gesammelt und nicht sofort zum Versuch verwandt) eine noch bedeutend höhere Lage des Kompensationspunktes finden.

Die überhaupt höchsten Werte werden voraussichtlich nicht an Wasserpflanzen, sondern an Landpflanzen zu beobachten sein. Bei Wasserpflanzen findet durch Oberflächenreflexion und Absorption durch das Wasser stets eine starke Lichtschwächung statt, so daß sie immer $\pm$ als Schattenpflanzen zu betrachten sind. Eine gewisse Bestätigung dieser Annahme enthält unsere Beobachtung, daß der Kompensationspunkt bei den Sonnenblättern des Efeus, die im März, also durchaus nicht zur Zeit des höchsten Sonnenstandes, gemacht wurde, erst bei 2477 MK lag, also sehr viel höher als der Kompensationspunkt bei irgendeiner meiner oder PLAETZERS Wasserpflanzen. Wie hoch der Kompensationspunkt steigen kann, zeigt die Feststellung von KLEBS (Abh. Heidelberger Akad. d. Wiss., M.-N. Kl., 1914, 3. Abh.), daß Buchenzweige, die in starker Dauerbeleuchtung gehalten waren, sogar bei 6250 MK noch Kohlensäure produzierten.

Das sind Dinge, über die umfassende Untersuchungen noch weiteren Aufschluß geben können, ebenso wie über die Frage, wie weit die Reservestoffvorräte in der Pflanze, die Atmung und andere Faktoren auf die Lage des Kompensationspunktes einwirken.

Tübingen, Botanisches Institut, den 11. II. 1923.

31. Friedl Weber und Heinrich Hohenegger: Reversible Viscositätserhöhung des Protoplasmas bei Kälte.

(Aus dem pflanzenphysiologischen Institut der Universität Graz.)

(Eingegangen am 20. Februar 1923. Vorgetragen in der April-Sitzung.)

NEMEC (1901) gibt an, daß in den Keimwurzeln von *Vicia faba* bei Abkühlung auf 6° C die Verlagerung der Stärke in der Columella stark verlangsamt wird; er ist der Ansicht, „daß durch niedrige Temperatur die Konsistenz des Protoplasmas verändert wird . . . Es wäre durch Einwirkung der niedrigen Temperatur dickflüssiger geworden.“ F. u. G. WEBER (1916) haben mittels der Fallmethode HEILBRONNS die Temperaturabhängigkeit der Plasmaviscosität an mikroskopischen Schnitten an Stärkescheidzellen des Keimstengels von *Phaseolus multiflorus* genauer studiert; dabei wurde gefunden, daß die Viscosität des Protoplasmas mit

fallender Temperatur zunimmt. Für Protisten (*Paramecium*, *Stentor*, *Amoeba*) fand GREELEY (1904) bei Temperaturerniedrigung eine zunehmende Verfestigung des Protoplasmas. An Seegeleiern hat HEILBRUNN (1920) mit Hilfe der Zentrifugierungsmethode den Einfluß der Kälte auf die Protoplasma-Viscosität studiert: „Mit abnehmender Temperatur wird das Protoplasma immer weniger zäh . . . Bei -3° C zeigen die Eier eine ausgesprochene Erniedrigung der Viscosität.“ Mit der Elektromagnetmethode hat HEILBRUNN (1922) für Plasmodien von *Reticularia* nachgewiesen, daß unter dem Einflusse der Temperaturerniedrigung die Viscosität des Protoplasmas sinkt. Demnach besteht bei verschiedenen Organismen ein ganz entgegengesetztes Verhalten in bezug auf die Protoplasma-Viscosität bei Temperaturerniedrigung. Die einzige genaue Angabe über Erhöhung der Viscosität bei Kälteeinwirkung bezieht sich auf die Befunde WEBERS (1916) an Schnitten von *Phaseolus*-Stengeln. Es wäre immerhin denkbar, daß unter den unnatürlichen Verhältnissen im mikroskopischen Schnitte die Protoplasten die Fähigkeit verlieren könnten, durch „Autoregulation“ (HEILBRUNN 1922) die Viscosität zu ändern bzw. konstant zu erhalten, und so wie die Plasmodien bzw. Seegeleier unter annähernd natürlichen Verhältnissen dies tun, entgegen der rein physikalischen Erwartung, die Temperaturerniedrigung mit einer Viscositätserniedrigung zu beantworten. Die Frage, ob nicht etwa auch die Zellen höherer Pflanzen unter normalen Verhältnissen im Gewebsverbande imstande sind, bei Kälte die Viscosität des Protoplasmas zu erniedrigen, schien der Untersuchung wert.

Hauptversuchsobjekt waren wieder Epicotyle von *Phaseolus multiflorus*-Keimlingen (im Licht, im Warmhause gezogen); doch diesmal wurde nicht (wie 1916) mit Schnitten und der Fallmethode gearbeitet, sondern mit der Zentrifugierungsmethode und längeren intakten Stengelstücken, so wie dies WEBER (1922) beschreibt. Eine pathologische Änderung oder ebensolcher Verlust der Regulationsfähigkeit der Protoplasma-Viscosität ist dabei nicht in Rechnung zu ziehen, da bei dieser Versuchsanordnung die „Kälte“ auf vollkommen intakte, unverletzte, eingetopfte Keimlinge einwirkt und erst nach der Expositionszeit dem Keimling das entsprechende Stengelstück entnommen und dieses sofort zentrifugiert und dann erst geschnitten wird. Aus den Versuchsprotokollen können nur wenige Daten zur Erläuterung der Ergebnisse hier angeführt werden. Die Zentrifugierung wurde stets so vorgenommen, daß bei den Zellen aus den Kontrollkeimlingen, die sich bei einer Temperatur von ca. 19° bis 22° C befanden, eine Zentrifugierungsdauer von 1 Minute genügte.

um die Statolithen so zu verlagern, daß sie nachher alle der zentrifugalen Querwand angelagert befunden werden. Dies wurde bei jeder Versuchsreihe an Kontrollen stets mit gleichem Ergebnis festgestellt und daher in der folgenden Tabelle nicht eigens vermerkt; in dieser bedeutet im übrigen + völlige Verlagerung (wie eben beschrieben), — Stärkekörner gänzlich unverlagert, d. h. so wie vor dem Zentrifugieren an der physikalisch unteren Querwand, ± Statolithen auf der Wanderung zwischen zentripetaler und -fugaler Querwand, also eben in Verlagerung begriffen. Die Dauer der Abkühlung, der Zentrifugierung, des Wiedererwärmens bei Zimmertemperatur ist in Minuten angegeben.

Temperatur Celsius- Grade	Dauer der Abküh- lung	Dauer des Zentrifu- gierens	Verlage- rung der Stato- lithen	Dauer des Er- wärmens	Dauer des Zentrifu- gierens	Verlage- rung der Stato- lithen
— 2°	5	1	—			
— 2°	15	2	—			
— 2°	30	3	—			
— 2°	30	4	±	40	1	+
10—2°	6	1	—			
2°	30	3	—			
2°	30	2	—	60	1	+
2°—3°	30	3	—	10	1	+
4°—5°	20	2	—	15	1	+
5°	45	3	±	20	1	+
2°—7°	24×60	3	±	5	1	+
3°—4°	48×60	2	—			

Das Ergebnis ist — wie aus dieser Tabelle ersichtlich — folgendes:

1. Niedere Temperaturen (— 2° bis etwa + 6° C) erhöhen bei einer Einwirkungsdauer von wenigen Minuten bis vielen Stunden die Viscosität des Protoplasmas der Stärkescheide-Zellen intakter *Phaseolus multiflorus*-Keimlinge in beträchtlichem Maße.
2. Diese Viscositätserhöhung ist reversibel; es wird bei Wieder-Erwärmen der Keimlinge bei Zimmertemperatur nach vorheriger Abkühlung in kurzer Zeit der frühere, dieser höheren Temperatur entsprechende Viscositätsgrad wieder angenommen.

3. Unverletzte *Phaseolus*-Keimlinge reagieren also bei Abkühlung in bezug auf die Protoplasma-viscosität ihrer Stärkescheide-Zellen im gleichen Sinne wie mikroskopische Schnitte durch die Keimstengel.

Eines besonderen Studiums würde jedenfalls der Einfluß des Zeitfaktors bei der Abkühlung bedürfen; es wäre einerseits möglich, daß auch bei höheren Pflanzen bei lange dauernder Abkühlung, die sich innerhalb biologischer Grenzen hält, entgegen der unmittelbaren physikalischen Bewirkung eine autoregulative Viscositätsänderung erfolgt; andererseits könnte aber auch nach rein kolloidchemischen Gesetzmäßigkeiten der Einfluß des Zeitfaktors von Bedeutung sein. LOEB (1922, p. 214) hat neuestens gezeigt, wie sich die Viscosität von Gelatinelösungen beim Stehen in sehr verschiedener Weise ändert: während sie bei 60° immer mehr abnimmt, bei 30° gleich bleibt, steigt sie bei 15° innerhalb 30 Minuten ganz gewaltig an. Die bisherigen Versuche geben sichere Anhaltspunkte weder für autoregulative Herabsetzung der Viscosität (bei *Phaseolus*) noch für kolloidchemischen Einfluß des Zeitfaktors; möglicherweise wird jedoch mit empfindlicherer Methode sich etwas derartiges nachweisen lassen.

Auch die „Klebrigkeit“, das Haftvermögen des Protoplasmas, wird durch Erniedrigung der Temperatur erhöht. WEBER (1921) hat darauf hingewiesen, daß das Loslösen des Protoplasten pflanzlicher Zellen von der Membran bei Plasmolyse unter der Einwirkung verschiedener Außenfaktoren sich recht verschieden gestaltet, und daß dabei jedenfalls auch die Viscositätsverhältnisse des Protoplasmas eine Rolle spielen. Es liegen hier bis zu einem gewissen Grade ähnliche Verhältnisse vor, wie sie beim Haftenbleiben (bzw. Losreißen) von Leucocyten an festen Unterlagen zu beobachten sind. Es hat neuestens FENN (1922) versucht, diese Eigenschaft (stickiness, adhesiveness) zu messen; dabei zeigte sich, daß bei sonst gleichen Bedingungen bei verschiedenen Temperaturen das Haftvermögen ungleich ist. Bei höherer Temperatur und dementsprechend größerer Fluidität wird das Haftvermögen herabgesetzt, und zwar vermutlich dadurch, daß sich die Protoplasten leichter losreißen vom Glas „leaving behind probably a thin film of protoplasm“. Auch LEWIS (1922) gibt an, wie bei Gewebekulturen die stark adhärierenden Zellen sich oft nur losreißen können „leaving slender, isolated fragments of cytoplasm adhering to the coverglass“. Bei Pflanzenzellen wurde ein solches Zurücklassen einer dünnen Protoplasmaschicht an der Membran bei Plasmolyse bei Hellfeldbeleuchtung

von HECHT (1912), bei Dunkelfeldbeleuchtung von HANSTEEN-CRANNER (1922) beobachtet. Nach diesen und ähnlichen Angaben war zu erwarten, daß sich bei Kälte der Plasmolysevorgang der Zeit und Form nach anders gestalten würde als bei normaler Zimmertemperatur. Dies konnte tatsächlich für verschiedene Objekte bestätigt werden. Hier ist jedoch nur kurz über Plasmolyse-Versuche mit Spirogyren zu berichten; ausführlichere Angaben bleiben einer geplanten Mitteilung über die Klebrigkeit des Protoplasmas vorbehalten.

Die Spirogyren (vermutlich *Spirogyra orthospira*) wurden seit dem Herbst in einem ungeheizten, lichten Zimmer kultiviert, wo sie sich sehr gut hielten, aber steril blieben; die Versuche wurden im Jänner durchgeführt; bei jedem kam eine Portion Algen in einer Schale in ihrem Kulturwasser vor das Fenster, wo sie (eventuell über einer Schnee-Salzmischung) der Kälte ausgesetzt waren; Temperatur der Kulturflüssigkeit 1°—3° C. Gleichzeitig wurde eine Vergleichsprobe gleich lang bei Zimmertemperatur gehalten; auch das Plasmolytikum (24 % Rohrzuckerlösung) wurde entsprechend abgekühlt bzw. erwärmt. Werden die kalten und die warmen Spirogyren gleichzeitig in das Plasmolytikum gebracht, so erfolgt der Beginn der Plasmolyse in der kalten Zuckerlösung bei den kalten Algen mindestens 5 Minuten später als bei den warmen in der warmen Lösung. Aber auch der Fortgang der Loslösung des Protoplasten ist bei den verschiedenen Temperaturen verschieden. Bei 2° C haftet das Protoplasma stärker an den Querwänden und vermag sich selbst noch bei weit fortgeschrittenem Grade der plasmolytischen Kontraktion nicht davon loszulösen oder bleibt doch wenigstens mit breiten, schon bei schwacher Vergrößerung sichtbaren Strängen mit der Membran in Verbindung. Bei Zimmertemperatur dagegen, wo sich der Plasmolysebeginn früher einstellt, findet das Loslösen auch von den Querwänden leicht und frühzeitig statt, und die Abrundung des Protoplasten wird durch keine bei Hellfeldbeleuchtung sichtbaren Plasmastränge behindert. [Für die Ausprägung dieser Unterschiede ist die Art des Plasmolytikums maßgebend; in der hier angedeuteten Weise sind sie nur in frisch bereiteten Zuckerlösungen zu beobachten; auch PRÄT (1922) gibt an, daß bei Spirogyren „sich der Protoplast gewöhnlich glatt von der Zellwand löst“, da die „Adhäsion“ nicht besonders groß zu sein scheint. Schon der auffallende Unterschied in der Loslösung von Quer- und Längswänden scheint übrigens dafür zu sprechen, daß es sich dabei nicht ausschließlich um Überwindung von Adhäsionskräften handelt.] Der verspätete Eintritt

der Plasmolyse bei niederer Temperatur wurde bereits in einer (mir im Original nicht zugänglichen) Arbeit von RYSELBERGHE [Literatur bei KANITZ (1915)] beschrieben und auf eine Herabsetzung der Protoplasmapermeabilität zurückgeführt. Obwohl eine solche, wie auch aus neueren Arbeiten hervorgeht, zweifelsohne stattfindet, so scheint doch bei der Verzögerung des Plasmolysebeginns bei Kälte der bisher kaum beachtete Faktor der Zunahme des Haftvermögens auch eine Rolle zu spielen; nur HÖFLER (1918) hat darauf hingewiesen, daß die „Adhäsion des Protoplasten an der Zellwand“ den Eintritt der Plasmolyse verzögern oder verhindern kann. Außer der Adhäsion ist dabei aber auch die Klebrigkeit und Viscosität beteiligt, weshalb bei Kälte die plasmolytischen Kontraktionsformen andere sind als bei Wärme. Daß auch bei den Versuchs-Spirogyren Kälte Erhöhung der Cytoplasmaviscosität bewirkt, läßt sich entnehmen aus eigens nach der von WEBER (1921) beschriebenen Weise vorgenommenen Zentrifugierungsversuchen: 8 Minuten einer bestimmten hohen Zentrifugalkraft ausgesetzt, wiesen die bei 20° gehaltenen Spirogyren in ca. 80 % ihrer Zellen verlagerten Inhalt (Chloroplastenband) auf, die bei 2° gehaltenen aber in nur ca. 10 %. Im übrigen muß auch durch die Erhöhung des Reibungswiderstandes des Protoplasmas infolge der Abkühlung der Wasserdurchtritt verlangsamt werden; von diesem Reibungswiderstand hat bereits KRABBE (1896) gesprochen und TRAUBE (1914) wies darauf hin: „Überall, wo der Zeitfaktor eine Rolle spielt, wird auch die Reibungskonstante (bei der Osmose) in Betracht kommen“¹⁾.

In letzterer Hinsicht läßt sich also zusammenfassend sagen: Außer der Viscosität wird durch die Kälte auch das Haftvermögen des Protoplasmas an der Membran erhöht, was beides bei Plasmolyse der Zeit und Form nach zum Ausdruck kommen muß.

Durch die Feststellung, daß bei niederen (*Spirogyra*) und höheren Pflanzen (*Phaseolus* Stärkescheidzellen und nach eigenen orientierenden Versuchen Coleoptilenzellen von *Avena* und *Sorghum*, sowie nach den Versuchen von NEMEC Columellazellen von *Vicia faba*) Kälte die Viscosität des Protoplasmas erhöht, ist natürlich nichts ausgesagt gegen den entgegengesetzten Befund von HEILBRUNN (1920) und HEILBRONN (1922) an anderen Organismen.

1) Die von OSTERHOUT (1916) gegen die Annahme von SPAETH (daß Viscositätszunahme der Plasmahaut Abnahme der Permeabilität bewirkt) erhobenen Einwände gründen sich wohl nicht auf wirkliche Viscositätsbestimmungen.

Die den physikalischen Gesetzen zunächst zuwiderlaufend erscheinende Viscositätserniedrigung bei Kälte, welche die zuletzt genannten Autoren beobachtet haben, wird sich aber wohl auch einmal kolloidchemisch erklären lassen; es spielen hierbei jedenfalls sekundär andere Faktoren eine Rolle wie Permeabilitäts- oder Stoffwechselintensitäts-Änderungen, und man wird nach den wichtigen Arbeiten LOEBs (1922) vor allem an dadurch bedingte Änderungen der Wasserstoffionenkonzentration denken, die für das kolloide Verhalten so bedeutungsvoll sind.

Literatur.

- FENN, W. O., 1922, The adhesiveness of leucocytes to solid surfaces. *Jour. gener. Phys.* 5.
- GREELEY, A. W., 1904, Experiments on the physical structure of the protoplasm, *Biolog. Bull.* 7.
- HANSTEEN-CRANNER, B., 1922, Zur Biochemie und Physiologie der Grenzschichten lebender Pflanzenzellen. *Meld. Norges Landbruksh.* 2.
- HECHT, K., 1912, Studien über den Vorgang der Plasmolyse. *Beitr. Biolog. Pflanz.* 11.
- HEILBRONN, A., 1922, Eine neue Methode zur Bestimmung der Viscosität lebender Protoplasten. *Jahrb. wiss. Bot.* 61.
- HEILBRUNN, L. V., 1920, The physical effect of anesthetics upon living protoplasm. *Biol. Bull.* 39.
- HÖFLER, K., 1918, Eine plasmolytisch-volumetrische Methode. *Denkschrift Ak. Wiss. Wien*, 95.
- KANITZ, A., 1915, *Temperatur und Lebensvorgänge*. Berlin.
- KRABBE, G., 1896, Über den Einfluß der Temperatur auf die osmotischen Vorgänge lebender Pflanzenzellen. *Jahrb. wiss. Bot.* 29.
- LEWIS, W. H., 1922, The adhesive quality of cells. *Anatom. record* 23.
- LOEB, J., 1922, *Proteins and the theory of colloidal behavior*. New York.
- NĚMEC, B., 1901, Über die Wahrnehmung des Schwerkraftreizes bei den Pflanzen. *Jahrb. wiss. Bot.* 36.
- OSTERHOUT, W. J. V., 1916, Permeability and Viscosity. *Science N. S.* 43.
- PRÁT, S., 1922, Plasmolyse und Permeabilität. *Biochem. Ztschr.* 128.
- TRAUBE, J., 1914, Über den Einfluß der Reibung und Oberflächenspannung bei biologischen Vorgängen. *Intern. Ztschr. physikal. chem. Biol.* 1.
- WEBER, F. u. G., 1916, Die Temperaturabhängigkeit der Plasmasviscosität. *Diese Ber.* 34.
- , F., 1921, Das Fadenziehen und die Viscosität des Protoplasmas. *Österr. bot. Ztschr.*
- , F., 1921, Zentrifugierungsversuche mit ätherisierten Spirogyren. *Bioch. Ztschr.* 126.
- , F., 1922, Reversible Viscositätserhöhung des lebenden Protoplasmas bei Narkose. *Diese Ber.* 40.
-

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: [41](#)

Autor(en)/Author(s): Weber Friedl

Artikel/Article: [Reversible Viscositätserhöhung des Protoplasmas bei Kälte. 198-204](#)