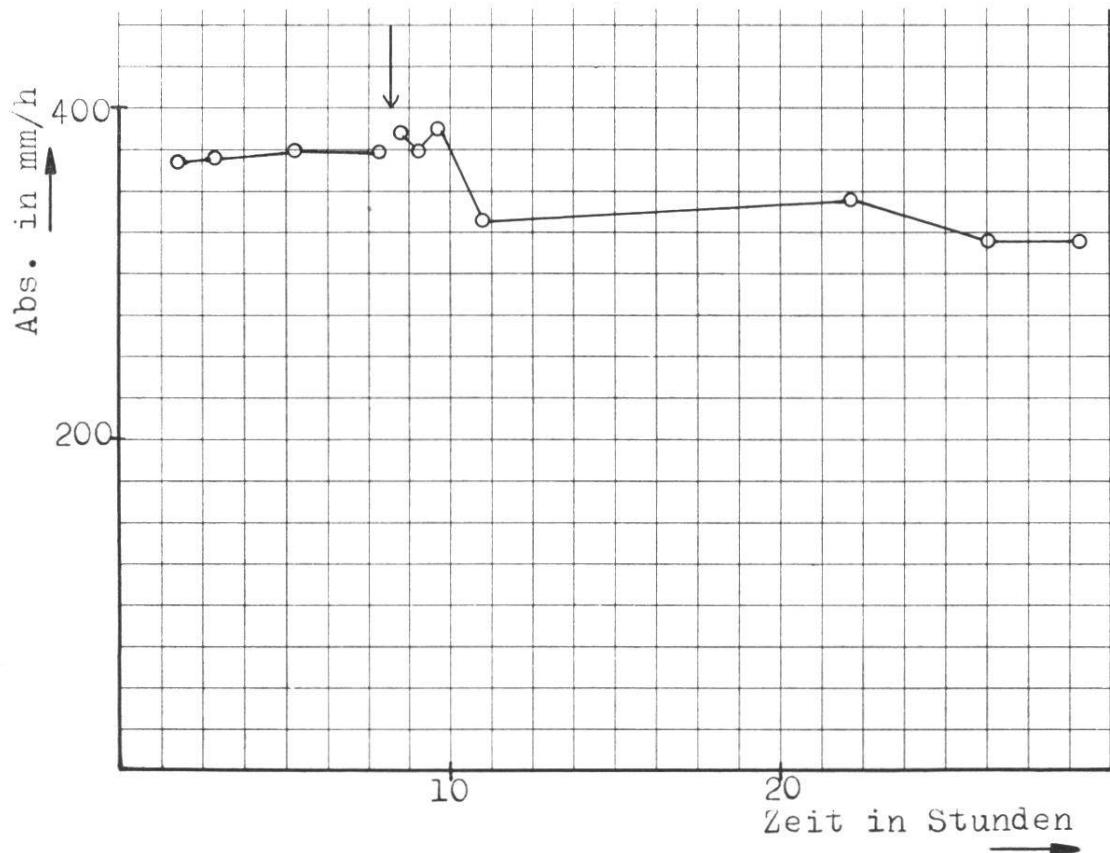
Ich wählte eine 0,15-molige Rohrzuckerlösung, deren Saugkraft nur wenig verschieden sein dürfte von einer 0,1-moligen Kupfersulfatlösung.

Tabelle 28

Solanum Lycopersicum

Ca. 35 cm langer Sproß mit 8 Blättern. Absorption in 0,015-moliger Rohrzuckerlösung.

Absorption in mm/h	nach Stunden	Rel. L. F	
		in %	T in °C im Versuchsraum
367	1,75	81	19,5
370	2,92		
375	5,25		
374	7,83		
0,015 Mol Rohrzucker			
386	8,50	80	19,5
374	9,00	80	19,5
390	9,50	80	19,5
333	11,00	85	19,5
344	22,17	85	19
320	26,25	85	19
319	29,00	85	19



Kurve zu Tab. 28

Solanum Lycopersicum

Absorption unter Einfluß von 0,015 Mol Rohrzucker
↑ Beginn der Rohrzuckerabsorption

Erst nach $1\frac{1}{2}$ -stündiger Absorption in Zuckerlösung beginnt die Kurve zu sinken, wogegen in Kupfersulfat schon in der zweiten halben Stunde ein Geschwindigkeitsabfall zu verzeichnen war. Ein starker Einfluß der Zuckerlösung auf die Wasseraufnahme ist aus diesem Rückgang nicht zu folgern, zumal gleichzeitig die Luftfeuchtigkeit im Versuchsraum etwas anstieg. Daß der Geschwindigkeitsverlust erst zwischen der 80. und 190. Minute eintrat, darf kaum mit der steigenden Zuckerkonzentration in den Leitungselementen in Zusammenhang gebracht werden ; wäre das der Grund, müßte die Kurve auch weiterhin abfallen.

Wenn der vorliegende Versuch auch auf eine gewisse Absorptionsabnahme in Rohrzuckerlösung hindeutet, so ist sicher nicht die Saugkraft als einziger Faktor für die in Kupfersulfat beobachtete Geschwindigkeitsabnahme in Betracht zu ziehen. Weiter scheint mir, daß diese

erste Phase nicht mit einer entsprechenden Zunahme des Filtrationswiderstandes der Zellwände unter Einfluß des Kupfersalzes zu erklären sei ; denn würde die Kupfersalzlösung tatsächlich die Permeabilität der Zellwände herabsetzen, wäre schwer einzusehen, warum in der nachfolgenden Phase die Kupferlösung mit einem Male dieselben Zellwände wieder leichter passieren sollte.

Findet dieses Verhalten seine Deutung nicht in einer Herabsetzung der Wasserabgabe, bleibt als letzte Erklärungsmöglichkeit noch eine entsprechende Abnahme der Wasserpermeabilität des Protoplasmas. Da ich keine Transpirationsmessungen ausführte, möchte ich mich auf Untersuchungen von *Gäumann* und *Jaag* (1947, S. 5) beziehen. Sie bestimmten gleichzeitig Absorption und Transpiration an Tomatenpflanzen unter Einfluß von Lycomarasmin. Wenn es sich auch um verschiedenartige Stoffe handelt, so hat das Kupfersalz doch die Eigenschaft, Eiweiße zur Koagulation zu bringen, was die besagten Autoren auch für Lycomarasmin nachwiesen (*Gäumann* und *Jaag*, 1947a, S. 241). Über die Koagulationsfähigkeit von Schwermetallsalzen schreibt *Kaho* (1933, S. 664) : « Die große Kolloidaktivität zusammen mit starker Adsorbierbarkeit macht die Schwermetallsalze zu wirksamsten Plasmagiften. Es wird angenommen, daß dabei die Hauptwirkung den Kationen zukommt und die Anionen fast keinen Einfluß auf die Koagulation ausüben. » Der subprämortale Bereich dürfte der von *Gäumann* und *Jaag* (1947, S. 17 ff.) beobachteten Schockphase entsprechen, womit sie den unmittelbar auf die Lycomarasminzugabe erfolgten Absorptionsabfall bezeichneten. Da überhaupt Kupfersulfat eine ähnliche Veränderung der Wasseraufnahme bewirkt, wie Lycomarasmin, könnte man sich denken, daß beide Stoffe auch die Wasserabgabe in analoger Weise beeinflussen. Nach den Untersuchungen der besagten Autoren scheinen Absorption und Transpiration meistens gleichsinnig zu verlaufen. Dagegen läßt sich in einzelnen Versuchen eher ein Nachhinken der Transpirations-hinter der Absorptionskurve herauslesen (vgl. *Gäumann* und *Jaag*, 1947, S. 27 und 29).

Die erste Phase kann somit kaum auf ein entsprechendes Verhalten der Wasserabgabe zurückgeführt werden. Der Absorptionsabfall, den die geringe Saugwirkung der Versuchslösungen und deren unbedeutend höhere Viskosität allein nicht erklären können, scheint somit auf einer entsprechenden Abnahme der Wasserpermeabilität des Protoplasmas zu beruhen.

β) Phase des prämortalen Anstiegs

Auf den Absorptionsabfall in der ersten Phase folgt plötzlich wieder ein überraschender Anstieg (vgl. Kurven zu Tab. 26 und 27). Bei beiden Versuchen liegt das Maximum über dem Betrag der anfänglichen Wasseraufnahme. In der 0,01-moligen Kupfersulfatlösung wird diese sogar um rund einen Drittelpunkt übersteigen. Diese Verhältnisse decken sich mit Beobachtungen, die mit der Hebelmethode gemacht wurden (vgl. Tab. 22, 23 und 24). Innerhalb eines gewissen Konzentrationsbereiches war auch bei dieser Versuchsanordnung eine stärkere Absorption als in Wasser zu verzeichnen. Diese Phase erinnert an den prämortalen Anstieg, wie er für Gewebestückchen und ganze Sprosse bei erhöhter Temperatur festgestellt wurde. Ein Unterschied besteht aber darin, daß unter Einfluß von Kupfersulfat die übersteigerte Absorption zeitlich weiter ausgedehnt war. Kupfersulfat löst somit eine Zeitreaktion (vgl. Tab. 26 und 27) aus (vgl. *Pringsheim*, 1925 S. 13), während der prämortale Anstieg bei erhöhter Temperatur einer Momentreaktion (vgl. Tab. 18) gleichkommt. Aus den Erklärungsversuchen für diese Phase geht bereits hervor, daß auch hier die Deutung in erster Linie in einem entsprechenden Verhalten des Protoplasmas, d. h. in diesem Falle in einer Erhöhung der Wasserpermeabilität zu suchen ist. Eine erhöhte Absorption könnte allerdings auch die Folge einer steigenden Transpiration sein. Da aber mit der Hebelmethode, also bei fehlender Transpiration, dieselbe Erscheinung beobachtet werden konnte, liegt eine gewisse Berechtigung vor, auch den bei Potometerversuchen festgestellten Absorptionsanstieg zur Hauptsache auf eine Permeabilitätszunahme des Protoplasmas für Wasser zurückzuführen.

γ) Letale Phase

Nachdem in der zweiten Phase ein Maximum erreicht ist, beginnt die Kurve praktisch ständig zu fallen. Die durch die Kupferlösungen abgetöteten, oder mindestens schwer geschädigten Zellen, beginnen ihre Semipermeabilität zu verlieren und pressen zufolge des Wanddruckes Zellsaft aus. Die Absorption war allerdings die ganze Versuchsdauer über nie negativ. Wie oben erwähnt wurde, handelt es sich ja um eine Zeitreaktion und nicht um ein rasches und gleichzeitiges Absterben aller Zellen. Somit dürfte im vorliegenden Falle die Transpiration, wie sie auch durch totes Gewebe hindurch erfolgen kann,

während der ganzen Beobachtungszeit über so groß gewesen sein, daß trotz Austritt des Zellsaftes die Absorption noch positiv blieb.

Zusammenfassung

1. An Kartoffelstückchen gelang es, diejenige Kupfersulfatkonzentration zu ermitteln, die der Saugkraft des Untersuchungsgewebes annähernd gleichkommt. Diese dürfte bei ca. 0,25 Mol CuSO₄ liegen (vgl. Tab. 21).
2. Mit der Hebelmethode konnte an verschiedenen pflanzlichen Objekten (**Solanum tuberosum**, **Echeveria metallica**, **Sempervivum spec.**) beobachtet werden, daß Kupfersulfatlösungen in bestimmten, niedrigen Konzentrationen rascher absorbiert wurden als destilliertes Wasser, was einer Permeabilitätserhöhung des Plasmas für Wasser zuzuschreiben ist. In höheren Konzentrationen war die Absorption geringer als in der Vergleichsflüssigkeit (destilliertes Wasser). Dieses Verhalten mag auf eine Saug- und Giftwirkung des Kupfersalzes zurückgeführt werden.
3. Der Einfluß von Kupfersulfat auf die Pflanze wurde auch mit Hilfe der Potometermethode untersucht. Im Absorptionsverlauf ließen sich für beide verwendeten Konzentrationen (0,004 und 0,01 Mol) drei charakteristische Phasen unterscheiden.
 - a) Ca. 1/2 Stunde nach Zugabe der Kupferlösung trat eine starke Herabsetzung der Absorptionsgeschwindigkeit ein. Dieser Bereich wurde als *subprämortale Phase* bezeichnet. Nebst einer geringen Saugwirkung der Kupfersulfatlösungen muß für diesen Absorptionsabfall zur Hauptsache eine Permeabilitätsabnahme des Plasmas für Wasser angenommen werden.
 - b) Der folgende Absorptionsbereich, der als *Phase des prämortalen Anstiegs* bezeichnet wurde, ist durch einen starken Geschwindigkeitsanstieg gekennzeichnet. In einem Falle liegt das Maximum sogar 50 % über der Anfangsgeschwindigkeit. Die Erklärung dieses Verhaltens muß vorwiegend in einer steigenden Permeabilitätszunahme des Plasmas für Wasser gesucht werden.
 - c) In der dritten Phase nahm die Absorption ständig ab, am Anfang rasch, gegen den Schluß hin unmerklich oder überhaupt nicht mehr. Es ist das die *letale Phase*; denn hier kommt in

erster Linie die Reaktion sterbender und abgestorbener Zellen zum Ausdruck. Die Permeabilität des Plasmas hat so stark zugenommen, daß dieses auch für den Zellinhalt durchlässig wird, worauf die Zelle zufolge des Wanddruckes Zellsaft auspressen kann.

Für den Absorptionsverlauf im prämortalen und letalen Bereich muß eine ständige Permeabilitätszunahme des Protoplasmas angenommen werden. Diese Phasen sind somit vergleichbar der prämortalen und letalen Zone, die für die Absorption bei steigender Temperatur unterschieden wurden (vgl. Tab. 18). Speziell über Permeabilitätsänderung durch Schwermetallsalze schreibt *Lepeschkin* (1937, S. 54 und 55) : « Andererseits ist schon seit *Pfeffer* (1877) bekannt, daß auch schwache Säuren, Schwermetallsalze und andere Stoffe, die keinen Einfluß auf Lipoide ausüben, die osmotischen Eigenschaften des Protoplasmas verändern können. Die Permeabilitätszunahme für wasserlösliche Stoffe unter der Einwirkung von Sublimat, das nur auf Eiweißkörper und nicht auf Lipoide einwirkt, wurde neuerdings von *Boas* (1930) beobachtet. » Eine anfängliche Permeabilitätsabnahme, wie sie tatsächlich auf Grund der Potometerversuche zu folgern ist, läßt sich aus dieser Angabe nicht herauslesen, sondern einzig die prämortale und die letale Phase werden dadurch erklärt. Es scheint sich vielmehr um eine analoge Permeabilitätsbeeinflussung zu handeln, wie sie *Martens* (1942, S. 256) für Anästhetika beschrieb : « L'effet narcotique (concentrations faibles) correspond à une diminution de la perméabilité protoplasmique ; l'effet toxique (concentrations fortes) à son augmentation. » (Vgl. dazu auch *Eichberger*, 1934, S. 606). Ersteres mag für die Phase der vermutlichen Permeabilitätsabnahme, letzteres für die prämortale und die letale Phase zutreffen.

IV. Der Einfluß von Pikrinsäure auf die lebende pflanzliche Zelle

A. Einleitung

Pikrinsäure gilt allgemein als ein rasch wirkendes Gift für die lebende Zelle. Diese Eigenschaft ist mitbestimmend für ihre Verwendung in der Fixierungstechnik. So benutzte *Strasburger* (1893) Pikrinsäure für seine Abtötungsversuche. Er stellte einen rund 22 m hohen Eichen-

stamm in gesättigte Pikrinsäurelösung. Durch Absorption dieses Giftstoffes sollten die lebenden Zellen abgetötet werden. Nach rund drei Tagen, als die Lösung über 15 m in den Leitungsbahnen aufgestiegen war, wurde der Pikrinsäure des Absorptionsgefäßes Fuchsin zugesetzt. Auf Grund der nach dieser Behandlung bis fast 22 m hoch emporsteigenden Fuchsinpikrinsäure glaubte *Strasburger*, eine Nichtbeteiligung lebender Zellen am Saftsteigen belegt zu haben (vgl. S. 10 ff.). Zu diesem Versuch schreibt er u. a. folgendes (S. 15) : « In Bahnen, die mit Pikrinsäure getötet waren, stieg die Fuchsinpikrinsäure 3 Tage später bis zu fast 22 m Höhe nach. Die Pikrinsäure wird bekanntlich in der pflanzlichen und thierischen Histologie benutzt, um rasche Tödtung des Protoplasma, das sie unverändert fixiert, zu bewerkstelligen. An dem Tod der die Leitungsbahnen umgebenden Elemente war somit in diesem Falle, zur Zeit, da die Fuchsinslösung nachrückte, nicht zu zweifeln ; er wurde von mir auch durch directe Untersuchung der Zweige in verschiedener Höhe constatirt. » Zu früheren, ähnlichen Abtötungsversuchen *Strasburgers* hatte *Schwendener* (1892 S. 935) bereits schon folgendes bemerkt : « Auf die Versuche mit giftigen Lösungen habe ich keine Veranlassung näher einzugehen. Es kehren im Wesentlichen dieselben Momente wieder, auf welche soeben hingewiesen wurde. Das Ausgangsstadium ist auch hier ein künstlich herbeigeführter wasserreicher Zustand. Dann folgt eine Saugwirkung, welche sich zunächst nur auf den wässerigen (nicht giftigen) Zellsaft bezieht, wobei die Mitwirkung lebender Zellen natürlich nicht ausgeschlossen ist. Etwas später beginnt der Aufstieg der giftigen Lösung, eine Strecke weit voraussichtlich in zusammenhängenden Säulen, dann in *Jamin'schen Ketten*, also unter ähnlichen Verhältnissen, wie in dem vorhin erörterten Falle. Es ist also nicht zu verwundern, wenn bei diesem Versuche die Steighöhe des Giftes gelegentlich etwas mehr als 10 m betrug. Überdies ist es zweifelhaft, ob die lebenden Zellen immer sofort getötet wurden. »

Ewart (1908, S. 341) wiederholte *Strasburgers* Abtötungsversuche. Pikrinsäure hielt er aber für solche Untersuchungen als wenig günstig. Er sagt dazu folgendes (S. 385) : « Preliminary testing soon showed that picric acid is not a satisfactory substance to use, owing to its pronounced retention by the walls of the wood vessels. As regards lateral diffusion, it is intermediate between such substances as lithium chloride and eosin, which diffuse readily laterally, and such substances

as sodium sulphindigotate, indigo carmine, iron chloride, sulphocyanide which diffuse little or not at all laterally and so remain restricted to confined paths. » Für Abtötungsversuche verwendete später *Overton* (1911, S. 102) wiederum u. a. Pikrinsäure. Der Stengel einer *Cyperus*-Pflanze wurde mit einem Glasrohr umgeben, das die Versuchslösung enthielt, womit der Stengel partiell abgetötet werden sollte. « From these experiments with picric acid, alcohol, and CuSO_4 , we see that it is possible to kill a portion of the stem without completely disorganizing the killed stretch and without interfering with its conducting capacity » (vgl. S. 105). Eine *Cyperus*-Pflanze, deren Stengel er auf 10 cm Länge während 48 Stunden mit Pikrinsäure umgeben hatte, soll nach fast $1\frac{1}{2}$ Monaten in gutem Zustand gewesen sein (S. 106). Bei dieser Behandlung drang die Pikrinsäure jedenfalls nicht in dem Maße ein, daß eine völlige Abtötung erfolgte. Den Nachweis dürfte *Ursprung* (1912, S. 319) erbracht haben. Er schreibt: « Zur Nachprüfung verwendete ich Pikrinsäure. Ein intakter Cyperushalm wurde auf 3 cm Länge mit Pikrinsäure umgeben; die Blätter blieben turgeszent. Ein ähnlicher Cyperushalm wurde gleich behandelt, die Epidermis und wohl auch noch angrenzende Zellen aber vorher entfernt; die Blätter fingen nach 2 Tagen an zu welken und zu dorren. Einige andere stärkere Cyperushalme umgab ich auf 7 cm Länge mit Pikrinsäure- oder Kupferchloridlösung, bald wurden die Halme an der betreffenden Stelle nicht verletzt, bald der periphersten Schichten beraubt und eventuell auch noch mit einem Längsschnitt versehen. Das Absterben erfolgte bei den Pflanzen mit verletzten Halmen in der Regel nach 1-2 Tagen, in einem Falle nach 3-4 Tagen. Blieben die Blätter turgeszent, so ließen sich in der behandelten Halmpartie lebende Zellen nachweisen ».

Zu ähnlichen Resultaten führten übrigens auch die Untersuchungen von *Martens* (1942, S. 281), der den Einfluß von Pikroformol auf Staubfadenhaare von *Tradescantia* untersuchte. Das Ergebnis formulierte er folgendermaßen (S. 282): « Toute cellule protégée par sa cuticule se montre donc rétive à la fixation ».

B. Eigene Untersuchungen

Zu den vorliegenden Versuchen verwendete ich Pikrinsäure ($\text{C}_6\text{H}_3\text{O}_7\text{N}_3$) von der Firma *Kahlbaum*. Sie besitzt ein Molekulargewicht von 229,05. Die Wasserlöslichkeit beträgt nach *Schreiner* (*Landolt*-

Börnstein, I. Erg. Bd. 1927, S. 273) 0,0575 Mol pro Liter bei 25°. Ich ging aber nicht von einer sogenannten gesättigten Lösung aus, wie sie *Strasburger* für seine Versuche gebrauchte. Um mit Lösungen genau bekannter Konzentrationen zu arbeiten, wählte ich eine 0,05-molige Stammlösung, aus welcher die übrigen verwendeten Konzentrationen durch Verdünnen mit destilliertem Wasser hergestellt wurden.

1. Untersuchungen mit der Hebel- und der Wägemethode

a) *Solanum tuberosum L.*

In höhern Konzentrationen, wo die Dickenänderung einen eindeutigen Verlauf nahm, führte ich nur je zwei Experimente aus und berechnete das Mittel. Für verdünntere Lösungen mußten dagegen mehrere Versuche angestellt werden, da die Absorption gegenüber der Wasseraufnahme nur wenig verschieden war. Die Objektgröße war die gewohnte : Parallelepipedo von 1,2 mm Dicke und 6 mm² Grundfläche.

Wie Tabelle 29 zeigt, verhalten sich Kartoffelstückchen in Pikrinsäure ähnlich wie in Kupfersulfat : Je höher die Konzentration ist, umso frühere und umso stärkere negative Absorption läßt sich konstatieren. Im Unterschied zum Kupfersulfat scheint die Pikrinsäure etwas giftiger zu sein. In einer 0,02-moligen Kupfersulfatlösung wurde

Tabelle 29

Solanum tuberosum

Absorption in Pikrinsäure. Mittel von je 2 Versuchen.

Versuchs- flüssigkeit	Dickenänderung nach Minuten									
	<i>I. Reihe</i>									
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+	24	+	34	+	42	+	49	+	55
	1	2	3	4	5	6	7			
	+	68	+	72	+	76	+	94	+	108
	8	9	10	15	20	25	30			
	+	21	+	32	+	38	+	42	+	45
0,05 Mol Pikrinsäure	1	2	3	4	5	6	7			
	+	51	+	50	+	48	+	44	+	37
	8	9	10	15	20	25	30			
	+	24	+	24	+	24	+	8		
	8	9	10	15	20	25	30			

Versuchs-
flüssigkeit

Dickenänderung
nach Minuten

II. Reihe

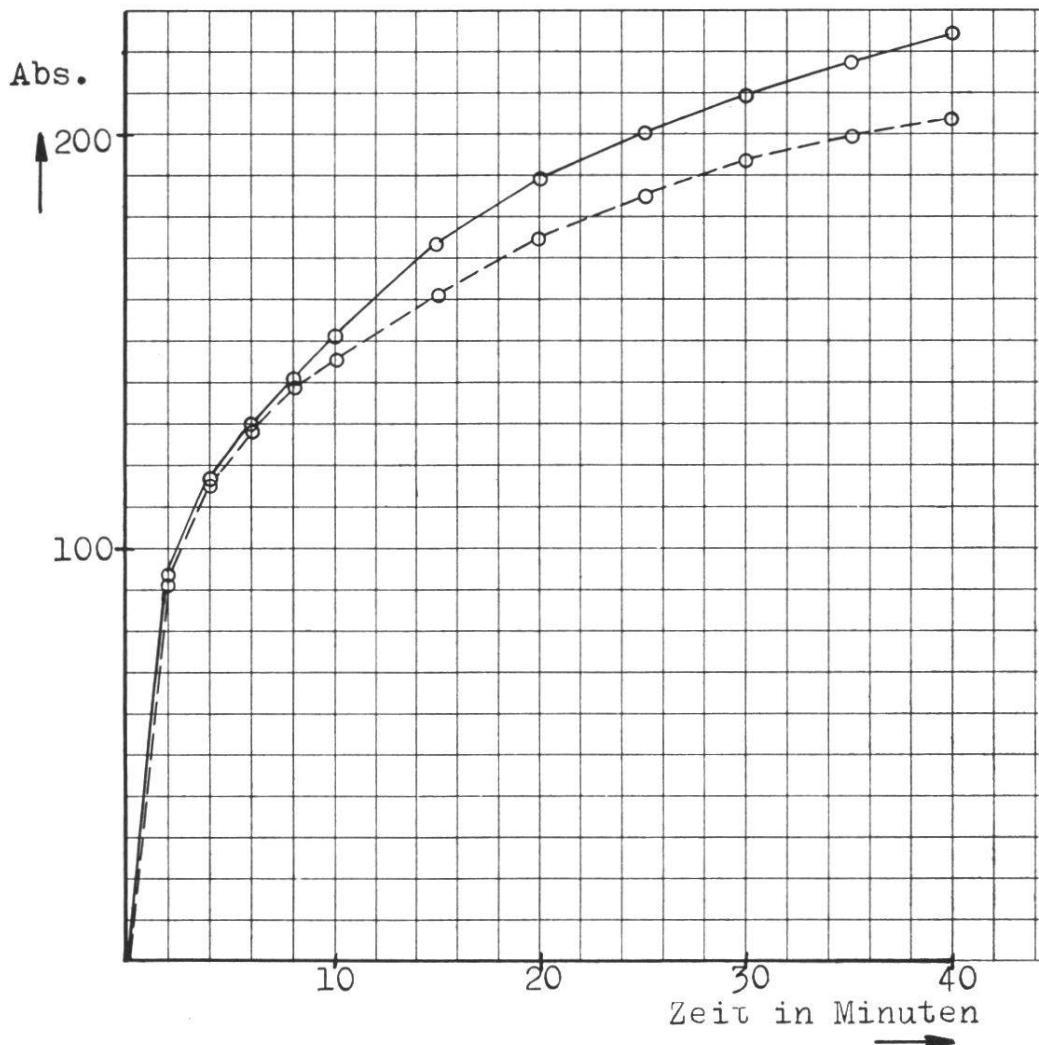
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+ 37	+ 50	+ 63	+ 76	+ 88	+ 98	+ 106	+ 112
	1	2	3	4	5	6	7	8
	+ 118	+ 124	+ 149	+ 170	+ 188	+ 204	+ 214	+ 223
	9	10	15	20	25	30	35	40
0,02 Mol Pikrinsäure	+ 18	+ 28	+ 33	+ 38	+ 43	+ 47	+ 52	+ 57
	1	2	3	4	5	6	7	8
	+ 62	+ 67	+ 86	+ 98	+ 102	+ 98	+ 89	+ 78
	9	10	15	20	25	30	35	40

III. Reihe

Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+ 56	+ 78	+ 90	+ 100	+ 108	+ 116	+ 123	+ 130
	1	2	3	4	5	6	7	8
	+ 135	+ 139	+ 158	+ 172	+ 184	+ 193	+ 202	+ 208
	9	10	15	20	25	30	35	40
0,01 Mol Pikrinsäure	+ 20	+ 31	+ 39	+ 46	+ 52	+ 57	+ 62	+ 67
	1	2	3	4	5	6	7	8
	+ 71	+ 75	+ 90	+ 100	+ 106	+ 110	+ 112	+ 111
	9	10	15	20	25	30	35	40

während 30 Minuten ständig Dickenzunahme beobachtet (vgl. Tab. 22 II. Reihe), wogegen dieselbe Pikrinsäurekonzentration von der 25. Minute ab negative Absorption bewirkt (vgl. Tab. 29, II. Reihe). Zudem tritt in den Pikrinsäurelösungen nach einem erreichten Maximum eine raschere Dickenabnahme ein als in den Kupfersulfatlösungen.

Während in einer 0,005-moligen Pikrinsäurelösung die Absorptionsgeschwindigkeit immer noch geringer ist als in Wasser, bewirkt eine 0,001-molige Lösung bereits eine erhöhte Absorption. Das Verhalten ist somit auch in niedrigen Konzentrationen ähnlich dem in Kupfersulfatlösungen. Ein Unterschied besteht darin, daß dieser Anstieg der Absorptionsgeschwindigkeit bereits in einer 0,004-moligen Kupfersulfatlösung beobachtet werden konnte, was für Pikrinsäure erst bei einer Verdünnung von 0,001 Mol der Fall ist.



Kurve zu Tab. 30, II. Reihe

Solanum tuberosum

— — — Absorption in Wasser

Absorption in 0,001 Mol Pikrinsäure

Tabelle 30

Solanum tuberosum

Absorption in niedrigen Pikrinsäurekonzentrationen. Mittel von je 10 Versuchen.

Versuchs- flüssigkeit	Dickenänderung nach Minuten								
	<i>I. Reihe</i>								
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+ 58	+ 74	+ 85	+ 92	+ 98	+ 104	+ 109	+ 114	
	1	2	3	4	5	6	7	8	
	+ 118	+ 122	+ 136	+ 148	+ 158	+ 168	+ 177	+ 185	
	9	10	15	20	25	30	35	40	

Versuchs- flüssigkeit	Dickenänderung nach Minuten									
	+ 52	+ 70	+ 82	+ 90	+ 96	+ 102	+ 106	+ 110		
0,005 Mol Pikrinsäure	1	2	3	4	5	6	7	8		
	+ 113	+ 116	+ 128	+ 138	+ 147	+ 154	+ 160	+ 165		
	9	10	15	20	25	30	35	40		
<i>II. Reihe</i>										
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+ 66	+ 91	+ 105	+ 115	+ 122	+ 128	+ 134	+ 139		
	1	2	3	4	5	6	7	8		
	+ 143	+ 146	+ 161	+ 175	+ 185	+ 193	+ 199	+ 204		
	9	10	15	20	25	30	35	40		
0,001 Mol Pikrinsäure	+ 70	+ 93	+ 107	+ 116	+ 123	+ 130	+ 136	+ 141		
	1	2	3	4	5	6	7	8		
	+ 146	+ 151	+ 174	+ 189	+ 200	+ 209	+ 217	+ 224		
	9	10	15	20	25	30	35	40		

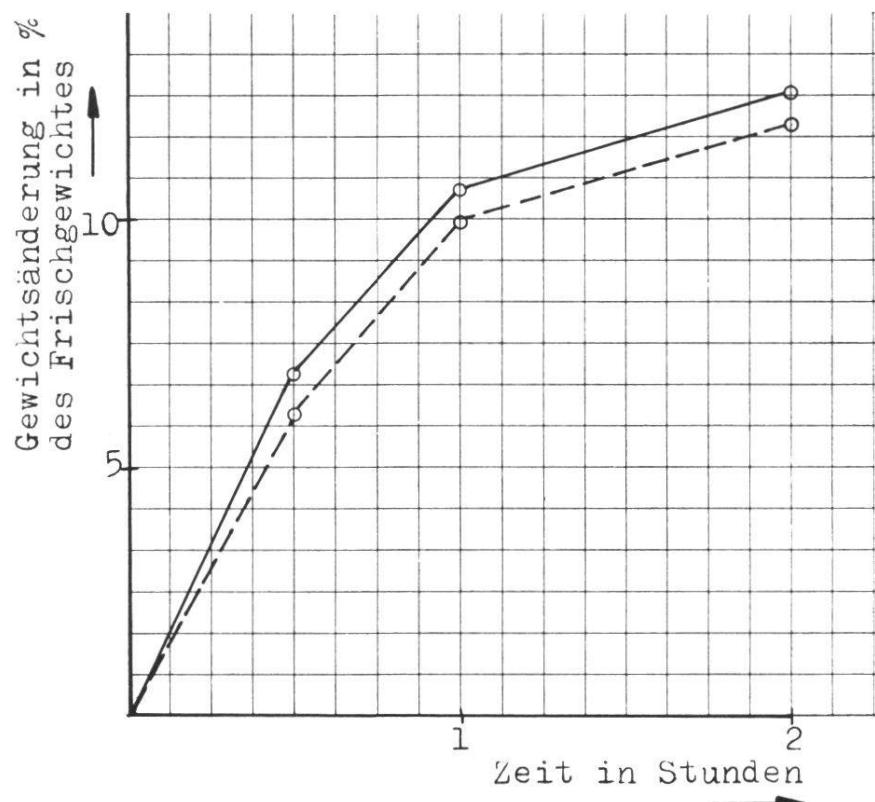
Zur Kontrolle wurde dieses Verhalten auch mit der Wägemethode untersucht. Mit Korkbohrer und Rasierklinge stellte ich aus Kartoffeln pillenförmige Objekte von ca. 700 mg Gewicht her. Insbesondere achtete ich auf eine gleichmäßige Beschaffenheit des Untersuchungsmaterials. Wie Fehler durch ungleichmäßiges Abtrocknen vermieden werden können, hat *Segmüller* (1947, S. 79 ff.) ausführlich beschrieben. Von zwei benachbarten Objekten kam jeweils das eine in Wasser, das andere in 0,001 Mol Pikrinsäure. Ich führte ebenfalls 10 Parallelversuche aus. Die Gewichtsveränderungen wurden in Prozenten umgerechnet, deren Mittelwerte in Tabelle 31 wiedergegeben sind.

Tabelle 31

Solanum tuberosum

Absorption in Pikrinsäure

	Gewichtsänderung in % nach Minuten		
	+ 6,06	+ 9,95	+ 11,90
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	30	60	120
0,001 Mol Pikrinsäure	+ 6,87	+ 10,61	+ 12,54
	30	60	120



Kurve zu Tab. 31

Solanum tuberosum

— — — Gewichtsänderung in Wasser
— — — Gewichtsänderung in 0,001 Mol Pikrinsäure

In 0,001 Mol Pikrinsäure lässt sich auch mit der Wägemethode eine stärkere Absorption als in Wasser konstatieren (vgl. Tab. 31 und dazu gehörige Kurve). Der größte Unterschied ist nach einer halben Stunde feststellbar. Von da ab beginnen die Kurven sich einander leicht zu nähern (vgl. Zahlenwerte). Die Untersuchungen mit der Wägemethode bestätigen somit die mit der Hebelmethode gemachten Befunde.

b) *Echeveria metallica* Hort.

Herstellungsart, sowie Form und Größe der Objekte sind dieselben wie bei den Versuchen mit Kupfersulfatlösungen.

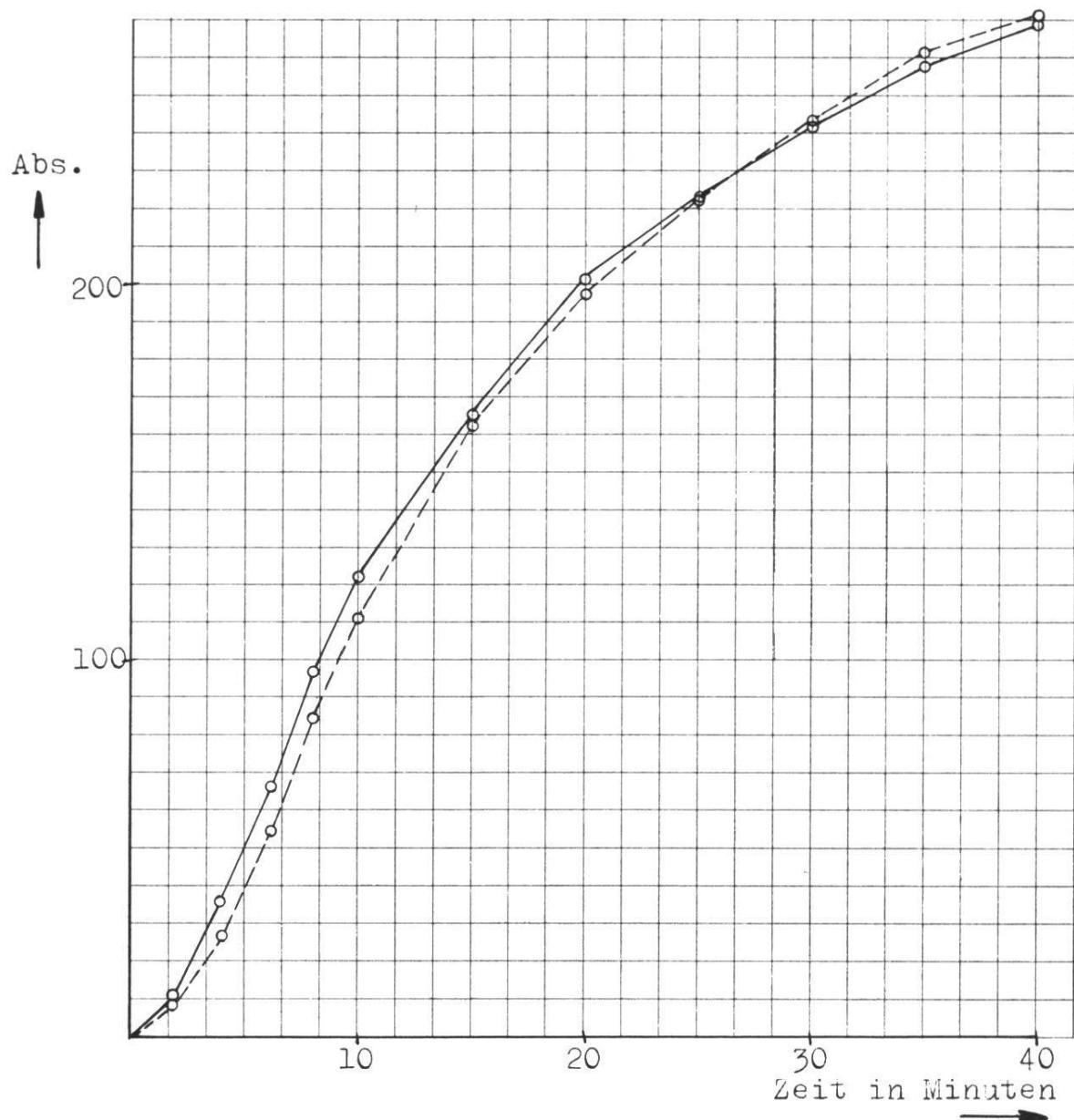
Das Blattgewebe von **Echeveria** zeigt Pikrinsäure gegenüber allgemein größere Empfindlichkeit als die Kartoffelknolle. In den Versuchen der zwei ersten Reihen kommt eine Giftwirkung in der verhältnismäßig früh eintretenden und starken negativen Absorption zum Ausdruck. Die 0,001-molige Pikrinsäurelösung bewirkt zunächst

Tabelle 32

Echeveria metallica

Absorption in Pikrinsäure

Versuchs- flüssigkeit	Dickenänderung nach Minuten									
	<i>I. Reihe</i> (Mittel von je 2 Versuchen)									
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+	2	+	6	+	12	+	20	+	32
		1		2		3		4		5
	+	74	+	86	+	97	+	134	+	152
0,05 Mol Pikrinsäure		8		9		10		15		20
	0	+	3	+	3	+	4	+	6	+
	1		2		3		4		5	6
0,02 Mol Pikrinsäure	-	7	-	30	-	57	-	92	-	289
		7		8		9		10		15
	+	1	+	3	+	6	+	9	+	12
Pikrinsäure		1		2		3		4		5
	+	22	+	24	+	26	+	28	-	38
		8		9		10		15		20
<i>II. Reihe</i> (Mittel von je 3 Versuchen)										
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+	3	+	11	+	21	+	31	+	43
		1		2		3		4		5
	+	94	+	104	+	137	+	158	+	173
0,005 Mol Pikrinsäure		9		10		15		20		25
	+	2	+	4	+	10	+	17	+	27
		1		2		3		4		5
Pikrinsäure	+	61	+	68	+	99	+	119	+	134
		9		10		15		20		25
	+	131	+	127	+	117				
<i>III. Reihe</i> (Mittel von je 10 Versuchen)										
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+	4	+	9	+	16	+	27	+	40
		1		2		3		4		5
	+	97	+	111	+	162	+	198	+	222
0,001 Mol Pikrinsäure		9		10		15		20		25
	+	243	+	261	+	271				
	+	30		35		40				
Pikrinsäure	+	4	+	11	+	22	+	36	+	51
		1		2		3		4		5
	+	67	+	82	+	97				
Pikrinsäure		6		7		8				
	+	223	+	242	+	258	+	269		
		30		35		40				



Kurve zu Tab. 32, III. Reihe

Echeveria metallica

— — — Absorption in Wasser

— — — Absorption in 0,001 Mol Pikrinsäure

eine etwas stärkere Dickenzunahme als die Vergleichslösung. Später überwiegt die Absorption in Wasser, was auf eine Giftwirkung hindeutet. Allerdings treten sowohl erhöhte wie verminderte Absorptionsgeschwindigkeit unter Pikrinsäureeinwirkung in diesem Versuch wenig deutlich in Erscheinung.

2. Untersuchungen mit der Potometermethode

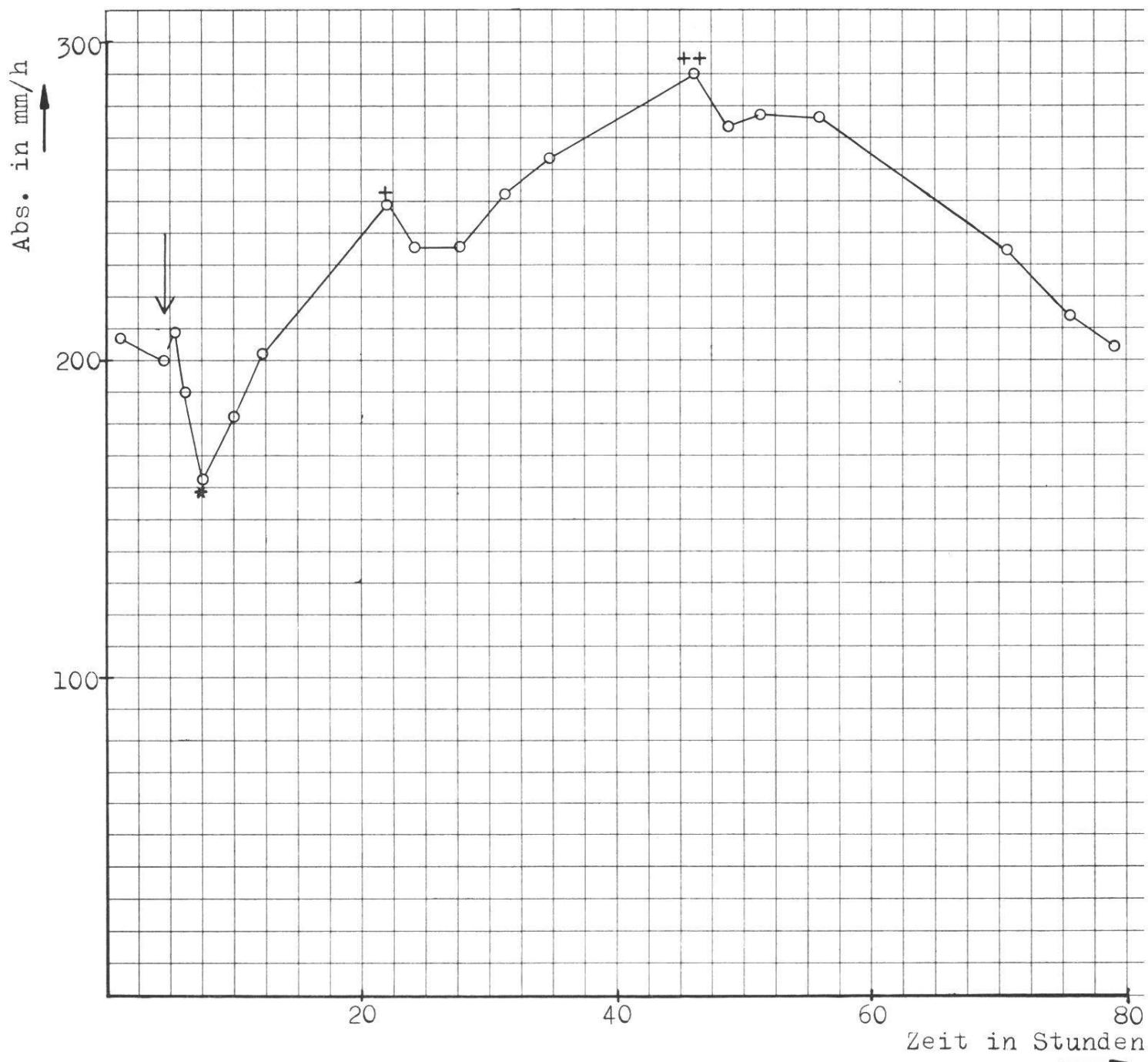
Methode und Untersuchungsmaterial waren wiederum gleich wie bei den Versuchen mit Kupfersulfat. Wie Tab. 33 und 34 zeigen, wurden während eines Versuches Temperaturschwankungen von nur 0,5° festgestellt, während die relative Luftfeuchtigkeit um 1 % variieren konnte. Elektrisches Licht erhellt ständig den Versuchsraum. Den über dem Wurzelwerk abgeschnittenen Tomatensproß stellte ich in gewohnter Weise im Versuchsraum während 24 Stunden in Wasser ein. Darauf beobachtete ich ein paar Stunden lang die Wasseraufnahme, die als Vergleichsbasis für die nachfolgende Absorptionsgeschwindigkeit in der Pikrinsäurelösung dienen sollte.

Tabelle 33

Solanum Lycopersicum

Absorption unter Einfluß von 0,001 Mol Pikrinsäure

Absorption in mm/h	nach Stunden	Rel. L. F.	
		in %	T in °C im Versuchsraum
207	1,00	75	16
200	4,50	75	16
0,001 Mol Pikrinsäure			
211	5,50	75	16
190	6,17	75	16
162	7,50	75	16
182	10,00	75	16
202	12,25	75	16
249	22,00	75	16,5
236	24,00	75	16,5
236	27,75	75	16,5
252	31,25	74	16,5
264	34,92	74	16,5
290	46,00	75	16,5
273	48,50	75	16,5
277	51,33	75	16,5
276	56,00	74	16,5
235	70,75	74	16,5
213	75,75	74	16,5
204	79,00	74	16,5



Kurve zu Tab. 33

Solanum Lycopersicum

Absorption unter Einfluß von 0,001 Mol Pikrinsäure

↓ Beginn der Pikrinsäureabsorption

Nachdem die Wasserabsorption während $4\frac{1}{2}$ Stunden einigermaßen konstant geblieben war, wurde der Tomatensproß in eine 0,001-molige Pikrinsäurelösung übertragen. Im Verlaufe der ersten Stunde zeigte sich ein unbedeutender Geschwindigkeitsanstieg, der kaum auf eine

Beeinflussung seitens der Pikrinsäure zurückgeführt werden kann. Während der nächsten zwei Stunden fiel die Absorption auf etwa 80 % (in der Kurve mit * bezeichnet) und erreichte nach einem 14-stündigen Anstieg ein vorläufiges Maximum, das ca. 25 % über der Anfangsgeschwindigkeit lag (in der Kurve mit + bezeichnet). Möglicherweise befand sich dieses beobachtete Maximum bereits auf dem absteigenden Kurvenast; denn während der Nacht wurden fast 10 Stunden lang keine Ablesungen gemacht. Für die folgenden drei Stunden war von neuem ein leichter Geschwindigkeitsabfall zu verzeichnen. Hierauf stieg die Kurve wieder an und erreichte 40 Stunden nach Giftzusatz ein endgültiges Maximum, das die Anfangsgeschwindigkeit um 50 % übertraf (in der Kurve mit ++ bezeichnet). Schließlich nahm die Absorption mehr oder weniger ständig ab, sodaß sie drei Tage nach Versuchsbeginn wieder der Wasseraufnahme gleichkam. Als die Pflanze bereits während 27 Stunden Pikrinsäure aufgenommen hatte, war eine kaum feststellbare Verfärbung eines schmalen Streifens entlang der Blattnerven zu beobachten. Drei Stunden später wurden dann die ersten Welkesymptome deutlich, die sich in einer Erschlaffung der Spitzen der untersten Blätter äußerten. Bei den jüngsten Blättchen trat allmählich eine Bräunung bis Schwärzung am Rande ein. Nach 40-stündiger Pikrinsäureabsorption waren die Blattränder durchwegs schwarzbraun verfärbt und welk, z. T. schon dürr. Die Verfärbung pflanzte sich von den Blatträndern gegen das Blattinnere fort. Nach weiteren zwei Tagen war die Pflanze vollkommen welk und teilweise schon dürr. Die Absorptionsgeschwindigkeit betrug noch ca. 50 % der Anfangsquote.

Tabelle 34

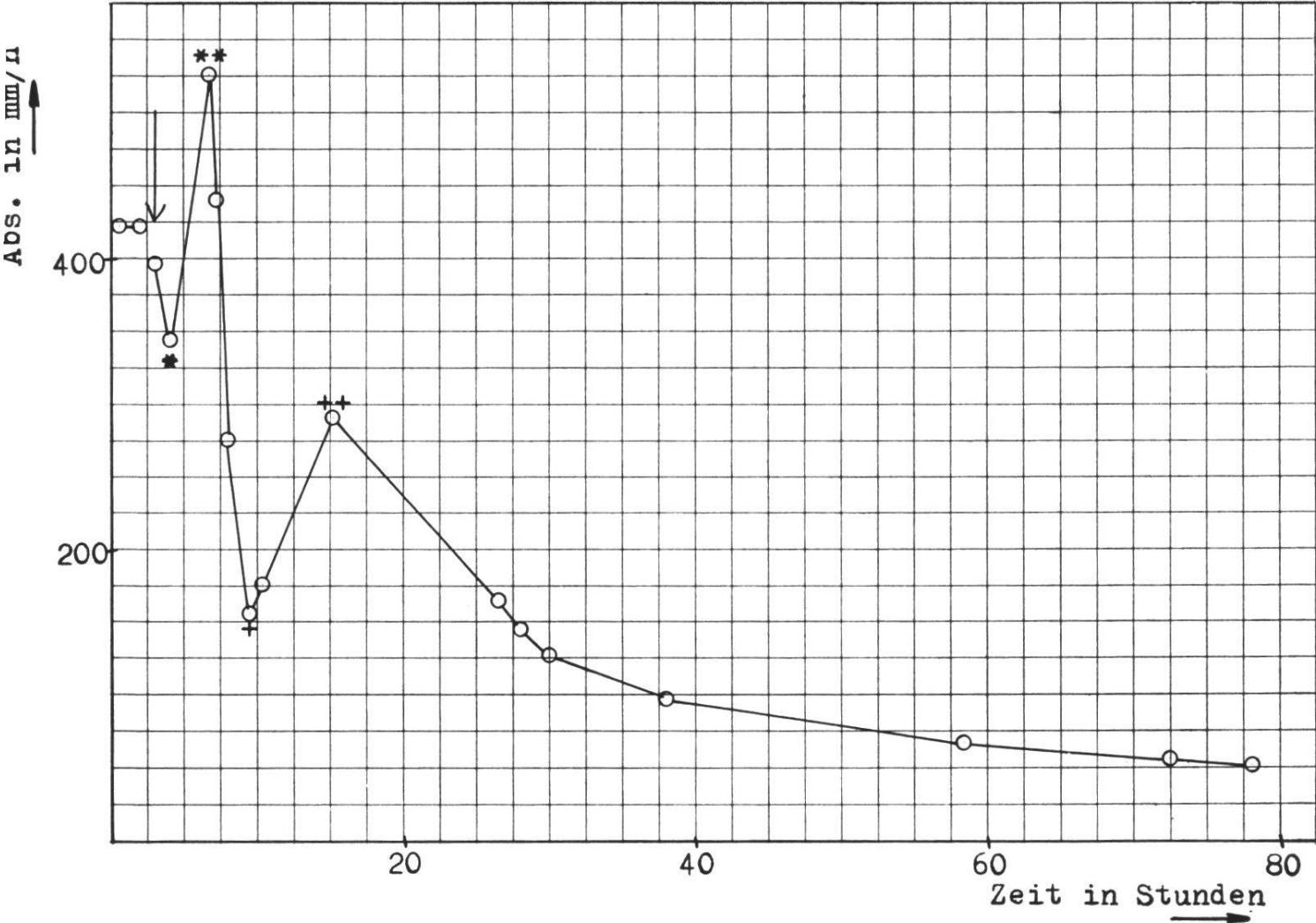
Solanum Lycopersicum

35 cm langer Sproß mit 9 Blättern und einem jungen Blütenstand. Absorption unter Einfluß einer 0,01-moligen Pikrinsäurelösung.

Absorption in mm/h	nach Stunden	Rel. L. F. in % im Versuchraum	T in °C
422	0,50	71	17
423	2,00	71	17

Absorption in mm/h	nach Stunden	Rel. L. F.	
		in %	T in °C im Versuchsraum
0,01 Mol Pikrinsäure			
396	3,00	71	17,5
344	4,00	71	17,5
526	6,75	71	17,5
440	7,25	71	17,5
276	8,00	71	17,5
156	9,50	71	17,5
176	10,33	71	17,5
291	15,25	71	17,5
165	26,50	71	17,5
146	28,00	71	17,5
127	30,00	71	17,5
97	38,00	71	17
67	58,50	71	17
57	72,50	71	17,5
52	78,00	70	17,5
51	81,00	70	17,5
55	95,45	70	17,5
57	99,00	71	17,5
56	106,00	71	17,5
53	120,00	71	17,5
57	123,00	71	17,5
57	130,00	71	17,5
53	171,00	71	17,5
53	178,00	71	17,5

Der Kurvenverlauf ist im Prinzip derselbe, wie er unter Einwirkung der 0,001-moligen Pikrinsäure zu beobachten war (vgl. Tab. 33). Im vorliegenden Falle dürfte es sich einzig um einen rascheren Ablauf der verschiedenen Stadien handeln. Zwei Stunden nach Pikrinsäurezufuhr ist die Absorption auf ca. 80 % gefallen (in der Kurve mit * bezeichnet), worauf die Geschwindigkeit während $2 \frac{3}{4}$ Stunden auf das Maximum ansteigt (rund 25 % über der Wasseraufnahme ; mit ** bezeichnet). Darauf beginnt die Kurve wieder auf ein vorläufiges Minimum zu sinken (mit + bezeichnet), das $7 \frac{1}{2}$ Stunden nach Giftzusatz noch 37 % der Wasserabsorption ausmacht. Während dieses Abfalls, nämlich 6 Stunden nach Einstellen in die 0,01-molige Pikrinsäure, waren erstmals Welkeerscheinungen an den untersten Blättern zu beobach-



Kurve zu Tab. 34

Solanum Lycopersicum

Absorption unter Einfluß von 0,01 Mol Pikrinsäure

↓ Beginn der Pikrinsäureabsorption

ten. Auf einen nochmaligen Anstieg, dessen Maximum (70 % der Wasseraufnahme ; mit ++ bezeichnet) etwa 15 Stunden nach Versuchsbeginn erreicht ist, fällt die Kurve endgültig. Von 60 Stunden weg bleibt die Absorption während der folgenden fünf Tage praktisch konstant auf 13 % der Anfangsgeschwindigkeit. 15 Stunden nach Versuchsbeginn waren alle Blätter welk, mit Ausnahme der Axillarsprosse. Überhaupt blieben bei derartigen Versuchen meist die jüngsten Blätter am längsten unversehrt.

Zusammenfassung und Erklärungsversuche

1. Mit der Hebelmethode wurde festgestellt, daß Kartoffelstückchen in einer 0,001-moligen Pikrinsäurelösung eine stärkere Absorption zeigten als in Wasser, was Versuche mit der Wägemethode bestätigten. Ähnliches, wenn auch weniger eindeutiges Verhalten zeigten Blattstückchen von *Echeveria metallica* in derselben Konzentration. Es dürfte sich um eine Permeabilitätserhöhung handeln, wie sie tatsächlich unter Säureeinfluß in Erscheinung treten kann. *Lepeschkin* (1937, S. 55) schreibt dazu: « Auch die Permeabilitäts-erhöhung durch Säuren, die in kleinen Konzentrationen nur auf Eiweißkörper einwirken können, wurde bestätigt. » Speziell über die Einwirkung organischer Säuren bemerkt derselbe Autor (S. 119 und 120): « Nach der früheren Ansicht von *Kahlenberg* und *True* (1896) wurde die schädliche Säurewirkung ausschließlich den Wasserstoffionen zugeschrieben. Diese Ansicht erwies sich jedoch nur auf Mineralsäuren anwendbar, deren Moleküle fast vollständig zu Ionen dissoziiert sind, während die Giftigkeit organischer Säuren, die verhältnismäßig schwach dissoziiert sind, stärker gefunden wurde, als es ihrem Wasserstoffionengehalt entsprach. » Diese größere Wirksamkeit organischer Säuren erklärt *Overton* (1902, S. 274) folgendermaßen: « Daß die Lösungen vieler schwacher organischer Säuren eine größere Wasseraufnahme bei Muskeln veranlassen, und sich auch bei anderen physiologischen Erscheinungen viel wirksamer erweisen, als nach Versuchen mit stärkeren Säuren bei alleiniger Berücksichtigung der elektrolytischen Dissociation zu erwarten wäre, d. h. als der Concentration der Wasserstoffionen entspricht, beruht höchst wahrscheinlich darauf, daß die Muskel-fasern und andere thierische und pflanzliche Zellen schon in völlig unversehrtem Zustand für die nicht-ionisierten Moleküle zahlrei-cher organischer Säuren (aller Säuren, deren Theilungsverhältnisse zwischen Wasser und Äther noch in stark verdünnten Lösungen zu Gunsten des Äthers, oder wenigstens nicht allzu stark zu Gunsten des Wassers ausfallen) sehr leicht durchlässig sind, während sie für Ionen erst im beschädigten Zustand oder unter ganz besonderen Umständen durchlässig sind. » Nach *Overton* (1899, S. 109) ist Pikrin-säure tatsächlich in Fetten löslich.
2. In höheren Konzentrationen ist die Absorptionsgeschwindigkeit

geringer als in Wasser. Je konzentrierter die Lösung ist, umso früher und in umso stärkerem Maße erfolgt eine Dickenabnahme. Die Giftwirkung von Kupfersulfat ist geringer als die von Pikrinsäure. Für letztere sind nämlich die Absorptionskurven bei gleichmolaren Konzentrationen früher und steiler abfallend. Die Giftigkeit beruht jedenfalls darauf, daß Pikrinsäure u. a. mit Eiweißkörpern, die als amphotere Substanzen sowohl mit Säuren als auch mit Basen Bindungen eingehen, reagieren. Dazu bemerkt *Lepeschkin* (1937, S. 123) : « Bei der schädlichen Wirkung von Säuren und Laugen auf die lebende Materie ist also eine chemische Veränderung ihrer Eiweißkörper sehr wahrscheinlich. Aber auch einige Lipoide (z. B. Phosphatide) werden durch Säuren und Laugen chemisch verändert. » Über die Wirkungsweise organischer und anorganischer Säuren sagt *Lepeschkin* (1937, S. 122) : « Im allgemeinen kann man also annehmen, daß die starken Säuren und Basen, die fast vollkommen in Ionen dissoziiert sind, im Anfang ihrer Einwirkung auf das Protoplasma hauptsächlich seine Oberfläche angreifen und nur langsam in seine inneren Teile eindringen und sie vergiften, während schwache Säuren und Basen, die in wässerigen Lösungen hauptsächlich als undissozierte Moleküle anwesend sind, schon von Anfang an die innern Protoplasmateile angreifen. » In Gewebe (jedenfalls tierische Gewebe) diffundiert Pikrinsäure nach Angaben von *Romeis* (1948, S. 69) nur langsam. Er schreibt : « Für sich allein wird die Pikrinsäure zum Fixieren nur mehr selten verwendet, da sie als solche nicht sehr rasch eindringt (nach *Tellyesniczky* in 0,75 %iger Lösung in 12 Stunden nur 1-2 mm) und ziemlich starke Schrumpfungen hervorruft, besonders im Protoplasma. »

3. Daß Pikrinsäure in ein intaktes Blatt nicht leicht eindringt, dürfte aus folgendem Versuch zu schließen sein.

Auf der Unterseite eines **Rhoeo**-Blattes randete ich einen ca. 3 cm langen und 1 cm breiten Streifen über dem Mittelnerv mit Vaseline ein. Darauf wurde 0,01-molige Pikrinsäurelösung hineingegeben und das Ganze mit einem Deckglas abgeschlossen. Zur Kontrolle machte ich dasselbe mit Wasser. Nach 19 Stunden wurden Deckglas und Vaseline entfernt und die Pikrinsäure sorgfältig abgespült. Aus den behandelten Blattflächen stellte ich sodann 3 : 3 mm große Epidermisschnitte her, überführte sie in 0,4 Mol Rohrzucker und beobachtete den Plasmolyseverlauf.

Tabelle 35

Rhoeo discolor

Plasmolyse nach Behandlung der Epidermis mit Pikrinsäure.

Epidermis behandelt mit	% der plasmolysierten Zellen			
	nach Minuten			
0,01 Mol Pikrinsäure	18,2 15	47,7 28	77,3 40	90,9 51
Wasser (Kontrolle)	63,9 19	72,8 26	90,1 40	

Die mit Pikrinsäure behandelte Blattfläche zeigte normale Plasmolyse in Rohrzucker, die einzig etwas langsamer verlief als beim Kontrollobjekt. Jedenfalls ergibt sich aus dem Versuch, daß das Protoplasma der Epidermiszellen seiner Semipermeabilität noch nicht verlustig gegangen war. Pikrinsäure in bedeutender Menge kann somit kaum eingedrungen sein.

In einem weiteren Versuch tauchte ich die Blattspitze eines **Rhoeo**-Blattes ca. 1 Tag in Pikrinsäure (0,01 Mol). Darauf wurde die Lösung wieder abgespült und das Blatt während mehrerer Tage beobachtet. Nicht die geringste Veränderung konnte festgestellt werden. Diese Befunde stimmen überein mit den Beobachtungen von *Ursprung* (1912, S. 319) an **Cyperus**-Halmen und *Martens* (1942, S. 281 und 282) an Staubfadenhaaren von **Tradescantia**.

4. Versuche mit der Potometermethode ergaben ähnliche Resultate, wie sie bereits mit Kupfersulfatlösungen erhalten wurden (vgl. Absorption von Kupfersulfat: Tab. 26 und 27, Absorption von Pikrinsäure: Tab. 33 und 34). Der Gesamtverlauf der Absorption läßt ebenfalls drei Phasen erkennen.
 - Subprämortale Phase* (vgl. Kurven zu Tab. 33 und 34). Auf eine Diskussion der einzelnen Faktoren, die bei diesem Geschwindigkeitsabfall eine Rolle spielen könnten, glaube ich, nicht nochmals eingehen zu müssen (siehe S. 62).
 - Die *Phase des prämortalen Anstieges* dauerte in der 0,001-moligen Lösung rund 40 Stunden (vgl. Kurve zu Tab. 33, * bis ++). Unter Einfluß der 0,01-moligen Lösung hielt dieselbe Phase nur

$2 \frac{3}{4}$ Stunden an (vgl. Kurve zu Tab. 34, * bis **). Diese dürfte der erhöhten Absorption entsprechen, wie sie bei einer Konzentration von 0,001 Mol an Blattgewebe von **Echeveria**, sowie an Kartoffelstückchen mit der Hebelmethode festgestellt wurde. Demnach müßte es sich auch hier um eine Permeabilitätssteigerung des Plasmas für Wasser handeln. Wie Tabelle 33 und die dazugehörige Kurve zeigen, läßt sich rund 18 Stunden nach Zusatz von 0,001 Mol Pikrinsäure, also innerhalb des prämortalen Bereiches, ein leichter Abfall verzeichnen (mit + bezeichnet). Das kann folgendermaßen erklärt werden. In allen Bereichen laufen die subprämortale, die prämortale und die letale Phase nebeneinander, da natürlich nicht alle lebenden Zellen gleichzeitig vom Giftstoff erreicht werden. Die prämortale Zone ist einzig dadurch charakterisiert, daß die Permeabilität der Zellen, die sich in dieser Phase befinden, steigt oder bzw. und die Anzahl der Zellen, die in den Prämortaltzustand eintreten, ständig zunimmt. Somit mag der kurze Absorptionsrückgang innerhalb des prämortalen Bereiches durch irgend eine entsprechende Verschiebung dieser drei Phasen gedeutet werden.

- c) Für die *letale Phase* kommt der Bereich in Betracht, in dem die Absorptionsgeschwindigkeit mehr oder weniger ständig abfällt. Es dürften vorerst auch hier alle drei Phasen enthalten sein, nur nimmt die Letalwirkung ständig zu, bis ein Absorptionsminimum erreicht ist. So läßt sich der Anstieg in der 0,01-moligen Lösung innerhalb der letalen Zone (vgl. Kurve zu Tab. 34, mit ++ bezeichnet) mit einem vorübergehenden Überwiegen der Prämortaltwirkung erklären (vgl. auch S. 66 und 67).

V. Der Einfluß von Methyl- und Äthylalkohol auf die lebende pflanzliche Zelle

A. Frühere Untersuchungen

Nachdem *Pfeffer* (1886, S. 179) für einige Anilinfarben, *Klebs* (1887, S. 187 und 1888, S. 565) für Glycerin und *de Vries* (Opera collata, Vol. II, S. 553) für Harnstoff nachgewiesen hatten, daß diese Stoffe durch das lebende Protoplasma in die Zelle einzutreten vermögen, untersuchte *Overton* (1895, S. 159; 1896, S. 383; 1899, S. 88) die Durchlässigkeitsverhältnisse von ca. 500 Verbindungen meist organischer Natur. Darauf stellte er die Hypothese auf (1902, S. 118), « daß die allgemeinen osmotischen Eigenschaften der pflanzlichen und thierischen Zellen auf einem auswählenden Lösungsvermögen der Grenzschichten des Protoplasmas für verschiedene Verbindungen beruhen, und zwar so, daß diese Grenzschichten von einer Substanz oder von einem Gemisch von Substanzen imprägniert sind, deren Lösungsvermögen für die verschiedensten Verbindungen im Großen und Ganzen mit dem Lösungsvermögen eines fetten Öls nahe übereinstimmt. Es wurde als wahrscheinlich erachtet, daß die imprägnirende Substanz eine cholesterinartige Verbindung oder ein Gemisch von Lecithin und Cholesterin sei ».

Overton (1895, S. 179 ff.) fand, daß u. a. Methyl- und Äthylalkohol die lebenden Protoplasten sofort durchdringen. Nach seiner Berechnung sollte eine 1,1 %-ige Äthylalkohollösung genügen, um an **Spirogyra**-Zellen eine gleichstarke Plasmolyse hervorzurufen wie eine 8 %-ige Rohrzuckerlösung. Der besagte Autor schreibt dazu (S. 180): « Ein $1\frac{1}{2}$ p. c. Alkohol mußte also eine ziemlich starke Plasmolyse verursachen. Meine Vermutung ging dahin, daß zunächst Plasmolyse eintreten würde, um bald wieder zu verschwinden. Es trat aber überhaupt keine Plasmolyse ein; ebensowenig in einer 2 und 3 p. c. Lösung, obgleich letztere nach der Rechnung mit einer zirka 22 p. c. Rohrzuckerlösung isosmotisch ist. Dabei blieb die Alge völlig gesund. – Ich bin nun so verfahren, daß ich eine 3 p. c. Lösung des Alkohols in 8 p. c. Rohrzucker bereitete und brachte darauf die betreffende Alge in diese Lösung. Es trat eine genau ebenso große Plasmolyse ein, wie in der 8 p. c. Rohrzuckerlösung allein. Es war also nur eine Erklärung möglich: Die gelösten Alkoholmoleküle dringen durch die Grenzschichten

des Protoplasmas ebenso schnell ein wie durch die Cellulosemembran. »

Später studierten *Stiles* und *Jørgensen* (1917, S. 47) den Einfluß verschiedener organischer Substanzen auf die Permeabilität der pflanzlichen Zelle. Sie arbeiteten mit einer Leitfähigkeitsmethode (vgl. S. 50) : « This method consists essentially of measuring the rate of exosmosis of electrolytes from plant tissue by means of measurements of the electrical conductivity of the solution in which the tissue is placed. » Mit steigendem Molekulargewicht der verwendeten Alkohole stellte sich auch stärkere Exosmose ein. Dazu bemerkten die Autoren folgendes (S. 75) : « Equimolecular solutions of different substances do not bring about the same exosmosis. Thus, in the homologous series of the monohydric alcohols, the more complex the molecule the greater the exosmosis produced by solutions of equimolecular strength. » So bewirkten z. B. eine 3,2-molige Methyl- und eine 1,6-molige Äthylalkohollösung gleichstarke Exosmose (vgl. S. 69). Mit dieser Methode wurde allerdings nur der Austritt der Elektrolyten erfaßt, wie die Verfasser selber bemerkten. Weiter untersuchten *Stiles* und *Jørgensen* (1917a, S. 426) mit der Wägemethode die Gewichtsänderung von Kartoffelstückchen in Äthyl- und sekundärem Oktylalkohol. Ersterer bewirkte eine Gewichtszunahme auch in Konzentrationen, die sie für hypertonisch hielten. Abschließend schreiben die Autoren (S. 433) : « In the case of certain substances which enter the cell, such as the primary alcohols, preliminary swelling takes place in solutions of much higher concentration than isotonic solutions as determined by experiments with sodium chloride and sucrose. Subsequently shrinkage or depressed swelling occurs in all concentrations, which is correlated with the alteration of the permeability of the protoplasm and the death of the tissue. This shrinkage is due to toxic action and not plasmolysis. » Aus ihren Versuchen mit der Wägemethode geht auch hervor, daß der niedrigere Alkohol (Äthylalkohol) gegenüber dem höhern (sekundärer Oktylalkohol) weniger giftig ist ; denn eine 0,003-molige Lösung von sekundärem Oktylalkohol bewirkte an Kartoffelgewebe nach $16 \frac{1}{2}$ -stündiger Einlage eine starke Gewichtsabnahme (vgl. S. 428), während nach derselben Zeit unter Einfluß einer 0,5-moligen Äthylalkohollösung die Absorption immer noch im Steigen war (vgl. S. 426). Ihre Ergebnisse mit der Wäge- und der Leitfähigkeitsmethode decken sich darin, daß niedrigere Alkohole eine geringere Exosmose bewirken als gleichmolare höhere.

Bärlund (1929, S. 4) machte seine Permeabilitätsstudien mit Hilfe einer Partialdruckmethode. Er schreibt (S. 28) : « Bei ausschließlicher Anwendung des eben dargelegten gewöhnlichen Reihenverfahrens wäre es unmöglich gewesen, vergleichsweise die plasmolysierende Wirkung aller jener Verbindungen auf die **Rhœo**-Zellen zu prüfen, mit denen ich, wie oben erwähnt, in dieser Hinsicht positive Resultate erzielt habe. Denn erstens lösen sich manche derselben in Wasser nicht in solcher Konzentration, daß sie die Zellen plasmolysieren würden ; andere (z. B. Monochlorhydrin, Glycerinmonoäthyläther, Antipyrin) beschädigen sie in stärkerer Konzentration, während schließlich wieder andere (z. B. die Urethane, Methyl- und Äthylalkohol) so schnell permeieren, daß sie auch in großer Konzentration angewandt keine Plasmolyse verursachen. » Über die Untersuchungsmethode schreibt der Autor (S. 28) : « Der Grundgedanke der Methode der Partialdrucke ist der, daß man durch Zusatz eines nicht eindringenden Stoffes, z. B. Zucker, zu einer Lösung, die an und für sich zu schwach ist, um Plasmolyse herbeizuführen, den osmotischen Wert dieser Lösung um einen bestimmten Betrag erhöht, so daß sie plasmolysierend wirkt. » Auf diese Weise konnte eine gewisse Saugwirkung von Methyl- und Äthylalkohol auf **Rhœo**-Zellen nachgewiesen werden (vgl. S. 36). Zudem permeiert nach den Ausführungen von *Bärlund* (S. 87) Methylalkohol etwas leichter als Äthylalkohol, während *Overton* (1895, S. 181) für diese Alkohole noch keine unterschiedlichen Permeationsgeschwindigkeiten festgestellt hatte.

Holdheide (1932, S. 244) fand, daß Zellen von **Hydrodictyon** und andern Algen in Methyl- und Äthylalkohol bestimmter Konzentrationen platzen. Die Plasmoptysezahl – das sind die geplatzten Zellen in Prozenten aller untersuchten Zellen – nahm mit steigender Konzentration bis zu einem gewissen Grad zu, dann wieder ab. Hierüber schreibt der Autor (S. 296) : « Letzteres ist auf die Giftwirkung der angewandten Stoffe zurückzuführen, die u. a. auch in einer Erhöhung der Wasserpermeabilität zum Ausdruck kommt. Nur die Differenz zwischen eindringendem Stoff und austretendem Wasser ist plasmoptisch wirksam. » Für das Zustandekommen der Plasmoptyse muß somit der Eintritt des Alkohols rascher erfolgen als der Austritt des Zellsaftes ; denn nach den Befunden von *Holdheide* (1932, S. 246 ff.) konnte diese Erscheinung nicht auf einer entsprechenden Veränderung der Zellwände beruhen.

Aus der Arbeit von *Collander* und *Bärlund* (1933, S. 1) seien noch Beobachtungen an **Chara**-Zellen in Methyl- und Äthylalkohol angeführt (S. 109 und 110) : « Mit mäßigen Alkoholkonzentrationen übergossen, ziehen sich die Zellen zuerst etwas zusammen und nehmen nach ein paar Minuten ihre ursprüngliche Länge wieder an. Aus der Alkoholösung in Wasser zurückversetzt, nehmen sie zuerst an Länge zu und ziehen sich dann auf ihre ursprüngliche Länge zusammen. Hieraus wird geschlossen, daß das Wasser noch leichter als die Alkohole permeiert. Bei der Verwendung extrem großer Alkoholkonzentrationen scheint allerdings eine Permeabilitätsänderung einzutreten, so daß die Zellen nunmehr permeabler für Alkohol als für Wasser sind. »

Zehetner (1934, S. 505) fand mit einem Partialdruckverfahren, daß bei den von ihm untersuchten pflanzlichen Objekten zwei prinzipiell verschiedene Reaktionsweisen auftreten können. Bei den einen (**Cladophora**, **Spirogyra**, etc.) ist das Plasma von Anfang an durchlässiger für Alkohol als für Wasser ; die Zellen dehnen sich anfänglich. Nach der ersten Phase wird dieser Typus « Ausdehnungstypus » genannt. Andere Objekte zeigen gerade gegenteiliges Verhalten : Das Plasma ist zuerst durchlässiger für Wasser ; in der ersten Phase erfolgt somit in Alkohol eine Kontraktion. Darnach wurde für diesen Typus der Begriff « Kontraktionstypus » geprägt (z. B. **Chara**, **Rhoeo**-Epidermis, etc.).

B. Eigene Untersuchungen

In erster Linie führte ich Versuche mit Äthylalkohol aus. In einem Falle verwendete ich vergleichsweise auch Methylalkohol. Beide wurden von der Firma A. G. vorm. *B. Siegfried* in Zofingen bezogen. Im folgenden ist unter 100 % Äthylalkohol absoluter Alkohol zu verstehen, der nach den Anforderungen der *Ph. H. V.* (1933, S. 877) mindestens 99,1 Gewichtsprozent Äthylalkohol enthält. Als 100 % Methylalkohol verwendete ich Methanolum purum, der nach Angaben der Firma entsprechend der purum-Qualität 99,5-100 % titriert. Spuren von Aldehyd sind feststellbar.

1. Versuche mit der Hebelmethode

Meistens untersuchte ich die Objekte eines bestimmten Gewebes in fünf verschiedenen Konzentrationen, nämlich in 20-, 40-, 60-, 80- und 100-gewichtsprozentigem Alkohol.

a) *Das Verhalten pflanzlicher Gewebe in Äthylalkohol*

Wie die folgenden Ausführungen zeigen, konnten zwei prinzipiell verschiedene Reaktionsarten in Äthylalkohol festgestellt werden: Eine Gruppe von Untersuchungsobjekten dehnte sich in allen verwendeten Konzentrationen für kürzere oder längere Zeit aus. In einer zweiten Gruppe begannen sich die Gewebestückchen sofort nach Kontakt mit Äthylalkohol zu kontrahieren. Es ließen sich somit bei dieser Versuchsanordnung deutlich die zwei Reaktionstypen, der Ausdehnungs- und der Kontraktionstypus, unterscheiden, wie sie schon *Zehetner* (1934, S. 505) mit der mühsameren plasmometrischen Methode festgestellt hatte. Darnach habe ich auch diese zwei Reaktionsgruppen auseinandergehalten.

α) *Expansionstypus*

αα) *Solanum tuberosum L.*

Die Objektgröße war dieselbe wie in früheren Versuchen mit Kartoffelstückchen. Für jede Äthylalkoholkonzentration wurde die dazugehörige Wasserabsorption ermittelt.

Je höher die Konzentration, umso früher tritt eine Dickenabnahme ein: In 4,6 % (1 Mol) Äthylalkohol nach der 15. Minute, in 20 % nach der 10., in 40 % nach der 6., in 60 % nach der 4., in 80 % nach der 1. und in 100 % ist das Maximum nach 1 Minute bereits überschritten.

Schon die geringe Dickenabnahme in 1 Mol Äthylalkohol lässt schließen, daß im Zellsaft gelöste Stoffe austreten. Tatsächlich haben auch *Stiles* und *Stirk* (1931, S. 12) in 1 Mol Äthylalkohol nach 29 Minuten (für diese Zeit ist die erste Messung angegeben) eine stärkere Exosmose von Elektrolyten als in destilliertem Wasser gefunden. Dabei wurde eine mögliche Exosmose der Nichtelektrolyten gar nicht erfaßt, weil die Autoren mit einer Leitfähigkeitsmethode arbeiteten. Durch Abgabe osmotisch wirksamer Substanz wird die Saugkraft der Zelle herabgesetzt, was zudem eine nachträgliche Abgabe von Wasser aus dem Zellsaft zur Folge haben kann. Wenigstens eine Abnahme des Grenzplasmolysewertes unter Einfluß von Äthylalkohol wurde von *Seifriz* (1923, S. 489) an **Elodea** auch direkt festgestellt. Er schreibt (S. 508): « Short treatment of the **Elodea** leaf cell in ethyl alcohol results in a reduction of osmotic pressure within the cell due, apparently, to an increase in permeability and consequent exosmosis of the cell contents. With longer treatment the osmotic value of the cell rises until it far surpasses the value of the untreated cell. »

Tabelle 36

Solanum tuberosum

Absorption in Äthylalkohol. Mittel von je 10 Versuchen.

Versuchs- flüssigkeit	Dickenänderung nach Minuten									
	I. Reihe									
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+ 26	+ 46	+ 63	+ 77	+ 89	+ 98	+ 105	+ 111		
	1	2	3	4	5	6	7	8		
	+ 116	+ 119	+ 133	+ 145	+ 156	+ 165	+ 172	+ 178		
	9	10	15	20	25	30	35	40		
4,6 % (1 Mol) Äthylalkohol	+ 35	+ 70	+ 99	+ 120	+ 136	+ 148	+ 156	+ 162		
	1	2	3	4	5	6	7	8		
	+ 167	+ 170	+ 173	+ 170	+ 167	+ 164	+ 161	+ 160		
	9	10	15	20	25	30	35	40		
II. Reihe										
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+ 34	+ 48	+ 58	+ 66	+ 72	+ 78	+ 82	+ 86		
	1	2	3	4	5	6	7	8		
	+ 90	+ 93	+ 103	+ 110	+ 114	+ 117	+ 120	+ 123		
	9	10	15	20	25	30	35	40		
20 % Äthylalkohol	+ 41	+ 79	+ 109	+ 132	+ 150	+ 162	+ 171	+ 176		
	1	2	3	4	5	6	7	8		
	+ 179	+ 180	+ 172	+ 156	+ 142	+ 130	+ 118	+ 108		
	9	10	15	20	25	30	35	40		
III. Reihe										
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+ 34	+ 61	+ 83	+ 98	+ 109	+ 118	+ 124			
	1	2	3	4	5	6	7			
	+ 130	+ 135	+ 139	+ 153	+ 161	+ 166	+ 170			
	8	9	10	15	20	25	30			
40 % Äthylalkohol	+ 72	+ 108	+ 132	+ 147	+ 155	+ 160	+ 157			
	1	2	3	4	5	6	7			
	+ 153	+ 146	+ 139	+ 93	+ 49	+ 12	- 11			
	8	9	10	15	20	25	30			
IV. Reihe										
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+ 32	+ 52	+ 65	+ 76	+ 84	+ 91				
	1	2	3	4	5	6				
	+ 97	+ 103	+ 108	+ 113	+ 136	+ 158				
	7	8	9	10	15	20				

Versuchs- flüssigkeit	Dickenänderung nach Minuten						
	+ 65	+ 94	+ 109	+ 117	+ 116	+ 110	
60 % Äthylalkohol	1	2	3	4	5	6	
	+ 99	+ 87	+ 73	+ 59	- 3	- 39	
	7	8	9	10	15	20	
	<i>V. Reihe</i>						
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+ 40	+ 66	+ 85	+ 100	+ 111	+ 119	
	1	2	3	4	5	6	
	+ 127	+ 133	+ 139	+ 144	+ 168		
	7	8	9	10	15		
80 % Äthylalkohol	+ 38	+ 36	+ 25	+ 13	- 4	- 19	
	1	2	3	4	5	6	
	- 34	- 49	- 62	- 77	- 132		
	7	8	9	10	15		
	<i>VI. Reihe</i>						
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+ 52	+ 84	+ 106	+ 122	+ 135	+ 145	
	1	2	3	4	5	6	
	+ 153	+ 160	+ 167	+ 173	+ 198		
	7	8	9	10	15		
100 % Äthylalkohol	+ 28	+ 23	+ 2	- 21	- 41	- 56	
	0,5	1	2	3	4	5	
(Absoluter Alkohol)	- 73	- 92	- 108	- 123	- 142	- 218	
	6	7	8	9	10	15	

Abgesehen von einer Exosmose dürfte die 1-molige Äthylalkohol-lösung nur eine geringe Schädigung bewirken ; doch mag die Dicken-abnahme bereits in dieser wie in den höhern Konzentrationen den Be-ginn einer Letalreaktion anzeigen.

Um die Einwirkungen verschiedener Aethylalkoholkonzentrationen unter sich vergleichen zu können, brachte ich die Werte auf eine ver-gleichbare Basis. Für jede Alkoholkonzentration wurde die Dicken-änderung nach 2, 5, 10 und 15 Minuten auf die entsprechende Wasser-absorption = 100 bezogen. So ergibt sich beispielsweise der Wert 152 für die Dickenänderung in Äthylalkohol nach der zweiten Minute aus der Beziehung $\frac{70 \cdot 100}{46}$.

Aus Tabelle 37 und der dazugehörigen Kurve ist zu ersehen, daß z. B. während der ersten zwei Minuten in Äthylalkohol bis zu 60 % die Geschwindigkeit der Gewebedehnung größer ist als in Wasser und mit steigender Konzentration bis zu 60 % ständig zunimmt. 80 und 100 % Äthylalkohol dagegen scheinen eine so starke Exosmose zu

Tabelle 37

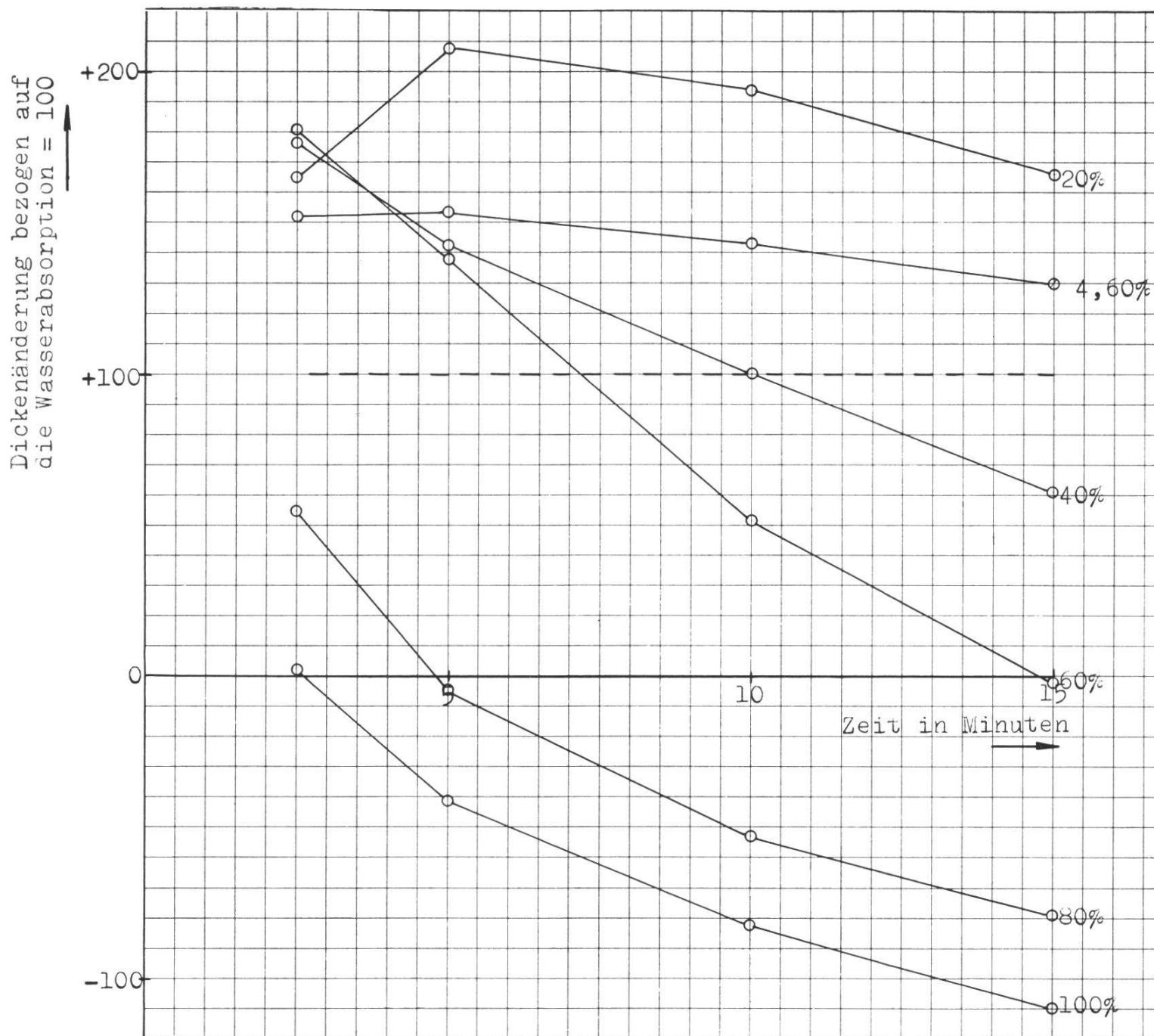
Solanum tuberosum

Absorption in Äthylalkohol bezogen auf die Wasserabsorption = 100.

Dickenänderung bezogen auf die Wasserabsorption = 100.

(Die eingeklammerten Werte bedeuten die abgelesene Dickenänderung in Teilstrichen des Okularmikrometers)

in Wasser	in Äthylalkohol	von der Konzentration (in Gew.-%)	nach Minuten
100 (46)	+ 152 (70)		2
100 (89)	+ 153 (136)	4,60	5
100 (119)	+ 143 (170)	(1 Mol)	10
100 (133)	+ 130 (173)		15
100 (48)	+ 165 (79)		2
100 (72)	+ 208 (150)	20 %	5
100 (93)	+ 194 (180)		10
100 (103)	+ 167 (172)		15
100 (61)	+ 177 (108)		2
100 (109)	+ 142 (155)	40 %	5
100 (139)	+ 100 (139)		10
100 (153)	+ 61 (93)		15
100 (52)	+ 181 (94)		2
100 (84)	+ 138 (116)	60 %	5
100 (113)	+ 52 (59)		10
100 (136)	- 2 (- 3)		15
100 (66)	+ 55 (+ 36)		2
100 (111)	- 4 (- 4)	80 %	5
100 (144)	- 53 (- 77)		10
100 (168)	- 79 (-132)		15
100 (84)	+ 2 (+ 2)		2
100 (135)	- 41 (- 56)	100 %	5
100 (173)	- 82 (-142)		10
100 (198)	- 110 (-218)		15



Kurve zu Tab. 37

Solanum tuberosum

Absorption in Äthylalkohol, bezogen auf die Wasserabsorption = 100

— — — Wasserabsorption

— Alkoholabsorption

bewirken, daß ein Steigen der Absorptionsgeschwindigkeit nicht mehr zu beobachten ist. Je höher die Alkoholkonzentration, umso steiler fällt im allgemeinen die Absorptionskurve gegenüber der Wasseraufnahme, wenigstens unmittelbar nach Erreichen des Maximums.

Es erfolgt somit eine Dickenzunahme in Konzentrationen, die theoretisch die Saugkraft des Untersuchungsgewebes bedeutend übertragen würden. Daher muß mindestens zu Versuchsbeginn weniger Wasser oder überhaupt Zellsaft austreten, als Alkohol eindringt.

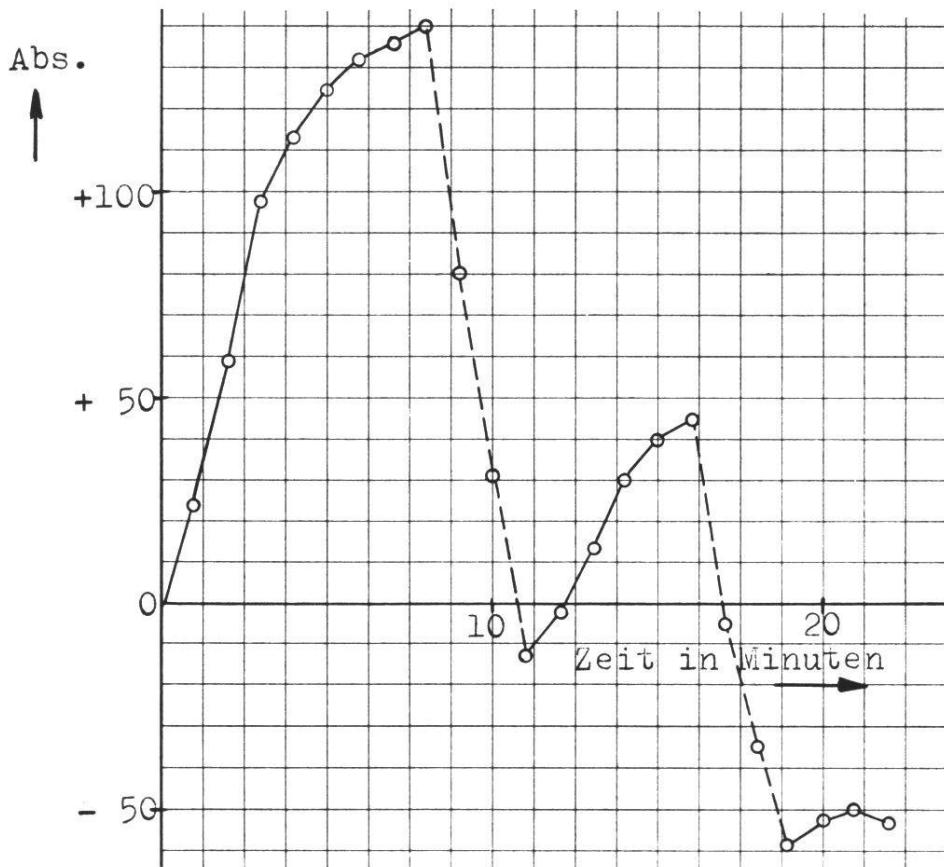
Um zu zeigen, daß pro Zeiteinheit tatsächlich dem Volumen nach mehr Alkohol als Wasser das Plasma passieren kann, brachte ich Kartoffelstückchen abwechselungsweise in Alkohol und Wasser.

Tabelle 38

Solanum tuberosum

Dasselbe Objekt abwechselungsweise in Wasser und 20 % Äthylalkohol.

Zeit in Minuten	Dickenänderung	Versuchsflüssigkeit
1	+ 24	20 % Alkohol
2	+ 59	
3	+ 98	
4	+ 113	
5	+ 125	
6	+ 132	
7	+ 137	
8	+ 140	
9	+ 80	Wasser
10	+ 31	
11	- 13	
12	- 2	20 % Alkohol
13	+ 14	
14	+ 30	
15	+ 40	
16	+ 45	
17	- 6	Wasser
18	- 35	
19	- 59	
20	- 52	20 % Alkohol
21	- 50	
22	- 53	



Kurve zu Tab. 38

Solanum tuberosum

Objekt abwechselungsweise in 20 % Äthylalkohol und Wasser

— — — Absorption in 20 % Äthylalkohol

- - - - Absorption in Wasser

In Alkohol dehnt sich das Objekt und zieht sich zusammen in Wasser, wenigstens während der Beobachtungszeit. Die Dickenabnahme in Wasser zeigt, daß mehr Zellinhalt, jedenfalls zur Hauptsache der vorher eingedrungene Alkohol, austritt, als Wasser einzutreten vermag. Dieser Wechsel der Außenlösung kann natürlich nicht beliebig oft wiederholt werden; denn solche Verhältnisse treten nur in Erscheinung, solange die lebenden Zellen nicht allzu starke Permeabilitätsänderungen erfahren haben. Nachdem das Objekt zum dritten Mal in Alkohol gebracht worden war, dauerte eine positive Absorption nur noch zwei Minuten. Darauf erfolgte Dickenabnahme, vermutlich deshalb, weil inzwischen das Plasma seiner Semipermeabilität verlustig gegangen ist.

Ihren absoluten Werten nach sind die Dickenzunahmen in Alkohol und die Dickenabnahmen in Wasser nicht unbedingt vergleichbar, da

ich für die Untersuchungen in Wasser und Alkohol nicht dieselben Apparate benutzte.

ββ) *Sempervivum spec.*

Die Objektgröße ist dieselbe wie bei den früheren Untersuchungen mit **Sempervivum** (vgl. Tab. 24).

Tabelle 39

Sempervivum spec.

Absorption in Äthylalkohol. Mittel von je 3 Versuchen.

Wasser	Dickenänderung in Äthylalkohol von der Konzentration (in Gew. %)					nach Minuten
	20 %	40 %	60 %	80 %	100 %	
+ 14	+ 12	+ 40	+ 22	- 2	- 67	1
+ 25	+ 42	+ 70	+ 39	- 10	- 106	2
+ 33	+ 68	+ 95	+ 44	- 10	- 122	3
+ 49	+ 94	+ 102	+ 44	- 5	- 141	4
+ 70	+ 114	+ 105	+ 39	- 4	- 155	5
+ 91	+ 129	+ 108	+ 38	- 8	- 166	6
+ 110	+ 141	+ 108	+ 38	- 15	- 178	7
+ 129	+ 151	+ 106	+ 37	- 21	- 188	8
+ 150	+ 158	+ 104	+ 32	- 24	- 195	9
+ 168	+ 164	+ 101	+ 24	- 32	- 201	10
+ 237	+ 187	+ 69	- 36	- 70	- 227	15
+ 272	+ 190	+ 22	- 90	- 106	- 243	20
+ 299	+ 186					25
+ 316	+ 175					30
+ 332						35
+ 346						40

Es wurde nicht für jede Konzentration die dazu gehörige Wasserabsorption ermittelt, sodaß die Werte auch nicht mehr auf eine wirklich vergleichbare Basis gebracht werden können. Ich achtete zwar darauf, daß die Untersuchungsobjekte möglichst gleichartig beschaffen waren und vor allem dieselbe Dicke aufwiesen. Die Ähnlichkeit mit dem Verhalten von Kartoffelstückchen in verschiedenen Alkoholkonzentrationen läßt sich nicht verkennen. Anfänglich wächst die Absorptionsgeschwindigkeit bis zu einer gewissen Konzentration an,

um in der Folge wieder abzunehmen. Je höher die Konzentration ist, umso früher und stärker erfolgt im allgemeinen die Dickenabnahme. In 80- und 100 %igem Alkohol war die anfänglich positive Absorption von so kurzer Dauer, daß sie nicht genau erfaßt werden konnte. Nach einer Minute war sie bereits wieder mehr als kompensiert, sodaß negative Werte zu verzeichnen waren. Der scheinbar unregelmäßige Verlauf der Dickenänderung in 60- und 80 %igem Alkohol, der sich nicht leicht erklären läßt, röhrt nicht etwa von großen Unregelmäßigkeiten einer einzelnen Messung her, sondern für jeden Versuch wurde ähnliches Verhalten beobachtet.

γγ) *Echeveria metallica* Hort.

Die Objektgröße ist dieselbe wie bei früheren Untersuchungen mit *Echeveria* (vgl. Tab. 23).

Tabelle 40

Echeveria metallica

Absorption in Äthylalkohol. Die Werte für die Absorption in Wasser und in 40 % Äthylalkohol sind das Mittel von 3 Einzelversuchen, für 20 % wurde das Mittel aus 5, für 60 % aus 2 und für 80 % aus 4 Einzelversuchen berechnet. Für 100 % Alkohol nahm ich das Mittel von 7 Versuchen.

Wasser	Dickenänderung in Äthylalkohol von der Konzentration					nach Minuten
	(in Gew. %)	20 %	40 %	60 %	80 %	
+ 8	+ 22	+ 16	+ 8	+ 10	+ 1	1
+ 21	+ 35	+ 25	+ 6	+ 6	- 4	2
+ 38	+ 44	+ 29	+ 3	0	- 9	3
+ 54	+ 49	+ 30	- 1	- 8	- 14	4
+ 68	+ 53	+ 29	- 4	- 16	- 19	5
+ 78	+ 57	+ 27	- 8	- 23	- 24	6
+ 88	+ 60	+ 24	- 12	- 30	- 32	7
+ 96	+ 62	+ 20	- 18	- 39	- 43	8
+ 102	+ 64	+ 16	- 26	- 47	- 57	9
+ 107	+ 65	+ 13	- 35	- 61	- 70	10
+ 122	+ 65	- 14	- 108	- 156	- 96	15
+ 132	+ 53	- 107	- 188	- 217	- 101	20

Mit zunehmender Konzentration läßt sich eine früher eintretende und raschere Dickenabnahme feststellen. Dabei ist allerdings zu bedenken, daß nicht für jede Alkoholkonzentration die entsprechende Wasseraufnahme ermittelt wurde.

100 %-iger Alkohol löst während der ersten 10 Minuten die erwartete Reaktion aus. Darauf geht die Geschwindigkeit der Gewebekontraktion relativ stark zurück, sodaß die Dickenabnahme nach 20 Minuten ungefähr derjenigen entspricht, die eine 40 %-ige Äthylalkohollösung bewirkt. Zur Nachprüfung untersuchte ich noch zweimal von je zwei vergleichbaren Objekten das eine in 80 %, das andere in 100 % Äthylalkohol. In beiden Fällen war nach 20 Minuten die Dickenabnahme in der höhern Konzentration geringer.

Eine Erklärung muß in einem entsprechenden Verhalten von Zellwand und Plasma gesucht werden. Denkbar wäre eine Elastizitätsverminderung der Zellmembran infolge einer raschen Entquellung durch den absoluten Alkohol. Für **Hydrodictyon** konnte *Holdheide* (1932, S. 247) unter Einfluß von konzentriertem Methylalkohol eine Veränderung der Zellmembran, « die etwa in einer raschen Entquellung und Schrumpfung der äußersten Schichten bestehen konnte », nicht bestätigen. Dazu schreibt derselbe Autor (S. 247) weiter : « *Lepeschkin* (1918), der Plasmoptyse an **Spirogyra** beobachtete, stellte fest, daß die Festigkeit der Membran durch Alkohol nicht verändert wird. » Diese Befunde schließen nun allerdings nicht eine Veränderung der Elastizitätsverhältnisse aus.

Anderseits könnte diese relativ schwache Dickenabnahme in 100 % Äthylalkohol auch in einer entsprechenden Herabsetzung der Permeabilität des Plasmas auf Grund einer starken Entwässerung durch diese Alkoholkonzentration gesucht werden.

Im übrigen braucht das Verhalten von **Echeveria**-Blattstückchen in absolutem Alkohol nicht unbedingt eine Besonderheit darzustellen. Vielleicht wären bei **Sempervivum** und sogar auch bei Kartoffelstückchen ähnliche Verhältnisse zu beobachten gewesen, wenn die Reaktion längere Zeit verfolgt worden wäre.

β) Kontraktionstypus

αα) *Rhoeo discolor* Hance

Daß **Rhoeo discolor** bezüglich seinem Verhalten gegenüber Alkohol zum Kontraktionstyp gehört, geht schon aus Untersuchungen von

Bärlund (1929, S. 1) hervor und wurde auch von *Zehetner* (1934, S. 505) bestätigt. Gleichsam zur Kontrolle meiner Untersuchungsmethode experimentierte ich zunächst mit **Rhoeo**.

Die verwendeten Blattstückchen waren 2 mm breit und 3 mm lang. Die Objektdicke betrug ca. 1,2 mm.

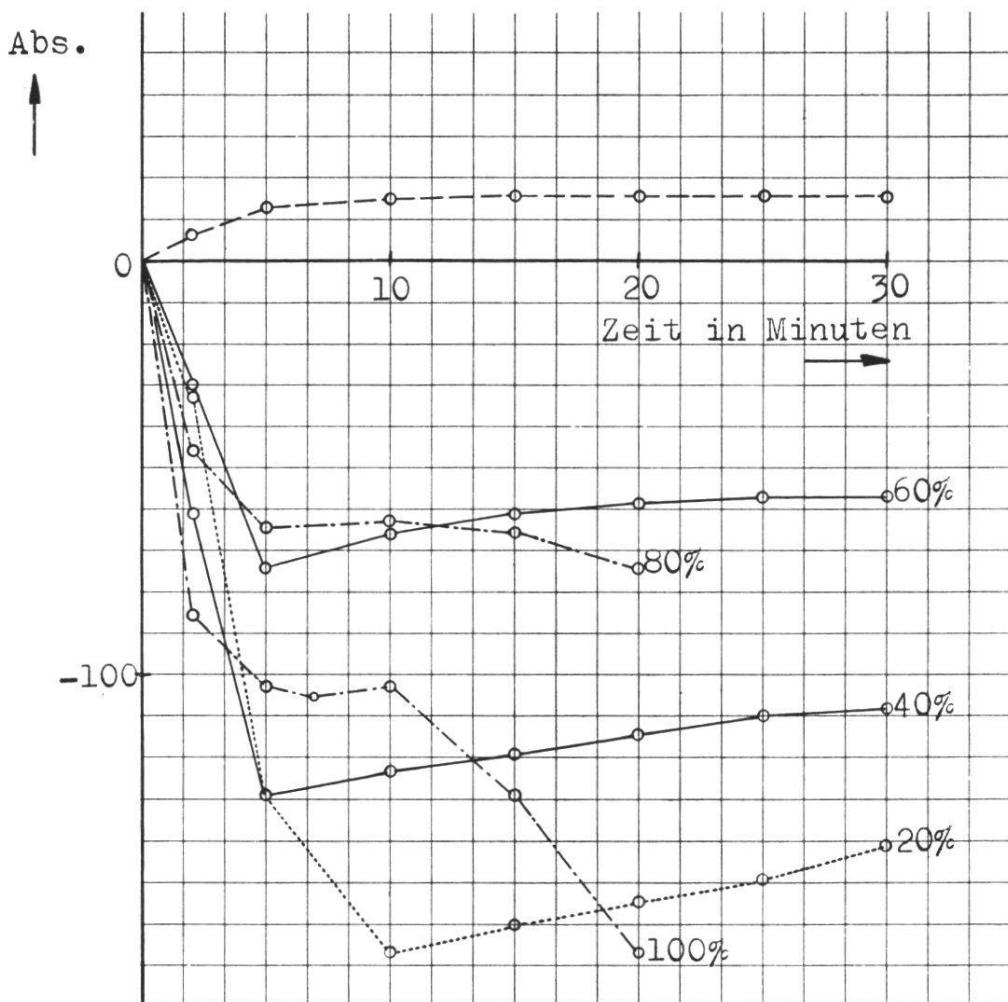
Tabelle 41

Rhoeo discolor

Absorption in Äthylalkohol. Die Werte für 20 und 100 % Alkohol sind das Mittel von drei, die für 60 und 80 % von vier, für 40 % von fünf und für Wasser von zwei Einzelversuchen.

Wasser	Dickenänderung in Äthylalkohol von der Konzentration (in Gew. %)					nach Minuten
	20 %	40 %	60 %	80 %	100 %	
+ 4	— 4	— 19	— 6	— 25	— 65	1
+ 7	— 32	— 61	— 30	— 46	— 86	2
+ 11	— 74	— 91	— 55	— 56	— 94	3
+ 12	— 105	— 124	— 69	— 62	— 100	4
+ 13	— 129	— 129	— 74	— 64	— 103	5
+ 14	— 147	— 128	— 76	— 66	— 105	6
+ 15	— 159	— 128	— 74	— 67	— 105	7
+ 15	— 164	— 126	— 71	— 66	— 104	8
+ 15	— 167	— 125	— 68	— 64	— 104	9
+ 15	— 167	— 123	— 66	— 63	— 103	10
+ 16	— 160	— 119	— 61	— 65	— 129	15
+ 16	— 154	— 114	— 58	— 74	— 167	20
+ 16	— 149	— 110	— 57			25
+ 16	— 141	— 108	— 57			30

In Wasser war nur eine äußerst geringe Dickenzunahme zu beobachten. Die zu jeder Äthylalkoholkonzentration gehörige Vergleichskurve in Wasser wurde nicht ermittelt. Als sicher vergleichbar dürfen die Kurven für 20- und 100 %-igen Alkohol gelten; denn ich schnitt jeweils zwei symmetrisch zum Mittelnerv gelegene Blattstückchen heraus, von denen das eine in 20 % und das andere in 100 % Alkohol untersucht wurde. In allen Konzentrationen erfolgt sofort eine Dickenabnahme. Nach 5-10 Minuten ließ sich wieder positive Absorption



Kurve zu Tab. 41

Rhoeo discolor

— — — Absorption in Wasser
— · — · — Absorption in Äthylalkohol

feststellen. Je niedriger die Konzentration, umso länger und steiler ist dieser Anstieg. In 20 und 40 % Alkohol ist so bis zum Schlusse des Versuches eine schwache Dickenzunahme zu beobachten, während in der 60 %-igen Lösung nach der 25. Minute das Maximum erreicht ist und die Objektdicke bis zum Schluß des Versuches darauf konstant bleibt. In 80 und 100 % Alkohol schlägt die Absorptionskurve nach der 10. Minute bereits wieder in die negative Richtung um (vgl. Kurve zu Tab. 41). In einer ersten Phase, d. h. im anfänglichen Kurvenabfall, kommt jedenfalls eine gewisse Saugwirkung des Alkohols zum Ausdruck. Der leichte Anstieg, der für eine zweite Phase charakteristisch ist, zeigt, daß Außenlösung in die Zelle permeiert. Zu diesem Zeitpunkt dürfte das Protoplasma bereits eine Schädigung oder doch eine

Veränderung erfahren haben, die es für die Außenlösung permeabel macht. Eine dritte Phase ist während der Versuchsdauer von 30 Minuten nur in 80- und 100 %igem Alkohol zu beobachten (vgl. Kurve zu Tab. 41). Erst hier dürfte es sich um eine eigentliche letale Dickenabnahme handeln.

ββ) *Peperomia cordifolia* A. Dietr.

Die Objektdicke betrug der Blattdicke entsprechend ca. 1,5 mm, die Breite 2 und die Länge 3 mm.

Tabelle 42

Peperomia cordifolia

Absorption in Äthylalkohol. Die Werte für 20, 80 und 100 % Äthylalkohol sind das Mittel von drei, die für 40 und 60 % von zwei Versuchen; für die Wasserabsorption wurde das Ergebnis eines Einzelexperimentes genommen.

Wasser	Äthylalkohol von der Konzentration					nach Minuten					
	(in Gew. %)	20 %	40 %	60 %	80 %						
+ 2	—	1	—	2	—	3	—	16	—	20	1
+ 3	—	4	—	6	—	11	—	38	—	41	2
+ 4	—	8	—	15	—	25	—	61	—	74	3
+ 5	—	18	—	31	—	38	—	93	—	124	4
+ 6	—	31	—	54	—	79	—	130	—	194	5
+ 7	—	48	—	87	—	113	—	176	—	286	6
+ 8	—	70	—	124	—	152	—	229	—	377	7
+ 9	—	96	—	162	—	198	—	292	—	440	8
+ 10	—	124	—	198	—	249	—	340	—	478	9
+ 11	—	158	—	238	—	308	—	384	—	492	10
+ 12	—	281	—	317	—	509	—	552	—	585	15
+ 12	—	314	—	331	—	516	—	636	—	745	20

Die Reaktion in Wasser ist sehr schwach, ähnlich wie bei **Rhoeo**. Dies dürfte u. a. mit der geringen Saugkraft des mächtigen Wassergewebes in Zusammenhang gebracht werden. Später ausgeführte Messungen an einer Pflanze, die unter gleichen Bedingungen gehalten war wie die, mit welcher ich die Alkoholversuche ausführte, ergaben für das Blatt eine mittlere Saugkraft von nur 2,9 Atm. – Wenn für die 5 verschiedenen Alkoholkonzentrationen auch nicht genau vergleich-

bare Objekte verwendet wurden, so hatte ich doch auf gleichartig beschaffenes Versuchsmaterial geachtet.

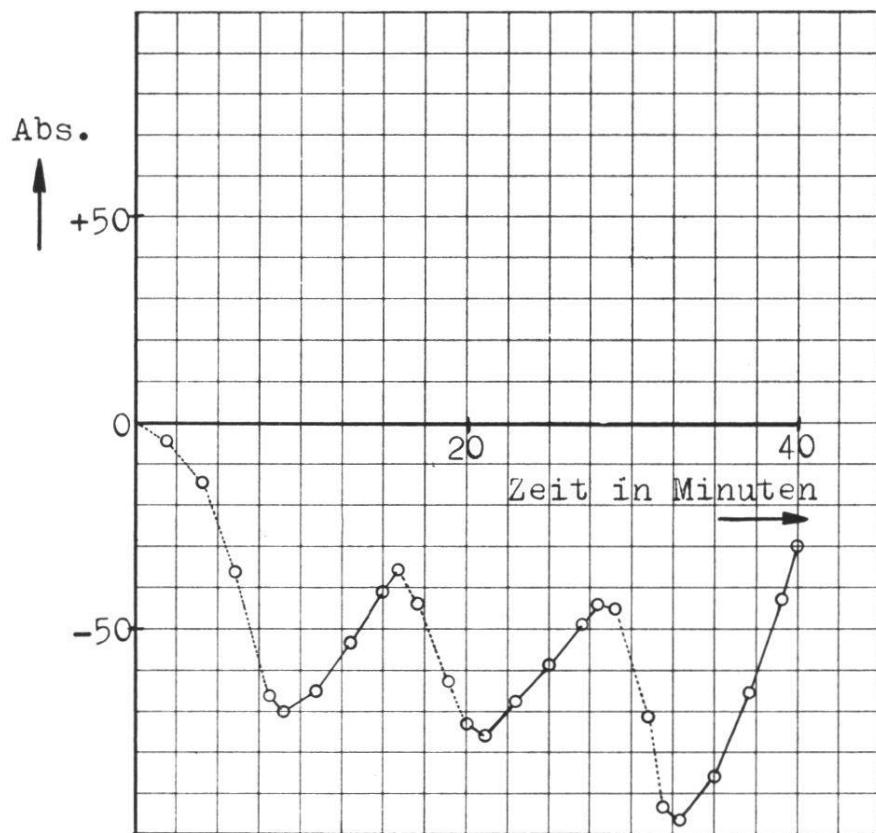
Mit steigender Konzentration nimmt die Geschwindigkeit der Dickenabnahme zu. Die drei Phasen (Dickenabnahme, -zunahme und -abnahme), die für **Rhoeo** gefunden wurden, lassen sich während der Beobachtungszeit von 20 Minuten nicht eindeutig feststellen. Der Alkohol schien rasch in die Interzellularen einzudringen, was auch aus dem Entweichen von Luftblasen zu schließen war. Daß das Plasma der **Peperomia**-Blattzellen Wasser tatsächlich rascher passieren läßt als Alkohol, mag folgender Versuch zeigen.

Tabelle 43

Peperomia cordifolia

Dasselbe Objekt abwechslungsweise in Wasser und 25 % Äthylalkohol untersucht.

Dickenänderung	— 1	— 4	— 8	— 14	— 25	— 37	— 50	— 67
nach Minuten	1	2	3	4	5	6	7	8
Versuchslösung				25 % Alkohol				
Dickenänderung	— 70	— 68	— 65	— 59	— 53	— 47	— 41	— 37
nach Minuten	9	10	11	12	13	14	15	16
Versuchslösung				Wasser				
Dickenänderung	— 44	— 52	— 62	— 73				
nach Minuten	17	18	19	20				
Versuchslösung				25 % Alkohol				
Dickenänderung	— 76	— 73	— 68	— 63	— 59	— 54	— 49	— 44
nach Minuten	21	22	23	24	25	26	27	28
Versuchslösung				Wasser				
Dickenänderung	— 45	— 51	— 71	— 93				
nach Minuten	29	30	31	32				
Versuchslösung				25 % Alkohol				
Dickenänderung	— 96	— 94	— 86	— 76	— 65	— 53	— 42	— 30
nach Minuten	33	34	35	36	37	38	39	40
Versuchslösung				Wasser				



Kurve zu Tab. 43

Peperomia cordifolia

Dasselbe Objekt abwechselungsweise in
— Wasser und
- - - - 25 % Äthylalkohol

In Alkohol ist die bekannte, starke Dickenabnahme zu beobachten, wogegen in Wasser eine positive Absorption erfolgt. Während der Versuchsdauer schienen sich die Permeabilitätsverhältnisse nicht grundlegend geändert zu haben, etwa in dem Sinne, daß das Plasma für Alkohol ebenso permeabel geworden wäre wie für Wasser. Auf eine gesteigerte Permeabilität des Plasmas für den Zellinhalt könnte allerdings die Tatsache hinweisen, daß bei jeder Alkoholbehandlung die Geschwindigkeit der Dickenabnahme größer ist. Das erste Mal beträgt diese 8,4, bei der zweiten Behandlung 9 und bei der dritten 12,2 Teilstiche pro Minute (vgl. Tab. 43). Die Vermutung, daß die Wasser-

permeabilität durch Alkoholbehandlung erhöht werde, wurde auch von *Zehetner* (1934, S. 519) für **Cladophora** ausgesprochen. Er schreibt : « Das Plasma wird durch die Wirkung der konzentrierteren Alkohol-lösung wohl schon in gewisser Hinsicht geschädigt ; vielleicht wird dabei auch die Wasserpermeabilität erhöht. »

Wenigstens teilweise dürfte das Gewebe bei Abbruch des Versuches noch lebend gewesen sein. Nach 18-minütiger Einlage solcher **Peperomia**-Blattstückchen in 25 % Äthylalkohol ließen sich die Epidermiszellen noch plasmolysieren und deplasmolysieren. Einzig schmale Streifen am Schnittrande zeigten diese Reaktion nicht mehr. Sicher noch lebend waren die Epidermiszellen, die sich unter dem Taster befanden, wahrscheinlich aber auch das darunter liegende übrige Blattgewebe.

Nach Überführung des Objektes in Wasser zeigte es jedesmal während der ersten Minute eine negative Absorption. Dies dürfte auf eine Wirkung des Alkohols zurückgeführt werden, der noch am Blattstückchen haftete oder in Interzellularen eingedrungen war. – Weder für Objekte, die sich unmittelbar nach Berührung mit Alkohol dehnten, noch für solche, die sich kontrahierten, kann mit Sicherheit geschlossen werden, daß alle darin vorhandenen Gewebearten zum Expansions- bzw. zum Kontraktionstypus gehören. Gemessen wird ja nur die Summe von Dickenabnahme und -zunahme. Somit ist auch nur der Schluß zulässig, daß bei den untersuchten Objekten entweder die eine oder die andere Reaktion überwiegt. Eine Ausnahme machen praktisch homogene Gewebe, wie sie beispielsweise aus der Kartoffel erhalten werden können ; die untersuchten Kartoffelstückchen gehören sicher dem Expansionstypus an.

Nach *Zehetner* (1934, S. 523) sind die Epidermiszellen von **Peperomia** sp. und **Rhoeo** zum Kontraktionstyp zu zählen. Aus meinen Versuchen geht hervor, daß bei diesen Pflanzen daneben noch weitere, wenn nicht alle übrigen Blattgewebe dasselbe Verhalten zeigen. Sonst wären so starke Reaktionen ja kaum erklärllich.

b) Vergleichende Untersuchungen des Verhaltens von Kartoffelstückchen in Methyl- und Äthylalkohol.

Von drei vergleichbaren Objekten untersuchte ich das eine in Wasser, ein zweites in Methyl- und ein drittes in derselben Äthylalkoholkonzentration.

Tabelle 44

Solanum tuberosum

Alle Werte sind das Mittel von je 10 Versuchen. Alkoholkonzentration in Gew. %.

Versuchs- flüssigkeit	Dickenänderung nach Minuten									
	I. Reihe									
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+ 34	+ 48	+ 58	+ 66	+ 72	+ 78	+ 82	+ 86		
	1	2	3	4	5	6	7	8		
20 %	+ 90	+ 93	+ 103	+ 110	+ 114	+ 117	+ 120	+ 123		
	9	10	15	20	25	30	35	40		
20 %	+ 55	+ 101	+ 134	+ 157	+ 174	+ 186	+ 194	+ 199		
	1	2	3	4	5	6	7	8		
Methylalkohol	+ 201	+ 200	+ 185	+ 165	+ 149	+ 137	+ 126	+ 118		
	9	10	15	20	25	30	35	40		
20 %	+ 41	+ 79	+ 109	+ 132	+ 150	+ 162	+ 171	+ 176		
	1	2	3	4	5	6	7	8		
Äthylalkohol	+ 179	+ 180	+ 172	+ 156	+ 142	+ 130	+ 118	+ 108		
	9	10	15	20	25	30	35	40		
II. Reihe										
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+ 34	+ 61	+ 83	+ 98	+ 109	+ 118	+ 124			
	1	2	3	4	5	6	7			
40 %	+ 130	+ 135	+ 139	+ 153	+ 161	+ 166	+ 170			
	8	9	10	15	20	25	30			
40 %	+ 108	+ 150	+ 173	+ 187	+ 195	+ 198	+ 199			
	1	2	3	4	5	6	7			
Methylalkohol	+ 197	+ 194	+ 189	+ 157	+ 124	+ 97	+ 63			
	8	9	10	15	20	25	30			
40 %	+ 72	+ 108	+ 132	+ 147	+ 155	+ 160	+ 157			
	1	2	3	4	5	6	7			
Äthylalkohol	+ 153	+ 146	+ 139	+ 93	+ 49	+ 12	- 11			
	8	9	10	15	20	25	30			
III. Reihe										
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+ 32	+ 52	+ 65	+ 76	+ 84	+ 91				
	1	2	3	4	5	6				
	+ 97	+ 103	+ 108	+ 113	+ 136	+ 158				
	7	8	9	10	15	20				

Versuchs- flüssigkeit	Dickenänderung nach Minuten					
	+ 125	+ 184	+ 209	+ 215	+ 209	+ 195
60 % Methylalkohol	1	2	3	4	5	6
	+ 180	+ 168	+ 157	+ 147	+ 111	+ 82
	7	8	9	10	15	20
60 % Äthylalkohol	+ 65	+ 94	+ 109	+ 117	+ 116	+ 110
	1	2	3	4	5	6
	+ 99	+ 87	+ 73	+ 59	- 3	- 39
	7	8	9	10	15	20
<i>IV. Reihe</i>						
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+ 40	+ 66	+ 85	+ 100	+ 111	+ 119
	1	2	3	4	5	6
	+ 127	+ 133	+ 139	+ 144	+ 168	
	7	8	9	10	15	
80 % Methylalkohol	+ 108	+ 124	+ 122	+ 114	+ 110	+ 100
	1	2	3	4	5	6
	+ 90	+ 81	+ 73	+ 63	+ 32	
	7	8	9	10	15	
80 % Äthylalkohol	+ 38	+ 36	+ 25	+ 13	- 4	- 19
	1	2	3	4	5	6
	- 34	- 49	- 62	- 77	- 132	
	7	8	9	10	15	
<i>V. Reihe</i>						
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+ 52	+ 84	+ 106	+ 122	+ 135	+ 145
	1	2	3	4	5	6
	+ 153	+ 160	+ 167	+ 173	+ 198	
	7	8	9	10	15	
100 % Methylalkohol	+ 55	+ 74	+ 84	+ 82	+ 76	+ 70
	1	2	3	4	5	6
	+ 65	+ 62	+ 59	+ 56	+ 54	
	7	8	9	10	15	
100 % Äthylalkohol	+ 23	+ 2	- 21	- 41	- 56	- 73
	1	2	3	4	5	6
	- 92	- 108	- 123	- 142	- 218	
	7	8	9	10	15	

In allen Konzentrationen läßt sich eine raschere Dickenzunahme in Methyl- als in Äthylalkohol beobachten. Je höher die Konzentration, umso früher tritt auch negative Absorption ein. In 40, 80 und 100 % erfolgt diese früher in Äthyl- als in Methylalkohol, in 60 % gleichzeitig in beiden Alkoholen, und in 20 %-igem Methylalkohol kam es sogar früher zur Gewebekontraktion als im höhern Alkohol von der gleichen Konzentration. Das zeigt, daß in diesem Falle aus der früher oder später eintretenden Dickenabnahme nur mit Vorsicht auf eine stärkere oder geringere Giftwirkung geschlossen werden darf. Je länger die Kohlenstoffkette, umso giftiger soll auch der Alkohol sein. *Stiles* und *Stirk* (1931, S. 19) kamen auf Grund ihrer Versuche mit einer Leitfähigkeitsmethode zu folgendem Resultat: « With each increase of one carbon atom in the carbon chain the toxicity of the alcohol is increased from 2,25 to about 4,7 times. » So ist nach diesen Autoren bereits Äthylalkohol rund doppelt so giftig wie Methylalkohol. Dazu ist allerdings zu bemerken, daß sie gleichmolare Lösungen verglichen. In meinem Falle ist dann bei gleichen gewichtsprozentigen Lösungen der Methylalkohol bezüglich der Molzahl konzentrierter.

Die in Methylalkohol (vgl. besonders Tab. 44, I. Reihe) relativ früh eintretende Dickenabnahme kann vielleicht auch mit dem Wanddruck in Zusammenhang gebracht werden. Durch die rasche Absorption in diesem Alkohol ist der Wanddruck in allen Konzentrationen unmittelbar vor der Dickenabnahme bedeutender als bei Zellen in Äthylalkohol, und damit ist auch das Bestreben größer, Zellinhalt abzugeben. Eine stärkere Giftwirkung mag besonders die größere Geschwindigkeit der Gewebekontraktion in Äthylalkohol anzeigen, wie das in allen Konzentrationen mit einer Ausnahme (20 %) der Fall ist.

Interessant ist das Verhalten in 100 % Methylalkohol. Erst nach 3 Minuten geht die anfänglich positive Absorption in eine relativ schwach negative über. Ob diese Feststellung auf ein entsprechendes Verhalten von Zellwand oder Plasma zurückzuführen ist, dürfte aus diesen Versuchen allein schwerlich hervorgehen.

Man könnte geneigt sein, dieses Verhalten in 100 % Methylalkohol auf Versuchsfehler zurückzuführen. Tatsächlich bereitete das Experimentieren mit diesen hohen Konzentrationen einige Schwierigkeiten; denn die Gewebestückchen gaben oft zwischen Objekt und Objektträger Luftblasen ab, sodaß die Versuche mehrmals nach ein paar Minuten abgebrochen und wiederholt werden mußten.

Wenn auch besonders die Einzelversuche mit Methylalkohol stark unterschiedliche Dickenänderungen aufwiesen, so blieb doch der Verlauf der Absorption jeweils mehr oder weniger gleich. In folgender Tabelle und der dazugehörigen Kurve sind die Mittelwerte von je fünf Versuchen der zehn Einzelversuche wiedergegeben. Es dürfte daraus hervorgehen, daß die Absorptionskurven beider Mittel einen recht ähnlichen Verlauf nahmen, wenn auch relativ starke Streuungen nicht vermieden werden konnten.

Tabelle 45

Solanum tuberosum

Mittel von je fünf Versuchen der zehn Einzelversuche mit 100 % Methyl- und Äthylalkohol. (Mittel aller zehn Versuche siehe Tab. 44, V. Reihe.)

Versuchs- flüssigkeit	Dickenänderung nach Minuten					
	<i>Mittel der ersten 5 Versuche</i>					
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+ 59	+ 89	+ 109	+ 123	+ 135	+ 144
	1	2	3	4	5	6
	+ 152	+ 159	+ 166	+ 171	+ 196	
100 % Methylalkohol	7	8	9	10	15	
	+ 38	+ 61	+ 71	+ 74	+ 66	+ 62
	1	2	3	4	5	6
100 % Äthylalkohol	+ 57	+ 53	+ 50	+ 47	+ 44	
	7	8	9	10	15	
	+ 21	- 1	- 23	- 43	- 60	- 78
100 % Äthylalkohol	1	2	3	4	5	6
	- 97	- 116	- 131	- 147	- 233	
	7	8	9	10	15	
<i>Mittel der zweiten 5 Versuche</i>						
Wasser (Vergleichs- flüssigkeit)	+ 44	+ 78	+ 103	+ 121	+ 135	+ 145
	1	2	3	4	5	6
	+ 154	+ 161	+ 168	+ 174	+ 200	
100 % Methylalkohol	7	8	9	10	15	
	+ 71	+ 86	+ 96	+ 90	+ 85	+ 79
	1	2	3	4	5	6
100 % Methylalkohol	+ 74	+ 71	+ 68	+ 66	+ 65	
	7	8	9	10	15	

Versuchs- flüssigkeit	Dickenänderung nach Minuten											
	+	25	+	5	-	19	-	39	-	53	-	69
100 %		1		2		3		4		5		6
Äthylalkohol	-	86	-	100	-	116	-	137	-	204		
		7		8		9		10		15		

Die Wasserkurven decken sich fast völlig, d. h. von der 4. Minute an beträgt der Unterschied im Maximum noch ca. 2 %. Die Alkoholkurven weisen dagegen verhältnismäßig starke Streuungen auf, was ich mit dem Austritt von Interzellularluft in Zusammenhang bringen möchte.

Immerhin mag diese Darstellung zeigen, daß die merkwürdige Dickenänderung in Methylalkohol nicht auf grobe Versuchsfehler zurückzuführen ist; denn die Kurven für die Mittelwerte der ersten und der zweiten fünf Versuche verlaufen trotz starker Streuung mehr oder weniger gleichsinnig. Somit muß tatsächlich die in 100 % Methylalkohol beobachtete Absorption auf einem entsprechenden Verhalten von Zellwand und Plasma beruhen.

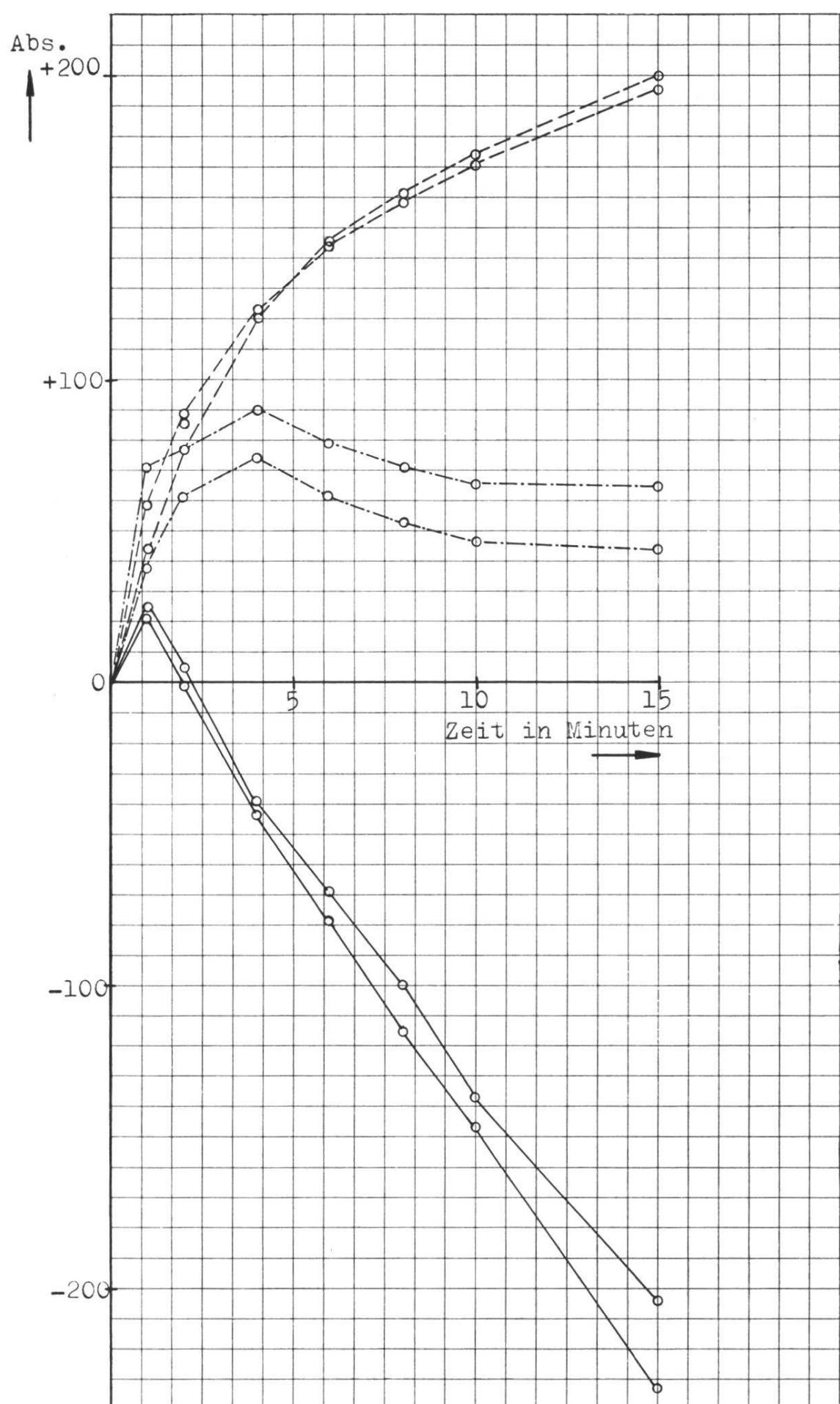
In meinen Versuchen verglich ich gewichtsprozentige Alkohollösungen. Die entsprechenden Methyl- und Äthylalkohollösungen zeigen aber auch in Volumprozenten nur geringe Unterschiede, wie folgende Tabelle zeigt.

Tabelle 46

Vergleich von gewichtsprozentigen mit volumprozentigen Methyl- und Äthylalkohollösungen (vgl. *Hodgman*, 1935, S. 1124 ff.).

Gew.-%	Vol.-%	
	CH ₃ OH	C ₂ H ₅ OH ¹
20	24,33	24,5
40	47,11	47,4
60	67,69	67,5
80	85,50	85,3
100	100	100

¹ Die Werte für vol. %-ige Äthylalkohollösungen wurden z. T. durch Umrechnen erhalten.



Kurve zu Tab. 45

Solanum tuberosum

- — — — Absorption in Wasser
- · · · — Absorption in Methylalkohol
- — — Absorption in Äthylalkohol

Wenn ich also praktisch mit gleichen volumprozentigen Methyl- und Äthylalkohollösungen experimentierte, zeigte es sich, daß dem Volumen nach pro Zeiteinheit mehr Methyl- als Äthylalkohol in das Gewebe eindrang.

Ein direkter Vergleich von Absorptionskurven gleichmolarer Methyl- und Äthylalkohollösungen dürfte jedenfalls kaum das richtige Verhältnis der Permeiergeschwindigkeiten wiedergeben. So könnte in Äthylalkohol unter Umständen eine stärkere Dickenzunahme beobachtet werden, auch wenn sich in Wirklichkeit das einzelne Methylal-

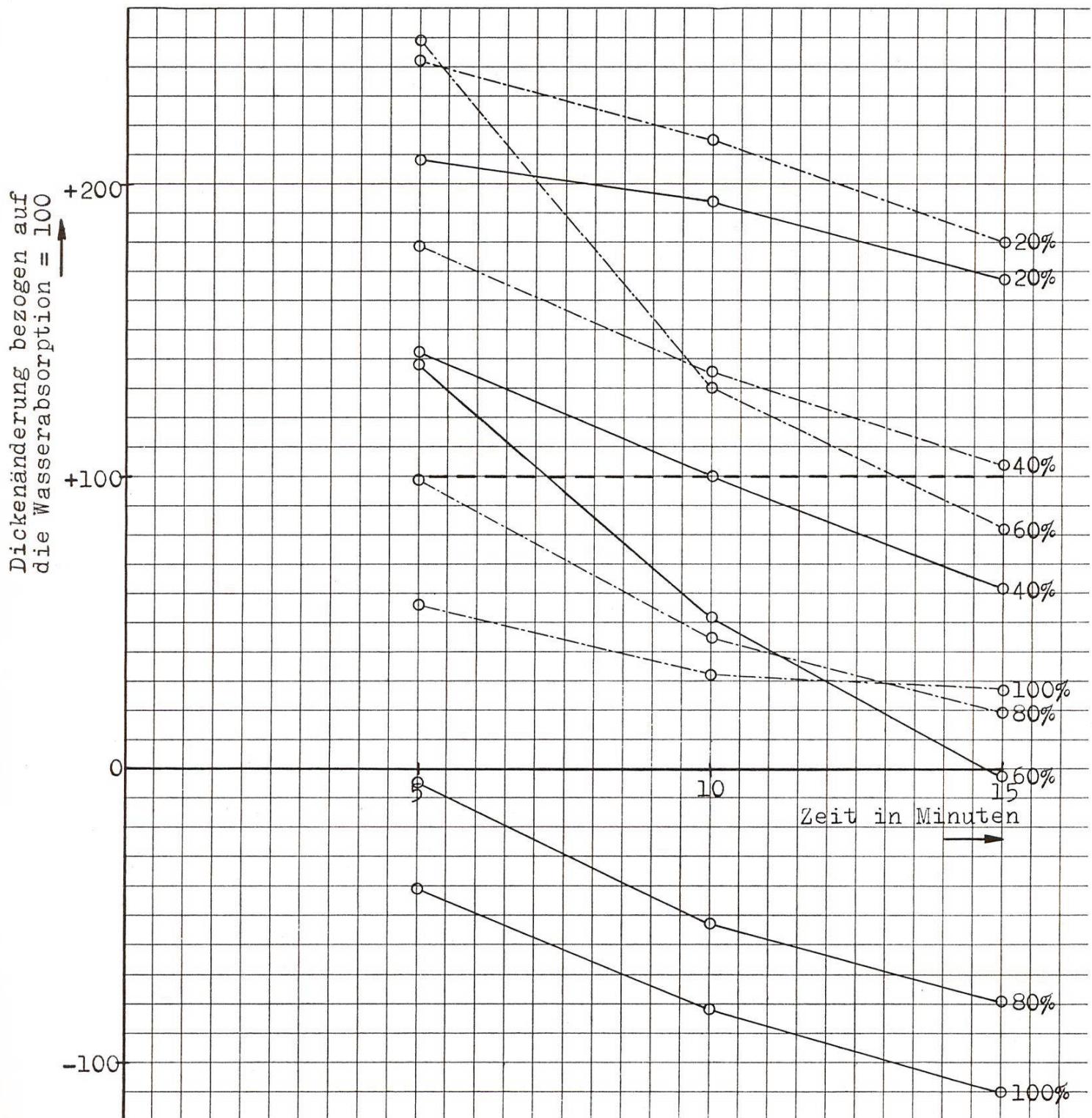
Tabelle 47

Solanum tuberosum

Absorption in Methyl- und Äthylalkohol bezogen auf die Wasserabsorption.

Dickenänderung bezogen auf die Wasserabsorption = 100. (Die eingeklammerten Werte bedeuten die abgelesene Dickenänderung.)

in Wasser	in Methyl-alkohol	in Äthyl-alkohol	von der Konzentration (in Gew.-%)	nach Minuten
100 (48)	+ 210 (101)	+ 165 (79)		2
100 (72)	+ 242 (174)	+ 208 (150)		5
100 (93)	+ 215 (200)	+ 194 (180)	20 %	10
100 (103)	+ 180 (185)	+ 167 (172)		15
100 (61)	+ 246 (150)	+ 177 (108)		2
100 (109)	+ 179 (195)	+ 142 (155)	40 %	5
100 (139)	+ 136 (189)	+ 100 (139)		10
100 (153)	+ 103 (157)	+ 61 (93)		15
100 (52)	+ 354 (184)	+ 181 (94)		2
100 (84)	+ 249 (209)	+ 138 (116)	60 %	5
100 (113)	+ 130 (147)	+ 52 (59)		10
100 (136)	+ 82 (111)	- 2 (- 3)		15
100 (66)	+ 188 (124)	+ 55 (+ 36)		2
100 (111)	+ 99 (110)	- 4 (- 4)		5
100 (144)	+ 44 (63)	- 53 (- 77)	80 %	10
100 (168)	+ 19 (32)	- 79 (-132)		15
100 (84)	+ 88 (74)	+ 2 (+ 2)		2
100 (135)	+ 56 (76)	- 41 (- 56)	100 %	5
100 (173)	+ 32 (56)	- 82 (-142)		10
100 (198)	+ 27 (54)	- 110 (-218)		15

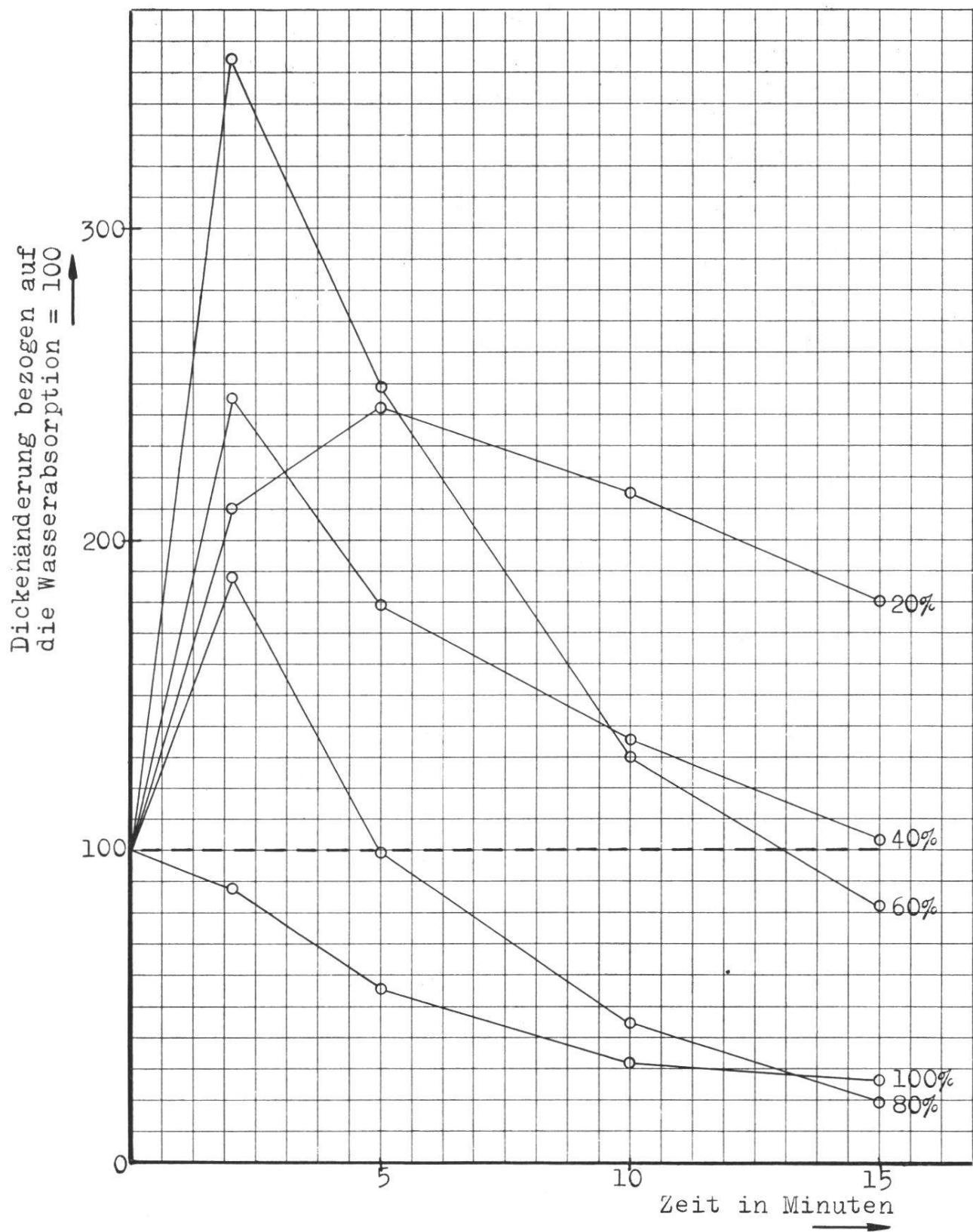


Kurve a) zu Tab. 47

Solanum tuberosum

Alkoholabsorption, bezogen auf die Wasserabsorption = 100

— Wasser —·—·— Methylalkohol ————— Äthylalkohol



Kurve b) zu Tab. 47

Solanum tuberosum

Absorption in Methylalkohol, bezogen auf die Wasserabsorption = 100
— Wasser ————— Methylalkohol

koholmolekül rascher durch das Plasma bewegen würde ; denn das Molvolumen des letztgenannten Alkohols ist bedeutend kleiner.

Um die verschiedenen Alkohole und Konzentrationen in ihrer Wirkung auf die Kartoffelstückchen unter sich vergleichen zu können, wurde gemäß Tabelle 47 die Alkoholabsorption für einige Zeitpunkte auf die Wasserabsorption = 100 bezogen werden. (Dickenänderung des in Wasser untersuchten Vergleichsobjektes in jedem Zeitpunkt = 100. Vgl. auch Tab. 37.)

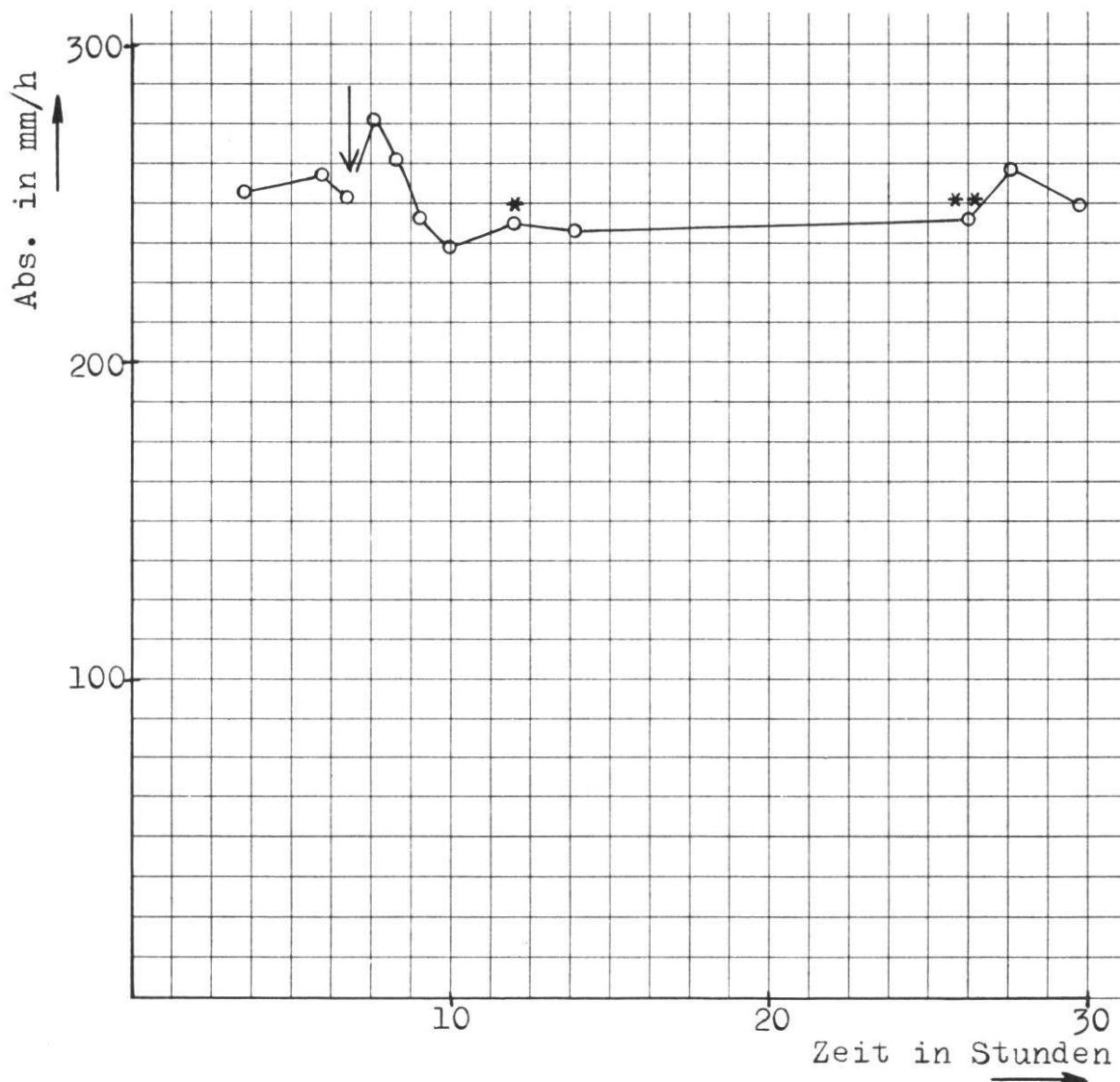
Tabelle und Kurve zeigen nun nochmals zusammenfassend, daß beim Vergleich von gewichtsprozentigen Methyl- und Äthylalkohollösungen in ersterem bedeutend raschere und stärkere Absorption erfolgt. Um die Dickenänderungen in den verschiedenen Methylalkoholkonzentrationen unter sich besser vergleichen zu können, sei in Kurve b) zu Tab. 47 der Absorptionsverlauf nur für diesen Alkohol wiedergegeben.

Aus dieser Darstellung erhellt, daß die Absorptionsgeschwindigkeit innerhalb der ersten 2 Minuten mit zunehmender Konzentration steigt. In 80 und 100 % Methylalkohol nimmt sie wieder ab. Die Verhältnisse liegen somit ähnlich wie bei Äthylalkohol; die Dickenzunahme in entsprechenden Methylalkohollösungen ist aber bedeutend höher.

2. Versuche mit der Potometermethode

Unter ähnlichen Bedingungen wie bei den früheren Potometerversuchen beobachtete ich im folgenden die Absorption unter Einfluß von Äthylalkohol. Ich experimentierte mit Tomatenpflanzen, deren Wurzelwerk weggeschnitten wurde.

Erst ungefähr 5 Stunden nach Alkoholzusatz (in der Kurve mit * bezeichnet), konnten an den untersten Blättern bräunliche Flecken festgestellt werden. Nach 20-stündiger Alkoholabsorption waren diese Blätter ganz gelb, und die zwei folgenden wiesen vergilbte Spitzen auf (in der Kurve mit ** bezeichnet). Im übrigen schienen sie turgeszent. Drei Tage nach Versuchsbeginn hatte sich die Lösung gelbgrün verfärbt. Es mußte Chlorophyll aus der Pflanze in die Lösung gegangen sein. Am vierten Tage zeigten die obersten Blätter immer noch Turgeszenz und ihre grüne Farbe, obwohl die obere Sproßhälfte zufolge Knickung herunterhing. Dagegen welkten die untersten Blätter deutlich. Die Seitensprosse waren ebenfalls welk, hatten aber ihre grüne Farbe nicht verloren.



Kurve zu Tab. 48

Solanum Lycopersicum

Absorption in 10 % Äthylalkohol

↑ Beginn der Alkoholabsorption

Tabelle 48

Solanum Lycopersicum

Absorption in 10 % Äthylalkohol. 40 cm langer Sproß mit 9 Blättern und einem Blütenstand mit 6 Blüten.

Absorption in mm/h	nach Stunden	Rel. L. F.	
		in %	T in °C
		im Versuchsraum	
253	3,50	64	16
259	6,00	64	16
252	6,75	64	16

Absorption in mm/h	nach Stunden	Rel. L. F.	
		in %	T in °C im Versuchsraum
10 % Äethylalkohol			
276	7,67	64	16
264	8,25	65	16
245	9,00	66	16
236	10,00	67	16
244	12,00	66	16
241	13,92	66	16
245	26,25	66	16
261	27,58	66	16
249	29,67	66	16

Obwohl während der Messung deutliche Veränderungen am Versuchssproß wahrgenommen wurden, ließ sich kaum eine Beeinflussung der Flüssigkeitsaufnahme feststellen. Höchstens könnte der Kurvenverlauf auf eine Steigerung der Absorption hindeuten, wenn man bedenkt, daß die Absorptionsgeschwindigkeit in Wasser gewöhnlich die Tendenz hat, ständig etwas zu fallen.

Tabelle 49

Solanum Lycopersicum

Absorption in 50 % Äethylalkohol. Ca. 45 cm langer Sproß mit 12 Blättern und einem Blütenstand mit 5 offenen Blüten.

Absorption in mm/h	nach Stunden	Rel. L. F.	
		in %	T in °C im Versuchsraum
50 % Alkohol			
422	1,00	71	17
403	2,67	71	17
412	3,83	71	17
405	6,00	71	17
429	8,00	71	17
50 % Äethylalkohol			
406	8,67	71	17
310	10,67	71	17
284	12,83	71	17
69	27,17	71	17
53	32,67	71	17
62	48,00	71	17
62	57,45	71	17



Kurve zu Tab. 49

Solanum Lycopersicum

Absorption in 50 % Äthylalkohol

↑ Beginn der Alkoholabsorption

Bereits 5 Stunden nach Alkoholzusatz waren die zwei untersten Blätter gelb (in der Kurve mit * bezeichnet). Im übrigen zeigte die Pflanze ein gesundes Aussehen, obwohl die Absorptionsgeschwindigkeit bereits nur noch ca. 70 % betrug. Die Alkohollösung hatte sich gleichzeitig gelb-grün verfärbt. Nach weiteren 10 Stunden (in der Kurve mit ** bezeichnet) war auch das drittunterste Blatt vergilbt ; alle übrigen, mit Ausnahme der obersten, zeigten Welkeerscheinungen.

Während bei den untersten Blättern dem Welkeprozeß eine Gelbfärbung vorausging, war das für die weiter oben gelegenen nicht der Fall.

Jedenfalls lassen sich unter Alkoholeinfluß die drei bekannten Absorptionsphasen nicht mehr auseinanderhalten, wie bei Versuchen mit Kupfersulfat und Pikrinsäure. 10 %-ige Alkohollösung bewirkte während der Beobachtungszeit kaum eine merkliche Änderung der Ab-

sorptionsgeschwindigkeit ; auf Zufuhr von 50 %-igem Alkohol erfolgte dagegen sofort ein relativ rascher Geschwindigkeitsabfall ; rund 20 Stunden nach Alkoholzusatz erreichte die Absorption ein Minimum, auf dem sie bis zum Schluß der Beobachtung mehr oder weniger konstant blieb.

Zusammenfassung

1. Auch mit der Hebelmethode konnten für das Verhalten in Äthylalkohol zwei typische Reaktionsarten festgestellt werden : Die einen Objekte dehnten sich unmittelbar nach Kontakt mit Alkohol aus ; sie nahmen also pro Zeiteinheit dem Volumen nach mehr Alkohol auf, als Wasser abgegeben wurde. Darnach nannte ich diesen Typus in Anlehnung an *Zehetner* (1934, S. 505) Ausdehnungs- oder Expansionstypus. (Kartoffelknolle, Blattgewebe von **Echeveria metallica** und **Sempervivum spec.**) Eine andere Gruppe von Objekten zeigte in Alkohol unverzüglich Dickenabnahme, wonach dieser Typus ebenfalls nach *Zehetner* (1934, S. 505) als Kontraktionstypus bezeichnet wurde. (Blattgewebe von **Rhoeo discolor** und **Peperomia cordifolia**.)
2. Beim Expansionstypus ergab sich im allgemeinen, daß die Geschwindigkeit der Dickenzunahme mit steigender Alkoholkonzentration zunimmt, bis ein Maximum erreicht ist, dann aber wieder abfällt. Diese Geschwindigkeitsabnahme bei weiterer Steigerung der Konzentration ist wohl in der ebenfalls anwachsenden Giftigkeit des Alkohols begründet. Je höher die Konzentration, umso raschere Dickenabnahme trat gewöhnlich bei Objekten des Kontraktionstypus ein. Der Absorptionsverlauf von **Rhoeo** ließ drei Phasen erkennen. In einer ersten Phase kontrahierten sich die Objekte. Dieses Verhalten mag auf einer Saugwirkung des Alkohols beruhen. Die zweite Phase war durch eine mehr oder weniger starke Dickenzunahme gekennzeichnet : die Permeabilität scheint soweit verändert, daß nunmehr Alkohol ebenso leicht in die Zellen permeiert, wie Zellinhalt auszutreten vermag. Eine dritte Phase ist durch eine nochmalige Kontraktion gekennzeichnet, die auf einer weiteren Permeabilitätssteigerung und schließlich auf einem Verlust der Semipermeabilität beruhen mag. Bei **Peperomia** konnte die ganze Beobachtungszeit über nie eine zweite Phase, eine Dickenzunahme, beobachtet werden.

3. Kartoffelstückchen zeigten auch gegenüber Methylalkohol bis zu einer Konzentration von 60 % steigende Absorptionsgeschwindigkeit ; von da ab ging letztere zurück, was in ähnlicher Weise wie bei Äthylalkohol auf zunehmender Erhöhung der Permeabilität für den Zellinhalt beruhen mag. Die Giftwirkung von Methylalkohol scheint übereinstimmend mit früheren Untersuchungen (vgl. u. a. *Stile* und *Stirk*, 1931, z. B. S. 17) geringer zu sein als die von Äthylalkohol ; denn einmal trat in Äthylalkohol meist raschere Dickenabnahme ein als im gleichprozentigen Methylalkohol. Zudem erfolgt Dickenabnahme in letzterem erst nach einer bedeutend stärkeren Absorption als im höhern Alkohol. Beim Vergleich von gewichtsprozentigen Lösungen, die übrigens auch in Volumprozenten kaum unterschiedlich sind, zeigten die Objekte in Methylalkohol bedeutend raschere Dickenzunahmen.
4. Versuche mit der Potometermethode ergaben, daß 10 %-iger Äthylalkohol die Absorption während rund 24 Stunden nicht wesentlich beeinflußt. 50 %-iger Äthylalkohol ließ dagegen die Absorptionsgeschwindigkeit relativ rasch auf ein Minimum fallen. In keinem Falle wurden die unter Einfluß von Kupfersulfat und Pikrinsäure gefundenen charakteristischen Phasen beobachtet.

VI. Einfluß von Insektiziden auf die lebende pflanzliche Zelle

A. Einleitung

Gerade im Zusammenhang mit den Untersuchungen über das Verhalten der Pflanze gegenüber einigen Giftstoffen schien es interessant, die Versuche auch auf Insektizide auszudehnen. Da besonders über Einwirkungen von DDT (Dichlor-diphenyl-trichlormethyl-methan) auf die Pflanze relativ wenig Arbeiten vorliegen, experimentierte ich zur Hauptsache mit Gesafid, einem DDT-Produkt der Firma *Geigy* (zum Chemismus von DDT vgl. z. B. *Läuger, Martin und Müller*, 1944, S. 892). Die genannte Firma stellte mir neben Gesafid auch Gesafid ohne DDT zur Verfügung, wofür ich an dieser Stelle meinen Dank aussprechen möchte.

B. Bisherige Untersuchungen

Die meisten Untersuchungen mit DDT wurden angestellt, um die Wirkung auf schädliche oder nützliche Insekten zu studieren. Von weit geringerem Umfang ist die Literatur, die sich auf den Einfluß von DDT auf die Pflanze selber bezieht. Und auch in solchen Arbeiten finden sich vielfach nur Feststellungen, ob die behandelte Pflanze für Schädlinge wirksame Konzentrationen ertrage oder nicht, was für die Praxis natürlich zunächst wesentlich ist.

So stellten *Heuberger* und *Stearns* (1946, Nr. 16370) fest, daß DDT für die von ihnen untersuchten Kartoffelkulturen unschädlich ist. Das auf die DDT-Behandlung erfolgte ausgezeichnete Wachstum betrachteten die Autoren eher als das Resultat der Schädlingsbekämpfung und kaum als eine wachstumsfördernde Wirkung. *Wester* und *Weigel* (1949, Nr. 30075) untersuchten 14 Bohnenvarietäten auf DDT-Empfindlichkeit. Bei einer einzigen konnten sie nach Anwendung des Spritzmittels eine Reduktion des Ertrages feststellen. Nach *Wilson* und *Sleesman* (1949, Nr. 30349) schädigt DDT in verschiedenen Anwendungsformen selten Kartoffeln, stimuliert aber auch ihr Wachstum nicht. Empfindlicher sind dagegen Tomaten, bei denen öfter merkliche Chlorose und nachfolgende Wachstumshemmungen beobachtet wurden. Zudem bewirkte DDT bei Tomaten, ähnlich wie andere organische Insektiziden, eine Transpirationsabnahme, im Gegensatz etwa zur Bordeaux-Brühe, die einen Transpirationsanstieg hervorruft.

Als besonders DDT-empfindlich gelten Kürbisse (vgl. dazu auch *Wilson* und *Sleesman*, 1949, Nr. 30349). Von unterschiedlicher Toxizität gegenüber verschiedenen **Cucurbita**-Arten berichten *Carruth* und *Howe* (1948, S. 352 ff.) in dem Sinne, daß von drei untersuchten Arten sich **Cucurbita maxima** resistenter als **C. moschata** und letztere resistenter als **C. pepo** gegenüber technischem DDT erwies. Untersuchungen von *Walton* (1947, S. 389 ff.) ergaben für junge Kürbisse (Yellow Crook-Neck und Acorn squash) ernstliche Wachstumsverzögerungen bei Anwendung von DDT-Stäubemitteln, während 42 Tage alte Zukerkürbisse (sugar pumpkins) dieselbe Behandlung ertrugen, ohne geschädigt zu werden. Versuche von *Hervey* und *Schroeder* (1946, S. 403 ff.) mit drei Gurkenvarietäten ergaben eine unterschiedliche phytotoxische Wirkung von DDT. Andere Untersuchungen zeigen den Einfluß von DDT bei Anwendung als Bodendesinfektionsmittel. So kann nach

Cullinan (1950, Nr. 10770) unter andern Insektiziden auch DDT im Boden noch längere Zeit für den Pflanzenwuchs schädlich sein. Er schreibt: « DDT, benzene hexachloride, and chlordan are relatively insoluble and repeated applications may accumulate in the soil. Four years after being incorporated into soil these materials were still toxic to plants. Chlorinated camphene breaks down under certain conditions. » Dann fährt er weiter: « All 4 insecticides will depress growth of some seedlings when incorporated into some soils, even in amounts as small as 25 lbs. per acre. » Ähnliche Beobachtungen machten auch *Morrison, Crowell, Crumb* und *Lauderdale* (1949, Nr. 17137): « DDT at 137 lb. per acre caused severe stunting of tomato transplants, bush beans, and pole beans. » *Goldsworthy* und *Dunegan* (1949, Nr. 16954) experimentierten mit Erdbeerpflanzen (Blakemore strawberry plants). Bei Anwendung von techn. DDT als Bodendesinfektionsmittel zeigte es sich, daß Pflanzen aus unbehandeltem Boden sukkulentere Blätter und ein größeres Wurzelsystem aufwiesen. « This effect was most evident in plants grown in soil treated with 100 lb./acre ; it was discernible when as little as 6 lb./acre was used ». Nach *Primost* (1949, S. 42 ff.) zeigten Tomaten in einem Boden, der 0,01 % DDT enthielt, eine Beeinträchtigung des Wachstums, d. h. es wurden kleinere Blätter und weniger Blütenstände ausgebildet. Ebenso war das Wurzelsystem kleiner. Bei Pflanzen, die in Konzentrationen von 0,05 % kultiviert wurden, fehlte jede Ausbildung der Wurzelhaare, was zusammen mit der geringen Ausbildung des Wurzelsystems die Beeinträchtigung des Sproßwachstums bewirken mochte. Ähnliche Beeinflussung machte sich auch bei Buschbohnen (*Phaseolus vulgaris*) geltend.

Nach *Appleman* und *Sears* (1947, S. 612) scheint DDT keinen schädlichen Einfluß auf die Bildung der Wurzelknöllchen bei Leguminosen zu haben, wenn es in gebräuchlichen Konzentrationen angewendet wird, wohl aber bei höhern. Damit übereinstimmend berichten auch *Payne* und *Fults* (1947, S. 52 ff.) von geringerer Wurzelknöllchenbildung unter Einfluß hoher DDT-Konzentrationen im Boden.

Im weitern liegen Untersuchungen vor, wonach dem DDT unter Umständen direkt ein wachstumsfördernder Einfluß zugeschrieben werden muß. Versuche von *Chapman* und *Allen* (1948, S. 616) zeigten, daß niedere Konzentrationen wachstumsstimulierend, hohe dagegen schädigend wirken können. Kontroll- und Versuchspflanzen, mit denen sie experimentierten, waren frei von Schädlingen, sodaß eine günstige

Einwirkung des Insektizides nicht einfach das Resultat der Schädlingsbekämpfung sein konnte. Für Gurken und Kürbisse fanden sie maximale Stimulation nach Behandlung mit 0,0005 % DDT-Spritzmittel und für Gurken mit 0,16 % Stäubemittel. Größtes Längenwachstum wurde für Tomaten mit 0,008 %, bei Bohnen mit 0,032 %, bei Karotten mit 0,512 % und bei Kartoffeln mit 0,512 % und mehr DDT-Spritzmittel erzielt. Bei weiterer Steigerung der DDT-Konzentration nahm dieser günstige Effekt wieder ab, und Schädigungerscheinungen traten auf. Solche DDT-Konzentrationen, die auf die ganze Pflanze angewandt Schädigung hervorriefen, wirkten wachstumsstimulierend auf die obere Pflanzenpartie, wenn nur die untern Blätter damit behandelt wurden. Bohnen-, Mais- und Gurkensamen, die man in mit DDT vermengtem Sägemehl zum Keimen brachte, zeigten Keimungsverzögerungen, in der Weiterentwicklung aber besseres Wachstum als die Kontrollpflanzen.

Pickett (1949, Nr. 12546) beobachtete nach DDT-Behandlung erhöhte Atmung bei jungen Pfirsichblättern.

Nach diesem Hinweis auf die Literatur soll nun in erster Linie die Beeinflussung der Absorption durch das DDT-Produkt Gesafid untersucht werden, in ähnlicher Weise, wie das für die bereits verwendeten Stoffe der Fall war. Dabei möchte ich auch Fragen nach Einwirkungen auf Transpiration und Saugkraft streifen.

C. Eigene Untersuchungen

1. Versuche mit der Hebelmethode

a) Vergleichende Untersuchungen mit Gesafid und Gesafid ohne DDT

Von drei vergleichbaren Gewebestückchen einer Kartoffelknolle wurde je eines in Wasser (Vergleichswert), eines in Gesafid und ein drittes in Gesafid ohne DDT gebracht und ihre Dickenänderung während mindestens 30 Minuten beobachtet.

In allen Konzentrationen bewirkt Gesafid ohne DDT eine raschere Gewebekontraktion als Gesafid. Sofern zuerst Dickenzunahme beobachtet wurde, war diese stärker in Gesafid ohne DDT (20 % nach einer Minute).

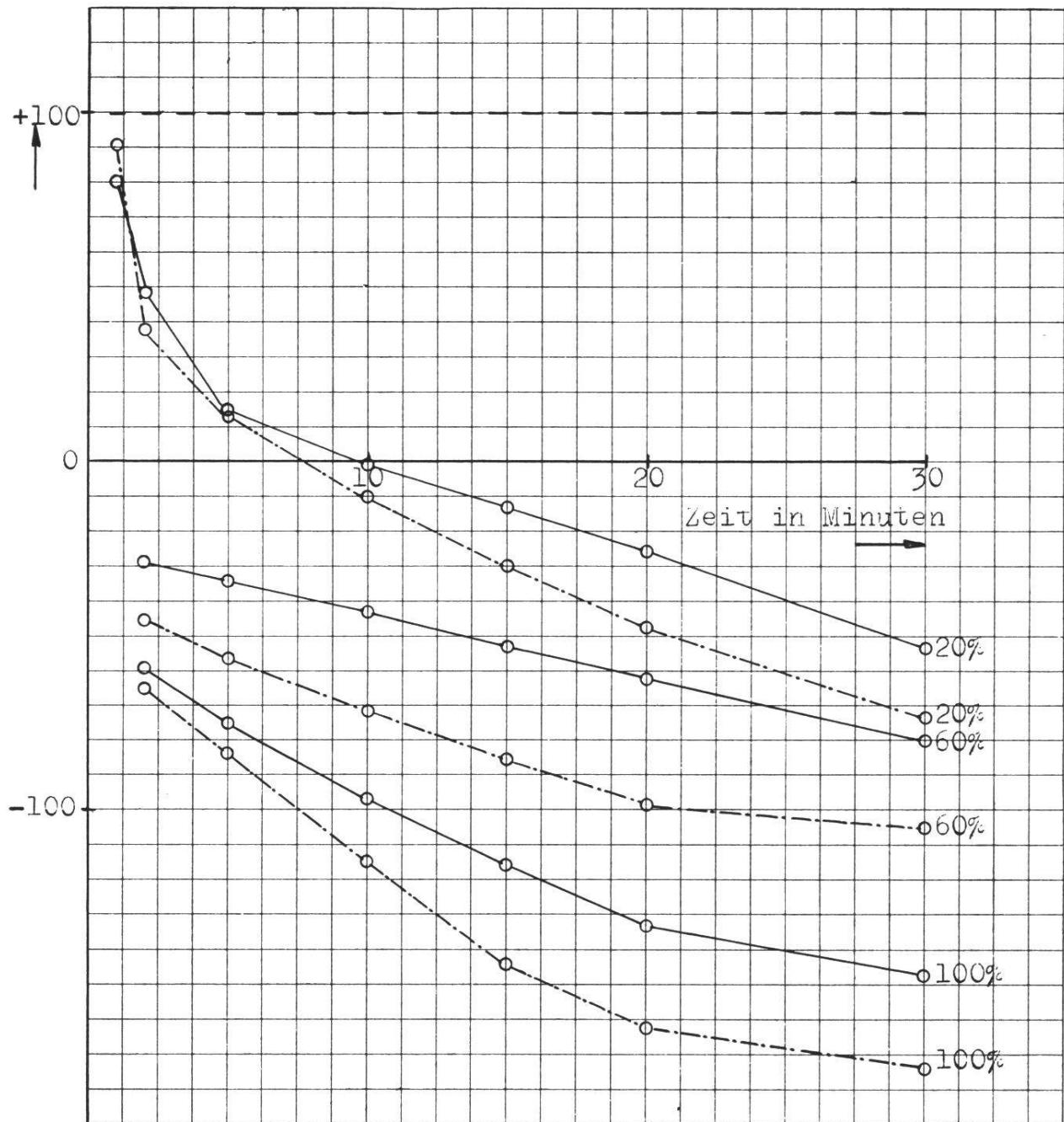
Tabelle 50

Solanum tuberosum

Absorption in Gesafid und Gesafid ohne DDT bezogen auf die Wasserabsorption = 100.

Dickenänderung bezogen auf die Wasserabsorption = 100. (Die eingeklammerten Werte bedeuten die abgelesenen Dickenänderungen. Alle Werte stellen das Mittel von 10 Einzelversuchen dar.)

in Wasser	in Gesafid	in Gesafid ohne DDT	von der Kon- zentration in Vol. %	nach Minuten
100 (+ 66)	+ 80 (+ 53)	+ 91 (+ 60)		1
100 (+ 89)	+ 48 (+ 43)	+ 38 (+ 34)		2
100 (+ 127)	+ 14 (+ 18)	+ 13 (+ 16)		5
100 (+ 155)	- 1 (- 2)	- 10 (- 15)	20	10
100 (+ 164)	- 13 (- 22)	- 30 (- 49)		15
100 (+ 168)	- 26 (- 44)	- 47 (- 79)		20
100 (+ 172)	- 53 (- 92)	- 73 (- 125)		30
100 (+ 94)	- 29 (- 27)	- 45 (- 42)		2
100 (+ 138)	- 34 (- 47)	- 57 (- 79)		5
100 (+ 163)	- 43 (- 70)	- 72 (- 118)		10
100 (+ 177)	- 53 (- 94)	- 86 (- 153)	60	15
100 (+ 184)	- 62 (- 114)	- 98 (- 180)		20
100 (+ 192)	- 80 (- 154)	- 105 (- 201)		30
100 (+ 74)	- 59 (- 44)	- 65 (- 48)		2
100 (+ 98)	- 76 (- 74)	- 84 (- 82)		5
100 (+ 110)	- 97 (- 107)	- 114 (- 125)		10
100 (+ 115)	- 116 (- 133)	- 144 (- 166)	100	15
100 (+ 119)	- 133 (- 158)	- 162 (- 193)		20
100 (+ 127)	- 147 (- 186)	- 174 (- 221)		30



Kurve zu Tab. 50

Solanum tuberosum

- — — Absorption in Wasser
- — — Absorption in Gesafid
- · · — Absorption in Gesafid ohne DDT

b) Versuche mit niedern Gesafidkonzentrationen

In einem Falle untersuchte ich von zwei vergleichbaren Objekten das eine in Wasser, das andere in einer 0,5 %igen Gesafidspritzbrühe. In einer andern Versuchsreihe wurden die Dickenänderungen von drei vergleichbaren Kartoffelstückchen in Wasser, 0,1 und 0,05 % Gesafid-spritzbrühe beobachtet. Die Werte stellen das Mittel von je 10 Versuchen dar.

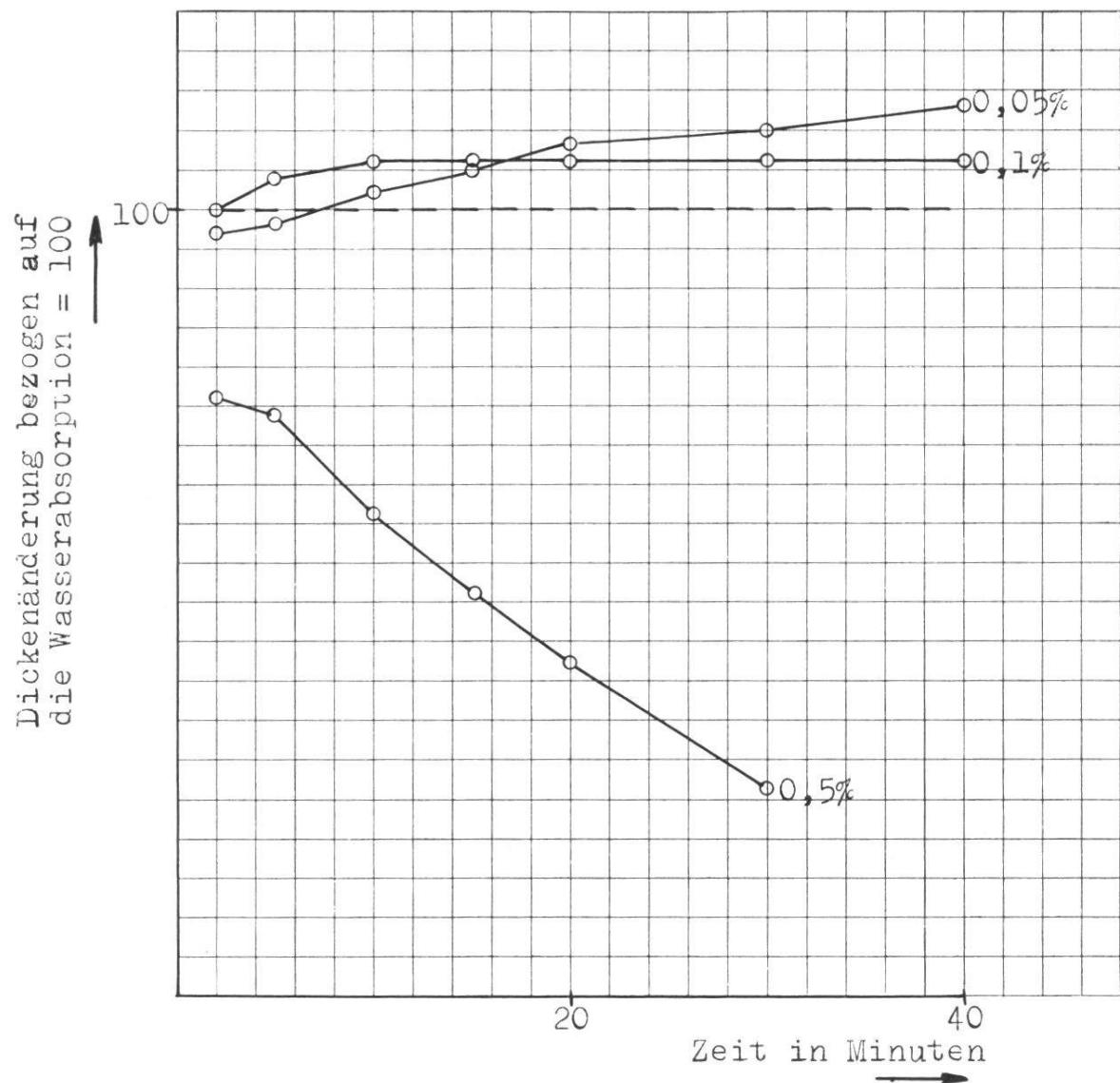
Tabelle 51

Solanum tuberosum

Absorption in Gesafid bezogen auf die Wasserabsorption = 100.

Dickenänderung bezogen auf die Wasserabsorption = 100. (Die eingeklammerten Werte bedeuten die abgelesenen Dickenänderungen.)

in Wasser	in Gesafid	von der Konzentration in Vol. %	nach Minuten
100 (+ 50)	+ 76 (+ 38)		2
100 (+ 74)	+ 74 (+ 55)		5
100 (+ 95)	+ 61 (+ 58)		10
100 (+ 111)	+ 51 (+ 57)	0,5	15
100 (+ 123)	+ 42 (+ 52)		20
100 (+ 140)	+ 26 (+ 36)		30
100 (+ 34)	+ 100 (+ 34)		2
100 (+ 51)	+ 104 (+ 53)		5
100 (+ 66)	+ 106 (+ 70)		10
100 (+ 78)	+ 106 (+ 83)	0,1	15
100 (+ 88)	+ 106 (+ 93)		20
100 (+ 104)	+ 106 (+ 110)		30
100 (+ 113)	+ 106 (+ 120)		40
100 (+ 34)	+ 97 (+ 33)		2
100 (+ 51)	+ 98 (+ 50)		5
100 (+ 66)	+ 102 (+ 67)		10
100 (+ 78)	+ 105 (+ 82)	0,05	15
100 (+ 88)	+ 108 (+ 95)		20
100 (+ 104)	+ 110 (+ 114)		30
100 (+ 113)	+ 113 (+ 128)		40



Kurve zu Tab. 51

Solanum tuberosum

— — — Absorption in Wasser
— — — Absorption in Gesafid

In der 0,5 %-igen Gesafidspritzbrühe ist die Absorption nie so groß wie in Wasser. Zudem sind von der 15. Minute weg negative Werte feststellbar (vgl. die eingeklammerten Werte von Tab. 51), was bereits auf eine Schädigung hindeutet. Natürlich haben wir in dieser Versuchsanordnung ganz andere Bedingungen, als sie sich in der Praxis ergeben; denn eine schützende Epidermis fehlt hier.

Stärkere Absorption als in Wasser erfolgt dagegen in den niedrigeren Konzentrationen (0,1 und 0,05 %). Die 0,1 %-ige Gesafidspritzbrühe bewirkt bei Versuchsbeginn raschere Dickenzunahme als die 0,05 %-ige,

erreicht aber früh ein Maximum. Die Absorptionsgeschwindigkeit unter Einfluß der niedrigsten Konzentration steigt dagegen bis zur vierzigsten Minute, so daß sie bei Abbruch des Versuchs größer ist als in der 0,1 %igen Spritzbrühe.

Bis zum Schluß der Beobachtung, die 40 Minuten dauerte, wurde für beide Konzentrationen (0,1 und 0,05 %) keine negative Absorption gefunden. Möglicherweise bewirken niedere Gesafidkonzentrationen eine Permeabilitätssteigerung. Dabei kann während der Versuchsdauer aus dem Absorptionsverlauf kaum auf eine wesentliche Schädigung des Plasmas geschlossen werden. Höhere Konzentrationen (schon von $\frac{1}{2}$ % an aufwärts) scheinen dagegen die Permeabilität so stark zu steigern, daß das Plasma auch für den Inhalt durchlässig wird.

2. Einfluß von Gesafid auf die Transpiration

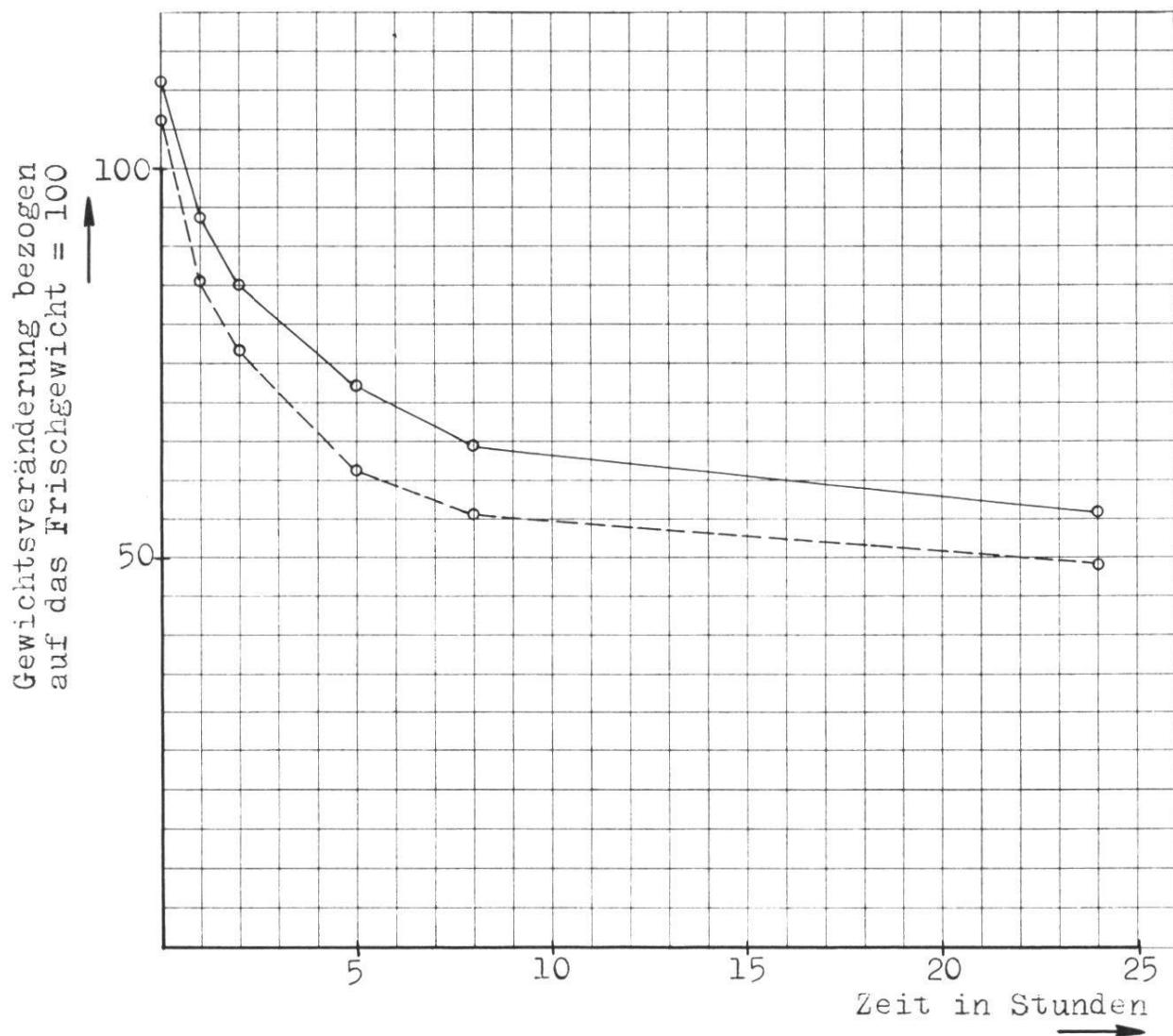
Mit einer einfachen Methode prüfte ich im folgenden den Einfluß von Gesafid auf die Transpiration. In einer ersten Versuchsreihe tauchte ich von zwei Apfelblättern, die möglichst gleiche Größe aufwiesen und am Zweige unmittelbar aufeinander folgten, das eine in Wasser (Kontrolle), das andere in eine 0,5 %ige Gesafidspritzbrühe unter. Vor dieser Behandlung, die sich über eine Stunde ausdehnte, wurden die Versuchsobjekte mit einer Torsionswaage auf 1 mgr genau gewogen. Hierauf spülte ich die Blätter ab und trocknete sie mit Löschpapier. Nach einer erneuten Gewichtsbestimmung hing ich sie frei in der Luft auf. Hier und bei allen folgenden Wägungen wurde das wirkliche Gewicht auf das Anfangsgewicht = 100 bezogen. (Zur Methodik vgl. Staehelin, 1949, S. 65.)

Tabelle 52

Apfelblätter

Einfluß von Gesafid auf die Transpiration. Mittelwert von 10 Versuchen.

Blätter 1 Std. ein- gelegt in	Frisch- gewicht	Gew. nach der Be- handlung	Gewicht nach Stunden in freier Luft				
			1	2	5	8	24
Wasser	100,00	106,24	85,90	76,49	61,11	55,70	49,19
0,5 % Gesaf.	100,00	111,18	93,99	85,02	72,04	64,60	55,94



Kurve zu Tab. 52

Apfelblätter

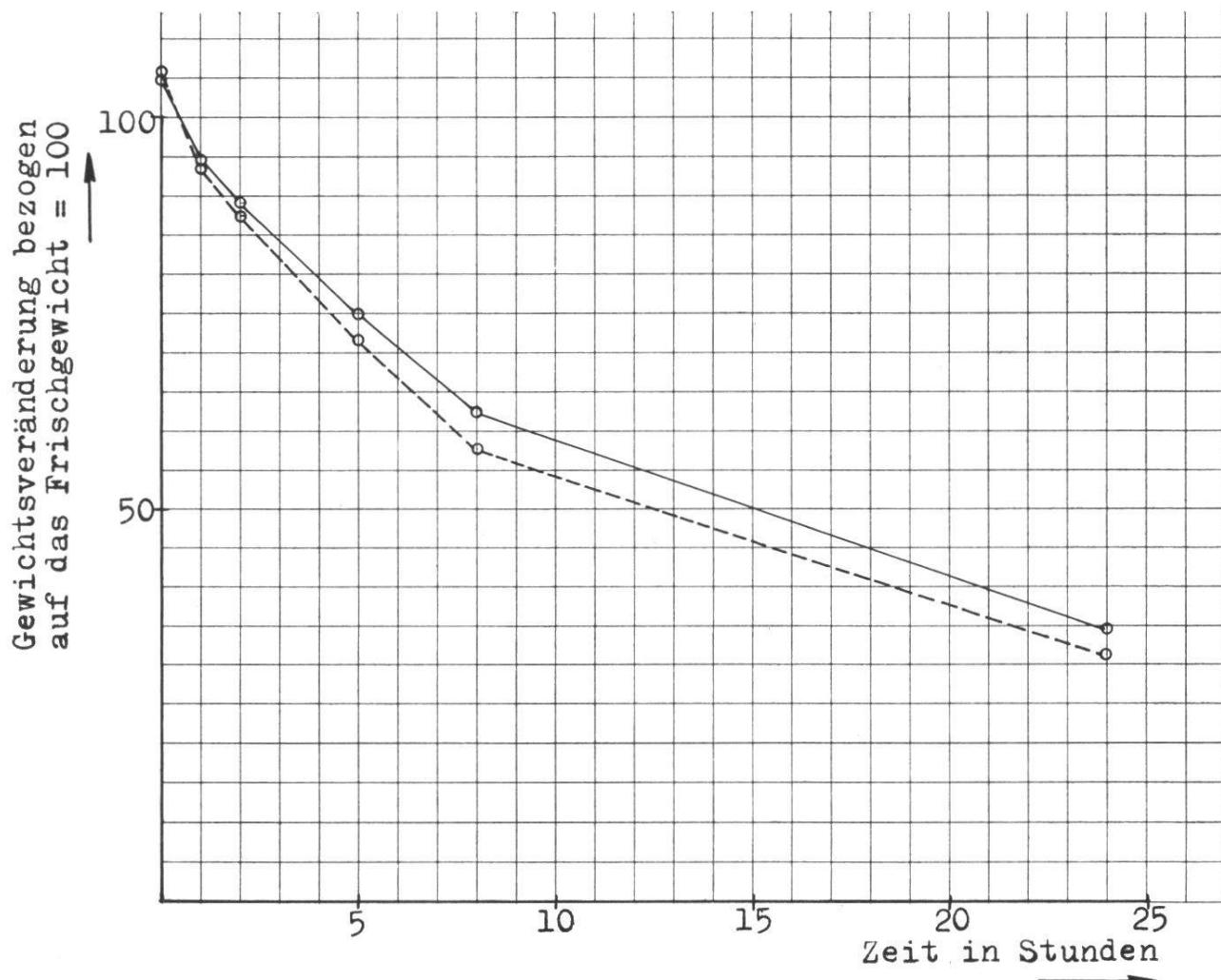
— — — Gewichtsveränderung der Kontrollblätter

— — — Gewichtsveränderung der mit 0,5 % Gesafid behandelten Blätter

Von den 10 Einzelversuchen wurde nach 24 Stunden einzig in zwei Fällen eine etwas stärkere Transpiration bei dem mit Gesafid behandelten Blatte festgestellt (0,3 % im einen und 1,2 % im andern Fall). Im übrigen erfolgte jedesmal auf die Gesafidbehandlung eine schwächere Gewichtsabnahme, wie das auch Kurve und Tabelle belegen.

In ähnlicher Weise erzielte ich eine Herabsetzung der Transpiration bei **Phaseolus**-Blättern, wenn ich diese mit demselben Insektizid behandelte. Von den drei Teilblättern wurde jeweils mit zweien experimentiert, wie das oben beschrieben ist. Diesmal verwendete ich nur eine 0,1 %-ige Spritzbrühe und reduzierte die Behandlungszeit auf

15 Minuten. Versuche mit höhern Konzentrationen und längerer Einwirkungsdauer ergaben meist das gegenteilige Resultat: Die mit Gesafid behandelten Blätter zeigten raschere Gewichtsabnahme. Dieses Verhalten mag mit der gleichzeitig beobachteten mehr oder weniger starken Infiltration und einer damit verbundenen Blattschädigung im Zusammenhang stehen. Daß tote Pflanzenteile rascher Wasser abgeben und austrocknen als lebende, ist ja eine bekannte Tatsache (vgl. *Burgerstein*, 1904, S. 158 ff. und *Haberlandt*, 1918, S. 102).



Kurve zu Tab. 53

Phaseolus-Blätter

— — — Gewichtsveränderung der Kontrollblätter

— — — Gewichtsveränderung der mit Gesafid behandelten Blätter (0,1 %)

Tabelle 53

Phaseolus vulgaris L. var. nanus Ascherson

Einfluß von Gesafid auf die Transpiration von Buschbohnenblättern. Mittel von 5 Versuchen.

Blätter 15 Min. ein- gelegt in	Frisch- gewicht	Gew. nach der Be- handlung	Gewicht nach Stunden in freier Luft				
			1	2	5	8	24
Wasser	100,00	105,86	93,63	87,49	71,63	57,84	31,12
0,1 % Gesaf.	100,00	104,94	94,29	89,04	75,01	62,46	34,67

Dieselbe Reaktion zeigten bei gleicher Behandlung auch Blätter von **Vitis heterophylla Thunb.**

Tabelle 54

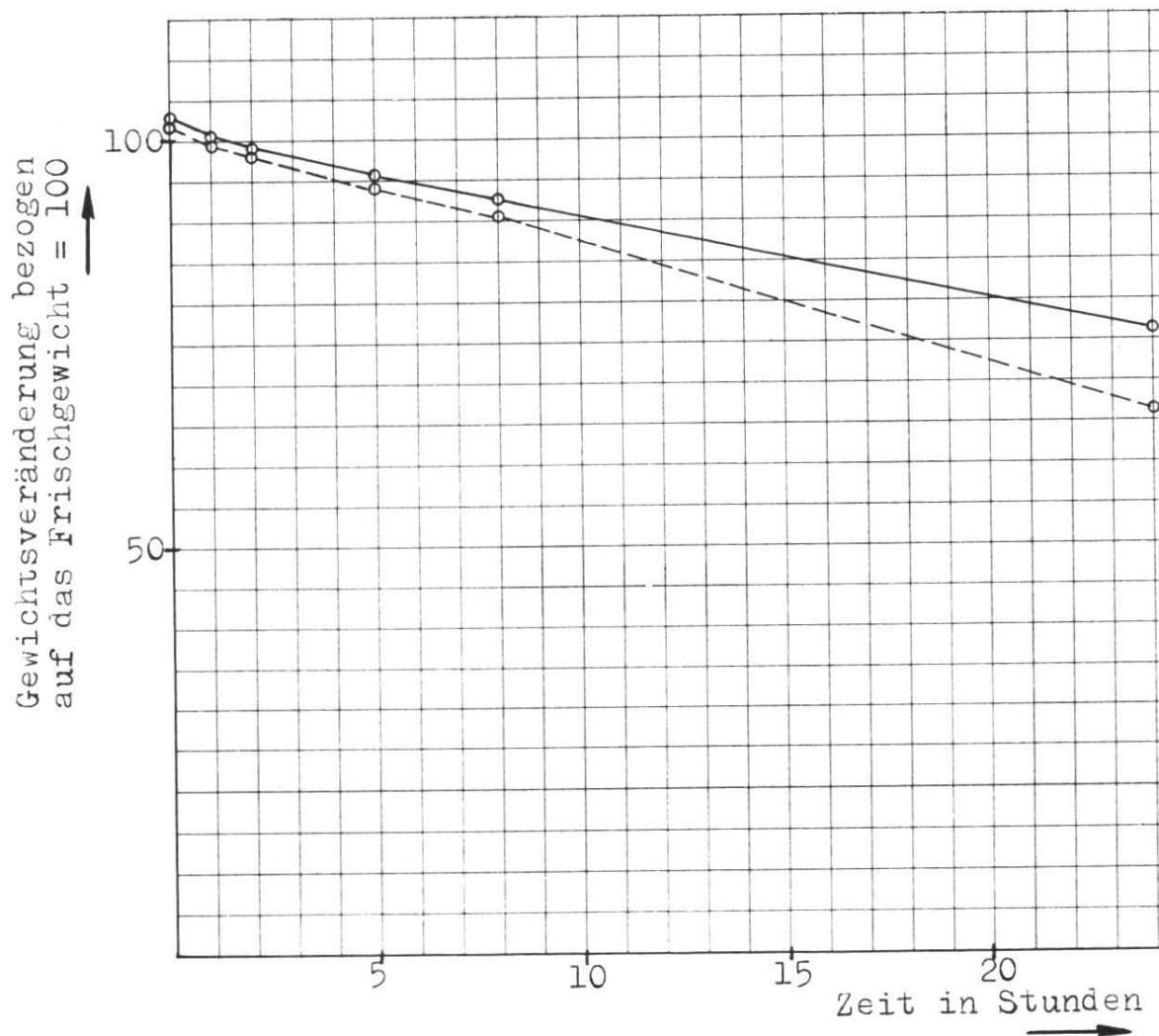
Vitis heterophylla Thunb.

Einfluß von Gesafid auf die Transpiration der Blätter. Mittelwert von 5 Versuchen.

Blätter 15 Min. ein- gelegt in	Frisch- gewicht	Gew. nach der Be- handlung	Gewicht nach Stunden in freier Luft				
			1	2	5	8	24
Wasser	100,00	101,77	99,57	98,07	94,04	90,47	66,28
0,1 % Gesaf.	100,00	102,80	100,28	99,14	95,47	92,43	76,37

Die bei allen untersuchten Blattarten mehr oder weniger starken Gewichtszunahmen, wie sie unmittelbar nach der Behandlung festgestellt wurden, mögen teilweise auf die Tatsache zurückgeführt werden, daß die Schnittfläche des Blattstieles ebenfalls in die Flüssigkeit untergetaucht war.

Eine ähnliche Herabsetzung der Transpiration konnte ich übrigens auch unter Einfluß von Flux-Maag, einem Insektizid der Firma *Maag* in Dielsdorf, beobachten.



Kurve zu Tab. 54

Vitis heterophylla

— — — Gewichtsveränderung der Kontrollblätter

— — — Gewichtsveränderung der mit 0,1 % Gesafid behandelten Blätter

Die Ergebnisse mit Gesafid stimmen überein mit Versuchen von *Wilson* und *Sleesman* (1949, Nr. 30349), die bei Tomaten unter Einfluß von DDT und andern organischen Insektiziden ebenfalls eine verminderte Transpiration konstatierten.

3. Einfluß von Gesafid auf die Saugkraft

Im folgenden soll gezeigt werden, wie weit die Transpirationsabnahme mit Saugkraftänderungen in Zusammenhang gebracht werden kann. Für diese Untersuchungen gelangten Blätter von in Töpfen kultivierten **Phaseolus**-Pflanzen zur Verwendung. Gegenüber den Transpirationsversuchen wurde auch dahin eine Abänderung getroffen,

daß ich die an der Pflanze belassenen Blätter behandelte, womit mehr oder weniger die Bedingungen vorhanden waren, wie sie sich auch in der Praxis ergeben. Von den drei Teilblättchen bestrich ich das eine 1 Tag vor der Messung 3-4 mal in Intervallen von ein paar Stunden beiderseits mit einer 0,5 %igen Gesafidspritzbrühe. Eines der beiden andern lieferte den Vergleichswert. Die Saugkraftmessungen erfolgten mit der Streifenmethode, wie sie schon mehrfach in Arbeiten des hiesigen Institutes beschrieben worden ist (vgl. *Ursprung*, 1923, S. 338 ff. 1937, S. 1369 ff.).

Tabelle 55

Phaseolus-Blätter

Einfluß von Gesafid auf die Saugkraft.

Sz _n - Paar	A. Saugkraft des Kontrollblättchens in Atm	B. Saugkraft des mit Gesafid behandelten Teilblättchens in Atm	Differenz A - B
1	7,6	7,6	0,0
2	7,6	7,3	+ 0,3
3	8,2	8,2	0,0
4	8,2	8,2	0,0
5	8,8	8,5	+ 0,3
6	8,8	8,5	+ 0,3

Im Mittel von sechs Versuchen ist für die mit Gesafid behandelten Blätter eine Saugkraftsenkung von 0,15 Atm festzustellen. Zur Bewertung dieses Resultates müssen die individuellen Unterschiede ermittelt werden.

Tabelle 56

Phaseolus-Blätter

Individuelle Saugkraftunterschiede zwischen zwei Teilblättchen.

Sz _n - Paar	Sz _n des Teilblättchens A in Atm	Sz _n des Teilblättchens B in Atm	Differenz in Atm
1	5,9	5,9	0,0
2	6,7	7,6	0,9
3	7,3	7,0	0,3
4	8,2	8,2	0,0

Der mittlere Saugkraftunterschied beträgt in diesem Falle 0,03 Atm, sodaß die unter Einfluß von Gesafid erhaltenen Differenzen allerdings innerhalb der individuellen Schwankungen liegen. Obwohl stets die Saugkraft des mit Gesafid behandelten Blattes niedriger befunden wurde, als die des Kontrollblattes, sofern sich überhaupt Unterschiede ergaben, so darf aus den vorliegenden Versuchen trotzdem kaum auf einen entsprechenden Einfluß des Insektizides geschlossen werden.

Zusammenfassung

1. Mit der Hebelmethode wurde an Kartoffelstückchen die Dickenänderung unter Einfluß von Gesafid und Gesafid ohne DDT beobachtet (vgl. Tab. 50 und dazu gehörige Kurve). Letzteres bewirkte eine etwas raschere Gewebekontraktion. Sofern sich eine anfängliche Dickenzunahme erfassen ließ, war diese stärker in Gesafid ohne DDT (20 % nach einer Minute). Auf Behandlung mit 0,5 %iger Spritzbrühe erfolgte bereits nach der zehnten Minute Dickenabnahme. Wurden die Objekte in 0,1 oder 0,05 % Gesafid eingetaucht, so konnte eine höhere Absorptionsgeschwindigkeit festgestellt werden als bei den Kontrollobjekten. Diese Erscheinung brachte ich mit einer Permeabilitätszunahme in Zusammenhang, die durch höhere Konzentration (von 0,5 % an aufwärts) eine solche Steigerung erfährt, daß das Plasma schon nach kurzer Behandlungsdauer (z. B. in 0,5 % Gesafid nach der zehnten Minute) auch für den Zellinhalt permeabel wird, d. h. daß es seine Semipermeabilität verliert.
2. Nach einstündiger Einlage von Apfelblättern in 0,5 % Gesafid wurde gegenüber der Kontrolle eine deutliche Verminderung der Wasserabgabe konstatiert. Ähnliche Reaktionen zeigten auch **Phaseolus**- und **Vitis**-Blätter nach einer Behandlung von 15 Minuten in 0,1 % Gesafid. Höhere Konzentrationen und längere Gesafideinwirkungen führten bei den letzten zwei Objekten dagegen zu einer erhöhten Wasserabgabe, was offenbar auf einer Blattschädigung beruht.
3. An **Phaseolus**-Blättern ließ sich keine Saugkraftänderung finden, wenn diese 1 Tag vor der Messung 3-4 mal in Intervallen von ein paar Stunden mit 0,5 % Gesafid bestrichen wurden.

SCHLUSS

I. Wie in der Einleitung erwähnt, stammen aus dem hiesigen Institut bereits mehrere Arbeiten über den Einfluß erhöhter Temperaturen auf die Absorption. Endziel dieser Untersuchungen war in erster Linie eine Klärung des Problems der Wasserversorgung. Es schien nun erwünscht, diese Experimente auf einige Giftstoffe, wie sie zum Teil gerade auch zur Analyse des Saftsteigungsproblems schon früher angewandt worden waren, auszudehnen. In diese Absorptionsversuche wurden schließlich noch solche mit Insektiziden, vor allem mit dem DDT-Produkt Gesafid einbezogen.

II. Eine Reihe von Untersuchungen führte ich mit der Hebelmethode aus, die bis anhin praktisch nur für Saugkraftmessungen Verwendung fand. Es konnte gezeigt werden, daß sie auch für vergleichende Absorptionsversuche geeignet ist. Fehlerquellen wurden eingehend diskutiert (vgl. besonders S. 21 und S. 24).

III. Die Wasseraufnahme bei steigender Temperatur zeigte folgende Bereiche :

- a) *Der Bereich unterhalb der prämortalen Zone.* Die Geschwindigkeit der Wasseraufnahme nimmt ständig zu (vgl. Tab. 16 und Tab. 17 bei 10°, 20° und 30°). Diese Erscheinung wurde zur Hauptsache mit einer Sz_n-Zunahme und Permeabilitätssteigerung zufolge erhöhter Quellung erklärt.
- b) *Die prämortale Zone.* Die hier beobachtete starke Absorption (vgl. Tab. 16a bei 41° und 50°, Tab. 17 bei 40°, Tab. 18) ist in erster Linie als Folge einer besonders starken Erhöhung der Wasserpermeabilität aufzufassen.
- c) *Die letale Zone.* Dieser Bereich ist durch eine negative Absorption charakterisiert. Mit dem Tod verlieren die Zellen ihre Semipermeabilität und pressen durch den Wanddruck Zellsaft aus.

IV. Trotz der Giftigkeit der Kupfersalze gelang es, diejenige Kupfersulfatkonzentration zu ermitteln, die der Saugkraft des Untersuchungsgewebes annähernd gleichkommt. In Kupfersulfatlösungen von bestimmten niedrigen Konzentrationen (0,01-0,004 Mol) konnte mit der Hebelmethode im Vergleich zu Wasser eine raschere Dickenzunahme

konstatiert werden. Versuche mit der Potometermethode ergaben für die Kupfersulfatabsorption drei charakteristische Phasen.

- a) *Die subprämortale Phase* ist durch einen Rückgang der Absorptionsgeschwindigkeit gekennzeichnet. Aus der Diskussion resultiert, daß sich dieses Verhalten am ehesten mit einer Permeabilitätsabnahme des Plasmas für Wasser erklären läßt (vgl. S. 62 ff.).
- b) *Die prämortale Phase*, charakterisiert durch einen Geschwindigkeitsanstieg, wurde mit einer entsprechenden Permeabilitätszunahme des Plasmas für Wasser in Zusammenhang gebracht (vgl. S. 67).
- c) *Die letale Phase*, die in einem endgültigen Rückgang der Absorptionsgeschwindigkeit zum Ausdruck kommt, zeigt die Reaktion abgetöteter oder mindestens schwer geschädigter Zellen. Diese pressen nach Verlust der Semipermeabilität zufolge des Wanddruckes Zellsaft aus.

V. Für die Pikrinsäureversuche kehren im wesentlichen dieselben Momente wieder, welche die Experimente mit Kupfersulfat zeigten. Mit der Hebel- resp. Wägemethode wurde an Kartoffelstückchen in 0,001-moliger Lösung stärkere Absorption beobachtet als in Wasser.

Die Potometerversuche ließen die drei für Kupfersulfat erwähnten Phasen auseinanderhalten. Von besonders langer Dauer war der Prämortalbereich (rund 40 Stunden) unter Einfluß von 0,001 Mol Pikrinsäure.

VI. Mit der Hebelmethode konnten bezüglich des Verhaltens gegenüber Äthylalkohol zwei grundsätzlich verschiedene Reaktionstypen auseinandergehalten werden. Bei einer Gruppe wurde unmittelbar nach Berührung mit Alkohol Gewebekontraktion konstatiert, während andere Objekte mit einer sofortigen Dickenzunahme reagierten. Bei diesem letzteren Typus, dem *Expansionstypus*, kann die positive Absorption unmittelbar vor der endgültigen Dickenabnahme als Prämortalzustand gewertet werden. Beim andern Typus, dem *Kontraktions-typus*, dürfte die auf die anfängliche Kontraktion folgende Dickenzunahme, wie sie allerdings nur beim einen Objekt (**Rhoeo discolor**) deutlich wurde, eine Prämortalreaktion darstellen. Beim Vergleich von gewichtsprozentigen Methyl- und Äthylalkohollösungen ergab sich für ersteren eine größere Eintrittsgeschwindigkeit.

Methylalkohol scheint übereinstimmend mit früheren Untersuchungen von geringerer Giftigkeit zu sein als Äthylalkohol. Versuche mit der Potometermethode ergaben, daß 10 %-iger Äthylalkohol die Absorption während rund 24 Stunden nicht wesentlich beeinflußt. 50 %-iger Äthylalkohol ließ dagegen die Absorptionsgeschwindigkeit relativ rasch auf ein Minimum fallen.

VII. In schwachen Gesafidkonzentrationen (0,1 und 0,05 %) konnte raschere Dickenzunahme beobachtet werden als in Wasser.

Bei Apfel-, Buschbohnen- und **Vitis**-Blättern erfolgte auf Gesafidbehandlung eine Herabsetzung der Transpirationsgeschwindigkeit.

Bei meiner Versuchsanordnung konnte kaum ein Einfluß von Gesafid auf die Saugkraft konstatiert werden.

LITERATURVERZEICHNIS

- APPLEMAN M. D. and O. H. SEARS, 1946, Effect of DDT upon nodulation of legumes. *Journ. amer. Soc. Agr.* 38, 545. Zit. nach *Bulletin analytique* (Paris), 1947, 8 (3-4), Partie 2, 612.
- ARTSCHWAGER E., 1924, Studies on the potato tuber. *Journ. of Agricult. Res.* 27, 809.
- BÄRLUND H., 1929, Permeabilitätsstudien an Epidermiszellen von *Rhoeo discolor*. *Acta Botanica Fennica* 5, 1.
- DE BARY A., 1877, Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne.
- BECKER-DILLINGEN J., 1928, Handbuch des Hackfruchtbau und Handelspflanzenbaus.
- — 1938, Handbuch des Gemüsebaus. 2. Aufl.
- BIEBL R., 1949, Vergleichende chemische Resistenzstudien an pflanzlichen Plasmen. *Protoplasma* 39, 1.
- BOCHSLER A., 1948, Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas auf Grund des Fickschen Diffusionsgesetzes. *Ber. d. Schweiz. Bot. Ges.* 58, 73.
- BRAUNER L., M. BRAUNER and MÜRÜVVE HASMAN, 1940, The Relations between Water-Intake and Oxybiosis in living Plant-Tissues. *Rev. de la Faculté des Sciences de l'Université d'Istanbul. Série B*, 5, 265.
- BURGERSTEIN A., 1904, Die Transpiration der Pflanzen.
- CARRUTH L. A. and W. L. HOWE, 1948, Factors affecting the use and phytotoxicity of DDT and other insecticides for squash borer control. *Journ. Econ. Entom.* 41, 352.
- CHAPMAN R. K. and T. C. ALLEN, 1948, Stimulation and suppression of some vegetable plants by DDT. *Journ. Econ. Entom.* 41, 616.
- COLLANDER R. und H. BÄRLUND, 1933, Permeabilitätsstudien an *Chara ceratophylla*. *Acta Botanica Fennica* 11, 1.
- CULLINAN F. P., 1949, Some new insecticides. Their effect on plants and soils. *Journ. Econ. Entom.* 42, 387. Zit. nach *Biol. Abstr.*, 1950, 24, Nr. 10770.
- DELF E. M., 1916, Studies of Protoplasmic Permeability by Measurement of Rate of Shrinkage of Turgid Tissues. *Ann. of Bot.* 30, 283.
- EICHLER R., 1934, Über die « Lebensdauer » isolierter Tonoplasten. *Protoplasma* 20, 606.
- EWART A. J., 1908, The Ascent of Water in Trees. *Phil. Trans. of the Royal Soc. of London. Ser. B*, 199, 341.
- FREY-WYSSLING A., 1945, Die Turgorschwankung bei Permeabilitätsversuchen. *Verh. Naturforsch. Ges. Basel* 56, II. Teil, 330.
- — 1946, Zur Wasserpermeabilität des Protoplasmas. *Experientia* 2, 132.
- — und A. BOCHSLER, 1947, Zur Bestimmung der Wasserpermeabilität des Protoplasmas. *Experientia* 3, 30.
- FRUWIRTH C., 1904, Die Züchtung der landwirtschaftlichen Kulturpflanzen. Bd. II.

- GAMMA H., 1932, Zur Kenntnis der Saugkraft und des Grenzplasmolyse-Wertes der Submersen. *Protoplasma* 16, 489.
- GÄUMANN E. und O. JAAG, 1947, Die physiologischen Grundlagen des parasitogenen Welkens I. *Ber. d. Schweiz. Bot. Ges.* 57, 5.
- — 1947a, Die physiologischen Grundlagen des parasitogenen Welkens III. *Ber. d. Schweiz. Bot. Ges.* 57, 227.
- GELLHORN E., 1929, Das Permeabilitätsproblem. Monographien aus dem Gesamtgebiet der Physiologie der Pflanzen und der Tiere. 16.
- GOLDSWORTHY M. C. and J. C. DUNEGAN, 1948, The effect of incorporating technical DDT in soil on the growth of Blakemore strawberry plants. *Plant Dis. Reporter* 32, 139. Zit. nach *Biol. Abstr.*, 1949, 23, Nr. 16954.
- DE HAAN Iz., 1933, Protoplasmaquellung und Wasserpermeabilität. *Rec. trav. bot. néerl.* 30, 234.
- HABERLANDT G., 1918, Physiologische Pflanzenanatomie. 5. Aufl.
- HAVIS L., 1939, Anatomy of the Hypocotyl and Roots of *Daucus carota*. *Journ. of Agricul. Res.* 58, 557.
- HERVEY G. E. R. and W. T. SCHROEDER, 1946, The varietal response of cucumbers to DDT control. *Journ. Econ. Entom.* 39, 403.
- HEUBERGER J. W. and L. A. STEARNS, 1946, Compatibility of DDT and fungicides on potatoes. *Journ. Econ. Entom.* 39, 267. Zit. nach *Biol. Abstr.*, 1946, 20, Nr. 16370.
- HODGMAN C. D., 1935, Handbook of chemistry and physics. Twentieth Edition.
- HÖFLER K., 1950, New Facts on Water Permeability. *Protoplasma* 39, 677.
- HOLDHEIDE W., 1932, Über Plasmoptyse bei *Hydrodictyon utriculatum*. *Planta* 15, 244.
- HUBER B. und K. HÖFLER, 1930, Die Wasserpermeabilität des Protoplasmas. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 73, 351.
- KAHO K., 1933, Das Verhalten der Pflanzenzelle gegen Schwermetallsalze. *Planta* 18, 664.
- KLEBS G., 1887, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* 5, 181.
- — 1888, Beiträge zur Physiologie der Pflanzenzelle. *Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen* 2, 489.
- KOLLER J., 1947, Über den Einfluß einer partiellen Erwärmung des Stengels auf die Wasserversorgung. *Mitteilungen der Naturf. Ges. in Freiburg (Schweiz), Botanik* 4, 39.
- KRABBE G., 1896, Über den Einfluß der Temperatur auf die osmotischen Prozesse lebender Zellen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 29, 441.
- LANDOLT-BÖRNSTEIN, 1923, Physikalisch-chemische Tabellen. Hw. I, 5. Aufl. und I. Erg. Bd. 1927.
- LÄUGER P., H. MARTIN und P. MÜLLER, 1944, Über Konstitution und toxische Wirkung von natürlichen und neuen synthetischen insektentötenden Stoffen. *Helv. chim. Acta* 27, 892.

- LEPESCHKIN W. W., 1927, Über den Zusammenhang zwischen mechanischen und chemischen Schädigungen des Protoplasmas und die Wirkungsart einiger Schutzstoffe. *Protoplasma* 2, 239.
- — 1937, Zell-Nekrobiose und Protoplasma-Tod. *Protoplasma-Monographien* 12.
- MALIN B., 1932, Zur Kenntnis der Saugkraft der Koniferennadeln. *Protoplasma* 14, 360.
- MARTENS P., 1942, Action de quelques corps chimiques sur la cellule vivante. *La Cellule* 49, 255.
- METCALFE C. R. and L. CHALK, 1950, Anatomy of the Dicotyledons. Vol. I.
- MICHALESCO-SORIN J., 1928, Contribution à la plasmolyse de la cellule végétale sous l'action des solutions des sels de cuivre. *Thèse*, Nancy.
- MORRISON H. E., H. H. CROWELL, S. E. CRUMB, JR. and R. W. LAUDERDALE, 1948, The effects of certain new soil insecticides on plants. *Journ. Econ. Entom.* 41, 374. *Zit. nach Biol. Abstr.*, 1949, 23, Nr. 17137.
- MORSE H. N., 1941, The osmotic pressure of aqueous solutions. *Carnegie Inst. Washington. Publ.* No. 198.
- NÄGELI C., 1858, Die Stärkekörner.
- — 1893, Über oligodynamische Erscheinungen in lebenden Zellen.
- OVERTON E., 1895, Über die osmotischen Eigenschaften der lebenden Pflanzen- und Tierzelle. *Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. in Zürich* 40, 159.
- — 1896, Über die osmotischen Eigenschaften der Zelle in ihrer Bedeutung für die Toxikologie und Pharmakologie. *Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. in Zürich* 41, 383.
- — 1899, Über die allgemeinen osmotischen Eigenschaften der Zelle, ihre vermutlichen Ursachen und ihre Bedeutung für die Physiologie. *Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. in Zürich* 44, 88.
- — 1902, Beiträge zur allgemeinen Muskel- und Nervenphysiologie. *Pflügers Arch.* 92, 115.
- OVERTON J. B., 1911, Studies on the relation of the living cells to the transpiration and sap-flow in *Cyperus*. Parts I and II. *Bot. Gaz.* 51, 28 und 102.
- VAN DER PAAUW F., 1935, The Entrance of Water into Cut Leafy Shoots under Conditions which prevent Transpiration. *Rec. trav. bot. néerl.* 32, 293.
- PAYNE M. G. and J. L. FULTS, 1947, Some effects of 2, 4-D, DDT, and Colorado 9 on root nodulation in the common bean. *Journ. amer. Soc. Agr.* 39, 52.
- PFEFFER W., 1886, Über Aufnahme von Anilinfarben in lebende Zellen. *Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen* 2, 179.
- PHARMACOPOEA HELVETICA, Ed. V, 1933.
- PICKETT B. S., 1948, Respiration of peach leaves as influenced by some spray materials. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 51, 196. *Zit. nach Biol. Abstr.*, 1949, 23, Nr. 12546.
- PRIMOST E., 1949, Schädigungen von gärtnerischen Kulturpflanzen bei Anwendung von DDT als Bodendesinfektionsmittel. *Pflanzenschutz Ber.* 3, 42.

- PRINGSHEIM E. G., 1925, Über Plasmolyse durch Schwermetallsalze. Beih. Bot. Centralbl. 41, 1. Abt., 1.
- REINDERS D. E., 1942, Intake of Water by Parenchymatic Tissue. Rec. trav. bot. néerl. 39, 1.
- ROMEIS B., 1948, Mikroskopische Technik. 15. Aufl.
- ROSHARDT P. A., 1910, Über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen bei Pflanzen von niedrigem Wuchs. Beih. Bot. Centralbl. 25, 1. Abt., 243.
- van RYSELBERGHE FR., 1902, Influence de la température sur la perméabilité du protoplasme vivant pour l'eau et les substances dissoutes. Rec. de l'inst. Bot. de Bruxelles 5, 209.
- SACHS J., 1860, Krystallbildungen bei dem Gefrieren und Veränderung der Zellhäute bei dem Aufthauen saftiger Pflanzenteile. Ber. d. math.-phys. Klasse d. Königl. Sächs. Ges. d. Wissenschaften. Zit. nach Ges. Abh. über Pflanzenphysiologie, 1892, 1, 3.
- SCHARRER K., 1944, Biochemie der Spurenelemente. 2. Aufl.
- SCHINDLER H., 1944, Protoplasmatox durch Schwermetallsalze. I. Kupfersalze. Protoplasma 38, 225.
- SCHWENDENER S., 1892, Zur Kritik der neuesten Untersuchungen über das Saftsteigen. Sitz.- ber. Preuß. Akad. Wissensch. Berlin 44, 911.
- SEGMÜLLER J., 1948, Über die Eignung des Paraffinöls als Einschlußmittel bei osmotischen Messungen pflanzlicher Objekte. Diss. Freiburg, Schweiz (noch nicht gedruckt).
- SEIFRIZ W., 1923, Observations on the Reaction of Protoplasm to some Reagents. Ann. of Bot. 37, 489.
- SOLEREDER H., 1899, Systematische Anatomie der Dicotyledonen.
- STAHELIN M., 1949, Influence des traitements sur la physiologie de la plante. Stat. féd. d'essais vitic., arboric. et de chim. agric., Montagibert, Lausanne. Publ. № 376.
- STILES W. and I. JØRGENSEN, 1917, Studies in Permeability. Ann. of Bot. 31, 47.
- — 1917a, Studies in Permeability. Ann. of Bot. 31, 415.
- STILES W. and M. L. L. STIRK, 1931, Studies on toxic action. Protoplasma 13, 1.
- STRASBURGER E., 1893, Histologische Beiträge. V. Über das Saftsteigen.
- SZÜCS J., 1913, Experimentelle Beiträge zu einer Theorie der antagonistischen Ionenwirkungen. Jahrb. f. wiss. Bot. 52, 85.
- TSCHIRCH A. und O. OESTERLE, 1900, Anatomischer Atlas der Pharmakognosie und Nahrungsmittelkunde.
- URSPRNG A., 1905, Untersuchungen über die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. Beih. Bot. Centralbl. 18, 1. Abt. 147.
- — 1906, Die Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. Jahrb. f. wiss. Bot. 42, 503.
- — 1907, Abtötungs- und Ringelungsversuche an einigen Holzpflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 44, 287.
- — 1907a, Über die Ursache des Welkens. Beih. Bot. Centralbl. 21, 1. Abt., 67.

- — 1912, Zur Frage nach der Beteiligung lebender Zellen am Saftsteigen. *Beih. Bot. Centralbl.* 28, 1. Abt., 311.
- — 1918, Über den Einfluß der Erwärmung auf die Wasseraufnahme untergetauchter Sprosse. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* 36, 514.
- — 1923, Zur Kenntnis der Saugkraft VII. Eine neue vereinfachte Methode zur Messung der Saugkraft. *Ber. d. Deutsch. Bot. Ges.* 41, 338.
- — 1932, Osmotische Zustandsgrößen. *Handwörterbuch der Naturwissenschaften.* 2. Aufl. 7, 493.
- — 1937, Die Messung der osmotischen Zustandsgrößen pflanzlicher Zellen und Gewebe. *ABDERHALDEN, Handb. der biol. Arbeitsmethoden.* Abt. XI, Teil 4, 1109.
- — und G. BLUM, 1930, Zwei neue Saugkraft-Meßmethoden. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 72, 274.
- DE VRIES H., 1878, Keimungsgeschichte der Kartoffelknollen. *Landwirthschaftl. Jahrb.* 7, 217. Zit. nach *Opera e periodicis collata*, 1918, 3, 200.
- — 1889, Über die Permeabilität der Protoplaste für Harnstoff. *Bot. Zeitg.* 309. Zit. nach *Opera e periodicis collata*, 1918, 2, 533.
- WALTON R. R., 1947, Effects of chlorinated hydrocarbons and sabadilla on insects and plants. *Journ. Econ. Entom.* 40, 389.
- WESTER R. E. and C. A. WEIGEL, 1948, Effect of DDT on plant growth and yield of some bush lima bean varieties. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 52, 453. Zit. nach *Biol. Abstr.*, 1949, 23, Nr. 30075.
- WIESNER J., 1900, Die Rohstoffe des Pflanzenreiches. I. Bd.
- WILSON J. D. and J. P. SLEESMAN, 1948, The influence of various pesticides on the growth and transpiration of cucumber, tomato and potato plants. *Ohio Agric. Expt. Sta. Bull.* 676, 1. Zit. nach *Biol. Abstr.*, 1949, 23, Nr. 30349.
- WINKELMANN A., 1906, *Handbuch der Physik.* 3.
- ZEHETNER H., 1934, Untersuchungen über die Alkoholpermeabilität des Protoplasmas. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 80, 505.