

Der Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut und die Methode der Permeabilitäts-Koeffizienten.

Von

ARTHUR TRÖNDLE.

(Mit 2 Textfiguren.)

(Als Manuskript eingegangen am 14. Dezember 1917.)

1. Kritik der früheren Versuche.

In einer früheren Arbeit (1910) untersuchte ich den Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Palisadenzellen von *Buxus sempervirens* und *Tilia cordata* für NaCl mit der Methode der Permeabilitätskoeffizienten. Die folgende Formel (vgl. 1910, S. 175—185) wurde angewendet:

$$\mu = 1 - \frac{i'}{i},$$

worin μ der Permeabilitätskoeffizient, i' der experimentell ermittelte und i der theoretische isotonische Koeffizient ist. Dieser Koeffizient gibt bekanntlich das Verhältnis des osmotischen Druckes $\frac{\text{Elektrolyt}}{\text{Nichtelektrolyt}}$ an, äquimolekulare Lösungen vorausgesetzt. Man erhält denselben Koeffizienten durch Division der plasmolytischen Grenzkonzentration des Nichtelektrolyten durch die des Elektrolyten. Dringt der Nichtelektrolyt durch die Plasmahaut nicht ein, so wird i seinen kleinsten Wert erreichen, wenn auch der Elektrolyt nicht eindringt. Lässt hingegen die Plasmahaut den Elektrolyt eintreten, so wird seine plasmolytische Grenzkonzentration höher, als sie theoretisch bei absoluter Semipermeabilität sein müsste. Der dann gefundene isotonische Koeffizient i' muss also kleiner sein als der theoretisch zu fordernde.

In den früheren Untersuchungen wurde i' direkt aus dem plasmolytischen Versuch ermittelt und i aus dem Leitvermögen berechnet, wobei sich für 0,5 Mol NaCl der Wert 1,742 und für 1 Mol der Wert 1,681 ergab. Da die Konzentrationen des NaCl in den Ver-

suchen zwischen 0,6—1,1 Mol schwankten, so wurde i als konstant genommen und für die Berechnung von μ zu 1,70 angesetzt. Für die verfolgten physiologischen Zwecke schien diese Abrundung gestattet.

Abgesehen davon, dass die Werte für i nicht völlig übereinstimmen, wenn sie aus dem Leitvermögen, oder wenn sie aus der Gefrierpunkterniedrigung berechnet werden, lässt sich ein anderer, weit wichtigerer Einwand gegen die Verwendung des berechneten i -Wertes machen, worauf Renner hinwies (1912). Man hatte bis dahin angenommen, dass der osmotische Druck des Rohrzuckers der molaren Konzentration nach Arrhenius proportional sei (1 Mol Saccharose nach Arrhenius = 342 gr im Liter Lösung). Nach Morse's Messungen mit verbesserten Pfeffer'schen Zellen steigt der Druck aber in stärkerem Masse als die Konzentration, was sich bei schwachen Konzentrationen praktisch kaum bemerkbar macht, wohl aber bei hohen Konzentrationen, wie ich sie verwenden musste. Berechnen wir aus dem Leitvermögen des NaCl den Dissoziationsfaktor, so erhalten wir eine Zahl, die angibt, um wievielfach die Zahl der Ionen + Moleküle des NaCl grösser ist als die Zahl der Moleküle in einer äquimolekularen Saccharoselösung. Diese Zahl gibt uns zugleich das Verhältnis der osmotischen Drucke, es ist der Dissoziationsfaktor gleich dem isotonischen Koeffizienten, wenn nach Van't Hoff der osmotische Druck der Zahl der Ionen + Moleküle resp. der Moleküle proportional geht. Für den Rohrzucker trifft das offenbar bei höhern Konzentrationen nicht mehr zu, der Druck steigt stärker.

Eine Möglichkeit, diesen Schwierigkeiten zu entgehen, bietet sich folgendermassen: Je geringer die Permeabilität für NaCl ist, desto grösser muss, wie gesagt, der Wert für i' werden. Da nun in meinen Versuchen die Permeabilität für NaCl beträchtlich schwankte, so lässt sich vermuten, dass die grössten gefundenen i' -Werte den theoretischen isotonischen Koeffizienten i am nächsten kommen. Ich habe deshalb aus den Protokollen der früheren Arbeit für jede NaCl-Konzentration den grössten zugehörigen i' -Wert ausgezogen. Diese Werte sind in der Fig. 1 (nebenstehend) mit Kreuzen eingezeichnet. Sie bilden keinen einheitlichen Verlauf, denn es war ja Zufall, ob eine bestimmte NaCl-Konzentration gerade dann die plasmolytische Grenzkonzentration war, wenn die Permeabilität Null oder fast Null war. Die genannten i' -Werte zeigen nun aber im allgemeinen deutliche Abnahme mit zunehmender Konzentration. Das ist verständlich, denn auch dann, wenn der osmotische Druck der Konzentration des NaCl proportional gehen würde, müsste der isotonische Koeffizient mit zu-

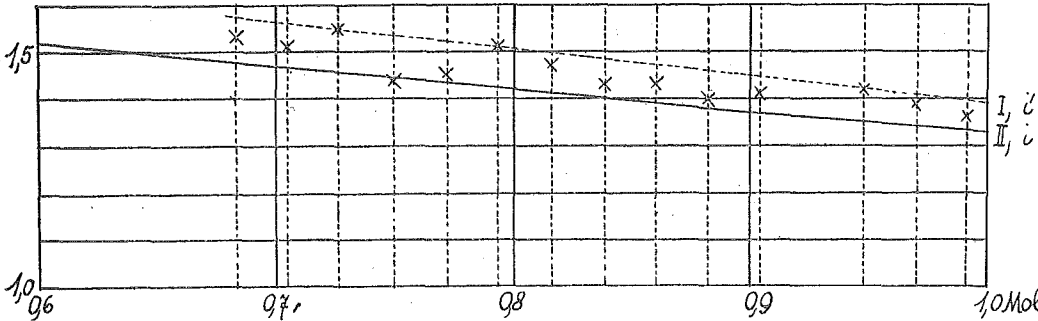


Fig. 1.

nehmender Konzentration kleiner werden, da der osmotische Druck des Rohrzuckers stärker steigt als die Konzentration. Da diese Abnahme regelmässig sein muss, scheint es mir am richtigsten, in der Fig. 1 die höchsten i' -Werte durch eine gleichmässig laufende Linie (Kurve I, i') zu verbinden und daraus durch graphische Interpolation für die einzelnen Konzentrationen die zugehörigen i' -Werte zu bestimmen, die als identisch mit den theoretischen isotonischen Koeffizienten i angesehen und zur Berechnung von μ mit der eingangs erwähnten Formel gebraucht werden können. Es ergibt sich so:

Mol NaCl:	0,683	0,705	0,727	0,750	0,772	0,794	0,816	0,838	0,860	0,882	0,904
	0,926	0,948	0,970	0,992	1,014.						
i :	1,57	1,56	1,55	1,53	1,52	1,51	1,49	1,48	1,47	1,46	1,44
	1,43	1,42	1,41	1,40	1,38.						

Wenn wir nicht nur den osmotischen Druck des Rohrzuckers, sondern auch den des NaCl mit einer Pfeffer'schen Zelle direkt genau bestimmen könnten, so wären uns natürlich die isotonischen Koeffizienten für die einzelnen Konzentrationen direkt bekannt. Renner (1912) führt auf Grund von Berechnungen aus, dass der osmotische Druck von 1 Mol NaCl (Konz. nach Arrhenius) 45 At beträgt, und dass der Druck des NaCl den Konzentrationen nach Arrhenius zwischen 0,1—1 Mol proportional geht. Damit besteht die Möglichkeit, den Druck des NaCl für beliebige Konzentrationen zu berechnen. Andererseits kennen wir die von Morse für verschiedene Konzentrationen des Rohrzuckers gemessenen Drucke. Da das Konzentrationen nach Raoult sind (1 Mol Saccharose nach Raoult = 342 gr Saccharose in 1000 gr H_2O), so rechnen wir die Konzentrationen nach Arrhenius um in solche nach Raoult, und be-

stimmen dafür durch Interpolation aus Morses Angaben den osmotischen Druck (siehe die Anweisung bei Renner 1912, S. 494). Nun brauchen wir einfach den Druck der NaCl-Lösungen durch den Druck der äquimolekularen Saccharoselösungen zu dividieren, um die theoretischen isotonischen Koeffizienten zu erhalten. Diese Koeffizienten sind in der Fig. 1 eingezeichnet und ihre Endpunkte durch die Kurve II, i , verbunden. Diese Kurve liegt etwas tiefer als die Kurve I, und zwar um 0,07—0,09, aber beide Kurven sind einander fast parallel. Es scheint mir deshalb, dass wir auch im Hinblick auf diese, an und für sich ja auch nicht absolut sichere Berechnung es wagen dürfen, die oben abgeleiteten maximalen i' -Werte zur Berechnung für μ mit i zu identifizieren. Damit habe ich nun in allen Protokollen der früheren Arbeit μ neu berechnet, ohne eine Abrundung der i -Werte vorzunehmen, um zu sehen, ob die früher gezogenen Schlüsse durch die neue verbesserte Berechnungsart irgendwie geändert werden. Im folgenden teile ich eine Anzahl der neuen Berechnungen mit.

a) Abhängigkeit der Permeabilität von der Lichtintensität bei gleichlanger Belichtungsdauer.

Entspricht der zusammenfassenden Tabelle 1910, S. 189—190.

Versuchsnummer	Anfangspermeabilität μ	Endpermeabilität μ	Grösse und Richtung der Reaktion = Änderung von μ (Die früheren Werte sind eingeklammert.)	Entfernung von der Lichtquelle
13	0,087	0,061	— 30 %	10 cm }
14 a	0,127	0,094	— 26 %	
12	0,104	0,085	— 18 %	10 " }
15 a	0,056	0,058	+ 3,5 %	35 " }
14 b	0,131	0,155	+ 18 %	35 " }
11	0,076	0,123	+ 62 %	50 " }
15 b	0,075	0,099	+ 32 %	50 " }
16 a	0,047	0,127	+ 170 %	50 " }
16 b	0,066	0,131	+ 98 %	60 " }
17 a	0,049	0,110	+ 124 %	60 " }
17 b	0,053	0,092	+ 73 %	90 "
10	0,092	0,086	— 7 %	∞

Das Ergebnis ist gleich wie früher (vergl. 1910, S. 190), bloss wird es nach der neuen Berechnung noch schärfer herausmodelliert.

b) Abhängigkeit der Permeabilität von der Belichtungsdauer bei konstanter Lichtintensität.

Entspricht der zusammenfassenden Tabelle 1910, S. 202, Vers. 24.

	Minuten							Stunden					
Belichtungsdauer	7,5	11	13	15	20	22	30	1	1,5	2	3	4	24
Einfangpermeabilität μ	0,066	0,099	0,106	0,073	0,094	0,090	0,060	0,092	0,093	0,076	0,101	0,095	0,095
Endpermeabilität μ	0,066	0,101	0,114	0,085	0,126	0,120	0,066	0,092	0,084	0,069	0,083	0,073	0,054
Änderung von μ :													
neue Berechnung	0	+2	+7,5	+16,5	+34	+33	+10	0	-9,5	-9,5	-18	-23	-43
alte Berechnung	0	+0,5	+4,5	+7	+14	+17,5	+3,5	0	-1,5	-6,5	-9,5	-14	-20

Der Verlauf ist derselbe wie früher, nur sind die Ausschläge grösser.

Änderung der Permeabilität bei längerer Verdunkelung.

(Zusammenfassende Tabelle 1910, S. 204; Vers. 28, S. 258.)

Dauer der Verdunkelung } Tagesmittel von μ	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	Tag
	0,092	0,086	0,047	0,068		0,074	0,079	0,095	0,084	0,079	
	= 100	93,4	51,0	73,9		80,4	85,7	103,2	91,3	85,7	
Alte Berechnung	= (100)	(80,3)	(57,0)	(65,2)		(68,4)	(72,6)	(79,9)	(74,4)	(69,4).	

c) Abhängigkeit der Permeabilität von der Lichtmenge. (1910, Vers. 24, 29—33.)

Es ist leicht ersichtlich, dass die Reaktionszeiten sich gleichbleiben, da es sich ja um die Bestimmung des Zeitpunktes handelt, wo die Änderung der Permeabilität eben beginnt. Übrigens habe ich auch hier vorsichtshalber alle μ -Werte neu berechnet.

d) Narkoseversuch (1910, Vers. 34, S. 209).

1. Narkose mit Äther:

Anfang μ	Ende	Änderung von μ in %
0,111 (0,202)	0,111 (0,202)	0

2. Nach Erholung von der Äthernarkose

0,085 (0,166)	0,116 (0,194)	36,5% (17%).
---------------	---------------	--------------

Die frühern Werte sind eingeklammert. Das Resultat, dass in der Äthernarkose das Licht ohne Einfluss auf die Permeabilität ist, bleibt unverändert.

e) Stimmungsänderung (1910, Tabelle auf Seite 210).

Reaktion (= Änderung von μ in % bei gleicher Lichtstärke und konstanter Belichtungsdauer in verschiedenen Jahreszeiten).

Entfernung von der Lichtquelle		10 cm	35 cm	50 cm	∞
6/7 Januar	1909	—	—	—	-7 (-20)
18/19	" 09	—	—	62 (26)	—
1/2 Februar	09	-30 (-16)	—	—	—
8/9	" 09	—	-18 (-8)	—	—
16/17	" 09	—	-3,5 (-5,5)	32 (14)	—
18/19	" 09	—	—	170 (26)	—
25/26	" 09	-26 (-13)	18 (-5)	—	—
15/16 März	09	-8 (-12,5)	1,5 (-7)	—	—
17/18	" 09	—	—	23 (4,5)	—
19/20	" 09	—	—	—	-18 (-21)
23/24	" 09	—	—	0 (-5)	—
25/26	" 09	—	19,7 (7)	—	—
30/31	" 09	+44 (+24)	30,5 (10)	—	—
1/2 April	09	—	—	-38 (-28)	—
26/27	" 09	+31 (+11)	—	—	—
28/29	" 09	—	-13 (-10)	-20 (-20)	—
3/4 Mai	09	—	—	—	-51,5 (-48)
5/6	" 09	-1 (-15)	—	—	—
12/13	" 09	—	—	-13 (-17)	—
18/19	" 09	—	—	—	-40,5 (-30)
6/7 Juli	09	—	—	—	-68 (-48)
22/23	" 09	—	-1 (-8)	-26 (-21)	—

Abhängigkeit der Stimmung von der vorhergehenden
Belichtung (1910, Vers. 45, S. 214).

11. November 1909, 9¹⁵ vorm.

a) Zweig in 50 cm von der Lampe.

b) " " 90 " " " "

12. November 1909, 9³⁰ vorm.

Beide Zweige in 40 cm von der Lampe.

a) Anfangspermeabilität μ 0,104 (0,184)

Endpermeabilität μ 0,122 (0,208)

Änderung von μ +17,3% (13%).

b) Anfangspermeabilität μ 0,122 (0,196)

Endpermeabilität μ 0,067 (0,145)

Änderung von μ -45% (-26%).

1910, Versuch 48, Seite 217.

Zwei gegenständige Zweige, abgeschnitten 12. Juli vorm., auf Erlenmeyer montiert, am Fenster im Zimmer nebeneinander aufgestellt.

a) Frei.

b) Mit Seidenpapier umhüllt.

13. Juli. Die zwei Zweige wurden unter denselben schwarzen Zylinder gestellt.

a) Anfangspermeabilität	μ	0,207 (0,286)
Endpermeabilität	μ	0,141 (0,208)
Änderungen von	μ	— 32% (— 27%).
b) Anfangspermeabilität	μ	0,169 (0,249)
Endpermeabilität	μ	0,140 (0,204)
Änderung von	μ	— 17% (— 18%).

Als Gesamtergebnis ergibt sich also, dass durch die Korrektur der Berechnung von μ , wie sie durch die neuern Untersuchungen über den osmotischen Druck des Rohrzuckers nötig geworden ist, die Resultate meiner früheren Arbeit in keiner Weise geändert werden.

Es wird vielleicht auffallen, dass ich diese Umrechnung nicht gleich nach der Renner'schen Publikation (1912) veröffentlicht habe. Es schien mir damals, dass jeder, der sich näher dafür interessierte, mit Hilfe der Renner'schen Zusammenstellung und meiner publizierten Versuchsprotokolle ohne allzu grosse Mühe sich von der Richtigkeit meiner Ergebnisse überzeugen konnte.

Nun hat neuerdings Fitting (1915, 1917), wobei er sich zum Teil auf Renner (1912) beruft, über die Methode der Permeabilitätskoeffizienten ein so wegwerfendes Urteil gefällt, dass es mir nicht mehr unnötig schien, die korrigierten μ -Werte wenigstens für die zusammenfassenden Tabellen zu publizieren und anzugeben, wie sie berechnet wurden. In seiner ersten Arbeit bringt Fitting 1915 keine Beweise vor, um seine ablehnende Haltung zu begründen. Es dürfte deshalb schon aus diesem Grunde eines gewissen Interesses nicht entbehren, hier die sämtlichen Stellen seiner Arbeit, wo von der Methode der Permeabilitätskoeffizienten die Rede ist, wörtlich zu zitieren. Fitting schreibt (1915, S. 1): „Mancherlei Beobachtungen der letzten Jahre, zum Beispiel über den Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität des Protoplasten (Lepeschkin, 1909 a, b und Tröndle, 1910) scheinen ja jetzt ziemlich allgemein als wertvolle Stützen für Pfeffer's sehr ansprechende Vermutung zu gelten, der lebende Organismus dürfte bei seinen wechselnden Bedürfnissen vielfach mit Modifikationen der diosmotischen Eigenschaften seiner Plasmahäute arbeiten. Wenn auch in den letzten Jahren Mitteilungen über solche Permeabilitätsänderungen sich bedeutend gegen früher gemehrt haben, ja fast Mode geworden sind, so ist doch die Zahl der wirklich einwandfreien Beobachtungen noch immer ganz verschwindend klein: die meisten Untersuchungen nämlich, von denen einige zunächst in sehr exakter und bestechender Weise Permeabilitätsänderungen zu beweisen scheinen, vermögen teils wegen methodischer Fehler,

teils wegen der Vieldeutigkeit der Ergebnisse einer eingehenden Kritik nicht standzuhalten. Das gilt ebensowohl von den oben erwähnten Arbeiten Lepeschkin's und Tröndle's über Permeabilitätsänderungen durch Belichtung (vergleiche schon Renner, 1912), wie von den Untersuchungen....." Seite 3: „Die Bestimmung der „Permeabilitätskoeffizienten“ in der Weise, wie es Lepeschkin und Tröndle getan haben, hat sich als ganz unbrauchbar, ja geradezu als irreführend erwiesen, wie ich in einer spätern Arbeit zeigen werde“. Seite 53: „Solange wir nun über die Permeabilitätsverhältnisse der Zellmembranen so unvollständig wie gegenwärtig unterrichtet sind, ist jede Versuchsanordnung zum Nachweise namentlich von geringeren Permeabilitätsänderungen im Plasma nicht eindeutig, bei der auch mit der Möglichkeit von Durchlässigkeitänderungen in den Zellmembranen gerechnet werden muss. Diese Fehlerquelle fällt nun bei der plasmolytischen Methode fort, wenn man sie richtig anwendet, das heisst wenn man nicht die sogenannten „Permeabilitätskoeffizienten“ bestimmt oder die Geschwindigkeit untersucht, mit der die Plasmolyse eintritt, sondern wenn man feststellt, wie schnell die Deplasmolyse erfolgt.“ Seite 56: „Sehr beachtenswert ist die Beobachtung, die übrigens ebenfalls noch durch weitere Versuche zu verfolgen bleibt, dass im Gegensatz zu Tröndle's und Lepeschkin's Angaben das Licht einen Einfluss auf die Permeabilität nicht gezeigt hat. Bei dieser Gelegenheit will ich nicht versäumen, darauf hinzuweisen, dass ich nach eingehender Beschäftigung mit der plasmolytischen Methode und mit den damit zusammenhängenden Fragen diesen Untersuchungen äusserst skeptisch gegenüberstehe, namentlich deshalb, weil die Methode der Bestimmung von „Permeabilitätskoeffizienten“ so, wie sie dort angewendet ist, irreführend ist, da sie ja bekannte Tatsachen der physikalischen Chemie nicht hinreichend berücksichtigt. Ich werde darauf bei einer andern Gelegenheit zurückkommen.“ Seite 57, Anmerkung 1: „Von grossem Interesse und mit meinen Beobachtungen mit Salzen vergleichbar wäre die Angabe von Ruhland (1912 b, Seite 232) für die Blätter der Zuckerrübe: „Recht bemerkenswert ist die bei allen Plasmolysen gemachte Erfahrung, dass bereits nach einstündiger Versuchszeit eine Verringerung der anfänglichen Permeabilität für Monosaccharide eintritt“, wenn sie nicht aus den „Permeabilitäts-Koeffizienten“ erschlossen wäre. Diese Koeffizienten führen aber, wie ich an anderer Stelle zeigen werde, irre und lassen Schlüsse auf die Permeabilitätsverhältnisse nicht ohne weiteres zu.“

Zur überwiegenden Zahl dieser Sätze dürfte ein Kommentar überflüssig sein. Bloss zur Bemerkung, dass Fitting im Gegensatz

zu Lepeschkin's und meinen Angaben einen Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität nicht feststellen konnte, möchte ich mir erlauben, in aller Bescheidenheit daran zu erinnern, dass die Epidermiszellen von *Rhoeo (Tradescantia) discolor*, die Fitting benützt hat, nicht die Palisadenzellen von *Buxus sempervirens rotundifolia* und von *Tilia cordata* sind, mit denen ich gearbeitet habe. Derselbe Autor belehrt uns an anderer Stelle und in anderem Zusammenhang (1913, S. 250): „Überhaupt kann ja gar nicht genug davor gewarnt werden, reizphysiologische Ergebnisse, die durch quantitative Messungen bei einer Pflanze gewonnen sind, nun sofort auf die ganze Pflanzenwelt auszudehnen.“ Dieser Ansicht, die sinngemäss auch hier Anwendung finden dürfte, kann ich nur auf das allerlebhafteste beipflichten.

Den 1915 versprochenen Beweis absoluter Unbrauchbarkeit der Permeabilitätskoeffizienten liefert Fitting auch in seiner neuen Arbeit 1917 nicht. Allerdings ist insofern ein Fortschritt eingetreten, als an Stelle blosser Behauptungen nun eine Anzahl theoretischer Bedenken angeführt werden. Da wird zum Beispiel darauf hingewiesen, dass die van't Hoff'sche Theorie genau nur für äusserst verdünnte Lösungen gilt; dass beim Rohrzucker der Druck stärker steigt, als nach van't Hoff zu fordern wäre; dass die isotonischen Koeffizienten, die auf verschiedene Weise aus der Leitfähigkeit, aus dem Gefrierpunkt oder aus dem Dampfdruck berechnet sind, nicht völlig miteinander übereinstimmen. Der Hauptsache nach hat bereits Renner (1912) auf diese Dinge aufmerksam gemacht. Was soll man nun aber sagen, dass ich dieselben Ergebnisse finde, wenn ich bei meinen Berechnungen, wie oben, ausgehe von den maximalen im plasmolytischen Experiment, also unabhängig von jeder Theorie der Lösungen, gefundenen isotonischen Koeffizienten? In meinen Versuchen handelte es sich um den Vergleich der gefundenen i' -Werte mit einem bestimmten fixen Wert. Nach der neuen Berechnung gruppieren sich die Abweichungen in prinzipiell gleicher Weise um diesen festen Wert, das heisst auch nach der neuen Berechnung zeigt sich die Art der Belichtung für die Gruppierung in genau derselben Weise massgebend wie nach der frühern Berechnung. Das aber war gerade der Kernpunkt der frühern Untersuchungen.

Andere Bedenken Fitting's sind physiologischer Art. Er meint, es sei „eine unbewiesene Annahme“, dass der Rohrzucker während der Versuchszeit nicht eindringe. Meine Versuche (1910, S. 176—179) über die direkte Beobachtung der Plasmolyse unter Mikroskop zeigen aber, dass in der später angewendeten Zeitdauer der Plasmolyse in Rohrzucker noch lange kein Rückgang der Plasmolyse zu sehen war.

Der Gegensatz zwischen NaCl und Saccharose ist dort sehr auffällig. Fitting stellt auf S. 584 seiner Arbeit (1917) die Möglichkeiten zusammen, die, abgesehen von einer Änderung der Permeabilität, eine Änderung von i zur Folge haben können. Eine ungleiche Exosmose in den beiden Lösungen (Salz und Zucker) würde i beeinflussen. Bei seinen eigenen Versuchen käme nach ihm vorzugsweise eine stärkere Exosmose in Zucker in Betracht, da er die Schnitte bedeutend länger darin als in den Salzlösungen liess. In meinen früheren Versuchen war der Aufenthalt in Salz- wie Zuckerlösungen gleich lang. Weiter käme in Betracht eine verschieden starke Bildung osmotisch wirksamer Substanz. Fitting meint aber, dass dazu ein Aufenthalt von 15—30 Minuten in den plasmolysierenden Lösungen nicht genügen dürfte. In meinen Versuchen blieben die Schnitte 25 Minuten in den Lösungen (1910, S. 185).

Alle diese Bedenken können die Richtigkeit meiner Versuche nicht erschüttern. Nun wendet sich Fitting aber nicht nur gegen die Berechnungsart, sondern er bezweifelt direkt die Richtigkeit meiner Beobachtungen, wenn er (1917, S. 568) sagt „.....selbst angenommen, die Messungen Lepeschkin's und Tröndle's seien einwandfrei,.....“. Dazu kann ich nur bemerken, dass ich so genau wie möglich beobachtete und, wie man ja aus meiner Arbeit sehen kann, mit grosser Sorgfalt vorgegangen bin. Überdies hat ein so sorgfältiger Experimentator wie Ruhland mitgeteilt (1911, S. 228, Fussnote 1) „....., ich kann jedoch die Angaben Tröndle's betr. das Eindringen von NaCl in *Buxus*-Blattzellen durchaus bestätigen, ebenso den erheblichen Einfluss der Beleuchtung auf die Permeabilität dieses Objektes für NaCl.“ Für diese Beobachtungen hat er die Methode der Permeabilitätskoeffizienten verwendet.

Wenn Fitting bei *Tradescantia* mit den Permeabilitätskoeffizienten zu keinem entscheidenden Resultat kommt, so ist das bei der ausserordentlich geringen Permeabilität seines Objektes nicht weiter auffällig. Übrigens habe ich an anderer Stelle gezeigt (1918), dass man mit der angeschuldigten Methode sehr wohl brauchbare Resultate erhält, wenn eine einigermaßen grössere Permeabilität vorhanden ist. Die Grösse der Permeabilität ist es, die der praktischen Verwendbarkeit der Methode der Permeabilitätskoeffizienten Grenzen setzt.

2. Neue Versuche.

Trotzdem die Resultate der frühern Arbeit völlig gesichert scheinen, war es doch wünschenswert, eine Anzahl Versuche nach

einer andern Methode auszuführen. Die Schnitte wurden in eine Anzahl Lösungen von NaCl mit gleicher Konzentrationsdifferenz gelegt und in bestimmten Zeitabschnitten die plasmolytische Grenzkonzentration bestimmt. Die Konzentrationsdifferenz zweier aufeinanderfolgender Grenzkonzentrationen ist in der betreffenden Zeitdifferenz in den Protoplasten aufgenommen worden. Das ist im Prinzip die von Fitting selbst angewendete und als einzig einwandfreie gepriesene Methode. Die historische Gerechtigkeit erfordert es, darauf hinzuweisen, dass die Methode Fitting's, worüber er selbst nichts sagt, bereits durch H. de Vries (1885, S. 544 ff.) in klarer Weise entwickelt worden ist. In allen folgenden Versuchen handelt es sich um die Permeabilität für NaCl.

A. Änderung der Permeabilität nach Verdunkelung.

Objekt: *Acer platanoides*, Blatt, Palisadenzellen. Erste Längshälfte des Blattes sofort untersucht, die zweite 6 Stunden später, und zwar: a) die zweite Hälfte während dieser Zeit mit Staniol verdunkelt und b) als Kontrolle, die zweite Hälfte während dieser Zeit frei beleuchtet.

Ergebnis:

		Erste Hälfte sofort untersucht					Zweite Hälfte nach 6stündiger weiterer Belichtung				
Wetter:	nach	2	5	10	20	40 Min.	2	5	10	20	40 Min.
Sonne		0,500	0,575	0,725	0,975	1,025 Mol.	0,525	0,575	0,675	0,875	0,975 Mol.
"		0,475	0,525	0,575	0,725	0,775 "	0,475	0,525	0,575	0,675	0,775 "
"		0,525	0,575	0,725	0,825	0,875 "	0,525	0,625	0,725	0,825	0,875 "
"		0,525	0,575	0,625	0,675	0,825 "	0,475	0,525	0,625	0,775	0,850 "
"		0,500	0,550	0,675	0,825	0,825 "	0,525	0,575	0,675	0,725	0,875 "
"		0,525	0,575	0,625	0,825	0,925 "	0,525	0,575	0,625	0,775	0,925 "
Mittel		0,508	0,562	0,658	0,808	0,875 Mol.	0,508	0,566	0,650	0,775	0,879 "
		Erste Hälfte sofort untersucht					Zweite Hälfte nach 6stündiger Verdunkelung				
Wetter:	nach	2	5	10	20	40 Min.	2	5	10	20	40 Min.
Sonne		0,575	0,625	0,675	0,800	0,925 Mol.	0,500	0,525	0,525	0,575	0,600 Mol.
etwas bedeckt		0,525	0,575	0,700	0,725	0,775 "	0,475	0,475	0,475	0,500	0,550 "
zum Teil Sonne		0,525	0,575	0,675	0,825	0,925 "	0,525	0,525	0,525	0,525	0,575 "
Sonne		0,525	0,575	0,625	0,725	0,850 "	0,475	0,525	0,525	0,525	0,625 "
"		0,525	0,575	0,675	0,775	0,925 "	0,525	0,525	0,525	0,575	0,625 "
"		0,475	0,525	0,625	0,725	0,775 "	0,525	0,525	0,525	0,525	0,625 "
Mittel		0,525	0,575	0,662	0,762	0,862 Mol.	0,504	0,516	0,516	0,537	0,600 Mol.

Daraus berechnet sich, dass folgende Salzmengen aufgenommen wurden:

Es wurde aufgenommen:

zwischen	hell	dunkel (6 Stunden später)
2— 5 Min.	0,050 Mol.	0,012 Mol.
2—10 "	0,137 "	0,012 "
2—20 "	0,237 "	0,033 "
2—40 "	0,337 "	0,096 "
zwischen	hell	hell (6 Stunden später)
2— 5 Min.	0,054 Mol.	0,058 Mol.
2—10 "	0,150 "	0,142 "
2—20 "	0,300 "	0,267 "
2—40 "	0,367 "	0,371 "

Die Aufnahme des Satzes war somit nach 6 Stunden in der zweiten Blatthälfte, wenn sie frei dem Tageslicht ausgesetzt blieb, kaum geringer als in der ersten Hälfte, hingegen sehr stark vermindert, wenn die zweite Hälfte 6 Stunden verdunkelt war.

Bei kürzerer Belichtung ist die Reaktion entsprechend dem, was schon die früheren Versuche gezeigt haben, geringer.

Wetter:	Erste Hälfte sofort untersucht				Zweite Hälfte nach 2 ¹ / ₂ stündiger Verdunkelung			
	nach 5	10	20	40 Min.	nach 5	10	20	40 Min.
Sonne	0,75	0,90	0,90	1,10 Mol.	0,60	0,65	0,75	0,85 Mol.
trübe	0,65	0,75	0,75	0,95 "	0,65	0,65	0,75	0,85 "
"	0,55	0,55	0,65	0,75 "	0,45	0,55	0,55	0,65 "
"	0,55	0,55	0,65	0,70 "	0,55	0,60	0,65	0,65 "
Mittel	0,625	0,687	0,737	0,875 Mol.	0,562	0,612	0,675	0,75 Mol.

Es wurden aufgenommen:

zwischen	hell	2 ¹ / ₂ Stunden verdunkelt
5—10 Min.	0,062 Mol.	0,050 Mol.
5—20 "	0,112 "	0,113 "
5—40 "	0,250 "	0,188 "

B. Abhängigkeit der Permeabilität von der Lichtintensität bei gleich langer Belichtungszeit.

a. *Acer platanoides*, Blatt, Palisaden. Aug. bis Anf. Sept. 1916. Aufstellung der Blätter in einem Dunkelkasten in verschiedener Entfernung einer Osramlampe von 50 Kerzen.

Am Abend vorher, gegen 5 h, Verdunkelung der Blätter am Baum mit Staniol, um sie möglichst tief zu stimmen (vergl. 1910, S. 210 ff.).

Beginn der Versuche am folgenden Vormittag zwischen 8 $\frac{1}{2}$ —10 h.
Dauer der Belichtung: 6 Stunden.

a)

Entfernung von der Lampe: 5 cm. Intensität zirka 20 000 Meterkerzen.

vor der Belichtung					nach der Belichtung				
2	5	10	20	40 Min.	2	5	10	20	40 Min.
0,475	0,475	0,525	0,525	0,575	0,475	0,475	0,475	0,475	0,525
0,475	0,475	0,525	0,525	0,575	0,475	0,475	0,475	0,475	0,525
0,475	0,475	0,475	0,525	0,575	0,475	0,475	0,525	0,575	0,575
0,525	0,525	0,625	0,625	0,625	0,525	0,525	0,525	0,625	0,675
Mittel 0,487	0,487	0,537	0,550	0,587	0,487	0,487	0,500	0,537	0,575

b)

Entfernung von der Lampe: 10 cm. Intensität ca. 5000 Meterkerzen.

vor der Belichtung					nach der Belichtung				
2	5	10	20	40 Min.	2	5	10	20	40 Min.
0,525	0,525	0,525	0,600	0,625	0,525	0,575	0,625	0,625	0,725
0,475	0,475	0,525	0,575	0,575	0,475	0,575	0,625	0,675	0,675
0,525	0,525	0,525	0,575	0,625	0,525	0,575	0,625	0,775	0,875
0,475	0,475	0,475	0,525	0,525	0,475	0,475	0,575	0,575	0,625
Mittel 0,500	0,500	0,512	0,568	0,587	0,500	0,550	0,612	0,662	0,725

c)

Entfernung von der Lampe: 20 cm. Intensität zirka 1250 Meterkerzen.

vor der Belichtung					nach der Belichtung				
2	5	10	20	40 Min.	2	5	10	20	40 Min.
0,525	0,525	0,525	0,525	0,525	0,475	0,525	0,675	0,725	0,825
0,525	0,525	0,525	0,575	0,575	0,475	0,525	0,625	0,625	0,675
0,475	0,475	0,475	0,475	0,525	0,475	0,525	0,625	0,675	0,775
0,475	0,475	0,475	0,525	0,575	0,425	0,525	0,575	0,575	0,625
0,475	0,475	0,475	0,525	0,575	0,475	0,475	0,525	0,575	0,675
Mittel 0,495	0,495	0,495	0,525	0,555	0,465	0,515	0,605	0,635	0,715

d)

Entfernung von der Lampe: 40 cm.

Intensität zirka 312 Meterkerzen.

vor der Belichtung					nach der Belichtung				
2	5	10	20	40 Min.	2	5	10	20	40 Min.
0,475	0,475	0,475	0,475	0,575	0,475	0,475	0,475	0,525	0,575
0,475	0,525	0,525	0,525	0,575	0,475	0,475	0,475	0,525	0,525
0,525	0,525	0,575	0,575	0,625	0,475	0,525	0,575	0,575	0,625
0,475	0,475	0,475	0,525	0,525	0,525	0,525	0,525	0,525	0,575
Mittel 0,487	0,500	0,512	0,525	0,575	0,487	0,500	0,512	0,537	0,575

Der Vergleich der in gleichen Zeiten aufgenommenen Salz-
mengen ergibt:

Zwischen 20—40 Minuten eingedrungene Menge

Entfernung v. d. Lampe	vor d. Belichtung	nach d. Belichtung	Änderung in %
cm	Mol.	Mol.	%
5	0,100	0,088	— 12
10	0,087	0,225	+ 158,5
20	0,060	0,250	+ 316,5
40	0,088	0,088	0

Zwischen 2—20 Minuten eingedrungene Menge

cm.	Mol.	Mol.	%
5	0,063	0,050	— 20,5
10	0,068	0,162	+ 138
20	0,030	0,170	+ 566,5
40	0,038	0,050	+ 31,5

Zwischen 2—10 Minuten eingedrungene Menge

cm	Mol.	Mol.	%
5	0,050	0,013	— 74
10	0,012	0,112	+ 833
20	0,000	0,140	mehr als 833
40	0,025	0,025	0

Zwischen 2—5 Minuten eingedrungene Menge

cm	Mol.	Mol.
5	0,000	0
10	0,000	0,05
20	0,000	0,05
40	0,013	0,113

Wie in den frühern Versuchen (1910, S. 187 ff.) erhalten wir
eine Optimumkurve. Zum gleichen Ergebnis führten die folgenden
Versuchsreihen:

β. *Salix babylonica*, Blatt, Palisaden 19.—27. Sept. 1917. Blätter ohne vorherige Verdunkelung am Baum, im Dunkelkasten in verschiedener Entfernung von Osramlampe, 60 Kerzen.

Belichtungsdauer 6 Stunden.

Entfernung von der Lampe	vor der Belichtung		nach der Belichtung	
	5 Min.	40 Min.	5 Min.	40 Min.
5 cm	0,537	0,612	0,562	0,612
	0,537	0,612	0,550	0,637
	0,562	0,662	0,612	0,662
	0,537	0,662	0,637	0,687
Mittel	0,543	0,637	0,590	0,649
8 cm	0,537	0,562	0,587	0,712
	0,550	0,637	0,550	0,700
	0,562	0,637	0,575	0,712
	0,550	0,637	0,562	0,637
Mittel	0,549	0,618	0,568	0,690
10 cm	0,537	0,625	0,512	0,612
	0,512	0,637	0,512	0,687
	0,587	0,662	0,587	0,687
	0,537	0,662	0,537	0,712
Mittel	0,543	0,646	0,537	0,674
15 cm	0,512	0,562	0,537	0,600
	0,562	0,637	0,587	0,612
	0,537	0,687	0,537	0,612
	0,562	0,612	0,512	0,587
Mittel	0,543	0,624	0,543	0,602
20 cm	0,537	0,637	0,537	0,637
	0,562	0,612	0,562	0,600
	0,512	0,612	0,537	0,562
	0,562	0,612	0,562	0,587
Mittel	0,543	0,618	0,549	0,596
40 cm	0,562	0,625	0,512	0,587
	0,537	0,612	0,550	0,575
	0,587	0,687	0,562	0,612
	0,562	0,687	0,562	0,687
Mittel	0,562	0,652	0,546	0,615

In den verschiedenen Intensitäten sind somit aufgenommen worden:

Entfernung v. d. Lampe	vor d. Belichtung	nach d. Belichtung	Änderung in %
5 cm	0,094	0,059	— 37,2 %
8 „	0,069	0,122	+ 76,8 %
10 „	0,103	0,137	+ 33,0 %
15 „	0,081	0,059	— 27,1 %
20 „	0,075	0,047	— 37,3 %
40 „	0,090	0,069	— 23,3 %

γ. Buxus sempervirens, Blatt, Palisaden, 16. Okt. bis 27. Nov. 1917.
Keine vorherige Verdunkelung der Blätter.

Im Dunkelkasten in verschiedenen Entfernungen von Osramlampe, 60 Kerzen.

Belichtungsdauer $5\frac{3}{4}$ Stunden.

Entfernung von der Lampe	Temp.	vor der Belichtung			Temp.	nach der Belichtung		
	° C	5	20	40	° C	5	20	40
10 cm	13	0,775	0,812	0,837	14,5	0,787	0,787	0,787
	14,5	0,787	0,837	0,912	16	0,825	0,887	0,912
	14	0,800	0,812	0,875	16	0,837	0,862	0,887
	14	0,812	0,850	0,912	15,5	0,787	0,812	0,812
	14,5	0,837	0,975	0,987	14,5	0,837	0,887	0,962
	12,5	0,812	0,875	0,950	14,5	0,812	0,875	0,937
	16	0,787	0,787	0,862	15,5	0,787	0,787	0,787
	13	0,850	0,887	0,912	14	0,850	0,862	0,887
	14	0,837	0,875	0,912	14,5	0,812	0,837	0,862
	13,5	0,862	0,937	0,987	13,5	0,887	0,887	0,937
Mittel		0,815	0,864	0,914		0,822	0,848	0,877
20 cm	14	0,787	0,800	0,862	15,5	0,737	0,787	0,875
	15	0,737	0,762	0,787	15,5	0,762	0,762	0,812
	15	0,812	0,812	0,887	16	0,812	0,900	0,950
	15	0,762	0,787	—	16	0,787	0,837	0,887
	15	0,787	0,787	0,837	15,5	0,737	0,837	0,887
	13	0,787	0,850	0,837	14	0,787	0,875	0,975
	15,5	0,762	0,762	0,775	16	0,787	0,800	0,800
	14	0,837	0,887	0,937	14	0,812	0,862	0,912
	13	0,887	0,912	0,912	14	0,862	0,887	0,937
	13	0,887	0,912	0,937	13	0,862	0,912	0,937
	Mittel		0,804	0,827	0,869		0,794	0,845

Entfernung von der Lampe	Temp.	vor der Belichtung			Temp.	nach der Belichtung		
	° C	5	20	40	° C	5	20	40
40 cm	14,5	0,812	0,812	0,837	15,5	0,737	0,762	0,837
	15	0,775	0,837	0,850	—	0,737	0,787	0,862
	14,5	0,762	0,812	0,812	16	0,737	0,787	0,812
	14,5	0,825	0,850	0,875	15,5	0,787	0,812	0,887
	13,5	0,787	0,837	0,912	15	0,762	0,775	0,825
	14	0,812	0,837	0,875	15,5	0,787	0,812	0,862
	15,5	0,787	0,812	0,887	16	0,800	0,812	0,837
	14	0,837	0,912	0,937	14	0,862	0,900	0,912
	13	0,862	0,862	0,912	14	0,812	0,862	0,887
	14,5	0,862	0,887	0,912	14,5	0,862	0,912	0,950
Mittel		0,812	0,845	0,880		0,788	0,822	0,867
60 cm	14	0,737	0,762	0,762	15	0,737	0,762	0,762
	14,5	0,762	0,787	0,862	15,5	0,762	0,787	0,837
	15	0,762	0,812	0,887	16	0,775	0,812	0,862
	15	0,837	0,887	0,937	—	0,862	0,937	0,975
	14	0,837	0,850	0,912	15	0,812	0,837	0,862
	15	0,762	0,775	0,812	16	0,787	0,787	0,825
	15,5	0,787	0,837	0,862	15,5	0,787	0,825	0,862
	13	0,825	0,862	0,887	14,5	0,812	0,812	0,812
	12,5	0,912	0,912	0,950	13,5	0,887	0,887	0,887
	13,5	0,887	0,937	0,937	14,5	0,887	0,912	0,912
Mittel		0,810	0,842	0,880		0,810	0,835	0,859

Es wurden somit aufgenommen:

Entfernung von der Lampe	zwischen 5—20 Minuten			zwischen 5—40 Minuten		
	vor der Belichtung	nach der Belichtung	Änderung in %	vor der Belichtung	nach der Belichtung	Änderung in %
10 cm	0,049 Mol.	0,026 Mol.	— 47	0,099 Mol.	0,055 Mol.	— 44,5
20 "	0,023 "	0,051 "	+ 121,7	0,065 "	0,103 "	+ 58,5
40 "	0,033 "	0,034 "	+ 3	0,068 "	0,079 "	+ 16
60 "	0,032 "	0,025 "	— 22	0,070 "	0,049 "	— 30

Dasselbe Objekt, *Buxus sempervirens*, ergibt also die Optimumkurve bei gleich langer Belichtungszeit in verschiedenen Intensitäten, sowohl nach der Methode der Permeabilitätskoeffizienten (1910, S. 187 ff.), wie nach der einzig richtigen, von Fitting angewendeten Methode.

C. Stimmungsänderung.

Es wurden zwei Versuchsreihen miteinander verglichen. In der einen wurden die Blätter direkt vom Baum in 10 cm Entfernung von der Lampe aufgestellt, in der zweiten, nachdem sie seit dem vorhergehenden Abend verdunkelt waren. Die zweite Reihe ist bereits Seite 00, b), mitgeteilt worden. Für die erste Reihe ergab sich:

Acer platanoides: Blatt, Palisadenzellen.

vor der Belichtung					nach der Belichtung				
2	5	10	20	40 Min.	2	5	10	20	40 Min.
0,475	0,575	0,625	0,675	0,675	0,475	0,525	0,525	0,625	0,625
0,475	0,525	0,675	0,675	0,675	0,475	0,475	0,525	0,575	0,675
0,525	0,525	0,575	0,625	0,625	0,575	0,575	0,675	0,775	0,825
Mittel 0,491	0,541	0,625	0,658	0,658	0,508	0,525	0,575	0,658	0,708

Vergleichen wir die in gleichen Zeiten aufgenommenen Mengen mit dem Versuch Seite 199 b), so ergibt sich:

Zwischen	Vorher verdunkelt			Vorher nicht verdunkelt		
	Eingedrungene Menge		Änderung in %	Eingedrungene Menge		Änderung in %
	vor der Belichtung	nach der Belichtung		vor der Belichtung	nach der Belichtung	
2— 5 Min.	0,000	0,050	mehr als 416	0,050	0,017	— 66
2—10 „	0,012	0,112	+ 833	0,134	0,067	— 50
2—10 „	0,068	0,162	+ 138	0,167	0,150	— 10
2—40 „	0,087	0,225	+ 158	0,167	0,200	+ 20

In einer Intensität, in der vorher verdunkelte, tief gestimmte Blätter positiv, das heisst mit Zunahme der Aufnahmegeschwindigkeit reagierten, trat in vorher nicht verdunkelten, hochgestimmten Blättern negative Reaktion, das heisst Verminderung der Aufnahmegeschwindigkeit ein. Das entspricht völlig den Angaben über die Stimmungsänderung, die in der früheren Arbeit mitgeteilt sind.

d) Änderung der Permeabilität unter den natürlichen Bedingungen.

α. Acer platanoides, Blatt, Palisadenzellen. 1916.

Datum	Wetter	Augen. Menge Na Cl in Mol. zwischen 5—40 Minuten
26. Mai 2 ^h 10 nachm.	Sonne, etwas Wolken	0,35
27. „ 8 5 vorm.	trübe	0,30

Datum	Wetter	Aufgen. Menge NaCl in Mol. zwischen 5—40 Minuten
28. Mai	Regen	—
29. " 8 10 vorm.	trübe, Regen	0,20
29. " 2 10 nachm.	" "	0,15
30. "	trübe	—
31. "	"	—
1. Juni	"	—
2. " 3 nachm.	Sonne	0,30
3. " 8 vorm.	etwas Sonne	0,30
4. " 9 45 vorm.	etwas bewölkt, z. T. etwas Sonne	0,25
5. " 8 30 vorm.	trübe, ab u. zu etwas Sonne	0,20
5. " 4 30 nachm.	" " " " " "	0,05
6. " 9 45 vorm.	" " " " " "	0,20

Jede Angabe bezieht sich auf je 1 Blatt. Man sieht deutlich, dass eine anfänglich hohe Permeabilität bei anhaltendem trübem Wetter mehr und mehr abnimmt.

β. Salix babylonica, Blatt, Palisadenzellen. 1917.

Datum	Wetter	Temp. °C	Aufgen. Menge NaCl in Mol. zwischen 5—40 Minuten
6. Juli nachm.	teils Sonne, teils bewölkt	22	0,174
7. " vorm.	Sonne	24	0,087
8. "	Regen	—	—
9. " vorm.	"	21	0,043
10. "	"	—	—
11. " nachm.	teils Sonne, teils bewölkt	20,5	0,141
12. " vorm.	Sonne	22	0,183
13. " vorm. u. nachm.	"	22—23	0,159
14. " vorm.	"	24	0,149
15. "	"	—	—
16. " nachm.	teils Gewitter, teils Sonne	23,5	0,083
17. " nachm.	Gewitter, ab u. zu etw. Sonne	23	0,091
18. " nachm.	teils Sonne, teils leicht bew.	24	0,158
19. " vorm.	Sonne	25	0,183
20. " vorm.	"	24	0,175
21. " vorm.	leicht bewölkt	24	0,129
22. "	Sonne	—	—
23. " nachm.	"	23	0,158
24. " vorm. u. nachm.	"	24—25	0,158
25. " nachm.	"	25	0,158
26. " vorm.	trübe, Gewitter	23	0,070
27. " vorm. u. nachm.	Sonne	25	0,151
28. " nachm.	"	26	0,118
29. "	"	—	—
30. " vorm. u. nachm.	bewölkt, nachts Gewitter	23—25	0,089
31. "	bewölkt, gewitterhaft	—	0,081

Auch hier folgt die Salzaufnahme den Schwankungen der Beleuchtung. Die angegebenen Werte sind Mittel aus 2—4, in der Regel aus 3 Messungen.

Dies bestätigt vollständig die in der früheren Arbeit (1910, S. 205 ff.) angegebenen Resultate.

Zum Schluss dieses Abschnittes können wir konstatieren, dass die neuen Versuche, worin die in einer bestimmten Zeit aufgenommene Salzmenge ermittelt wurde, die frühern Versuche, in denen die Permeabilität durch den Permeabilitätskoeffizienten μ ausgedrückt wurde, völlig bestätigen. Ich glaube deshalb nicht zu viel zu behaupten, wenn ich der Meinung bin, dass meine früheren Untersuchungen über den Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut in jeder Hinsicht völlig gesichert sind.

3. Die Beziehungen des Permeabilitätskoeffizienten μ zur aufgenommenen Salzmenge.

An anderer Stelle (1918) habe ich mitgeteilt, dass die Geschwindigkeit der Salzaufnahme anfänglich konstant ist, unabhängig vom Konzentrationsgefälle. Man erhält infolgedessen, wenn man die in verschiedenen Zeitabständen gefundenen plasmolytischen Grenzkonzentrationen als Ordinaten aufträgt und ihre Endpunkte verbindet, anfänglich eine gerade Linie.

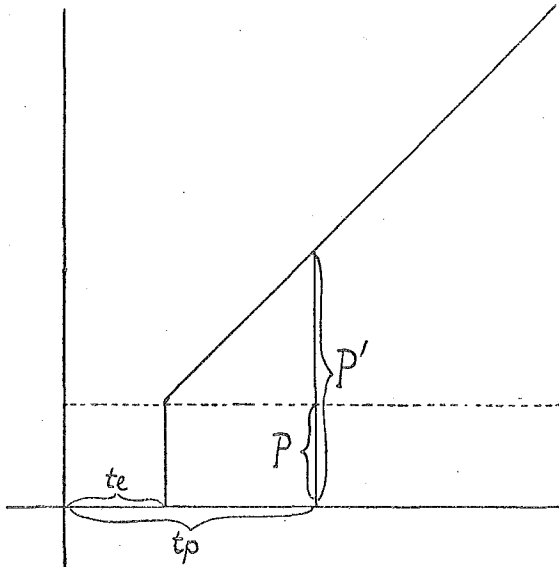


Fig. 2.

Das gilt, wie die folgende Zusammenstellung zeigt, auch für die Aufnahme des NaCl durch die Palisadenzellen von *Buxus*.

Plasmolytische Grenzkonzentration	Dauer des Aufenthaltes in den Lösungen:		
	5	20	40 Min.
0,737	8 ¹⁾		
0,75	0		
0,762	9	6	2
0,775	3	2	1
0,787	18	11	3
0,8	2	2	1
0,812	12	13	6
0,825	3	1	2
0,837	8	9	6
0,85	2	4	1
0,862	8	6	10
0,875	0	4	4
0,887	6	9	12
0,9	0	2	0
0,912	1	7	13
0,925		0	0
0,937		3	9
0,95		0	4
0,962		0	1
0,975		1	2
0,987			2
Mittel	0,8075	0,8412	0,8811 Mol.
Mittlerer Fehler . .	± 0,0047	± 0,0054	± 0,0058
Streuung (σ) . . .	± 0,0420	± 0,0488	± 0,0518
In der Minute auf- genommene Menge	0,00224	0,00200 Mol.	

Wie bereits anderweitig (1918) mitgeteilt wurde, kann man die Permeabilität, d. h. die Aufnahmegeschwindigkeit durch die in der Minute aufgenommene Menge ausdrücken (m). Wie verhält sich dieses Mass nun zum Permeabilitätskoeffizienten μ ?

Um uns das klar zu machen, gehen wir aus von dem Schema in Fig. 2, das dem Ergebnis der Versuche über den zeitlichen Verlauf der Aufnahme der Salze entspricht.

Auf der Abszisse ist aufgetragen die Dauer der Plasmolyse, t_p , ebenso die Zeit vom Beginn des Einlegens der Zelle in die Lösungen bis zum Beginn der Aufnahme des Salzes in das Protoplasma, t_e . Als

¹⁾ = Zahl der Varianten.

Ordinaten sind die plasmolytischen Grenzkonzentrationen des Salzes eingetragen, P' , dazu ist angegeben die Konzentration des Salzes, die dem osmotischen Druck der Zelle äquivalent ist, P . Für die folgenden Ableitungen dürfen wir diese Konzentrationen als ihren osmotischen Drucken proportional ansehen. P' bezeichnet dann für uns den osmotischen Druck der plasmolytischen Grenzkonzentration, P den osmotischen Druck der Zelle. Die Kurve der Aufnahme verläuft anfänglich geradlinig, das heisst die Aufnahmegeschwindigkeit ist anfänglich konstant. Es ergibt sich für diesen Fall (s. Fig. 2):

$$\frac{P' - P}{tp - te} = \text{konstant} = m, \quad (1)$$

worin m die in der Minute aufgenommene Menge ist. Daraus folgt:

$$P' - P = m (tp - te). \quad (2)$$

In der frühern Arbeit (1910, Seite 181—82) wurde μ definiert als der relative Druckverlust der plasmolysierenden Salzlösung:

$$\mu = \frac{P' - P}{P'}, \quad (3)$$

worin P' der theoretische, osmotische Druck der Salzlösung ist, den sie ausüben würde, wenn das Plasma impermeabel wäre, und P gleich ist dem osmotischen Druck der Zelle. Aus (3) folgt

$$P' - P = \mu P'. \quad (4)$$

Setzen wir diesen Wert für $P' - P$ in (2) ein, so erhalten wir:

$$\mu P' = m (tp - te)$$

und daraus

$$\mu = m \frac{(tp - te)}{P'}. \quad (5)$$

Diese Formel gibt uns den Zusammenhang zwischen dem Permeabilitäts-Koeffizienten μ , der Aufnahmegeschwindigkeit (m), der plasmolytischen Grenzkonzentration (P') und der Eindringungszeit. Es geht μ proportional der Aufnahmegeschwindigkeit und der Eindringungszeit, und umgekehrt proportional der plasmolytischen Grenzkonzentration.

Wir können nun μ auf zwei Wegen bestimmen, entweder mit der eben abgeleiteten Formel (5) oder mit der Formel $\mu = 1 - \frac{i'}{i}$, die in der früheren Arbeit abgeleitet und verwendet wurde (1910, S. 182—83).

Damit haben wir die Möglichkeit einer gewissen Prüfung der oben abgeleiteten Formel.

Im folgenden ist die Berechnung für Versuche geschehen, welche die Aufnahme von KCl durch die embryonalen Zellen der Wurzelspitze von *Lupinus albus* behandeln (1918, S. 122). Dabei wurde i' durch Division der plasmolytischen Grenzkonzentration des Rohrzuckers durch die des KCl gefunden und i aus der Leitfähigkeit berechnet. Die Aufnahme des Salzes hat ungefähr nach einer Minute begonnen.

P'	t_p	$t_p - t_e^1)$	$m = \frac{P' - P^2)}{t_p - t_e}$	$\mu = \frac{m(t_p - t_e)}{P'}$	$\mu = 1 - \frac{i'}{i}$	$i^3)$
Äussere Rinde						
0,228	2	1	0,133	0,58	0,58	1,82
0,606	5	4	0,127	0,83	0,84	1,74
1,325	10	9	0,136	0,92	0,93	1,74
1,833	20	19	0,091	0,94	0,95	1,74
Mittlere Rinde						
0,284	2	1	0,158	0,55	0,55	1,80
0,668	5	4	0,135	0,80	0,80	1,74
1,650	10	9	0,169	0,92	0,92	1,74
2,280	20	19	0,133	0,94	0,95	1,74
Perizykel						
0,281	2	1	0,179	0,63	0,63	1,80
0,656	5	4	0,138	0,84	0,84	1,74
1,500	10	9	0,155	0,93	0,93	1,74
2,166	20	19	0,108	0,94	0,96	1,74

Die Übereinstimmung der nach beiden Formeln berechneten μ -Werte ist gut.

Aus der Formel $\mu = \frac{m(t_p - t_e)}{P'}$ lassen sich nun einige wichtige Folgerungen ziehen. In erster Linie haben wir zu fragen, wie sich die beiden Masse der Permeabilität μ und m zueinander verhalten,

1) Aus der graphischen Extrapolation der Kurvenstücke zwischen 2—5 — 10 Min. ergibt sich $t_e = \pm 1$ Minute.

2) P (1918, S. 41):

äussere Rinde = 0,177 Mol Saccharose = 0,095 Mol KCl ($i = 1,85$)
 mittlere " = 0,234 " " = 0,126 " " (")
 innere " = 0,190 " " = 0,102 " " (")

3) Aus dem Leitvermögen berechnet.

wenn, wie in den früheren Versuchen, die Dauer der Plasmolyse und damit auch $t_p - t_e$ konstant ist. Es hängt dann μ nur noch von m und P' ab. Nimmt m zu, so muss auch μ zunehmen. Mit der Zunahme von m muss aber notwendig auch P' zunehmen, was eine Verringerung von μ zur Folge haben muss. Diese Abnahme von μ ist aber nicht gleich seiner Zunahme (wodurch der Wert für μ überhaupt nicht geändert würde), sondern kleiner. Aus (1) folgt nämlich, dass bei gleichbleibender Eindringungszeit ($t_p - t_e$) die Aufnahmegeschwindigkeit m mit zunehmenden $P' - P$ in gleichem Masse zunimmt wie $P' - P$, aber in stärkerem Masse als P' . Daraus folgt, dass μ mit zunehmenden m und P' ebenfalls zunimmt, aber in schwächerem Masse als m . Wenn P' konstant bleiben könnte, während m , bei konstantem $t_p - t_e$, sich ändert, so würde μ proportional m zunehmen. Diese Proportionalität wird um so weniger geändert, je weniger mit zunehmendem m auch P' sich ändert. Bei geringen Änderungen von P' gehen die μ -Werte der Aufnahmegeschwindigkeit fast proportional, bei stärkeren Änderungen von P' wird die Differenz grösser, die μ -Werte werden dann relativ weniger stark geändert als die Aufnahmegeschwindigkeit.

Mit der Methode der Permeabilitätskoeffizienten lässt sich also mit Sicherheit bei konstanter Dauer der Plasmolyse feststellen: 1. ob die Permeabilität sich geändert hat, und in welchem Sinne; 2. ob sie sich stärker oder schwächer änderte. Es erscheinen somit auch unter diesem Gesichtspunkte die Resultate meiner frühern Arbeit als gesichert.

Es erschien nun von Interesse, ob in diesen früheren Versuchen einermassen Proportionalität zwischen m und μ bestanden hat. Da m damals nicht direkt bestimmt wurde, so habe ich es aus den übrigen Daten berechnet. Durch Umstellung der oben abgeleiteten Formel (5) erhält man nämlich

$$m = \frac{\mu P'}{t_p - t_e}.$$

Für die Berechnung wurde $t_p - t_e = 25$ Min. gesetzt, als μ wurden die neu berechneten Werte benützt und P' sind die in den früheren Protokollen angegebenen plasmolytischen Grenzkonzentrationen des NaCl. Ich führe hier das Ergebnis dieser Berechnungen an für die Versuche 10—13 und 14—17, 1910. Es sind das die Versuche, die sich auf die Einwirkung verschieden starker Lichtintensitäten bei gleich langer Belichtungszeit beziehen. Zum Vergleich sind die prozentualen Änderungen der μ -Werte derselben Versuche (s. Seite 190) mit eingesetzt.

Nr. des Versuchs	Entfernung von der Lampe	Intensität Meterkerzen	Aufnahmegeschwindigkeit = m		Änderung von m in %	Änderung von μ in %
			Anfang	Ende		
13	10 cm	ca. 3200	0,00358	0,00237	- 34	- 30
14 a	10 "	" 3200	0,00507	0,00351	- 31	- 26
					} - 32,5	} - 28
12	35 cm	ca. 260	0,00371	0,00283	- 24	- 18
15 a	35 "	" 260	0,00202	0,00205	+ 1,5	+ 3,5
14 b	35 "	" 260	0,00546	0,00567	+ 3,5	+ 18
					} - 6	} + 1,5
11	50 cm	ca. 128	0,00249	0,00419	+ 68	+ 62
15 b	50 "	" 128	0,00275	0,00380	+ 38	+ 32
16 a	50 "	" 128	0,00197	0,00453	+153	+170
					} + 86	} + 88
16 b	60 cm	ca. 88	0,00255	0,00465	+ 82,5	+ 98
17 a	60 "	" 88	0,00198	0,00417	+110,5	+124
					} + 96,5	} + 111
17 b	90 cm	ca. 39	0,00215	0,00329	+ 53	+ 73
10	∞ cm		0,00323	0,00260	- 19,5	- 7

Die Änderungen von m entsprechen den Änderungen von μ ziemlich. Ich halte mich deshalb für berechtigt, anzunehmen, dass in meinen früheren Versuchen die Änderungen von μ denen von m annähernd proportional giengen, und dass die Ergebnisse deshalb nicht anders geworden wären, wenn an Stelle von μ die Aufnahmegeschwindigkeit experimentell bestimmt worden wäre, wie es übrigens auch die neuen Versuche mit *Buxus* bestätigen, die im vorigen Abschnitt mitgeteilt sind.

An Hand der Formel $\mu = m \frac{t_p - t_e}{P'}$ haben wir gesehen, dass bei gleichbleibender Eindringungszeit μ sich in derselben, wenn auch schwächern Weise ändern muss wie m und sich überhaupt nur ändern kann, wenn auch m sich ändert. Anders liegen die Verhältnisse nun aber, wenn die Eindringungszeit nicht konstant ist. Nehmen wir einmal an, dass m konstant bleibe, so muss mit zunehmenden $t_p - t_e$ auch μ zunehmen. Die Zunahme von $t_p - t_e$ hat nun zugleich eine Zunahme von P' zur Folge. Zunehmendes P' hat einen verminderten Einfluss auf μ . Da nun aber die Zunahme von P' schwächer ist als $t_p - t_e$, so muss μ mit zunehmender Dauer der Plasmolyse ebenfalls zunehmen. In dem Fall zeigt dann also, und das sei besonders hervorgehoben, eine Zunahme von μ keine Zunahme von m an. Aber auch dann können wir an Hand von μ feststellen, ob eine Abnahme der Aufnahmegeschwindigkeit eingetreten ist. Wir müssten

zu dem Zweck die Kurve konstruieren, die bei konstanter Aufnahmegeschwindigkeit den Zusammenhang zwischen μ und der Dauer der Plasmolyse wiedergibt. Diese Kurve steigt zuerst schräg empor und biegt dann mehr und mehr gegen die Abszisse ab. Wenn nun m kleiner wird, so muss die Kurve von diesem Moment an stärker gegen die Abszisse abbiegen, als sie es bei konstanter Aufnahmegeschwindigkeit tut. Die praktische Ausführung dieser Methode verlangt die Bestimmung der plasmolytischen Grenzkonzentrationen nach verschieden langer Dauer der Plasmolyse. Dann aber ist es bequemer und einfacher, aus diesen Grenzkonzentrationen direkt m zu bestimmen statt μ , also in diesem Fall die Methode der Permeabilitätskoeffizienten nicht anzuwenden. Man kann ja schliesslich von einer Methode auch nicht mehr verlangen, als was sie wirklich gut zu leisten imstande ist. Dafür, dass die Methode der Permeabilitätskoeffizienten für vergleichende Untersuchungen sehr gut brauchbar ist, dürften nun wohl keine weiteren Beweise mehr nötig sein.

Zusammenfassung.

1. Sämtliche in der früheren Arbeit (1910) angeführten Permeabilitätskoeffizienten (μ) wurden mit Hilfe verbesserter isotonischer Koeffizienten neu berechnet. An den Resultaten der frühern Arbeit wird dadurch nichts geändert.

2. Neue Versuche, in denen die Salzmenge bestimmt wurde, die in einer bestimmten Zeit aufgenommen wurde, bestätigten die früheren Ergebnisse.

3. Es wurden die Beziehungen zwischen dem Permeabilitätskoeffizienten (μ) und der in der Minute aufgenommenen Salzmenge (m), d. h. der Aufnahmegeschwindigkeit, theoretisch abgeleitet.

Nachschrift.

Die Arbeit von K. Heusser über die Permeabilität gesunder und kranker Pflanzenzellen (diese Zeitschrift, Bd. 62, 1917, S. 565—588) erhielt ich erst, als das Manuskript der vorstehenden Arbeit bereits an die Redaktion abgegangen war.

Heusser geht von der Annahme aus, dass das Konzentrationsgefälle bei der Stoffaufnahme eine Rolle spiele. Das trifft für die Salze nicht zu (Tröndle, Arch. d. sc. phys. et nat. 1908 und vorstehende

Arbeit S. 206/207). Heusser's Einwände gegen Fitting's und meine Methode fallen somit dahin. Übrigens zeigen auch seine eigenen Versuche sehr schön, was er offenbar nicht bemerkt hat, dass die Aufnahme der Stoffe anfänglich mit konstanter Geschwindigkeit vor sich ging, trotzdem mit zunehmendem Aufenthalt in der Lösung das Konzentrationsgefälle zwischen Aussenlösung und Zellsaft abnimmt. Erst nach einiger Zeit wird die Aufnahmegeschwindigkeit auch in Heusser's Versuchen langsamer. Das könnte eine Folge der Abnahme des Konzentrationsgefälles sein, trifft aber offenbar nicht zu, da in meinen Versuchen die gleiche Erscheinung mit zunehmendem Konzentrationsgefälle auftrat.

Literatur.

- Fitting, H. Tropismen, Handwörterbuch der Naturwissensch. **8**. 1913. S. 234—81.
 — Untersuchungen über die Aufnahme von Salzen in die lebende Zelle. Jahrbüch. für wissenschaftl. Botanik. **56**. 1915. S. 1—64.
 — Untersuchungen über isotonische Koeffizienten und ihren Nutzen für Permeabilitätsbestimmungen. Jahrbüch. für wissenschaftl. Bot. **57**. 1917. S. 553—612.
- Renner, O. Über die Berechnung des osmotischen Druckes. Biol. Zentr.-Blatt. **32**. 1912. S. 486—504.
- Ruhland, W. Untersuchungen über den Kohlenhydratstoffwechsel von *Beta vulgaris*. Jahrbüch. für wissenschaftl. Botanik. **50**. 1911. S. 200—257.
- Tröndle, A. Der Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut. Jahrbüch. für wissenschaftl. Botanik. **48**. 1910. S. 171—282.
 — Über die Permeabilität der Wurzelspitze für Salze. Actes de la Soc. helvét. de sc. nat. 97^{me} session 1915. 2^e partie, pag. 203—5.
 — Sur la perméabilité du protoplasme vivant pour quelques sels. Archives des sc. physiques et naturelles, 4. Pér. **45**. 1918, pag. 38—54; 117—132.
 — Über die Aufnahme von Salzen durch die Zelle. Verhdlg. d. Schw. Nat. Ges. 99. Jahresversammlung. 1917. 2. Teil.
- de Vries, H. Plasmolytische Studien über die Wand der Vakuolen. Jahrbüch. für wissenschaftl. Botanik. **16**. 1885. S. 465—593.