

WETTSTEIN, Systematische Botanik I, Leipzig u. Wien 1901. - WETTSTEIN, Der Saison-dimorphismus als Ausgangspunkt für die Bildung neuer Arten im Pflanzenreiche, in Ber. D. bot. Ges. XIII (1897). - WETTSTEIN, Der Neolanarkismus, Vortrag 74. Vers. Naturf. Leipzig 1903. - ZAHLBRUCKNER, J., Darstellung der pflanzengeographischen Verhältnisse des Erzherzogtums Oesterreich unter der Enns, in Beitr. Landesg. Oesterr. u. d. Enns I (1832).

Beiträge zur Kenntnis der Wanderung  
und Anhäufung der Produkte der Kohlensäureassimilation  
im Laubblatte. 1).

Von ALFRED LODE (Leipzig).

EINLEITUNG.

SCHILPER verfolgte in seiner bekannten Arbeit vom Jahre 1885 (75) mikroskopisch die Wanderung der Kohlehydrate im Laubblatte und kam aufgrund der Ergebnisse dieser Untersuchungen zu dem Schlusse (p. 757), dass "die Leitung der Kohlehydrate nachweisbar beinahe ausschliesslich der als Leitscheide bezeichneten Gewebeform zukommt, den längsgestreckten Zellen, welche bei allen untersuchten Pflanzen die Gefässbündel bis zu den feinsten Endigungen begleiten". Dem gegenüber hatte ARTHUR MEYER schon 1883 (39) die Meinung ausgesprochen, dass "die Siebröhren die vorzüglichsten Diffusionswege der gelösten stickstofffreien und stickstoffhaltigen Assimilationsprodukte der Blätter sind, wozu sie durch den direkten Zusammenhang der Protoplasmakörper ihrer Glieder sehr geeignet erscheinen". CZAPEK (14) stellte dann in Blattstielen mit eingeschnittenen Gefässteilen und an Zweigen mit Rinden-Ringelungen Versuche über Ableitung von Stärke an und kam dabei zu dem Ergebnisse, dass die Siebteile der Leitbündel die einzigen Transportwege auf lange Strecken für sämtliche Assimilate sind, wenn er auch der Stärkescheide (SCHILPER) nicht alle Bedeutung als Wanderbahn absprach. DELEANO (20) bewies, dass die CZAPEK'schen Folgerungen nicht einwandfrei sind, kam aber auch bei seinen Untersuchungen schliesslich zu dem Resultate, dass die Leitbündel als die Transportwege der Assimilate anzusehen sind. Eine weitere Klärung hat die Frage nach den Wanderbahnen der Laubblatt-Assimilate bisher nicht erhalten, und doch ist erst nach ihrer genauen Kenntnis ein Eindringen in die Vorgänge der Assimilat-Wanderung möglich.

Das Grundprinzip der Stoffwanderung in lebenden Zellen muss, wie schon SACHS (64) anführt, eine Diffusionsbewegung sein, die durch Umsatz und Verbrauch aufrecht erhalten und reguliert wird. Nach RYWOSCH (63) ist der Diffusionsstrom, durch welchen die Assimilate des Blattes transloziert werden, die notwendige Folge eines Konzentrationsgefälles, das durch Herabsetzung der Konzentration am Bestimmungsort oder durch Steigerung der Konzentration an den vom Bestimmungsort abgekehrten Partien hergestellt wird. Aber die gewaltigen Leistungen der Stoffwanderung können nicht allein durch die sehr langsam arbeitende Diffusion bewältigt werden. Eine Dissertation von LUISE BIRCH-HIRSCHFELD (4) aus dem Bot. Inst. zu Leipzig zeigt diese Schwierigkeiten. Nach ihr muss es zur Zeit offen bleiben, ob etwa beim Transport besondere Eigenschaften der Wanderstoffe und Fähigkeiten der lebenden Zelle eine Rolle spielen, oder ob der Erfolg für die normalen

1) Abgeschlossen Dezember 1919. - Die inzwischen erschienene Literatur konnte leider nicht mehr berücksichtigt werden.

Wanderstoffe schon mit den von ihr bei Lithiumnitrat angewandten Mitteln erreicht wird. Sie konnte im Holzkörper eine verhältnismässig schnelle Abwärtsleitung von Lithiumnitrat feststellen; es erscheint ihr aber fraglich, ob die zeitweilige Mitwirkung des Holzkörpers allein schon ausreicht, um eine genügende Beförderung der Assimilate basalwärts zu ermöglichen.

Die Frage nach den Transportbahnen ist eng verknüpft mit derjenigen nach den Wanderformen der Assimilate. Ihre Erforschung ist bei dem jetzigen Stand der mikrochemischen Untersuchungsmethoden eng begrenzt und es muss späteren Zeiten überlassen werden, hier eine Lösung zu finden. Dass die Stärke nicht als solche wandert, folgt schon draus, dass der Wanderung fester Körper grosse Hindernisse entgegenstehen. Nach der von SACHS begründeten Ansicht stellt Glycose das Abbauprodukt der Stärke zu einer transitorischen Form dar. Bei der Zuckerrübe, wo die Wanderstoffe der Kohlehydrate wegen ihrer besonderen praktischen Bedeutung sehr eingehend untersucht sind (60, 61, 80), soll der Zucker nach der Arbeit v. RYTEL in allen drei Formen als Fruktose, Glycose und Saccharose wandern. DAVIS, DAISH u. SAWYER (17, 18, 19) kommen aufgrund ihrer Untersuchungen zu der Ansicht, dass der Rohrzucker für die Wanderung in Hexosen verwandelt wird, die in den Wurzeln wieder zu Saccharose zurückverwandelt werden. Die von SCHIMPER (75) erkannte Tatsache, dass die reduzierenden Zuckerarten bei verdunkelten Blättern in Richtung der mutmasslichen Wanderwege von der Blattbasis zu der Blattspitze hin abnehmen, kann keinesfalls für die Annahme sprechen, dass diese auch die Wanderstoffe selbst sind. Schon SCHIMPER erwähnt Tatsachen, die dem widersprechen. Nach ihm (p. 743) stellt "die Glycose nur das letzte nachweisbare Glied in der Kette der Veränderungen dar, welche die Stärke erleidet, um in das eigentlich wandernde Kohlehydrat umgewandelt zu werden".

Wir haben uns bei den nachfolgenden Untersuchungen die Aufgabe gestellt, ähnlich wie SCHIMPER in seiner erwähnten Arbeit mit Hilfe des Mikroskops durch Feststellung des Auftretens, Verschwindens und der Verteilung bestimmter Produkte der Kohlensäure-Assimilation unter verschiedenen Versuchsbedingungen einige Beiträge zur Kenntnis der Wanderung und - durch die Versuchsanordnung bedingt - der Anhäufung der Assimilate im Laubblatte zu erhalten. Wir beschränkten uns dabei fast ausschliesslich auf den Nachweis von Stärke, vor allem weil uns in der Jodprobe ein Mittel an die Hand gegeben ist, das verschiedene Auftreten der Stärke mit einem Blicke zu konstatieren, was bei den andern Assimilaten, z.B. dem Rohrzucker, nur durch langwierige Analyse ohne Erkennung des eigentlichen Fundortes möglich ist. Nebenher ging die Untersuchung auf reduzierende Zuckerarten, die uns durch die FEHLINGsche Probe auch verhältnismässig leicht zugänglich ist. Wir sind uns der Unvollkommenheit dieser Beschränkungen bei dem Zusammenwirken aller entstandenen Assimilate und b. ihrer starken gegenseitigen Beeinflussung wohl bewusst, aber unsere jetzigen mikrochemischen Methoden zur Untersuchung der übrigen Assimilate weisen so grosse Lücken auf, dass uns ihre Anwendung nicht viel weiter bringen würde. Aus demselben Grunde mussten wir auch von einer quantitativen Analyse absehen, was wir aber umso eher tun konnten, weil es uns bei den Untersuchungen nur auf den Nachweis des Vorhandenseins, Fehlens und der Verteilung von Stärke bzw. reduzierenden Zuckern ankam. Eine Schätzung der Mengenverhältnisse lassen unsere beiden Methoden bei einiger Übung wohl zu.

Bei der Auslegung der Versuchsergebnisse müssen wir uns immer bewusst sein, dass die Stärke nicht der wandernde Stoff selbst ist, sondern auch in den Laubblättern als Reservestoff angesehen werden muss. Dasselbe können wir bei der Ungeklärtheit der Frage auch für die reduzierenden Zucker annehmen. SCHIMPER sagt in der schon erwähnten Arbeit (p. 743), dass der eigentliche unbekanntes Wanderstoff "während seiner Wanderung in jeder Zelle vorübergehend wieder in Glycose übergeht, sodass wir aus dem Auftreten und Verschwinden der letzteren Schlüsse auf die Wanderung der Assimilate ziehen können". Nur in diesem Sinne kann nach ihm v. wandernder Glycose, ähnlich wie man ja auch von wandernder Stärke spricht, die Rede sein.

SCHIMPER beobachtete an vorher normal mit den Produkten der Kohlensäure-Assimilation angefüllten, dann verdunkelten Laubblättern mikroskopisch den Gang des

Verschwindens der Stärke und der Glycose. Er konnte dabei feststellen, dass der Zucker zuerst aus dem Mesophyll verschwindet, dann erst aus den Nerven und zwar aus den Seitennerven früher als aus den Hauptnerven und in letzteren fortschreitend von oben nach unten. Er zieht daraus den eingangs erwähnten Schluss über die Wanderbahnen.

Wir haben diese Versuche von SCHIMPER wiederholt, sind dann aber auf dem beschränkten Wege weiter gegangen. Durch Abtrennen von der Pflanze und durch begünstigte Assimilation in kohlensäureangereicherter Luft und bei künstlicher Zuckerzufuhr haben wir die Laubblätter zu möglichst reichlicher Anhäufung von Stärke und reduzierenden Zuckern gezwungen und dann den Unterschied der einzelnen Zellen im Reichtum an beiden Assimilaten makroskopisch und mikroskopisch beobachtet. Dabei wurden wir auf das Verhältnis zwischen Assimilation und osmotischem Druck gelenkt und untersuchten den Einfluss der Anhäufung der Assimilationsprodukte auf den osmotischen Druck der Zelle.

Der zweite Teil unserer Arbeit behandelt dann das Verhältnis der Laubblätter bei partieller Verdunkelung. Dass man durch partielle Verdunkelung einer Blattlamina, z.B. durch Umwickeln mit einem Staniolstreifen, die Stärkebildung in den Chloroplasten daselbst lokal und total unterdrücken kann, während die Stärkespeicherung in den belichteten Nachbarpartien normal vor sich geht, wurde zuerst von SACHS (67) gezeigt. Es ist dies einer seiner Beweise, dass die Stärkespeicherung normal funktionierender Laubblätter streng an die Assimilationstätigkeit der stärkeführenden Chloroplasten selbst gebunden ist und nicht durch Abströmen von Zucker aus anderen Blatteilen oder -Organen zustande kommt, wie BOEHLI (7, 8) immer wieder zu beweisen suchte. Der sehr leicht und überzeugend darstellbare SACHSsche Versuch wurde von MOLISCH (47) sehr verfeinert. Er presste das Negativ eines Lichtbildes mittels dünner Holzstäbchen auf ein an der Pflanze befindliches *Tropaeolum*-Blatt auf und liess die Pflanze mit dem so behandelten Blatte einen Tag in normalen Verhältnissen assimilieren. Wird ein solches Blatt dann der Jodprobe unterworfen, so ist das Lichtbild in seinen feinen Licht- und Schattenwirkungen auf dem Blatte durch die verschieden starke Blaufärbung zufolge der verschieden reichlichen Stärkebildung deutlich zu erkennen. Diese Versuchsanordnung zeigt so recht den erstaunlich feinen Zusammenhang zwischen Stärkebildung und Assimilation in den betreffenden Blättern.

Das Verhalten bei partieller Verdunkelung erscheint uns für die Klärung des Problems der Stoffwanderung besonders wichtig. Wird Stärke abgeleitet, und kann ihr Lösungsprodukt auf der Wanderung in den Zellen immer wieder zu Stärke kondensiert werden, - wie nach SCHIMPER für die grösste Menge unserer Stärkepflanzen anzunehmen ist - so muss bei partiell verdunkelten Laubblättern durch geeignete Versuchsanordnung bei Stauung der Assimilate auch in der Verdunkelungszone Stärke gebildet werden. Es galt also gleichzeitig die Gründe zu untersuchen, die für das Verschwinden bzw. Nicht-Auftreten der Stärke in den Verdunkelungszone bei partiell verdunkelten Laubblättern massgebend sind.

#### METHODISCHES.

Der Nachweis der Stärke erfolgte makroskopisch und mikroskopisch mit einer jodhaltigen wässrigen Lösung von Chloralhydrat (2 Teile Wasser auf 5 Teile Chloralhydrat, dazu einige Tropfen 10% alkoholischer Jodlösung). Die Blätter bzw. Blattsnitte wurden in siedendem Alkohol vom Chlorophyll befreit und lagen dann meist 24 Stunden in der Jod-Chloralhydrat-Lösung.

Die FEHLINGSche Lösung zur Prüfung auf reduzierende Zucker bestand in der üblichen Weise aus zwei getrennten Flüssigkeiten (I. 35 g  $\text{CuCC}_4$  auf 500 ccm mit  $\text{H}_2\text{O}$  aufgefüllt; II. 173 g  $\text{KNaC}_4\text{H}_4\text{O}_6 + 4 \text{H}_2\text{O}$  auf 400 ccm mit  $\text{H}_2\text{O}$  aufgefüllt plus 52 g  $\text{NaOH}$  auf 100 ccm mit  $\text{H}_2\text{O}$  aufgefüllt), die vor dem Gebrauche zu ungefähr gleichen Teilen gemischt wurden. Die Blattstücke bzw. -Schnitte wurden flüchtig in Wasser abgespült, in die siedende Lösung gebracht, einige Zeit kochen gelassen und nun makroskopisch und mikroskopisch untersucht. Es war auf diese Weise eine leidlich gute Lokalisierung des ausgeschiedenen  $\text{Cu}_2\text{O}$  möglich, die auch eine Schätzung der

Mengenverhältnisse zulässig.

Für die Versuche in kohlenstoffangereicherter Luft wurden 20 - 25 l fassende Glasglocken benützt, welche mittels Vaseline luftdicht auf eine Glasplatte aufgepresst waren. Die Kohlensäure wurde darin durch Einwirkung von  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  auf  $\text{H}_2\text{C}_2\text{O}_4$  (bzw.  $\text{NaHCO}_3$  auf  $\text{C}_4\text{H}_6\text{O}_6$ ) hergestellt. Dadurch wurde die unter der Glasglocke befindliche Luft durchschnittlich mit 5%  $\text{CO}_2$  angereichert, wobei der normale  $\text{CO}_2$ -Gehalt der Luft nicht mit in Rechnung gezogen ist. Der entstehende Überdruck in der Glocke wurde durch ein Glasrohr am oberen Tubus abgelassen, welches wir dann wieder mit Korkstopfen und Vaseline verschlossen. Ein gleichzeitig mit in den Apparat eingeschlossener Kolben mit geglühtem Chlorcalcium sollte die Transpiration begünstigen und damit die grossen Nachteile des abgeschlossenen Luftraumes etwas vermindern. Einige in fließender kohlenstoffangereicherter Luft vorgenommene Versuche führten zu keinen abweichenden Resultaten.

Die Versuche mit künstlicher Zuckerzufuhr wurden in flachen Petrischalen ausgeführt, die vorher durch Alkohol und Trockensterilisation möglichst keimfrei gemacht waren. Es wurde damit eine Pilzfreiheit der Zuckerlösungen für 3.- 5 Tage bequem erreicht. Nach dieser Zeit wurden die Lösungen erneuert.

Blattstücke wurden mit der weniger Spaltöffnungen führenden Oberseite vorsichtig auf die Nährlösung aufgelegt. Bei dickeren Blättern wurden nach Spaltung in der Flächenrichtung die Schnittflächen auf die Nährlösung aufgelegt. Besonders beachtet wurde bei diesen Versuchen, dass die Nährlösung die in die Atmosphäre ragenden Blattflächen nicht benetzte. Nach Beendigung der Versuche wurden die Blattstücke mittels eines Spatels vorsichtig aus der Nährlösung herausgehoben.

Bei den Versuchen mit künstlicher Zuckerzufuhr in ganze Blätter wurden letztere mit der Schnittfläche in Einschnitte auf Korkplatten mit Hilfe von etwas Watte befestigt; diese Korkplatten schwammen auf den Zuckerlösungen. Damit wurde erreicht, dass immer nur ein und derselbe Blatteil in die Nährlösung eintauchte.

Die Verdunkelung erfolgte durch übergestülpte schwarze Pappzylinder. Dabei zeigte es sich als vorteilhaft, besonders bei den Versuchen mit künstlicher Zuckerzufuhr, zur schnelleren Erreichung des Zieles die Transpiration unter den Pappzylindern zu begünstigen. Es erfolgte dies wieder dadurch, dass Kölbchen mit geglühtem Chlorcalcium beigegeben wurden oder, was sich als noch besser erwies, getrocknete Ziegelsteine, die täglich zweimal erneuert wurden. Es wurde dadurch eine Herabsetzung der Luftfeuchtigkeit um 30 - 40% erreicht.

Bei der Ausführung der plasmolytischen Untersuchungen hielten wir uns eng an die von FITTING (26) angegebene Methode. Als Plasmolyticum wurde  $\text{KNO}_3$  und wegen dessen schwieriger Beschaffung nach dem Kriege  $\text{NaCl}$  in volumenmolekularer Lösung benützt; d.h. also, es wurde nach Trocknung 10l,1 g chem. rein.  $\text{KNO}_3$  bzw. 58,45 g chem. rein.  $\text{NaCl}$  zu 1000 ccm mit aq. dest. aufgefüllt unter Einhaltung einer Temperatur von 18 Grad C. Von dieser Stammlösung wurde ein Teil zur Herstellung der verschiedenen Konzentrationen in eine Bürette gefüllt, der übrige Teil zur späteren Verwendung im Dunkeln aufbewahrt. In einer zweiten Bürette befand sich aq. dest. Durch Abmessen wurden die betreffenden Lösungen in etwa 50 ccm fassenden Erlenmeyerkolben hergestellt und die Kolben mit Korkstopfen verschlossen. Nach 3 - 4maligem Gebrauch wurden die Lösungen erneuert. Als Konzentrationsunterschied der einzelnen Lösungen genügte meist 0,5 Mol. Es kam uns ja nicht auf sehr genaue Feststellung der plasmolytischen Werte an, sondern nur auf den Nachweis, ob und wie sich der osmotische Druck bei gesteigerter oder sistierter Assimilation durch Anhäufung bzw. Verringerung der Assimilate ändert. Die Fehlerquellen, die bei der plasmolytischen Untersuchung auftreten können, sind ja auch relativ gross. Wann wir den Turgor gleich dem osmotischen Druck in der Zelle setzen, so glaubten wir dazu berechtigt zu sein, weil es uns nur auf Vergleiche ankam. Von einer Bestimmung der Zelldehnung u.s.w. haben wir abgesehen, dafür aber bei den verschiedenen Blättern einer Pflanze die Zellen gleicher Gewebe von möglichst gleich gelegenen Blattstücken zur Feststellung der plasmolytischen Grenzwerte benützt. Wegen seiner grossen, lang gestreckten Zellen war dies meist das Nervenparenchym; wenn irgend möglich wurde aber auch das Palissaden- und Schwammparenchym untersucht. Zufolge der geringen Grösse und der Form mancher Zellen ist

es oft ausserordentlich schwierig, den Beginn der Plasmolyse sicher zu erkennen. Als Grenzwert wurde die Konzentration des Plasmolytikums angenommen, bei der in einer grösseren Anzahl von gesunden Zellen gerade ein Abheben des Plasmaschlauchs an den Ecken der Zellwände feststellbar war. Wenn die Plasmolyse bei einer bestimmten Konzentration noch nicht eingetreten war, aber bei der nächst höheren stark, so gilt das Mittel als der gesuchte Wert.

Zur Untersuchung gelangten tangentielle Längsschnitte. Diese wurden nach einem Verweilen von etwa 3 - 4 Minuten in dest. Wasser und nach vorsichtigem Abtrocknen auf Fliesspapier mittels eines Glasstabes in der Reihenfolge der nachfolgenden Untersuchungen in das Plasmolytikum gebracht und die Kölbchen wieder verkorkt. Hatte die ersten Schnitte 10 Minuten im Plasmolytikum verweilt, so wurde mit der mikroskopischen Untersuchung der Schnitte begonnen. Die Schnitte wurden mit etwas Plasmolytikum auf den Objektträger gebracht und mit Deckgläschen bedeckt. Durch Einengung des plasmolytischen Wertes in Vorversuchen wurde es erreicht, dass die verschiedenen Untersuchungen der Schnitte in den Lösungen nicht über 15 Minuten dauerte, sodass die Einwirkung des Plasmolytikums zwischen 10 und 25 Minuten lag. Bei den osmotischen Bestimmungen ein und derselben Versuchsreihe wurde dieselbe Reihenfolge eingehalten.

Die partielle Verdunkelung wurde durch Unwickeln mit doppelten Staniolstreifen hergestellt. Zur Befestigung und um eine möglichst scharfe Grenze zu erhalten, wurden die Bänder der Staniolstreifen durch Bambusstäbchen-Klammern, welche durch Gummiringe an beiden Enden lose zusammengehalten waren, ganz leicht an der Blattlamina angedrückt.

Zur Klarlegung des Lichteinflusses auf die Stärke-Auflösung bei partieller Sistierung der Assimilation wurden die Blätter anstatt mit einem Staniolstreifen mit einem dünnen Kakaobutter-querband versehen. Um den Schmelzpunkt zu erhöhen, war die Kakaobutter mit etwas Wachs vermischt. Das geschmolzene Gemisch trugen wir mit einem feinen Pinsel auf die Blattfläche auf, es erstarrt verhältnismässig schnell und schliesst den Zutritt der Kohlensäure an den damit behandelten Stellen durch Verschluss der Spaltöffnungen und durch Verhinderung der kutikularen Aufnahme ziemlich aus. Um die Kakaobutter-Schicht möglichst dünn und gleichmässig zu erhalten und damit die Lichtdämpfung auf ein Minimum zu beschränken, wurden ganz dünne Deckgläschen, Glimmerblättchen oder feine Kollodium-Häute auf die Kakaobutterschicht leicht aufgedrückt. Bei den Blättern mit stärkerer Kutikula, die nur auf der Blattunterseite Spaltöffnungen führen, genigte schon ein Bestreichen dieser Unterseiten mit Kakaobutter, um die Assimilation genügend zu verhindern, sodass der Lichtgemass der Blattoberseite unbeeinflusst blieb.

#### VERHALTEN DER LAUBBLÄTTER BEI REICHLICHER ANHÄUFUNG DER PRODUKTE DER KOHLENSÄUREASSIMILATION.

Die Laubblätter erreichen an der Pflanze im Freien unter den gewöhnlichen Assimilationsbedingungen nur selten das Maximum ihrer Anhäufung mit Produkten der Kohlensäure-Assimilation. Sowohl der sehr geringe Kohlensäuregehalt der Luft als auch die Lichtverhältnisse im Freien begrenzen die Assimilationsgrösse und damit die Bildung der Assimilationsprodukte. Die Erfahrung lehrt allerdings, dass die in der Natur gegebenen Verhältnisse zu einem guten Gedeihen der Pflanze ausreichen. Versuche aber haben gezeigt, dass mit einer begrenzten Zunahme der Kohlensäure in der umgebenden Luft und auch des Lichtes die Menge der Assimilate bis zu einem gewissen Maximum zuzunehmen pflegt, bei dem dann die weitere Assimilation hemmend beeinflusst oder ganz sistiert wird. WILLSTÄTTER und STOLL (92, p. 81 u. 145) vermuten in dieser Hemmung bzw. Sistierung eine direkte Folge der grossen Anhäufung der Assimilate, es kann nach ihnen dabei von einer Ermüdung der Chloroplasten gesprochen werden.

Als weiterer Faktor der geringen Anhäufung der Produkte der Kohlensäure-Assimilation in an der Pflanze befindlichen Laubblättern kommt die Ableitung der Assimilate inbetracht. Dass die Produkte der Kohlensäure-Assimilation aus den an der Pflanze befindlichen Blättern auswandern, hat schon SACHS (68) durch seine Blatt-

hälftenmethode einwandfrei nachgewiesen. Die Schnelligkeit der Ableitung der Assimilate richtet sich nach dem Verbräuche (Entwicklungsstadium, Temperatur u. s. w.) und ist je nach der Pflanze spezifisch verschieden. MÜLLER (48) hat gezeigt, dass bei vollkommen ausgewachsenen Blättern die Ableitungsgeschwindigkeit mit Ausnahme der frühen Morgenstunden, wo sie eine Steigerung erfährt, ziemlich konstant ist. Die Grösse der Anhäufung der Assimilationsprodukte in an der Pflanze befindlichen Blatte stellt so immer nur die Differenz zwischen gebildeten und abgeleiteten Assimilaten dar.

#### VERSUCHE BEI GEHINDERTER ABLEITUNG DER ASSIMILATE.

Eine ganze Reihe bekannter Versuche zeigen, dass bei gehinderter Ableitung d. Stärkemenge in den Laubblättern zunimmt, bzw. der Stärkeabbau verzögert wird. Wir verdanken diese Kenntnisse vor allem SAPORSCHNIKOFF (70 - 73). SACHS zeigte, dass abgeschnittene mit dem Stiele bzw. der Basis in Wasser stehende Blätter als für die Assimilatauswanderung gesperrt anzusehen sind, da sie ihre Assimilate nicht an das Wasser abgeben.

Unsere Versuche über den Einfluss, welchen die Unterbindung der Assimilatabwanderung durch Abtrennen des Blattes von der Pflanze auf die Stärke- bzw. Zuckerbildung und -verteilung ausübt, wurden in der Weise ausgeführt, dass von 2 möglichst gleichen Blättern ein und derselben Pflanze das eine abgetrennt mit dem Stiele bzw. der Basis in Wasser stehend möglichst den gleichen Assimilationsbedingungen wie das andere Blatt an der Pflanze ausgesetzt wurde. Nach einer gewissen Zeit untersuchten wir dann beiden Blätter gleichzeitig und konnten dabei nicht nur feststellen, dass abgeschnittene Blätter viel reichlicher Stärke anhäufen als an der Pflanze belassene (*Ricinus communis*, *Zea Mays* u. s. w.), sondern auch dass Blätter, die in dem betreffenden Entwicklungsstadium an der Pflanze keine Stärkebildung zeigen, durch Assimilierenlassen in abgeschnittenem Zustande Stärke bilden (Jugendblätter von *Phaseolus multiflorus*). An der Pflanze kam es bei diesen Blättern zu keiner Stärke-Ausbildung, weil die Assimilate an anderer Stelle gebraucht und deshalb schnell abgeleitet werden.

Auch ein Zuckerblatt (*Iris germanica*) konnten wir durch Assimilation in normaler Luft bei unterbundener Assimilat-Abwanderung zur Stärkebildung bringen. Diese Tatsachen legen die Annahme nahe, dass die graduellen Unterschiede im Stärkegehalt der Blätter verschiedener Pflanzen von den Verhältnissen der Assimilationsenergie zur Schnelligkeit der Ableitung der Assimilationsprodukte abhängig ist. Diese Frage hat sich schon ARTHUR MEYER (40) gestellt, er kam zu dem Schlusse, dass "wenigstens in vielen Fällen die Differenz in der Fähigkeit der Stärkespeicherung, die zwischen den verschiedenen Pflanzen bemerkbar wird, nicht wesentlich von der relativ reichlicheren Ableitung der Reservestoffe abhängt". MÜLLER (48) konnte diese Angabe ARTHUR MEYERs bestätigen, dass also nicht etwa eine reichlichere Ableitung der Kohlehydrate den Unterschied in der Stoffspeicherung bedingt - wenigstens nicht bei seinen untersuchten Zucker- und Stärkeblättern. Wir wissen dass die Stärke in den Laubblättern oberhalb einer gewissen, für jede Pflanze und nach äusseren und inneren Bedingungen verschiedenen Zuckerkonzentration auftritt, was uns vor allem Versuche mit künstlicher Zuckerezufuhr gezeigt haben. Für die in der assimilierenden Zelle bestehende Zuckerkonzentration ist ausser der fast jeder Pflanzenzelle eigenen typischen Zuckermenge die Mengendifferenz der im Assimilationsprozess gebildeten, durch die Assimilationsgrösse gegebenen, und der abgeleiteten Kohlehydrate massgebend. Wenn man bei bestimmten Zuckerblättern schon allein durch Unterbindung der Ableitung Stärkebildung hervorgerufen wird, so besagt dies, dass hier die normale Assimilationsenergie für die Erreichung der bei der betreffenden Pflanze zur Stärkebildung nötigen Zuckerkonzentration genügt; das Nicht-Auftreten der Stärke bei diesen Blättern an der Pflanze hat seinen Grund allein in der ständig stattfindenden Ableitung der Assimilate. Bei den anderen untersuchten Zuckerblättern genügte die unter normalen Bedingungen vorhandene Assimilationsenergie nicht zur Erreichung der zur Stärkebildung nötigen Zuckerkonzentration, auch wenn die Assimilat-Abwanderung unterbunden war. Begründet wird

diese Anschauung noch durch die Tatsache, dass diese Zuckerblätter mit wenigen Ausnahmen durch künstliche Vergrößerung der Assimilationsenergie (kohlenstoffangereicherte Luft u. s. w.) zur Stärkebildung gebracht werden.

Einen nicht zu unterschätzenden Faktor haben wir bisher bei unseren Betrachtungen ausser Acht gelassen. Wenn wir nämlich abgeschnittene Blätter in Wasser stehend assimilieren lassen, ist nicht nur die Assimilat-Auswanderung unterbunden, es vergrössert sich auch durch Änderung der Spaltöffnungs-Weiten die Assimilations-Energie. BROWN und ESCOFFER (12) schätzen die Erhöhung der Assimilation in abgeschnittenen Blättern durch die weitere Öffnung der Spaltöffnungen auf 45% im Verhältnis zu an der Pflanze befindlichen Blättern ein. Wir müssen also die vermehrte Anhäufung der Produkte der Kohlensäure-Assimilation in abgeschnittenen Blättern nicht nur auf die Unterbindung der Assimilat-Auswanderung zurückführen, sondern auch auf die vergrösserte Assimilations-Energie.

Weiter konnten wir bei unsern Versuchen ganz allgemein in abgeschnittenen Blättern eine ganz besonders reichliche, sich dadurch von dem übrigen Mesophyll abhebende Anhäufung der Stärke längs der Nerven feststellen. Selbst die Blätter, die an der Pflanze die Nerven als hellere Linien bei der Jodprobe erkennen lassen (*Ricinus communis*, *Impatiens parviflora*) zeigten nach Assimilation in abgeschnittenem Zustande die Nerven gerade entgegengesetzt als schwarze Linien auf hellerem Grunde bei der Jodprobe. Diese Erscheinung bleibt auch bestehen, wenn sich die Blätter bis zur Grenze der Anhäufung mit Stärke angefüllt haben. Es muss also diese Grenze der Stärke-Anhäufung in den Nerven-Geleitzellen höher liegen als bei den übrigen Mesophyllzellen. Der Stärkereichtum längs der Nerven in abgeschnittenen Blättern ist damit als solcher aber nicht geklärt. Er hängt vermutlich irgendwie mit den Wanderbahnen der Kohlehydrate zusammen, ohne dass wir so weit zu gehen brauchen, mit SCHIMPER (75) die Nerven-Geleitzellen direkt als Längswanderungsbahnen der Assimilate anzunehmen. Es werden uns darüber die Versuche mit partieller Verdunkelung einige weitere Aufschlüsse geben.

In unsern bisherigen Versuchen zeigte sich uns die Stärkeanhäufung längs der Nerven als direkte Folge der Stauung der Assimilate. Wenn auch Blätter an der Pflanze häufig einen besondern Stärkereichtum der Nerven-Geleitzellen zeigen, so kann dies daran liegen, dass selbst an der Pflanze den Nerven-Geleitzellen dieser Blätter mehr Kohlenhydrate zugeführt als abgeleitet werden, während bei denjenigen Blättern, die an der Pflanze keine Stärke-Anhäufung längs der Nerven zeigen, ja in gewissen Fällen sogar eine geringere Stärkemenge als im übrigen Mesophyll, die Ableitung der Zuleitung das Gleichgewicht hält oder sie übertrifft. Als Beispiel der letzteren Klasse von Stärkeblättern möchten wir insbesondere *Impatiens parviflora* erwähnen, die SCHIMPERsche Versuchspflanze, von der er sagt dass (p. 755) "die Chlorophyllkörner der Leitscheide nur in geringem Grade die Fähigkeit der Stärkebildung besitzen". Bei Assimilation in abgeschnittenem Zustande konnten wir bei diesem Blatte wie bei denen der übrigen Pflanzen eine deutlich erkennbare reichlichere Stärke-Anhäufung in den Nerven-Geleitzellen als im übrigen Mesophyll feststellen. Wenn auch kein Grund dagegen spricht, eine verschiedene Amylophilie, d. h. eine verschiedene Stärkebildungs-Fähigkeit der Nerven-Parenchymzellen den ändern gegenüber anzunehmen, so sind diese Verhältnisse doch verwickelter Natur. Als besonderer Faktor kommt die von der Stärkebildung wohl zu unterscheidende, keinesfalls denselben Gesetzen unbedingt unterliegende Stärkeauflösung inbetracht, die wir in den Versuchen über Verdunkelung vorher mit Assimilaten reichlich angefüllter Blätter erörtern wollen.

Bei den abgeschnitten in normaler Luft assimilierenden Zuckerblättern, die schon allein durch Unterbindung der Assimilat-Auswanderung zur Stärkebildung gebracht wurden, zeigte sich die Stärke-Verteilung noch deutlicher als direkte Folge der Stauung der Assimilate. Es war die Stärke fast ausschliesslich längs der Nerven festzustellen, ferner besonders reichlich und im ganzen Mesophyll nahezu gleichmässig verteilt an der Blattbasis. Diese letztere Tatsache lässt erkennen, dass bei diesen abgeschnittenen Blättern die im Assimilationsprozess erzeugten Kohlenhydrate nach dem Basalteile gewandert sind und sich dort infolge Stauung so reichlich angehäuft haben, dass es im ganzen Mesophyll zur Stärkebil-

ung gekommen ist, obgleich gerade an dieser Stelle zum Teil eine eigene Kohlensäure-Assimilation unmöglich oder wenigstens sehr stark vermindert war, weil die Basalteile in das Wasser eintauchten. Hierüber werden uns die Versuche bei partieller Verdunkelung mehr Klarheit bringen.

Bei der Untersuchung auf reduzierende Zucker war in den abgeschnittenen assimilierenden Stärkeblättern mit unserer qualitativen Methode ein Unterschied im Zuckerreichtum schwer festzustellen. Es hat dies aber MENZE (37) durch gewichtsanalytische Versuche gezeigt. Er sucht diese Steigerung des Gehaltes an reduzierenden Zuckerarten bei Assimilation abgeschnittener Blätter in normaler Luft mit "Auflösung der Stärke im Licht und Stauung der Lösungsprodukte" zu erklären. Wir werden dieses anlässlich der Verdunkelungsversuche mit ganzen Laubblättern des näheren erörtern.

Bei den abgeschnittenen in normaler Luft assimilierenden Zuckerblättern war eine reichliche Vermehrung der reduzierenden Zuckerarten festzustellen, sowohl bei denjenigen, die schon allein durch Unterbindung der Assimilat-Abwanderung Stärke bilden, als auch bei denen, die dies ohne künstliche Assimilationsbegünstigung nicht tun. Ganz besonders deutlich und sehr reichlich war die Anhäufung reduzierender Zucker infolge Stauung der Assimilate an der Blattbasis zu erkennen.

Bei abgeschnitten assimilierenden Stärkeblättern war in bezug auf die Stärkeverteilung ein so krasser Unterschied nie festzustellen wie in den Zuckerblättern bezüglich der reduzierenden Zucker. Dieses kann in dem anatomisch verschiedenen Bau der Blätter begründet sein. Während die untersuchten Zuckerblätter vor allem längsgestreckte aneinander schliessende Zellzüge aufweisen, in denen die Längsdiffusion sehr begünstigt ist, zeigen die Stärkeblätter grosse Interzellularräume, welche die Stoffleitung zur Innehaltung ganz bestimmter Wanderbahnen zwingen. Es kann bei den Stärkeblättern aber auch die Tendenz zur Stärkebildung in den assimilierenden Zellen so gross sein, dass es zu einer Wanderung der reduzierenden Zucker, ohne dass Bedarf daran an anderer Stelle ist, nur in geringem Masse kommt, während bei den Zuckerblättern die im Assimilationsprozess entstehenden Kohlenhydrate in löslicher Form bleiben und so die Bedingungen für eine Wanderung viel günstiger sind.

#### VERSUCHE MIT ABGESCHNITTENEN BLÄTTERN BEI KÜNSTLICH GESTEIGERTER ASSIMILATION IN KOHLENSÄUREANGEREICHERTER LUFT.

Die Versuche mit abgeschnittenen Stärkeblättern bei Assimilation in kohlenensäure-angereicherter Luft führten zu keinen neuen Resultaten. Die Grenze der Stärke-Anhäufung trat nur schneller ein und lag auch höher als in normaler Luft. Wir müssen hierfür mit SAPOSCHNIKOFF (73) als den wahrscheinlichsten Grund ansehen, dass die Assimilation in kohlenensäure-angereicherter Luft viel rascher vor sich geht und die Blätter während dieser kurzen Zeit normaler bleiben. Der Unterschied in den Stärkemengen zwischen Nervenparenchym und übrigen Mesophyll blieb bestehen. Eine reichlichere Anhäufung reduzierender Zucker in den Stärkeblättern war trotz der gesteigerten Assimilation bei unserer Untersuchungsmethode nicht einwandfrei festzustellen. Die in den Zellen vorhandene Menge an reduzierenden Zuckern blieb nach der Schätzungsmethode bei der FENLINGSchen Probe die gleiche. Bestimmtere Aufschlüsse darüber werden uns die osmotischen Untersuchungen geben.

Die Versuche mit abgeschnittenen Zuckerblättern bei Assimilation in kohlenensäure-angereicherter Luft führten bei allen untersuchten Pflanzen zu einer oft recht bedeutenden Vermehrung der reduzierenden Zucker und mit Ausnahme von *Alium Cepa* zur Stärkebildung. Wir konnten feststellen, dass hierbei die Stärke sehr oft zuerst in den Mesophyllzellen auftrat (z.B. bei *Heimerocallis fulva*), auch bei den Blättern, die abgeschnitten bei Assimilation in normaler Luft es gerade umgekehrt fast nur längs der Nerven und in den Basalteilen zur Stärkebildung gebracht hatten (*Iris germanica*). Es würde dies damit zu erklären sein, dass die Assimilationsgrösse bei genannten Blättern in kohlenensäure-angereicherter Luft so bedeutend ist, dass die dadurch gebildeten Kohlehydrate die Ableitung derselben weit übertreffen und deshalb die zur Stärkebildung nötige Zuckerkonzentration zu-

erst in den assimilierenden Zellen erreicht wird. Es scheint, dass bei diesen Blättern, wenn die erforderliche Zucker-Konzentration erreicht ist, die Tendenz zur Stärkebildung ziemlich gross ist. Bei andern Zuckerblättern sahen wir wiederum auch bei Assimilation in Kohlensäure-angereicherter Luft die Stärke zuerst längs der Nerven und besonders reichlich an der Blattbasis auftreten (*Iris florentina*). Hier genügt entweder die Erhöhung der Assimilationsgrösse allein nicht zur Erreichung der zur Stärkebildung nötigen Zuckerkonzentration, oder die Stärkebildung findet auch bei genügend hoher Zuckerkonzentration so wenig energisch statt, dass erst die Stauung der Assimilate die Stärkebildung erzwingt und zwar zuerst längs der Nerven und an der Blattbasis. Besonders scharf waren diese Verhältnisse bei *Iris florentina* zu erkennen. Wurden die abgeschnitten in Kohlensäure-angereicherter Luft assimilierenden Blätter dieser Pflanze am Spätnachmittag, direkt nach der reichlichen Assimilation auf Stärke untersucht, so zeigten sich die assimilierenden Zellen besonders stärkereich, während das Nervenparenchym nur wenig Stärke führte und in ihm eine Stauung der Assimilate durch Stärkebildung nicht zu erkennen war. Nahmen wir die Blätter aber erst am nächsten frühen Morgen aus der Kohlensäure-angereicherten Luft und untersuchten sie auf Stärke, so zeigten sie die meiste Stärke längs der Nerven und an der Blattbasis. Während der Nacht, wo keine Assimilation stattgefunden hatte, waren die Assimilate nach der Blattbasis gewandert und hatten sich dort infolge unterbundener Auswanderungsmöglichkeit gestaut, was die Stärkebildung zur Folge hatte.

#### VERSUCHE MIT KÜNSTLICHER ZUCKERZUFUHR.

Die bisherigen Untersuchungen über Assimilation bei künstlicher Zucker-Zufuhr (7, 9, 10, 41, 63) beschäftigen sich fast ausschliesslich mit den verschiedenen zur Stärkebildung geeigneten Stoffen und dem Einfluss ihrer verschiedenen Konzentrationen auf die Stärkebildung und -Menge. Es wurden Blattstücke auf die betreffende Nährlösung gelegt und nach gewisser Zeit ihre Assimilation durch die eingetretene Stärkebildung im Dunkeln festgestellt. Blattstücke, die mit der Blatt-Oberseite auf der Nährlösung liegen, wobei also die meisten der Spaltöffnungen freien Austausch mit der Atmosphäre haben, bilden am schnellsten Stärke, schneller als die mit der Blatt-Unterseite auf der Nährlösung liegenden. Es wird dies mit der Atmung in Beziehung gebracht, mit dem Vorhandensein an Sauerstoff, welcher für die Stärke-Bildung als notwendig erwiesen ist (93). Unsere Versuche zeigten, dass auch der Transpirationsstrom dabei eine grosse Rolle spielt. Er ist bei den mit der Blatt-Oberseite auf der Nährlösung liegenden Blattstücken grösser, als wenn die hauptsächlich die Spaltöffnungen führende Blatt-Unterseite auf der Nährlösung aufliegt und die Blatt-Oberseite wegen Mangel an Spaltöffnungen nur geringen Austausch mit der Atmosphäre hat. Aus den Versuchen über künstliche Stoffleitung (mit Lithium-Salzen etc.) ist ja genügend bekannt, dass gelöste Stoffe, in unserm Fall der Zucker, durch den Transpirationsstrom viel schneller verbreitet werden als im dampfgesättigten Raum.

Inwieweit eine Leitung der Nährstoffe mit dem Transpirationsstrom zur Stärkebildung führt, ist in der Literatur wenig angeführt. TREBOUX (82) erwähnt, dass ein abgeschnittener, 10 cm langer, junger, blätterreicher, mit der Schnittfläche in Adonitlösung stehender Spross von *Adonis vernalis*, in dem ein lebhafter Transpirationsstrom stattfand, im Dunkeln nach Tagen so reichlich Stärke gebildet hatte, dass er sich bei der Jodprobe bis in die Spitze schwarz färbte. Unsere eigenen Versuche in dieser Richtung mit *Limnium spongias*, *Elodea densa*, *Eranthemum tuberculatum*, *Impatiens sultani* und vor allem mit *Callisia repens* ergaben, dass ent stärkte, abgeschnittene Blätter, mit den Basal- oder Spitzenteilen in Zuckerlösung eintauchen (siehe oben, Seite 452), im Dunkeln bei begünstigter Transpiration in der ganzen Blattlamina bis zur Spitze reichlich Stärke bildeten, während im dampfgesättigten Räume Stärkebildung in den nicht in die Nährlösung eintauchenden Blatteilen nur auf eine ganz geringe Strecke stattfand. Auch bei erzwungener Quer- und Abwärtsleitung durch Einschnitte in die Blattlamina (z.B. bei *Callisia repens*, *Eranthemum tuberculatum*) führte der in

Transpirationsstrom gebotene Zucker verhältnismässig schnell überall zur Stärkebildung. Wird einem Spross einer vorher entstärkten Pflanze durch die Schnittfläche einer in die Nährlösung tauchenden Blattspitze mit dem begünstigten Transpirationsstrom im Dunkeln Zucker zugeführt, so ruft dieser in dem ganzen Blatt Stärkebildung hervor. Es ist anzunehmen, dass das betreffende Blatt dabei seinen Wasserbedarf nicht dem normalen Transpirationsstrom entnimmt, sondern dorthin, wo er am leichtesten zugänglich ist. Es können also dann in ein und demselben Sprosse mehrere verschieden gerichtete Transpirationsströme bestehen. Der durch die Spitze eines Blattes einem ganzen Spross (*Callisia repens*) im begünstigten Transpirationsstrom zugeführte Zucker brachte aber nicht nur dieses eine Blatt zur Stärkebildung, sondern auch die andern darüber stehenden Blätter bildeten Stärke, erhielten somit den Zucker ebenfalls. Bei den darunter stehenden Blättern konnte keine Stärkebildung nachgewiesen werden, vermutlich weil sie von dem normalen, durch das Wasser an der Spross-Basis unterhaltenen Transpirationsstrom versorgt wurden. Ob bei Blättern an der Pflanze von aussen dargebotener Zucker auch entgegengesetzt dem Transpirationsstrom wandert, und so Stärkebildung hervorruft, konnte nicht festgestellt werden. Massgebend für die Schnelligkeit und Ausdehnung d. Stärkebildung durch im Transpirationsstrom zugeführten Zucker waren vor allem die spezifischen Transpirationsverhältnisse der betreffenden Pflanzen. Besonders gut eignete sich für unsere Untersuchungen *Callisia repens*, bekannt als besonders stark transpirierende Pflanze. Sehr ungünstig lagen die Verhältnisse bei den untersuchten Zuckerblättern (*Iris florentina*). Es konnte hier trotz begünstigter Transpiration nur auf eine geringe Strecke Stärkebildung in den ausserhalb der Nährlösung befindlichen Blatteilen durch den der Blattbasis dargebotenen Zucker nachgewiesen werden. Es kann dies seinen Grund darin haben, dass die Transpiration in den Zuckerblättern auch bei Transpirationsbegünstigung sehr gering ist oder - was noch wahrscheinlicher ist - dass die zur Stärkebildung nötige, hier viel höher als bei Stärkeblättern liegende Zuckerkonzentration durch den im Transpirationsstrom zugeführten Zucker nicht erreicht wurde. Mit Recht müssen wir wohl annehmen, dass nicht die volle in der Zuckerkonzentration der Nährlösung gebotene Zuckermenge im Transpirationsstrom geleitet wird, sondern dies nur bis zu einer bestimmten, niedrigen Grenze geschieht.

Unsere vielen Versuche der Stärkebildung im Dunkeln durch künstliche Zuckierzufuhr lassen erkennen, dass auch bei auf der Nährlösung aufliegenden Blattstücken der Satz "Je höher die Zuckerkonzentration der Aussenlösung ist, desto schneller und reichlicher wird Stärke gebildet" nur bedingte Berechtigung hat. Schon BOEHM (7) hatte bemerkt, dass in unverletzten Blättern die Stärkebildung auf einer verdünnten Lösung nicht selten früher erfolgte als auf einer konzentrierteren. Auch wir konnten des öfteren bei Blattstücken ein und desselben Blattes unter sonst gleichen äusseren Bedingungen auf niedrig prozentischen Zuckerlösungen reichlichere Stärkebildung feststellen als auf höher prozentischen (*Agapanthus umbellatus*). Zuckerblätter sollen erst bei besonders hoher Zuckerkonzentration der Aussenlösung im Dunkeln Stärke bilden. Wir können dies nicht ohne weiteres bestätigen. Bei begünstigter Transpiration brachten wir typische Zuckerblätter von *Hemerocallis fulva* und *Iris florentina* auf 2,5% Rohrzuckerlösung zu reichlicher Stärkebildung. Es scheint also die Stärkebildung im Dunkeln nicht direkt von der Zuckerkonzentration der Aussenlösung abhängig zu sein, sondern von der Geschwindigkeit der Zucker-Aufnahme, die wohl unter dem Einflusse der verschiedenen Zuckerkonzentrationen verschieden ist, aber z.B. auch durch die Transpiration beeinflusst wird.

Ein Unterschied in der Stärkebildung aus selbst erzeugtem oder künstlich zugeführtem Zucker scheint nach unsern Untersuchungen nicht zu bestehen. Auf hypertonicen Zuckerlösungen trat bei gewissen Versuchsblättern trotz bestehender Plasmolyse Stärkebildung im Dunkeln ein (*Clivia nobilis*). Es braucht dieses nicht unbedingt auf Zuckerassimilation zurückgeführt werden. Nach PFEFFER (57, p. 308) wird, "wenn der Zucker etc. bis zu dem Grenzwert der Stärkebildung in der Zelle vorhanden ist, auch schon die durch Plasmolyse mit  $\text{KNO}_3$  herbeigeführte Steigerung der Konzentration zur Formation von Stärke führen". So konnten wir denn auch

Blattstücke von *Agapanthus umbellatus* auf einer zur Plasmolyse führenden Lösung eines Gemisches von  $\text{KNO}_3 + \text{Ca}(\text{NO}_3)_2$  im Dunkeln zur Stärkebildung bringen; auf hypotonischen Lösungen gelang uns dies nicht.

Bei der näheren mikroskopischen Betrachtung des Auftretens der durch künstliche Zuckerzufuhr gebildeten Stärke konnten wir feststellen, dass bei allen Versuchen, sowohl bei den auf der Nährlösung aufliegenden Blattstücken als auch bei ganzen, nur mit den Schnittflächen in die Nährlösung tauchenden Blättern, die Stärkebildung - abgesehen von der nächsten Umgebung der Schnittflächen - zuerst längs der Nerven auftrat. Bei den Blättern, denen der Zucker im Transpirationsstrom zugeführt wurde, erscheint dies nicht verwunderlich, das Nervenparenchym erhält eben die Zucker zuerst. Aber auch Blattstücke, deren Nerven-Endigungen aus der Nährflüssigkeit herausragten, und bei denen der Zucker also nur durch die Blattfläche, das Palissaden- und Schwammparenchym in das Blatt gelangen konnte, zeigten zuerst längs der Nerven Stärkebildung und auch dann die reichlichste Stärke-Anhäufung. Mit SCHIMPER (75, p. 757) müssen wir so annehmen, dass die Zellen des Nervenparenchyms "eine viel grössere Anziehungskraft zu gelösten Kohlehydraten besitzen als die eigentlichen Mesophyllzellen", vielleicht dadurch, dass sie schon bei einer niedrigeren Zuckerkonzentration Stärke bilden und aus diesem Grunde reichlich Zucker an sich ziehen können. SCHIMPER (75, p. 758) konnte feststellen, dass stärkefrei gemachte Blätter von *Hydrocharis morsus ranae*, derart auf 3% Zuckerlösung gelegt, dass die freien Enden der Blattstiele aus der Lösung herausragten, bei der Jodprobe nach 24 bzw. 48-stündiger Versuchsdauer das Gefässbündelsystem als schwarzes Netz auf gelbem Grunde zeigten. SCHIMPER (75, p. 759) sagt weiter: "In mehr anschaulicher Weise hätte, glaube ich, die ungleiche Anziehungskraft der Mesophyll- und Scheidenzellen zum Zucker nicht nachgewiesen werden können, und die Bedeutung dieser Ungleichheit für die Ableitung der Assimilate braucht wohl nicht betont zu werden. Worin dieselbe aber besteht, wird wohl am besten unerörtert bleiben". Auch hier sollen uns die folgenden Untersuchungen weitere Aufschlüsse geben.

#### VERSUCHE BEI VERDUNKLUNG VORHER MIT ASSIMILATEN REICHLICH ANGEFÜLLTER LAUBBLÄTTER.

Die in den vorhergehenden Versuchen durch Unterbindung der Ableitung und durch Assimilation in Kohlensäure-angereicherter Luft oder bei künstlicher Zuckerzufuhr reichlich mit Assimilaten angefüllten Laubblätter, bei denen sich die Nerven stets als besonders stärkeereich gezeigt hatten, wurden verdunkelt und der Gang des Verschwindens der Stärke und der reduzierenden Zucker festgestellt. Die Auflösung der Stärke erfolgte in allen Versuchsblättern derart, dass die Stärke zuerst aus dem Palissadengewebe, dann aus dem Schwammparenchym - wenn ein solches vorhanden war - und zuletzt aus dem Nervenparenchym verschwand, in diesem von den feinsten nach den Hauptnerven und dann in basipetaler Richtung fortschreitend. SCHIMPER kam durch seine Untersuchungen an unter normalen Assimilationsbedingungen mit Assimilaten angefüllten Stärkeblättern zu der Unterscheidung zweier verschiedener Stärkeblatt-Typen. In *Hydrocharis morsus ranae* fand er eine Pflanze, in deren Blättern man bei Verdunkelung ein direktes Wandern der Stärke - wie bei unsern Versuchs-Ergebnissen - vor Augen zu haben glaubte. Als Repräsentanten des zweiten Typus führt er *Impatiens parviflora* an, wo die Stärke-Auflösung zuerst im Nervenparenchym und von diesem fortschreitend nach den mehr entfernten Zellen des Mesophylls stattfand. Dieser Unterschied fällt also bei reichlich mit Assimilaten angefüllten Stärkeblättern weg. Erst bei der Untersuchung der verdunkelten Blätter auf reduzierende Zucker konnten wir die beiden Stärkeblatt-Typen wieder erkennen. Während bei dem einen Typus (*Hydrocharis* u. s. w.) durch Verdunkelung eine Änderung in der Menge der reduzierten Zucker mit unserer FEHLING'schen Probe in den ersten Versuchstagen nicht feststellbar war, konnten wir bei dem andern Typus (*Impatiens*, *Ricinus*) eine deutliche Vermehrung derselben im Verhältnis zu assimilierenden Blättern feststellen, die - wie wir noch sehen werden - auch bei den osmotischen Druckmessungen zum Ausdruck kam. SCHIMPER fand bei seinen Verdunke-

lungsversuchen das gleiche und bezeichnet es als besonders auffallend (p. 741), "dass die Glycose sich in den abgetrennten Blattflächen anhäuften, ohne wieder in Stärke umgewandelt zu werden". SAPOSCHNIKOFF (72, p. 300) sagt bei der Erklärung des Widerspruchs, dass die Blätter einerseits den Zucker bis 6,8% Konzentration anhäufen, andererseits die Kondensation des Zuckers schon bei 2% Gehalt anfängt: "Es bleibt dies kein Widerspruch, wenn man annimmt, dass hier zwei gegenseitige Prozesse gleichzeitig stattfinden: Bildung der Stärke aus Zucker und Saccharifikation der Stärke, ähnlich wie bei der Bildung des Äthers aus Alkohol unter Mitwirkung der Schwefelsäure. Wir bemerken so nur die Differenz zwischen Bildung u. Auflösung der Stärke".

Ein für die einzelnen Pflanzen verschiedenes Stärkebildungs-Vermögen haben wir schon annehmen müssen und dies als Vermutung auch auf einzelne Gewebe bei Erörterung der Stärke-Anhäufung längs der Nerven ausgedehnt. Unsere jetzigen Untersuchungen zeigen, dass auch ein verschiedenes Stärke-Auflösungsvermögen bei verschiedenen Pflanzen besteht. Dies tritt besonders deutlich bei durch Verdunkelung oder kohlenstofffreie Luft gehinderter Assimilation hervor. Wir fanden in gewissen Blättern (*Impatiens parviflora*, *Ricinus communis*) bei Verdunkelung eine deutliche Anreicherung an reduzierenden Zuckern, die viel grösser ist als bei assimilierenden Blättern. Es überragt hier bei sistierter Assimilation das Stärke-Auflösungsvermögen die Stärke-Bildungsfähigkeit. In den andern Blättern (*Hydrocharis* u. s. w.) blieb bei Verdunkelung und in Kohlensäure-freier Luft die Menge der reduzierenden Zucker ziemlich konstant. Hier überwiegt auch bei sistierter Assimilation die Stärkebildungs-Energie das Stärke-Auflösungsvermögen.

Bei der Annahme einer Änderung des Stärkebildungs- und -Auflösungsvermögens durch äussere Faktoren, z. B. bei gewissen Pflanzen durch sistierte Assimilation, müssen wir bedenken, dass bei beiden Vorgängen Enzyme in Tätigkeit sind, deren Erforschung noch viele ungelöste Fragen zeigt. Wir müssen uns mit der Feststellung der Tatsachen begnügen. Erwähnen wollen wir aber, dass das verschiedene Verhalten der Laubblätter in bezug auf ihr Stärkebildungs- und Lösungsvermögen keinesfalls auf die Menge der in ihnen vorhandenen Diastase zurückzuführen ist, wie schon SCHIMPER (75, p. 742) gezeigt hat. Auch unterliegt es wohl keinem Zweifel, dass nicht überall die gleiche Diastase auftritt, es sind grosse Unterschiede gefunden worden sowohl in bezug auf die Reaktionsprodukte wie auf die Beeinflussung durch äussere Faktoren (33, p. 194). Auch die geringe Stärkebildung längs der Nerven bei gewissen Pflanzen (*Impatiens parviflora*) unter normalen Verhältnissen können wir uns statt der Annahme eines verschiedenen Stärkebildungs-Vermögens so erklären, dass bei ihnen die Stärke-Auflösungsfähigkeit besonders gross ist und so die Stärkebildung bei dem geringen Zufluss an Kohlehydraten übertrifft.

In den unter günstigen Assimilationsbedingungen zur Stärkebildung gebrachten Zuckerblättern erfolgte bei Verdunkelung die Stärkelösung in derselben Weise wie bei den typischen Stärkeblättern, aber sehr verschieden schnell, teilweise gelang sie wegen der eng begrenzten Versuchsdauer überhaupt nicht (*Hyacinthus orientalis*, *Narcissus pseudonarcissus*). Der sehr langsame Stärkeabbau kann seinen Grund in der geringen Transpiration gewisser Zuckerblätter haben. RYWOSCH (62) hat den grossen Einfluss der Transpiration auf den Stärke-Abbau in abgeschnittenen Blättern gezeigt.

Eine längere Versuchsdauer musste unbedingt vermieden werden, es zeigte sich nämlich, dass in zugrunde gehenden Blättern abnorme Verhältnisse auftreten. Wir konnten das zum ersten mal bei einem Blatte einer 50 Tage verdunkelten Topfpflanze von *Clivia nobilis* feststellen. Dies zeigte trotz der sehr langen Verdunkelung eine geringe Neubildung von Stärke an der Blattbasis; eine Kohlensäure-Assimilation konnte nicht stattgefunden haben. Es ist daran zu denken, dass trotz sistierter Assimilation eine Zuwanderung von löslichen Kohlehydraten nach der Blattbasis stattgefunden haben kann, ferner auch, dass Stärke durch Abbau von andern Stoffen - vor allem Eiweiss - entstanden sein kann, oder dass der kritische Punkt der Stärkebildung, d. h. die Zucker-Konzentration, bei der Stärke gebildet wird, geändert worden ist. Welche Erklärungsart die grössere Wahrscheinlichkeit hat, müssen wir unentschieden lassen, Ganz besonders deutlich trat diese Stärkebildung

trotz sistierter Assimilation in Blättern von zur Zeit der Untersuchung schon im Absterben begriffener Pflanzen auf (*Narcissus pseudonarcissus*, *Colchicum byzantinum*). Hand in Hand damit ging bei diesen Blättern - wie wir noch sehen werden - eine Erhöhung der osmotischen Drucke. Es ist dies als eine Krankheitserscheinung anzusehen.

Wir konnten ferner feststellen, dass bei Verdunkelung der mit Assimilaten reichlich angefüllten Blätter die Menge der reduzierenden Zucker während der kurzen Versuchsdauer keine wesentliche Verringerung erfuhr, ja bei gewissen Blättern sich sogar vermehrte durch sehr energische Stärke-Auflösung. Eine Abnahme der reduzierenden Zucker war in den meisten Fällen bei weiterer Verdunkelung erst nach völliger Auflösung der Stärke festzustellen. Diese Abnahme braucht nicht von einer vorherigen völligen Auflösung der Stärke abhängig zu sein, wie Versuche mit *Elodea densa* zeigten, deren Blätter nach Verdunkelung weniger reduzierende Zuckerarten, aber immer noch Stärke zeigten. Es ist hier die Energie der Stärkebildung so gross, dass bei sistierter Assimilation trotz vorhandener Stärke ein Mangel an Zucker entsteht. Zu einem vollkommenen Verschwinden der reduzierenden Zucker kam es bei keinem der Versuchsblätter, es konnte nur an der Blattspitze meist eine stärkere Abnahme festgestellt werden als an der Blattbasis, was auf eine Wanderung der reduzierenden Zucker nach der Blattbasis zu hindeutet. Bei genügend langer Verdunkelung an der Pflanze befindlicher Blätter von *Impatiens parviflora* konnte SCHILPER (75, p. 741) mit Ausnahme der Basis des Hauptnerven ein vollständiges Ausbleiben der Zuckerreaktion mit der FEHLING'schen Probe feststellen. Die reduzierenden Zucker verschwinden zuerst aus dem Mesophyll und den kleinsten Nerven, dann aus dem Hauptnerven. Bei unserer Versuchsanordnung haben wir es nie dazu bringen können, weil der Verbrauch an Zucker in abgeschnittenen Blättern zufolge Atmung u.s.w. nur ein sehr geringer ist. Die Blätter gingen infolge der langen Versuchsdauer vorher zugrunde oder zeigten wenigstens ein krankhaftes Verhalten.

#### EINFLUSS DER ANHÄUFUNG DER ASSIMILATIONSPRODUKTE AUF DEN OSMOTISCHEN DRUCK IN DEN ZELLEN DER LAUBBLÄTTER.

Wir wissen, dass der osmotische Druck einer Zelle Veränderungen unterworfen ist und in verhältnismässig weiten Grenzen variieren kann. Er ist in verschiedenen Geweben derselben Pflanze und auch in den verschiedenen Zellen ein und desselben Gewebes verschieden, was schon de VRIES (91) für die Blätter von *Tradescantia discolor* angibt und was in neueren Arbeiten wieder von URSPRUNG und BLUM (88, 89) eingehend gezeigt ist. Diese suchen ihre Ergebnisse mit der Saugkraft in Beziehung zu bringen, worin sie schon in HANNIG (32) einen Vorläufer haben. Der osmotische Druck ändert sich ferner im Laufe der Entwicklung, und durch die Arbeit von BLUM (5, p. 367) kennen wir auch tägliche Schwankungen des osmotischen Wertes. den grossen Einfluss der in der Umgebung der Zellen herrschenden Konzentration auf den osmotischen Druck haben uns die Arbeiten von ESCHENHAGEN (23), STANGE (73), v. MAYENBURG (38), PANTANELLI (54) und van RYSELBERGHE (9) gezeigt. Ausserst hohe osmotische Drucke und beträchtliche Schwankungen aufgrund der physiologischen Verschiedenheit des Bodens erhielt FITTING (25) bei Wüstenpflanzen der Umgebung von Biskra mit Ausnahme der Sukkulente, die verhältnismässig sehr niedrige Druckwerte aufweisen. Den Einfluss der Temperatur auf den osmotischen Druck der Zelle haben uns unter anderen COPELAND (13) und in neuerer Zeit wieder BLUM (5, p. 380) gezeigt. Nach letzterem (p. 382) bewirkt auch starker Wind eine Steigerung des osmotischen Wertes, während Bodenfeuchtigkeit ihn in den Wurzelgeweben herabsetzt.

Den grossen Einfluss des Lichtes auf den Turgor wies als erster COPELAND nach. Unbeachtet gelassen haben wir bisher die Arbeiten von DIXON und ATKINS (21, 22). Bei ihnen findet die Bestimmung der Gefrierpunktserniedrigung Verwendung, die uns wohl kaum den wirklichen in der lebenden Zelle bestehenden osmotischen Druck angibt. FITTING (25, p. 223) sagt, dass diese und alle ähnlichen ausschliesslich an ausgepressten Zellsäften gewonnenen Resultate nur selten Rückschlüsse auf die

osmotischen Drucke in den unverletzten Zellen erlauben dürften, autolytische und andere Prozesse sind ja während und nach der Zertrümmerung der Zelle ganz unvermeidlich. DIXON und ATKINS fanden bei an der Pflanze befindlichen und abgeschnittenen Blättern einen wesentlichen Einfluss des Lichtes auf die Höhe des osmotischen Druckes. Durch vergleichende osmotische Bestimmungen bewiesen sie (p. 242) an Blättern von *Hedera Helix*, welche an der Süd- bzw. Nordseite des Hauses gewachsen waren, an der besonnten Seite eine Steigerung des osmotischen Wertes infolge vermehrter Assimilation und Transpiration. In abgeschnittenen Blättern von *Syringa vulgaris*, die mit den Stielen in Wasser tauchend 1 1/2 Stunden der Sonne exponiert waren, stieg der Druck während dieser Zeit von 17,12 auf 25,68 Atm. BLUM (5, p. 381) konnte bei seinen plasmolytischen Untersuchungen des Einflusses der Besonnung auf den osmotischen Wert lange nicht so grosse Unterschiede feststellen, er folgerte auch nur (p. 383), dass durch Besonnung eine Erhöhung des osmotischen Wertes der Epidermis eintritt. Die anderen Gewebe verhielten sich bei seinen Versuchen sehr abweichend, in den Mesophyllzellen des Buchenblattes erhielt er trotz Besonnung keine Erhöhung des osmotischen Wertes.

Wenden wir uns der Frage zu, welche Substanzen die Haupt-Bedeutung für die Aufrechterhaltung und regulatorische Steigerung des Zell-Turgors besitzen, so bedarf dies noch der näheren Feststellung. Die Assimilation als solche ist nicht der leitende Faktor. PFEFFER (57, p. 123) sagt, dass mit der Ansammlung von gelösten Reservestoffen etc. die z.T. sehr ansehnliche Turgorkraft offenbar nur accessorsch zu Stande kommt, während mit Vorliebe die Produktion organischer Säuren zur Herstellung und Regulation des Turgors als Hauptaufgabe benützt wird. Auch COPELAND (13) kommt zu der Folgerung, dass Kohlehydrate für die Änderung des Turgors durch Temperatur und Licht nicht verantwortlich sind. Er sagt (p. 9): "Die Grösse des Turgors gewöhnlicher Wurzeln, Stengel und Blätter ist nur in sehr entferntem Masse von der Assimilation abhängig und die Substanz, die den Turgor verursacht, kann nicht benützt werden, um die Pflanze vor dem Absterben zu bewahren". Wir müssen nach ihm zwei voneinander ziemlich unabhängige Elemente im Turgor unterscheiden, eines, das hauptsächlich Eigentum der einzelnen Zelle ist - der eigentlich osmotisch wirksame Stoff, welcher nicht von der Ernährung unmittelbar abhängig ist - und eines, das zur Nahrung der Pflanze gehört. STANGE (79, p. 449 u. 397) gibt an, dass die geringe osmotische Druckhöhe bei Verdunkelung sicher nicht allein der sistierten Assimilation im Chlorophyllapparat zuzuschreiben ist, sondern hauptsächlich einer verminderten Aufnahme anorganischen Materials, es besteht eine gewisse Regulation zwischen den assimilatorisch produzierten Stoffmengen und den aus dem Substrat aufgenommenen Stoffen in osmotischer Beziehung: "wenn nun auch an keine direkte Wirkung des Lichtes auf die osmotischen Vorgänge gedacht werden kann in der Weise, wie es z.B. für die Temperatur gilt, so muss doch die Lichtwirkung mit den die osmotische Leistung regulierenden Faktoren in irgend einer unbekanntem Beziehung durch auslösende Wirkung verkettet sein".

Bei der Turgor-Regulation infolge Konzentrationsveränderungen der Aussenlösung hat BSCHENHAGEN (23) gefunden, dass die in der Aussenlösung vorhandenen Substanzen nur in sehr geringem Masse in die Zelle einzudringen vermögen. Die Zelle muss also in ihrem Innern osmotisch wirkende Substanzen selbst bilden, deren Natur sich bisher jedoch nicht genau hat feststellen lassen. v. MAYENBURG (38) gelang es wenigstens, bestimmte Körper dabei auszuschliessen, so organische Säuren, Stickstoffverbindungen, Glycosen und Saccharose. Vielleicht handelt es sich dabei um sehr leicht spaltbare Oxydationsprodukte von Glycosen, wie sie z.B. unter dem Namen von Glyconsäuren bekannt sind (NATHANSON (51), p. 45).

DIXON und ATKINS (21) kommen durch Heranziehung ihrer Molekulargewichts-Bestimmungen zu der Ansicht, dass die beobachtete Verschiedenheit des osmotischen Druckes in belichteten und verdunkelten Pflanzen vermutlich vor allem von dem Schwanken des Kohlenhydrat-Gehaltes der Zelle abhängig sei. Assimilation führt zu einer Erhöhung im osmotischen Drucke und im Molekulargewichte des Safts, eine ähnliche aber geringere Erhöhung des osmotischen Druckes und eine ähnliche Erhöhung des Molekulargewichts beobachteten die beiden Forscher in abgeschnittenen, verdunkelten Blättern, was sie durch die Hydrolyse von Saccharose und Stärke zu er-

klären suchen. Wir können diesen Folgerungen wegen der kryoskopischen Untersuchungsmethode nur wenig Wert beimessen.

Wenn wir so annehmen müssen, dass die Assimilation als solche für den osmotischen Druck und seine Regulation in der Zelle nicht massgebend ist, so kann es in Hinsicht auf den Turgor doch nicht gleichgültig sein, ob sich die Assimilate in osmotisch wirksamer oder unwirksamer Form in der Zelle ansammeln. Für den in den Zellen herrschenden osmotischen Druck sind ja alle gelösten Stoffe verantwortlich zu machen, welche durch die Plasmahaut nicht exosmieren können. PFEFFER (57, p. 122) führt an, dass in der Zuckerrübe und in der Küchenzwiebel, wo der Turgor 5 - 6%  $\text{KNO}_3$  = 15 - 21 Atm. erreicht oder überschreitet, mehr als die Hälfte der osmotischen Leistung durch den aufgespeicherten Rohrzucker bzw. die Glycose hervorgebracht wird. Er sagt weiter (p. 123): "Mit Hilfe unlöslicher Körper (Stärke, Öl, Eiweiss) können Reservestoffe ohne Steigerung des osmotischen Druckes angehäuft werden, und schon die Kondensation von 2 Molekülen der Monosaccharide zu einem Disaccharid (Rohrzucker) wird die osmotische Energie auf die Hälfte herabsetzen. Dagegen führt es zu keiner Vermehrung der Zahl der Moleküle und des osmotischen Drucks, wenn der hinzutretende Zucker mit einem bereits in der Zelle vorhandenen Körper eine glykosidartige Bindung eingeht". Nach H. FISCHER (24, p. 237) beruht der Wert der Stärkebildung lediglich - von der Funktion als Statolithen abgesehen - auf der Herabsetzung des Turgors, welcher bei Füllung der Zelle mit entsprechenden Mengen einfachen Zuckers unerträglich gross werden würde. Unsere Aufgabe war es nun, zu zeigen, ob und inwieweit der osmotische Druck durch Anhäufung der Assimilationsprodukte in den Laubblättern gesteigert wird.

#### VORVERSUCHE.

Unsere Vorversuche befassten sich mit der Bestimmung der osmotischen Werte in den Zellen an der Pflanze befindlicher Blätter bei Assimilation in normaler Luft und bei sistierter Assimilation. Wir fanden, dass bei Verdunkelung an der Pflanze befindlicher, vorher normal mit Assimilaten angefüllter Laubblätter in den Zellen teilweise eine Turgor-Erniedrigung eintritt (*Tulipa Gesneriana*, *Hycincithus orientalis*, *Agapanthus umbellatus*, *Clivia nobilis*, *Elodea densa*), teilweise der Turgor der gleiche bleibt (*Iris florentina*, *Allium Cepa*, *Saxifraga Germ.*, *Typha latifolia*), teilweise sich erhöht (*Ricinus communis*). Die beobachtete, wenn auch geringe Verminderung der reduzierenden Zucker bei durch Verdunkelung genügend lange sistierter Assimilation in all' diesen Blättern liess allgemein eine Erniedrigung der osmotischen Werte in den Zellen vermuten. Es zeigten aber z.B. *Iris* und *Allium* trotz deutlich erkennbaren verschiedenen Zuckermengen den gleichen Turgor. In den Blattzellen von *Clivia* und *Elodea* konnten wir wiederum eine beträchtliche Abnahme des Turgors bei Verdunkelung feststellen, ohne dass bei unserer allerdings groben Untersuchungsmethode mittels der FEHLING'schen Probe ein Unterschied in den schon normal nur geringen Mengen an reduzierenden Zuckern nachweisbar gewesen wäre. Eine *Clivia*-Topfpflanze zeigte sogar - allerdings nach sehr langer Verdunkelung - eine beträchtliche Turgor-Erniedrigung (0,275 NaCl vor der Verdunkelung, 0,20 NaCl nach 50-tägiger Verdunkelung) und dennoch eine deutliche Neubildung von Stärke. Wir haben das letztere schon früher erwähnt und als Grund dafür krankhafte Veränderungen zufolge der langen Versuchsdauer angegeben. Wir sagten damals, dass eventuell trotz sistierter Assimilation eine Zuwanderung von Kohlehydraten nach der Blattbasis stattgefunden haben könnte. Unsere osmotischen Messungen zeigen, dass die eventuelle Vermehrung der löslichen Kohlehydrate an der Blattbasis jedenfalls nicht so gross ist, dass dadurch die Erniedrigung des osmotischen Druckes hätte aufgehoben werden können.

Am ehesten leuchtet uns noch die beobachtete geringe Turgor-Erhöhung durch Verdunkelung bei *Ricinus*- und abgeschnittenen *Impatiens*-Blättern ein. Wir haben schon gesehen, dass diese Blätter bei Verdunkelung in abgeschnittenem Zustande die reduzierenden Zucker in grösseren Mengen anhäufen als normal an der Pflanze im Lichte assimilierende Blätter, und dieses durch eine diesen Blättern eigentümliche besonders energische Stärkeauflösung bei Verdunkelung erklärt. Die reichli-

chere Anhäufung der Kohlehydrate in löslicher Form gibt sich auch in der Turgor-Erhöhung zu erkennen. Wenn dies auch bei an der Pflanze befindlichen *Ricinus*-Blättern eintrat, so müssen wir dabei bedenken, dass die Versuche Ende August vorgenommen wurden, wo die Pflanze den Höhepunkt ihrer Entwicklung schon überschritten hatte und wegen geringen Verbrauches nur eine geringe Ableitung der Assimilate stattfand, die von der energischen Auflösung der Stärke weit übertroffen wurde. Bei abgeschnittenen, verdunkelten Blättern von *Eloëa densa* und *Verbascum nigrum* trat eine Turgor-Erniedrigung ein und doch war die Stärke noch nicht vollkommen verschwunden, also selbst dieser in der Zelle deponierte Reservestoff findet zur Regulation des Turgors hier keine Verwendung. Man könnte daran denken, dass die diesen Pflanzen eigentümliche Stärke-Lösungsenergie dafür zu gering ist.

In Kohlensäure-freier Luft haben wir trotz sistierter Assimilation und der damit verbundenen Verminderung der Assimilate keine Turgor-Abnahme in den Laubblättern feststellen können. Es kann dies damit zusammenhängen, dass die CO<sub>2</sub>-Assimilation in kohlensäurefreier Luft im Licht nicht ganz gehindert ist, sondern die im Atmungsprozess erzeugte Kohlensäure dazu benützt wird, oder dass eine spezifische direkte oder indirekte Wirkung des Lichtes besteht. Dieses letztere haben uns die speziell darauf gerichteten schon erwähnten Untersuchungen einer ganzen Anzahl Forscher (13) gezeigt. Ob das Licht als solches irgend welche photochemischen Prozesse hervorruft, die zur Turgor-Erhöhung führen, oder nur indirekt durch Beeinflussung anderer Faktoren wirkt - wir denken dabei besonders an die Transpiration - muss unentschieden bleiben.

Wir müssen annehmen, dass durch Entzug des Lichtes bei allen Pflanzen eine Turgor-Erniedrigung eintritt, die durch den Verbrauch der löslichen Assimilate teilweise noch vergrößert werden kann, teilweise aber ebenso auch durch eine energische Umbildung angesammelter Reservestoffe in lösliche Stoffe kleineren Molekulargewichts kompensiert, ja übertroffen werden kann. Unsere Vorversuche zeigen so in nur geringem Masse eine Beziehung zwischen Assimilation bzw. aufgespeicherten Assimilaten und osmotischem Druck in den Zellen der Laubblätter. Dennoch kann das in Hinsicht auf den Turgor einer Zelle nicht gleichgültig sein, ob sich die Assimilate in löslicher, osmotisch wirksamer oder fester, osmotisch unwirksamer Form in der Zelle ansammeln. Dies sollten uns die Hauptversuche zeigen.

#### HAUPTVERSUCHE.

Es wurde bei den Hauptversuchen nach Möglichkeit folgende Versuchsanordnung eingehalten: Möglichst gleiche, ausgewachsene Blätter der betreffenden Pflanzen wurden im Freien abgeschnitten, ihr osmotischer Wert bestimmt und mikrochemische Untersuchungen kleiner Blattstücke auf Stärke und reduzierende Zucker vorgenommen. Die Blätter kamen dann mit dem Stiele bzw. Basalteile in kleine mit Leitungswasser gefüllte Bechergläser. Ein Blatt wurde in den mit 5% CO<sub>2</sub> angereicherten Apparat gebracht, ein zweites Blatt dicht daneben in normaler Luft aufgestellt, so dass die Lichtverhältnisse und die übrigen äusseren Bedingungen die gleichen waren, ein drittes Blatt wurde durch Pappzylinder verdunkelt, und Stücke dieser drei Blätter oder eines vierten Blattes wurden - die die meisten Spaltöffnungen führenden Seiten der umgebenden Luft zugekehrt - auf verschieden prozentige Zuckerpflösungen gelegt und verdunkelt. Es wurde besonders darauf geachtet, dass Temperatur und Feuchtigkeitsgehalt der umgebenden Luft möglichst gleich waren; die in normaler Luft dem Lichte ausgesetzten Blätter waren deshalb mit einer Glasglocke überdeckt. Gewöhnlich hatten die im Licht assimilierenden Blätter bis früh in die 11. Stunde direktes Sonnenlicht, die übrige Zeit möglichst ungeschwächtes Tageslicht. Nach 3 - 4 Tagen - das Maximum der Assimilat-Anhäufung war dann sicherlich erreicht - wurden die Versuche abgebrochen, die Blätter, welche natürlich nicht irgend wie sichtlich gelitten haben durften, wieder plasmolytisch untersucht und auf Stärke und reduzierende Zucker mikroskopisch geprüft. Mit den Blattresten - meistens zeigten sie aber bald Krankheitserscheinungen - wurden zum Teil weitere Versuche angestellt, indem sie für einige Tage in normaler Luft ins Licht oder ins Dunkle gestellt wurden, um nunmehrige Änderungen im osmotischen Drucke und in

der Speicherung der Kohlehydrate festzustellen.

a. Stärkeblätter.

Bei den in dieser Weise angestellten Versuchen mit Stärkeblättern kamen wir zu folgenden Ergebnissen:

*Elodea densa* ergab kein bestimmtes Resultat. Die Pflanze ist sehr empfindlich und zeigte normal verschiedene Turgorwerte, wohl vor allem je nach Temperatur und Aussenkonzentration. Die plasmolytischen Grenzwerte schwankten in unsern Versuchen bei an der Pflanze befindlichen Blättern ohne irgendwelche äussere Eingriffe zwischen 0,25 und 0,35  $\text{KNO}_3$ . An verdunkelten Blättern sank der osmotische Wert bis auf 0,20  $\text{KNO}_3$ , in Kohlensäure-angereicherter Wasser fanden wir ihn gleichmässig als 0,35  $\text{KNO}_3$ , auf den verschiedenprozentigen Zuckerlösungen im Licht und im Dunkeln als 0,30 - 0,35  $\text{KNO}_3$ , in den beiden letzten Fällen bei reichlichster Anhäufung von Stärke. Ein Fall, bei welchem der osmotische Druck in Blattstücken, die in 1 und 2 % Traubenzuckerlösung lagen, als 0,45  $\text{KNO}_3$  gefunden wurde, muss als Ausnahme angesehen werden, worauf auch die nur hier beobachtete starke Plasmaströmung deutete.

Bei *Ricinus communis* konnten wir eine geringe Turgor-Erhöhung - von 0,35 auf 0,375  $\text{NaCl}$  - bei Assimilation künstlich dargebotener Zuckerlösung im Dunkeln beobachten. Dies wundert uns nicht besonders, da wir ja in *Ricinus communis* schon eine Pflanze gefunden haben, welche im Dunkeln sehr energisch die Stärke hydrolysiert. In Kohlensäure-angereicherter Luft im Licht fanden wir trotz Maximalanhäufung der Stärke keine Erhöhung des osmotischen Wertes (0,35  $\text{NaCl}$ ) im Verhältnis zu normalen, viel stärkerärmeren Blättern an der Pflanze.

*Impatiens parviflora* zeigte uns sowohl in Kohlensäure-angereicherter Luft als auch auf verschieden prozentigen Zuckerlösungen einen etwas höheren osmotischen Wert (0,30  $\text{NaCl}$ ) als normal (0,25  $\text{NaCl}$ ). Wir wissen, dass auch diese Pflanze die Stärke sehr energisch hydrolysiert, sehen aber hier einen Unterschied zu *Ricinus*, in welcher nur bei Verdunkelung eine geringe Turgor-Erhöhung eintrat. Während also bei *Impatiens* sowohl im Licht als auch im Dunkeln bei begünstigter Assimilation energischer Stärkeabbau stattfindet, scheint dies bei *Ricinus* nur im Dunkeln der Fall zu sein.

Bei *Clivia nobilis* wurde der osmotische Wert in den Blattzellen, sowohl bei Blättern an der Pflanze, bei denen geringe Stärkebildung nur im Nerven-Parenchym festzustellen war, als auch in abgeschnittenen, in normaler und in Kohlensäure-angereicherter Luft assimilierenden Blättern (bei diesen trat reichlichste Stärkebildung im Mesophyll auf) gleichmässig als 0,25  $\text{NaCl}$  gefunden. Auch auf verschiedenprozentigen Rohrzuckerlösungen im Dunkeln zu reichlicher Stärkebildung gebrachte Blattstücke zeigten in den Zellen einen osmotischen Druck von 0,25  $\text{NaCl}$ .

Bei *Agapanthus umbellatus*, deren Blätter an der Pflanze unter normalen Bedingungen reichlich reduzierenden Zucker führen, aber nur im Juli und August etwas Stärke im Nervenparenchym aufweisen, zeigten die plasmolytischen Untersuchungen nach begünstigter Assimilation in Kohlensäure-angereicherter Luft im Licht und auf Zuckerlösungen im Dunkeln (wobei im ganzen Mesophyll reichlichste Stärkebildung eintrat) keine wesentlichen Änderungen der osmotischen Werte. Diese schwankten gleichmässig zwischen 0,30 und 0,35  $\text{KNO}_3$  bzw. waren gleichmässig 0,225  $\text{NaCl}$ .

*Convallaria majalis* wird von KYLIN (35) zu den Zuckerblättern gerechnet, es hat aber wenig reduzierenden Zucker und bildet so nach KYLIN eine Ausnahme zu dem Satz von SCHIMPER (75, p. 786), dass sich der Gehalt an Stärke und an reduzierenden Zuckern umgekehrt zueinander verhalten. Unsere Untersuchungen zeigten, dass diese Blätter abgeschnitten und bei begünstigter Assimilation ganz besonders reichlich Stärke bilden, wie wenige der typischen Stärkeblätter. Der osmotische Wert änderte sich trotz reichlichster Anhäufung von Stärke bei begünstigter Assimilation nicht, er wurde gleichmässig als 0,35  $\text{NaCl}$  gefunden. Unter Berücksichtigung der noch anzuführenden Ergebnisse bei Zuckerblättern müssen wir *Convallaria majalis* zu den Stärkeblättern rechnen. Es ist anzunehmen, dass die zur Stärkebildung

nötige Zuckerkonzentration schon unter normalen Verhältnissen in den Blattzellen erreicht ist und nur die Ableitung die Stärkebildung verhindert.

All diese Ergebnisse bei Stärkeblättern, die also unter normalen Verhältnissen schon Stärkebildung zeigen, weisen keine wesentliche Änderung der osmotischen Werte in den Blattzellen auf, trotz der mit der begünstigten Assimilation in Kohlensäure-angereicherter Luft und auf Zuckerlösungen verbundenen, durch Hinderung der Ableitung noch vergrösserten, reichlichsten Anhäufung der Assimilationsprodukte. Es wäre daraus zu folgern, dass bei diesen Blättern alle Überproduktion an Assimilaten in osmotisch unwirksamer, fester Form - der Stärke - aufgespeichert u. so der osmotische Druck auch bei reichlicher Anhäufung der Assimilate nicht geändert wird. Dem stehen die schon erwähnten Ergebnisse der Untersuchung von MENZE (37) gegenüber, der gewichtsanalytisch in abgeschnittenen Stärkeblättern sogar schon bei Assimilation in normaler Luft eine Vermehrung des Gehaltes an reduzierenden Zuckern feststellen konnte, die eine Erhöhung des osmotischen Druckes zur Folge haben müsste. Für unser abweichendes Verhalten sind viele Erklärungsmöglichkeiten gegeben. PFEFFER (57, p. 123) sagt, dass es zu keiner Vermehrung der Zahl der Moleküle und des osmotischen Druckes führt, wenn der hinzutretende Zucker mit einem bereits in der Zelle vorhandenen Körper eine glycosidartige Bindung eingeht; auch an die Möglichkeit einer Kompensation ist nach ihm zu denken. Die einfachste und vielleicht auch wahrscheinlichste Erklärung ist wohl, dass die Wirkung der geringen Vermehrung an reduzierenden Zuckern, die durch quantitative Untersuchungen sehr wohl feststellbar ist, bei der angewandten, verhältnismässig groben plasmolytischen Untersuchungsmethode innerhalb der Fehlergrenzen lag.

#### b. Zuckerblätter.

Zuckerblätter, die also unter normalen Bedingungen keine oder sehr selten Stärke bilden, zeigten uns ganz andere Ergebnisse der plasmolytischen Untersuchungen bei den verschiedenen Assimilationsbedingungen.

*Hyacinthus orientalis* hatte im Dunkeln auf 20% Rohrzuckerlösung ihren osmotischen Wert beträchtlich erhöht, von 0,35 auf 0,55  $\text{KNO}_3$ , also um nahezu 60% und zeigte dabei reichliche Stärkebildung.

*Hemerocallis fulva* steigerte ihren osmotischen Druck bei begünstigter Assimilation ganz bedeutend (von 0,30 auf 0,50  $\text{NaCl}$ ) und bildete dabei reichlich Stärke. Abgeschnittene in normaler Luft assimilierende Blätter erhöhten ihren osmotischen Wert ebenfalls, doch nicht auf die Höhe wie in Kohlensäure-angereicherter Luft oder auf Zuckerlösungen, zeigten aber auch keine Stärkebildung.

Bei *Narcissus pseudonarcissus* führte begünstigte Assimilation in Kohlensäure-angereicherter Luft zu einer bedeutenden Erhöhung des osmotischen Wertes (von 0,30 auf 0,45  $\text{NaCl}$ ) und gleichzeitig zu reichlicher Stärkebildung. Die auf verschiedenen Rohrzucker-Lösungen liegenden Blattstücke litten sehr schnell, wir konnten bei ihnen weder eine Stärkebildung feststellen, noch plasmolytische Untersuchungen vornehmen.

Abgeschnittene Blätter von *Iris germanica* erhöhten bei Assimilation sowohl in normaler als auch in Kohlensäure-angereicherter Luft und im Dunkeln auf Rohrzuckerlösungen (sie brachten es dabei zu reichlicher Stärkebildung) ihre osmotischen Drucke auf einen ziemlich gleichmässigen Wert von 0,45 - 0,50  $\text{NaCl}$ , während sie an der Pflanze nur 0,30  $\text{NaCl}$  aufwiesen.

Abgeschnittene Blätter von *Iris florentina* erhöhten bei Assimilation in Kohlensäure-angereicherter Luft ihren osmotischen Wert bis zu 100% (von 0,30 bis 0,60  $\text{NaCl}$ ) und bildeten dabei reichlich Stärke. Dieselbe oder wenigstens nahezu gleiche Erhöhung des osmotischen Wertes und gleich reichliche Stärkebildung wurde bei Assimilation künstlich zugeführter Zuckerarten im Dunkeln erreicht. Auch bei Assimilation in abgeschnittenem Zustand in normaler Luft erhöhte *Iris florentina* den osmotischen Wert in den Blättern, aber es wurde dabei nie die Höhe wie bei begünstigter Assimilation erreicht. Im Einklang damit steht, dass abgeschnittene Blätter in normaler Luft auch nie zur Stärkebildung gebracht wurden.

Wir sehen an diesen Ergebnissen, dass Zuckerblätter bei Hinderung der Assimi-

lat-Ableitung und bei begünstigter Assimilation in Kohlensäure-angereicherter Luft und auf Zuckerlösungen im Gegensatz zu Stärkeblättern ihren osmotischen Druck beträchtlich erhöhen. Diese Steigerung ist auf die Anhäufung der Assimilate in gelöster Form (des Zuckers) zurückzuführen. Wir sehen den osmotischen Druck in den Zuckerblättern nur bis zu einem bestimmten Wert anwachsen, bei dem dann Stärkebildung eintritt. Man steigert er sich nicht wesentlich weiter, die Zuckerblätter verhalten sich jetzt wie typische Stärkeblätter. Wir folgern dies daraus, dass sowohl in Kohlensäure-angereicherter Luft als auch auf den verschiedenen Zuckerlösungen bei ganz verschiedener Versuchsdauer und verschieden reichlicher Stärkebildung der erreichte osmotische Druck genau oder annähernd der gleiche ist. Wenn wir bei gleichartigen Versuchen teilweise in geringem Masse abweichende osmotische Werte erhielten, so muss dies auf innere und äussere mit der Assimilation nicht direkt zusammenhängende Ursachen zurückgeführt werden - das Licht haben wir schon als eine solche Ursache erkannt. Wir müssen immer bedenken, dass Gleichgewicht oder Verschiedenheit im osmotischen Druck nicht ohne weiteres Schlüsse auf die einzelnen ihn hervorruhenden Stoffe zulässt und Stärkebildung nur von der in der Zelle vorkommenden Zuckerkonzentration abhängt, nicht von osmotischen Druck. Bei abgeschnittenen, ohne besondere Begünstigung in normaler Luft assimilierenden Zuckerblättern nähern sich die osmotischen Werte den bei begünstigter Assimilation erhaltenen oder erreichen diese sogar bald, nämlich dann, wenn bei ihnen schon durch Unterbindung der Assimilat-Abwanderung unter sonst normalen Verhältnissen die zur Stärkebildung nötige Zuckerkonzentration erreicht wird, wie z.B. bei *Iris germanica*.

Eine Ausnahme von der für Zuckerblätter geltenden Regel macht *Allium Cepa*, deren Blätter wir durch begünstigte Assimilation in Kohlensäure-angereicherter Luft und auf Zuckerlösungen zu keiner Erhöhung ihres osmotischen Wertes bringen konnten. Es liess sich aber auch keine Vermehrung der schon normal sehr reichlich vorhandenen reduzierenden Zuckerarten feststellen. Der osmotische Druck blieb gleichmässig 0,25 NaCl. Man kann daran denken, dass die Blätter von *Allium Cepa* die Fähigkeit verloren haben, die reduzierenden Zucker in höherer Konzentration anzuhäufen und damit ihren osmotischen Druck zu steigern. Die Assimilationsprodukte können sich in einer bisher noch nicht bekannten, osmotisch unwirksamen Form aufspeichern. Schon STAHL (78, p. 561) meint, dass der Konzentration des Zellsaftes in Laubblättern auch durch Umwandlung des Zuckers in Öl entgegenge- arbeitet werden kann. Bei den übrigen von uns untersuchten Zuckerblättern scheint dies nicht der Fall zu sein. In gutem Einklang mit unsern Versuchsergebnissen bei *Allium Cepa* steht die Tatsache, dass die vielen Bemühungen, diese Pflanze durch begünstigte Assimilation (besonders auf Zuckerlösungen) zur Stärkebildung zu bringen, bisher vergebens gewesen sind.

Besonders zu erwähnen wäre noch das plasmolytische Verhalten von abgeschnittenen, im Absterben begriffenen Blättern. In diesen konnten wir bei Assimilation in normaler Luft und selbst bei sistierter Assimilation durch Verdunkeln eine beträchtliche Erhöhung des osmotischen Wertes feststellen. Auch TSWEPT (87, p. 88) erschienen bei absterbenden Blättern zur Ausführung der Plasmolyse stärkere Lösungen nötig als normal. Unsere Versuche ergaben folgendes:

Ein abgeschnittenes Blatt von *Clivia nobilis*, welches während 4-tägiger Assimilation in Kohlensäure-angereicherter Luft reichlich Stärke gebildet hatte, wurde nun in normale Luft gebracht. Nach 7-tägiger Assimilation darin war der Turgor auf 0,30 NaCl gestiegen und das Blatt zeigte noch vermehrte Stärkebildung. Nach weiteren 10 Tagen hatte sich der osmotische Wert auf 0,45 NaCl gesteigert, ohne dass das Blatt äusserlich geschädigt erschien. Ein in Zuckerlösung stehendes Blatt derselben Pflanze hatte nach 7 Tagen nur im eintauchenden Blatteil Stärke gebildet, als plasmolytischen Grenzwert ergab es normal 0,25 NaCl. Dasselbe Blatt in Wasser stehend in normaler Luft weiter assimilierend, hatte den Turgor auf 0,45 NaCl erhöht und zeigte im ganzen Blatt längs der Nerven reichliche Stärkebildung.

Ein abgeschnittenes Blatt von *Narcissus pseudonarcissus*, welches nach 3-tägiger Assimilation in Kohlensäure-angereicherter Luft den osmotischen Wert von 0,30 auf 0,45 NaCl gesteigert und reichlich Stärke gebildet hatte, assimilierte wei-

tere 3 Tage in normaler Luft, hatte darnach seinen Turgor auf 0,55 NaCl erhöht und war voll gepfropft von Stärke. Auch ein in Wasser stehendes, 3 Tage verdunkeltes Blatt hatte seinen osmotischen Wert um ein geringes (von 0,35 auf 0,375 NaCl) erhöht und dabei etwas Stärke gebildet.

Ein abgeschnittenes, 4 Tage verdunkeltes Blatt von *HomeroCallia fulva* zeigt ebenfalls eine geringe Turgor-Erhöhung (von 0,30 auf 0,35 NaCl) und etwas Stärkebildung im Nervenparenchym.

Abgeschnittene Blätter von *Colchicum byzantinum* (Zuckerblatt), deren Vegetationsperiode sich zur Zeit der Untersuchung ihrem Ende näherte, erhöhten ihren osmotischen Wert trotz 5-tägiger sistierter Assimilation durch Verdunkelung von 0,40 auf 0,475 NaCl, zeigten dabei eine Abnahme reduzierender Zucker, aber eine geringe Stärkebildung im Nervenparenchym. Ein abgeschnittenes, 3 Tage in Kohlensäure-angereicherter Luft assimilierendes Blatt hatte seinen osmotischen Druck von 0,40 auf 0,525 NaCl gesteigert und dabei reichlich Stärke gebildet. Dieses Blatt weitere 4 Tage in normaler Luft assimilierend, erhöhte seinen osmotischen Druck weiter auf 0,55 NaCl und war unvermindert vollgepfropft von Stärke. Auch ein abgeschnittenes, 3 Tage in normaler Luft assimilierendes Blatt hatte sehr reichlich Stärke gebildet und zeigte eine Erhöhung der Grenzkonzentration in den Zellen von 0,40 auf 0,525 NaCl.

Wir dürfen diese Turgorerhöhung bei normal oder durch längere Versuchsdauer im Absterben begriffenen Blättern wohl kaum mit der Assimilation in Zusammenhang bringen. Sie erfolgt durch andere, unbekanntere Vorgänge und Stoffe. Damit kann auch die beobachtete Stärkebildung erklärt werden.

Die in der folgenden Tabelle zusammengestellten Ergebnisse unserer plasmolytischen Untersuchungen lassen den Unterschied zwischen Stärke- und Zuckerblättern deutlich erkennen. Wenn wir die gefundenen osmotischen Werte in den unter normalen Bedingungen an der Pflanze befindlichen Blättern der verschiedenen Pflanzen in Beziehung zu ihrer Unterscheidung in Zucker- und Stärkeblätter bringen, so sehen wir, dass alle untersuchten Pflanzen normal einen ziemlich gleichmäßigen osmotischen Druck von 0,25 - 0,35 NaCl in den Blättern aufweisen gleichgiltig, ob es sich um Zucker- oder Stärkeblätter handelt. Bei den Moosen ist (wie ein Vergleich zweier über Moose erschienenen Arbeiten (3, 58) zeigt) folgendes zu erkennen: Die Moosarten, welche nach der RANCKENschen Arbeit lösliche Kohlehydrate führen, sind dieselben, die nach der BENDERschen Arbeit einen höheren osmotischen Druck aufweisen; es ist ein Steigern des osmotischen Wertes von den *Mylophyllen* über die *Saccharophyllen* zu den *Anamylonen* zu beobachten. Auf *Phanerogamen* lässt sich dieses Resultat nach unsern Untersuchungen also nicht erweitern. Dafür spricht auch eine Beobachtung von FITTING (25), wonach reichliche Speicherung von Stärke auch bei solchen Pflanzen vorkommt, die ungewöhnlich hohe osmotische Drücke entwickeln.

Die osmotischen Werte der folgenden Tabelle (bezeichnet mit O.W.) beziehen sich auf NaCl, nur bei *Elodea* und *Agapanthus* auf  $KNO_3$ , sie geben das durch die verschiedenen Versuche gefundene Intervall an. - Die Angaben der Stärkemengen (mit St. bezeichnet) sind Durchschnittswerte.

Stärkeblätter.

Pflanze.		normal an d. Pflanze	abgeschn. verdunk.	abgeschn. in norm. Luft	abgeschn. in CO <sub>2</sub> -angerei- chert. Luft	Blattstücke auf Zuckerlösung verdunkelt
<i>Elodea den- sa.</i>	O.W. St.	0,25-0,35 viel	0,20-0,25 keine	0,30 viel	0,35 sehr viel	0,30-0,35 sehr viel
<i>Ricinus com- munis</i>	O.W. St.	0,35 viel	0,375 keine	0,35 viel	0,35 sehr viel	0,375 viel

Tabelle Stärkeblätter cont.

Pflanze.		normal an d. Pflanze	abgeschn. verdunk.	abgeschn. in norm. Luft	abgeschn. in CO <sub>2</sub> -angerei- chert. Luft	Blattstücke auf Zuckerlösung verdunkelt
Impatiens par- viflora	O.W. St.	0,25 viel	0,30 keine	0,30 viel	0,30 sehr viel	0,30 sehr viel
Agapanthus umbellatus	O.W. St.	0,30-0,35 wenig	0,275 keine	0,30-0,35 wenig	0,30-0,35 viel	0,30-0,35 viel
Convallaria majalis	O.W. St.	0,35 sehr wenig	0,35 keine	0,35 viel	0,35 sehr viel	----- -----

## Zuckerblätter.

Pflanze.		normal an d. Pflanze	abgeschn. verdunk.	abgeschn. in norm. Luft	abgeschn. in CO <sub>2</sub> -angerei- chert. Luft	Blattstücke auf Zuckerlösung verdunkelt
Allium Cepa	O.W. St.	0,25 keine	----- -----	0,20 keine	0,25 keine	0,25 keine
Narcissus pseudonarc.	O.W. St.	0,30-0,325 keine	0,375 wenig	0,35 keine	0,40-0,45 viel	----- keine
Heimerocallis fulva	O.W. St.	0,30 keine	0,35 wenig in Nerv. Par.	0,30-0,45 keine	0,475-0,50 viel	0,50 viel
Iris ger- manica	O.W. St.	0,30 keine	0,30 keine	0,45 viel	0,45-0,50 viel	0,45 viel
Iris floren- tina	O.W. St.	0,30 keine	0,30 keine	0,40-0,45 keine	0,50-0,60 viel	0,50-0,55 viel

## VERHALTEN DER LAUBBLÄTTER BEI PARTIELLER VERDUNKELUNG.

Bei der Untersuchung des Verhaltens der Laubblätter bei partieller Verdunkelung müssen wir zwei verschiedene Methoden unterscheiden. Wir können entweder den Abbau der vorhandenen Stärke in der Verdunkelungszone feststellen, oder wir können, wenn das Blatt vorher stärkefrei gemacht ist, zeigen, dass in der Verdunkelungszone keine Stärke gebildet wird, während die belichteten Nachbarzonen ganz normal Stärke aufweisen. Über erfolgten Stärke-Abbau, wenn er nicht zur vollkommenen Stärkefreiheit führt, kann man sehr schwer einwandfrei etwas aussagen, weil schon die weitere Stärkeansammlung im belichteten Teile einen Unterschied ergibt, ohne dass sich die Stärkemenge in der Verdunkelungszone selbst geändert zu haben braucht. Ferner ist die Schnelligkeit des Abbaus bzw. des Verschwindens der Stärke in der Verdunkelungszone bei ein und derselben Pflanze, ja selbst bei ein und demselben Blatt sehr verschieden und von äusseren und inneren, oft nicht kontrollierbaren Faktoren abhängig. Wir bedienen uns so der an zweiter Stelle angeführten Methode. Die dazu nötige vorherige Entstärkung der Versuchsblätter kann durch Verdunkelung oder durch Verweilen in Kohlensäure-freier Luft erfolgen. Wenn auch vor allem längere Verdunkelung weitgehende Veränderungen in den Blättern hervorruft, wie schon KRAUS (34) anführt, so haben wir uns doch für diese Art der Entstärkung entschlossen. Sie ist die einfachere Methode, die meist auch in kürzerer

Zeit zum Ziele führt. Bei Blättern, in denen schon geringe Zuckerkonzentration zur Stärkebildung genügt, kann nämlich in Kohlensäure-freier Luft die Assimilation der im Atmungsprozess entstehenden Kohlensäure im Licht bereits zu geringer Stärkebildung führen. Es wurde bei unsern Versuchen Wert darauf gelegt, die zur Entstärkung nötige Verdunkelungszeit möglichst zu verkürzen; bei den meisten Pflanzen genügten dazu 1 - 2 Tage.

Abgesehen von der einfachen Konstatierung der Tatsache haben wir eine gelegentliche Behandlung des Verhaltens der Laubblätter bei partieller Verdunkelung in der Literatur an zwei Stellen gefunden, von denen die eine (STAHL, 77) bei dem Einflusse des Lichtes behandelt werden soll. In der andern Arbeit (BAESECKE, 1) wird die partielle Verdunkelung zu dem Beweis benützt, dass der Verbrauch der Kohlehydrate besonders an den Soren der Farnwedel stattzufinden scheint. Wurden am Rhizom belassene Wedel, die durch 14-tägige Verdunkelung absolut stärkefrei gemacht worden waren, partiell belichtet, so trat ausser in den belichteten Blatteilen zugleich auch in den verdunkelten im Sorenparenchym Stärke auf, die andern Teile des verdunkelten Wedelteiles zeigten dagegen keine Stärke. Wir können daraus sehen, dass Licht zur Stärkebildung an den Soren nicht nötig ist, und dass die Wanderung der zur Stärkebildung nötigen Assimilate durch die Verdunkelung nicht sistiert wird.

Für das Verschwinden bzw. Nichtauftreten der Stärke in Verdunkelungszonen kommen besonders zwei Gründe inbetracht. Einmal kann zur selbständigen Speicherung von Stärke in den Laubblättern Licht direkt nicht nötig sein, das andere mal kann der Grund in der Art der Ableitung der Assimilate liegen. Diese kann so schnell erfolgen, dass es zu einer Speicherung der Assimilate, die zur Erreichung der für die Stärkebildung nötigen Zucker-Konzentration erforderlich ist, in der Verdunkelungszone nicht kommt, es müsste dann Stauung der Assimilatwanderung zur Stärkebildung führen. Andererseits kann aber auch die Assimilat-Wanderung sehr langsam erfolgen und der Verbrauch der Assimilate durch Atmung etc. grösser sein als die Zuwanderung; auch da wird die Stärke verschwinden.

#### EINFLUSS DES LICHTS.

Ein Einfluss des Lichts auf den Stärkeabbau bzw. die Stärkefreiheit in Verdunkelungszonen erscheint von vornherein sehr fraglich. GODLEWSKI (29) zeigte, dass "die Auflösung der Stärke aus den Chlorophyllkörnern nicht nur im Dunkeln, sondern auch im Licht in kohlensäurefreier Luft vor sich geht". Wir wissen ferner, dass viele unterirdische Reservestoffbehälter Stärke speichern und auch im Dunkeln bei künstlicher Zuckerzuführung Stärke in den Laubblättern entsteht. Weiterhin lässt das Ergebnis unserer plasmolytischen Untersuchungen wohl darauf schliessen, dass kein Unterschied in der Stärkebildung bei natürlicher u. künstlicher Assimilation besteht, dass also das Licht keinen Einfluss darauf hat. Dennoch war es nicht ausgeschlossen, dass zur selbständigen Speicherung der Stärke in den Laubblättern Licht direkt nötig ist. So hat z.B. ARTHUR MEYER (44) erst in neuerer Zeit wieder auf die Begünstigung der Eiweissbildung durch das Licht hingewiesen; allerdings scheint es sich dabei mehr um eine indirekte Wirkung zu handeln.

Wir verwendeten bei unsern Versuchen zur partiellen Sistierung der Kohlensäure-Assimilation ein Gemisch von Kakaobutter und Wachs (siehe oben, p. 453). Schon STAHL (77) benützte dieses zum Beweis der "Unentbehrlichkeit der Spaltöffnungen für einen energischen Assimilationswechsel". Er zeigte, dass mit Kakaowachs bestrichene Blattstellen (trotzdem sie dem Licht ausgesetzt waren) nach gewisser Zeit ihre Stärke abgebaut hatten oder sogar vollkommen stärkefrei waren, während die "unterseits der Atmosphäre zugänglichen" Blattzonen eine intensiv schwarzblaue Färbung bei der Jodprobe annahmen. Von besonderem Interesse sind die Versuche, in welchen STAHL bei vorher entstärkten Blättern (z.B. *Prunus Padus*) "die unterseits mehrmals mit flüssigem Kakaowachs bestrichen waren, sodass sie vollständig steif waren", die Blattoberseite über den beklebten Stellen mit einem Messerchen ganz oberflächlich ritzte und die Blätter mehrere Stunden lang der Sonne aussetzte. Bei der Jodprobe traten "die Ritzen als ununterbrochene schwarzblaue Streifen hervor, die sich äusserst scharf von dem benachbarten, gelblich gefärbten stärkefreien

Grunde abhoben". Die Grenze zwischen stärkeführenden und stärkefreien Geweben ist bei den verschiedenen Pflanzen nicht gleich scharf, was STAHL mit der abweichenden Blattsstruktur begründet, mit dem mehr oder weniger guten Wirken der Blattnerven als Dämme für die Kohlensäure-Ausbreitung in den Interzellularen. Inwieweit bei dieser Versuchsanordnung Wundreiz als Ursache der Stärkebildung anzusehen ist, wollen wir dahingestellt sein lassen. Jedenfalls trat in den beklebten, unverletzten Blattzonen keine Stärke auf, und ist die scharfe Abgrenzung der stärkeführenden Zonen von der stärkefreien Nachbarschaft besonders bemerkenswert. Auch Versuche bei gesteigerter Assimilation in Kohlensäure-angereicherter Luft führt STAHL an. Er sagt (p. 133): "Der bei Versuchen in der gewöhnlichen Atmosphäre so eklatante Unterschied im Stärkegehalt zwischen freien und verschlossenen Stellen tritt bei Unterbringung der Blätter in Glasgefäßen, deren Luft mit Kohlensäure bereichert worden ist, manchmal bis zum vollständigen Verschwinden zurück". Vorher entstärkte Blätter, unterseits stellenweise mit Kakaowachs bestrichen und unter Glasglocke in einer etwa 5% Kohlensäure enthaltenden Atmosphäre 5 Stunden dem Sonnenlicht ausgesetzt, enthielten auch in den unterseits unwegsam gemachten Stellen beträchtliche Stärkemengen, es konnte teilweise sogar kein Unterschied im Stärkegehalt zwischen beiden Stellen wahrgenommen werden". Wurden die Blätter bei derartigen Experimenten nicht bloß unterseits, sondern auch oberseits mit einer sehr dünnen Schicht des Fettgemenges überzogen, so unterblieb wenigstens in der Mitte der beiderseits bestrichenen Stellen die Stärkebildung vollständig". Einen Grund hierfür gibt STAHL nicht an, wir müssen wohl annehmen, dass die angereicherte Kohlensäure ihren Weg irgendwie zu den Blattsellen der bestrichenen Stellen gefunden hatte u. so im Licht assimiliert werden konnte.

Aus unsern eigenen Versuchen, die in derselben Weise wie bei STAHL mit *Linobium spongias*, *Callisia repens*, *Eranthemum tuberculatum*, *Adiantum rhodophyllum* und *Zea Mays* ausgeführt wurden, ergibt sich folgendes: Nicht nur durch partielle Verdunkelung, sondern auch durch partiellen Entzug der Kohlensäure erfolgt bei den Laubblättern in diesen Stellen ein Abbau der vorhandenen Stärke bzw. bleiben diese Stellen bei vorausgegangener Entstärkung stärkefrei, selbst wenn sich die übrige Blattlamina im Licht assimilierend mit Stärke vollpfropft. Nicht der Entzug des Lichts als solcher ist also der Grund für den Stärke-Abbau bzw. die Stärkefreiheit in verdunkelten Blattstellen, sondern die Verhinderung der Assimilation (durch Wegnahme einer der für sie massgebenden Faktoren, Kohlensäure oder Licht) ruft den Stärke-Abbau bzw. die Stärkefreiheit in den betreffenden Zonen hervor. Den Beweis, dass auch zur selbständigen Speicherung der Stärke in den Laubblättern Licht nicht nötig ist, werden uns die weiteren Untersuchungen bringen.

Nach unsern Versuchen besteht ein geringer Unterschied in der Schnelligkeit des Stärke-Abbaus bei partiellem Entzug des Lichts oder der Kohlensäure. Bei Verdunkelung geht der Stärke-Abbau etwas schneller vor sich. Dies lässt sich ausser durch die schon angeführte Beeinflussung der Sauerstoff-Zufuhr und der Transpiration auch damit erklären, dass im Licht bei Entzug der Kohlensäure die im Atmungsprozesse entstehende Kohlensäure zur Assimilation Verwendung findet, während bei Verdunkelung dies ausgeschlossen ist. Auch ist zu bedenken, dass die Entstehung oder Wirkungsweise der die Stärke abbauenden Enzyme durch das Licht in geringem Masse beeinflusst wird, wie wir schon im ersten Teil unserer Arbeit (p. 460) haben annehmen müssen. Auf den Enderfolg hat dies, wie wir sehen, keinen Einfluss.

Die Stärkegrenze zwischen assimilierenden und nicht assimilierenden Blattzonen ist bei partiellem Entzug der Kohlensäure meist etwas mehr verwischt als bei partieller Verdunkelung. Der Grund ist nicht nur darin zu suchen, dass wir die Grenzlinie bei Stanniolverdunkelung schärfer herstellen konnten als bei Bestreichen mit Kakaobutter, sondern auch darin, dass die Kohlensäure innerhalb der Interzellularen auf wenn auch geringe Strecken geleitet wird. In Kohlensäure-angereicherter Luft, in der wenige Versuche ausgeführt wurden, war der Übergang von stärkereichen zu stärkefreien Blattzonen je nach der Versuchspflanze ± allmählig, ein Unterschied konnte aber immer festgestellt werden.

**EINFLUSS DER GESCHWINDIGKEIT DER ASSIMILATWANDERUNG.**

Die zweite Erklärungsmöglichkeit des Stärkeabbaus bzw. der Stärkefreiheit in Laubblättern bei partieller Verdunkelung ist der Einfluss der Wanderungsgeschwindigkeit der Assimilate. Die Folgen der Abwanderungs-Unterbindung auf die Stärkemenge in den Blättern haben wir schon kennen gelernt. Wir konnten vor allem eine deutliche Anreicherung der Stärke im Nervenparenchym zufolge der Stauung der Assimilate feststellen. Übertrifft die Stärkezuwanderung bei Stauung der Assimilate den lokalen Verbrauch (durch Atmung etc.) und wird das abzuleitende Lösungsprodukt der Stärke auf seiner Wanderung in den Zellen immer wieder zu Stärke kondensiert, so muss bei partiell verdunkelten Blättern bei Stauung der Assimilate auch in Verdunkelungszonen Stärke gebildet werden.

**Versuche bei an der Pflanze befindlichen Blättern.**

Wir stellten uns zuerst die Frage, ob bei an der Pflanze befindlichen Laubblättern durch teilweise Wanderungshemmung der Assimilate mittels Einschnitten in die Blattlamina in der Verdunkelungszone der Abbau der Stärke unterbunden oder bei vorheriger Entstärkung Neubildung von Stärke herbeigeführt werden kann.

Wir benützten zu diesen Versuchen Blätter von *Limnobium spongiosae*, *Elodea densa*, *Callisia repens*, *Tropaeolum majus*, *Ricinus communis*, *Zea Mays* und andere. Die an der Pflanze befindlichen Blätter wurden (teilweise nach vorheriger Entstärkung) mit Einschnitten in den verschiedensten Formen und Richtungen (Quer-, Längs- und Schrägeinschnitte mit und ohne Durchschneiden der Nerven, Treppeneinschnitte) versehen und an diesen Stellen mit Stanniolstreifen partiell verdunkelt. Wir konnten feststellen, dass durch diese Eingriffe wohl - je nach der leichten oder schwierigeren Querleitungsmöglichkeit infolge des anatomischen Blattbaues und ja nach der Art der Einschnitte - eine Wanderungshemmung der Assimilate eintrat, welche sich durch eine Verzögerung des Stärke-Abbaus in den operierten Zonen kundgab. Es gelang uns jedoch nicht, das Verschwinden der Stärke für längere Zeit zu hindern oder bei vorheriger Entstärkung Neubildung von Stärke in der Verdunkelungszone hervorzurufen. Die Wanderung der Assimilate scheint in den verschiedensten, durch äussere Eingriffe erzwungenen Richtungen verhältnismässig leicht vor sich zu gehen, selbst entgegen dem normalen Wanderwege.

**Versuche mit abgeschnittenen Blättern.**

Wir gingen nun zu abgeschnittenen Blättern über. Kann an abgeschnittenen Blättern, bei denen also die Assimilatabfuhr vollkommen unterbunden ist, in Verdunkelungszonen Stärkebildung hervorgerufen werden?

Wir benützten zu diesen Versuchen die verschiedensten Pflanzen, erwähnt seien *Elodea densa*, *Callisia repens*, *Ricinus communis* und *Zea Mays*. Die Blätter wurden erst an der Pflanze durch Verdunkelung stärkefrei gemacht und dann abgeschnitten in Wasser stehend, durch Stanniol-Querbänder in verschiedener Breite und in verschiedensten Richtungen oder nur durch kleine mit Kakaobutter befestigte Stanniolstücke partiell verdunkelt, Stunden oder Tage der Assimilation im Lichte in normaler Luft ausgesetzt. In den belichteten Blatteilen zeigten diese abgeschnitten assimilierenden Blätter reichlichste Stärkebildung. Die Versuche zeigten aber auch, dass man bei partiell verdunkelten Blättern sehr wohl die Verdunkelungszonen zur Stärkebildung bringen kann, wenn durch Verhinderung der Ableitung eine Stauung der Assimilate hervorgerufen wird. Jedoch gelang dies nicht bei allen Pflanzen, in unsern Versuchen nur bei *Elodea densa* und *Zea Mays*. Anscheinend besteht ein gewisser Zusammenhang zwischen anatomischem Bau des Assimilationsgewebes und der Möglichkeit des Auftretens von Stärke in nicht selbst assimilierenden Blatteilen bei Stauung der Assimilate, wie wir in der Zusammenfassung des weiteren erörtern werden.

Bei den in den Verdunkelungszonen trotz Stauung der Assimilate und trotz reichlichster Stärkeanhäufung nicht zur Stärkebildung gebrachten Blättern (*Callisia re-*

*pens*, *Ricinus communis*) ist besonders auffallend, dass auch das Nervenparenchym in den verdunkelten Blattzonen stärkefrei blieb, obgleich es sich in den belichteten Blattzonen durch ganz besonderen Stärkereichtum von dem übrigen Mesophyll abhob. Es zeigt dies, dass die Stärke-Anreicherung längs der Nerven wohl kaum auf eine Längsleitung der Assimilate im Nervenparenchym schliessen lässt, wie es SCHIKPER (75) tut. Es müsste in diesem Fall ja unbedingt auch in den Verdunkelungszonen sich längs der Nerven Stärke bilden.

Die Grösse der an der Assimilation gehinderten Blattfläche zeigte in unsern Versuchen (*Callisia repens* vor allem) bei sistierter Assimilat-Abwanderung nur geringen Einfluss auf den Stärke-Abbau bzw. das Nicht-Auftreten von Stärke in Verdunkelungszonen, selbst die kleinsten verdunkelten oder der Kohlensäure (durch Bestreichen mit Kakaobutter) entbehrenden Blattstellen blieben stärkefrei, auch wenn die Nachbarzellen ringsum sehr reichlich Stärke zeigten. In der Natur begegnen wir diesem Verhalten bei der Panaschierung. In albikanten Blatteilen kommt es dort, wo kein Chlorophyll ist, auch zu keiner Stärkebildung. WINKLER (93, p. 547) sagt darüber: "Wenn normalerweise in Leukoplasten albikanter Blatteile niemals Stärke auftritt, so beruht dies nicht auf Funktionsunfähigkeit, sondern darauf, dass den albikanten Zellen seitens der grünen assimilierenden nie Kohlehydrate im Überschuss zugeführt werden. Es geschieht dies auch dann nicht, wenn man in abgeschnittenen, mit dem Stiele in Nährlösung stehenden Blättern, die man bei intensiver Beleuchtung und reichlicher Darbietung von Kohlensäure in dampfgesättigtem Raume hält, eine völlige Füllung der assimilierenden Zellen mit Assimilaten bis zur Maximalgrenze hervorruft, auch dann geben die grünen Zellen von ihrem Überschuss nicht soviel Kohlehydrate an die albikanten Zellen ab, dass diese Stärke bilden müssten". Wir haben panaschierte Blätter ausserhalb unserer Betrachtung gelassen, weil der Albinismus nach den Untersuchungen von PANTANELLI (56) als Krankheit anzusehen ist, "die in den chlorophyllhaltigen Parenchymzellen zur Zerstörung des Chlorophylls und zu einer allgemeinen Erkrankung der protoplasmatischen Teile führt, die sich i. einer abnormen Turgesteigerung nebst allerlei Störungen im osmotischen Verhalten und der Beschaffenheit des Protoplasmas kundgibt". Auf Zuckerpflanzungen bilden die albikanten Stellen nach WINKLER (93) teilweise Stärke, teilweise keine. Es hängt dies wohl mit dem  $\pm$  vorgeschrittenen Grade der Erkrankung zusammen. Wenn wir des öfteren bei verschiedenen Pflanzen einzelne Zellen stärkefrei fanden, wie z.B. als besonders auffällig vereinzelt Palissadenzellen bei *Zea Mays*, so müssen wir dies wohl ebenfalls als eine Krankheitserscheinung der betreffenden Zellen auffassen.

Wenn in den belichteten, assimilierenden Teilen von abgeschnittenen *Zea Mays*-Blättern bei unsern Versuchen in dem Nervenparenchym Rotfärbung des Zellsaftes festgestellt werden konnte, müssen wir auf die Untersuchungen von OVERTON (53) verweisen. Ob Zuckerreichtum und Temperatur zu ihrer Erklärung ausreichen, oder ob das Licht eine gewisse Rolle spielt, muss dahingestellt bleiben. Wir neigen eher der Ansicht SWARTS (81) zu, der den absoluten Lichtgenuss als massgebend für die Bildung des roten Farbstoffes hält.

#### Versuche an Blattstielen.

Wir haben gesehen, dass auch die Stärkeansammlung längs der Nerven bei genügend langer partieller Verdunkelung der Blattlamina verschwindet, und bei vorheriger Entstärkung Stärke im Nervenparenchym in der Verdunkelungszone bei den meisten Pflanzen nicht auftritt, selbst wenn in Nervenparenchym der assimilierenden Blatteile deutliche Stärke-Stauung erkennbar ist. Wie verhalten sich nun partiell verdunkelte Blattstiele, bei denen die Assimilatwanderung auf geringen Querschnitt zusammengedrängt ist?

Wir konnten bei den Versuchen an Blättern von *Limnobium spongiae*, *Impatiens parviflora*, *Eichhornia crassipes* feststellen, dass bei partiell verdunkelten Blattstielen auch in den Verdunkelungszonen durch die zuwandernden Assimilate Stärke gebildet wird. Inwie weit auch dieses Ergebnis mit dem anatomischen Baue der Blattstiele zusammenhängt, werden wir in der Zusammenfassung näher erörtern.

### VERSUCHE MIT KÜNSTLICHER ZUCKERZUFUHR.

Wir haben bisher nur die Blätter einiger Pflanzen in den Verdunkelungszonen durch Stauung der Assimilate infolge Unterbindung der Abwanderung zur Stärkebildung gebracht. Die übrigen, negativen Resultate müssen ihren Grund darin haben, dass in die Verdunkelungszonen (unter Berücksichtigung des Verbrauchs d. Assimilate durch Atmung u.s.w.) nicht genügende Mengen von zum Stärke-Aufbau nötigen Assimilaten einwandern. Wir gingen deshalb dazu über, abgeschnittenen, partiell verdunkelten Blättern im Transpirationsstrom Zucker zuzuführen, um dadurch die zur Stärkebildung nötige Zuckerkonzentration in den Zellen der Verdunkelungszonen zu erreichen.

Es wurden die an der Pflanze entstärkten und dann abgeschnittenen Blätter mit Stanniolbändern partiell verdunkelt, mit den Stielen oder Basalteilen in Zuckerlösungen gestellt und so in normaler Luft partiell belichtet. In allen Versuchsblättern (*Impatiens sultanii*, *Eranthemum tuberculatum*, *Callisia repens*, *Ricinus communis*) wurde hierbei auch in den Verdunkelungszonen Stärke gebildet, oft so reichlich, dass ein Unterschied in der Stärkemenge der verdunkelten und belichteten Blattzonen kaum feststellbar war. In den belichteten Blatteilen kommt zu der künstlichen Zuckierzufuhr noch die Kohlensäure-Assimilation hinzu. Wenn dennoch kein Unterschied in der Stärkemenge erkennbar war, so liegt dies daran, dass die Assimilate nur bis zu einem gewissen Grenzwert angehäuft werden können. Die Versuche mit künstlicher Zuckierzufuhr zeigen also, dass der Abbau bzw. das Nichtauftreten der Stärke in Verdunkelungszonen durch ungenügende Zuführung der zur Stärkebildung nötigen Assimilate bei Hinderung der eigenen Kohlensäure-Assimilation hervorgerufen wird.

### VERSUCHE MIT KOHLENSÄURE-ANGEREICHERTER LUFT.

Wir haben bisher Zuckerblätter ausserhalb unserer Betrachtung gelassen, weil sie normal keine Stärke bilden. Partielle Verdunkelung ist aber bei ihnen nicht ohne Einfluss. Die Zuckerblätter zeigten bei der FEHLING'schen Probe in den Verdunkelungszonen stets eine geringere Menge reduzierender Zucker als in den belichteten Blatteilen. Bei den Stärkeblättern, die normal ja nur wenig reduzierende Zucker führen, war ein Unterschied in den Zuckermengen von belichteten und verdunkelten Blattzonen schwierig feststellbar, konnte aber in den meisten Fällen erkannt werden. Die Stauung der Assimilate in abgeschnittenen Blättern hatte keinen Einfluss auf die Beobachtung, immer wurde die Menge der reduzierenden Zucker in den verdunkelten Blattzonen geringer gefunden als in den belichteten. Besonders deutlich zeigten dies die Versuche mit Zuckerblättern in Kohlensäure-angereicherter Luft.

Die mehrfach angestellten Versuche in Kohlensäure-angereicherter Luft mit abgeschnittenen, bisher bei natürlicher  $\text{CO}_2$ -Assimilation in normaler Luft in den Verdunkelungszonen trotz der unterbundenen Assimilat-Auswanderung nicht zur Stärkebildung gebrachten Blättern führte zu keinen neuen Ergebnissen. Trotz der Anhäufung der Stärke in den belichteten Blatteilen bis zur Maximalgrenze blieben die Verdunkelungszonen stärkefrei.

Zuckerblätter, die in Kohlensäure-angereicherter Luft, mit Stanniolbändern partiell verdunkelt, zur Stärkebildung gebracht wurden - wir untersuchten in dieser Hinsicht *Iris germanica*, *Iris florentina*, *Helianthus* und andere -, zeigten auch in den Verdunkelungszonen mehr oder minder reichlich Stärke. Als Grund dafür müssen wir wohl ebenfalls den Bautypus dieser Blätter ansehen und so auf die Zusammenfassung verweisen. Besonders auffallend ist, dass trotz der eingetretenen Stärkebildung in den Verdunkelungszonen in den belichteten Blatteilen eine mit d. FEHLING'schen Probe deutlich erkennbare grössere Menge reduzierender Zucker nachweisbar war als in den verdunkelten. Eine Erklärung, wie dieses Ergebnis mit den jetzt geltigen Anschauungen über die Stärkebildung in Zusammenhang zu bringen ist, wollen wir nicht zu geben wagen, es führt uns wieder auf das noch unerforschte

Gebiet der Enzymwirkung.

#### MESSUNGEN DER OSMOTISCHEN DRUCKUNTERSCHIEDE.

Die Tatsache, dass wir bei unsern Untersuchungen in den Verdunkelungszonen stets weniger reduzierende Zucker fanden als in belichteten Blatteilen, ferner dass der Stärkeabbau bzw. das Nichtauftreten von Stärke in Verdunkelungszonen auf einer ungentigenden Zufuhr von Assimilaten beruht, legt die Vermutung nahe, dass ein Unterschied im osmotischen Drucke in belichteten und verdunkelten Blatteilen besteht.

Wir konnten bei unsern plasmolytischen Untersuchungen an partiell verdunkelten, an der Pflanze oder abgeschnitten assimilierenden Blättern (untersucht wurden *Elodea densa*, *Nicotiana Tabacum*, *Ricinus communis*, *Impatiens parviflora*, *Agapanthus umbellatus*, *Allium Cepa*, *Tulipa Gesneriana*, *Colchicum byzantinum*, *Hemerocallis fulva*, *Iris germanica*, *Iris florentina*) keinen Unterschied der osmotischen Werte in belichteten und verdunkelten Blatteilen feststellen. Bei *Agapanthus umbellatus*, wo die leichte Feststellung des plasmolytischen Grenzwertes die Verwendung eines Konzentrations-Unterschiedes des Plasmolytikums von 0,01 Mol NaCl erlaubte, wurde das Prinzip der Turgorabnahme nach der Blattspitze zu trotz der Verdunkelungszone beibehalten. Der osmotische Druck war bei diesem Blatte in der Verdunkelungszone um ein geringes höher als in dem mehr nach der Blattbasis zu gelegenen belichteten Blatteile. Auch *Elodea densa* zeigt dieses. Ferner zeigten die Untersuchungen, dass die Steigerung der osmotischen Werte in Zuckerblättern bei begünstigter Assimilation in Kohlensäure-angereicherter Luft sich auch auf die Verdunkelungszonen übertrug; es konnte kein Unterschied festgestellt werden.

Es ist möglich, dass die Änderung des osmotischen Wertes zufolge des Mengenunterschiedes der reduzierenden Zucker so gering ist, dass er bei unsern plasmolytischen Untersuchungen innerhalb der Fehlergrenzen liegt. Es ist aber auch möglich, dass von der Pflanze selbständig Turgorregulationen mittels anderer Stoffe vorgenommen werden. Wir können so aus den Bestimmungen der osmotischen Werte in belichteten und verdunkelten Blatteilen keine Schlüsse auf das Zustandekommen unserer Ergebnisse bei partieller Verdunkelung ziehen.

#### SONDERFÄLLE BEI SEHR LANGER VERSUCHSDAUER.

Als wir ein mit zwei Stanniolbändern partiell verdunkeltes Blatt von *Cyperus alternifolius* nach 5 Tagen mittels der Jod-Chloralhydratprobe untersuchten, ergab sich in den verdunkelten Blattstellen eine deutliche Stärke-Ansammlung, also gerade das Gegenteil von dem, was zu erwarten war. Die verdunkelten Blattzonen hoben sich nach der Jodfärbung als viel dunkler blau gefärbt von den belichteten ab. An der Stelle des einen Stanniol-Querbandes zeigte sich nach der Blattspitze zu eine etwa 0,2 cm breite Zone vollkommen stärkefrei, dann kam die reichliche Stärke-Ansammlung und nach der Basis zu eine ebenfalls 0,2 cm breite, aber ganz besonders stärkereiche Zone. An der unteren verdunkelten Stelle war eine gleichmäßig reichliche Stärkeanhäufung festzustellen mit scharfen Grenzen, die mit den Verdunkelungsändern des Stanniolbandes zusammenfielen. Die übrigen normal belichteten Blatteile zeigten wenig Stärke. Wir untersuchten diesen Sonderfall genauer.

#### Einfluss der Versuchsdauer.

Bei Variation der Versuchsdauer zeigte sich, dass auch bei partiell verdunkelten Blättern von *Cyperus alternifolius* zuerst normal ein Stärke-Abbau in den betreffenden Zonen stattfand, und erst bei längerer Versuchsdauer in diesen verdunkelten Stellen von neuem und zwar besonders reichlich Stärke gespeichert wurde. Damit erklärt sich auch das verschiedene Verhalten in der Verdunkelungszone bei der zufälligen Verschiebung des Stanniol-Querbandes in dem zuerst angeführten Versuch. Durch künstliches Verschieben des Stanniolbandes wenige Tage vor Beendigung des Versuches konnte es erreicht werden, dass die nur kurze Zeit verdunkelte Blattzo-

ne Stärkefreiheit zeigte, der mittlere während der ganzen Versuchsdauer verdunkelt gewesene Blatteil Stärke-Ansammlung und die erst längere Zeit verdunkelt gewesene, nun kurze Zeit belichtete Zone ganz besonderen Stärkereichtum. Dieser letztere Fall hatte also trotz eingetretenen normalen Verhältnissen seine Fähigkeit, reichlich Stärke zu speichern, beibehalten oder wenigstens die während der Verdunkelungszeit aufgespeicherte Stärke nicht abgebaut, und es so in Verbindung mit d. eingetretenen CO<sub>2</sub>-Assimilation im Licht zu reichlichster Stärkeansammlung gebracht. Ob die Assimilation trotz Belichtung sistiert war, wurde nicht untersucht.

Die Zeit, die bei den verschiedenen Versuchen bis zum Eintritt der Stärkespeicherung in den verdunkelten Blattstellen nötig war, zeigte sich als sehr verschieden. Sie schwankte zwischen 5 und 15 Tagen und war selbst bei ein und demselben Blatt nicht gleich. So zeigte ein Blatt an der Pflanze, mit 3 Stanniclbändern 8 Tage partiell verdunkelt, in der basal gelegenen Verdunkelungszone Stärkespeicherung, in den beiden andern nach der Blattspitze zu gelegenen Teilen Stärkefreiheit.

#### Abgrenzung der Stärkespeicherung.

Die Abgrenzung der Stärkespeicherung fiel bei unserm Sonderfall genau mit der Verdunkelungsgrenze zusammen. Mehrmals wurde gefunden, dass die Stärkeanhäufung die oberste Verdunkelungsgrenze noch nicht erreicht hatte. Nur die untere Grenze war scharf, während sich nach oben Stärkesäulen verschieden weit zwischen den Nerven emporstreckten. Dies legt die Vermutung nahe, dass die Stärkespeicherung von der Menge aus assimilierenden Blatteilen zugewanderter Assimilate abhängig ist, u. ein Ausgleich zufolge des anatomischen Baus der Blätter quer über die Nerven hinweg schwer erfolgt.

#### Einfluss des Lichts.

Es wurde untersucht, ob diese in Verdunkelungszonen erreichte Stärkespeicherung in den Blättern von *Cyperus alternifolius* auch bei langer partieller Sistierung der Assimilation durch Entzug der Kohlensäure im Lichte eintritt. Wir sahen, dass hierbei in den betreffenden Zonen keine Stärkespeicherung eintrat, sondern die mit Kakaobutter bestrichenen Stellen auch bei noch so langer Versuchsdauer stärkefrei blieben. Nicht die sistierte Assimilation als solche, sondern ein durch Entzug des Lichtes hervorgerufener Reiz ist der auslösende Faktor für die Stärkespeicherung in verdunkelten Blattzonen von *Cyperus alternifolius*.

#### Einfluss der Assimilatwanderung.

Wurde ein ganzes Blatt an der Pflanze verdunkelt, so zeigt sich in diesem bei noch so langer Verdunkelungsdauer keine Stärke-Anspeicherung. Es erfolgte immer Stärke-Abbau, und das Blatt blieb dann stärkefrei, auch wenn die benachbarten Blätter besonders reichlich Stärke führten. Dies lässt uns vermuten, dass die Stärkespeicherung bei unserm Sonderfall auf den Zufluss von an anderer Stelle desselben Blattes gebildeten Assimilaten angewiesen ist. Ganz verdunkelte Blätter sind nicht befähigt, Assimilate andern Blättern zu entziehen, sodass sie daraus Stärke bilden könnten, auch wenn sie die Fähigkeit besonderer Stärkespeicherung durch vorausgehende lange Verdunkelungszeit erlangt haben. Dass die zur Stärkebildung in Verdunkelungszonen vermutlich erforderliche Zuwanderung von Assimilaten auch entgegengesetzt dem normalen Wanderungswege vor sich gehen kann, zeigten Versuche mit verdunkelten Blattspitzen.

#### Abbau der Stärkeanreicherung bei Zurückführung in normale Verhältnisse.

Wurden bei Blättern, die es durch lange partielle Verdunklung zu reichlicher Stärkespeicherung in den Verdunkelungszonen gebracht hatten (was durch Untersuchung einer Blatt-längshälfte oder auch eines Blatt-Ausschnittes festgestellt wurde)

die Stanniolquerbänder entfernt und damit die betreffenden Blattstellen wieder normalen Bedingungen ausgesetzt, so war die Schnelligkeit des Abbaues dieser Stärkespeicherung sehr verschieden. Teilweise konnte schon nach 4-tägiger Belichtung die Stelle des früheren Stanniol-Querbandes nicht mehr an reichlicherer Stärkeanhäufung erkannt werden, teilweise dauerte es aber auch 15 und mehr Tage, bevor die früher verdunkelt gewesenen Blattzonen wieder die gleiche geringe Stärkemenge zeigten wie die Umgebung.

Versuche mit Blättern vorher stärkefrei gemachter Pflanzen  
und mit etiolierten Blättern.

Eine vorherige Entstärkung der Topfpflanzen von *Cyperus alternifolius* durch Verdunkelung zeigte sich als sehr nachteilig für das Auftreten der Stärkespeicherung in Verdunklungszonen. Es dauerte sehr lange, bis in den Blättern der vorher entstärkten Pflanzen bei Belichtung überhaupt Stärkebildung wieder auftrat und noch länger, bis in den Verdunklungszonen eine Stärkeanreicherung feststellbar war. Es wurde deshalb die Entstärkung der Pflanzen in CO<sub>2</sub>-freier Luft vorgenommen. Auf diese Weise stärkefrei gemachte Blätter, partiell verdunkelt normalen Assimilationsbedingungen ausgesetzt, zeigen meist schon nach 6 - 8-tägiger Versuchsdauer Stärkespeicherung in den verdunkelten Blattzonen.

Von besonderem Interesse sind die Versuche mit etiolierten Blättern von *Cyperus alternifolius*. Eine seit über einem Monat verdunkelte Topfpflanze hatte neue Sprosse mit fast chlorophyllfreien Blättern gebildet. Eine Anzahl dieser etiolierten Blätter wurde mit Stanniol- und Kakaobutter-Querbanden versehen und die Pflanze dem Licht ausgesetzt. Schon nach 5 Tagen waren die belichteten Blattzellen ganz normal frisch grün, auch unter den Kakaobutter-Querbändern, während die verdunkelten Blattzonen kein Chlorophyll erzeugt hatten. An der Verdunklungszone jedoch zeigte sich eine schmale, ganz besonders dunkelgrün gefärbte Zone. Erst nach 20 Tagen war Stärkeansammlung in den Verdunklungszonen nachweisbar, während die Blätter mit den Kakaobutter-Querbändern in den an der Assimilation gehinderten Blattstellen stärkefrei blieben oder wenigstens keine besondere Stärkeansammlung zeigten. Bei einem Blatte an der Pflanze, das 24 Tage mit Kakaobutter-Querband versehen gewesen war, und bei dem die Untersuchung der einen Blatthälfte Stärkefreiheit in der betreffenden Zone ergeben hatte, wurde das Kakaobutter-Querband noch durch ein Stanniol-Querband überdeckt. Schon nach 4-tägiger Versuchsdauer zeigte sich unter dem Stanniol-Querbande deutliche Stärkeanreicherung.

Versuche mit abgeschnittenen Blättern.

Die Versuche mit abgeschnittenen Blättern von *Cyperus alternifolius* scheiterten in der Mehrzahl daran, dass die Blätter, selbst bei Wasserdampf-Sättigung der umgebenden Luft, schon nach wenigen Stunden welkten. Konnte das mit der Basis in Wasser stehende Blatt frisch erhalten werden, so zeigte sich auch hier nach längerer Versuchsdauer Stärkeanreicherung in den Verdunklungszonen. Auch bei künstlicher Zuckerezufuhr mit dem Transpirationsstrom trat besonders reichliche Stärkebildung in den Blattstellen ein, die durch vorherige längere Verdunkelung für diese Fähigkeit in besonderem Masse geeignet gemacht worden waren.

Folgerungen.

Als all' den gefundenen Tatsachen können wir wohl schliessen, dass unser Sonderfall auf eine Krankheitserscheinung zurückzuführen ist, der durch längeren Entzug des Lichtes hervorgerufen wird. Dafür sprechen der stets vorausgehende normale Stärkeabbau, die für den Eintritt der Stärke-Speicherung nötige sehr verschiedene Versuchsdauer und die meist längere Zeit der Nachwirkung, wenn wieder normale Verhältnisse herbeigeführt werden. Plasmolytische Untersuchungen, die uns Aufschluss über die osmotischen Werte in solchen (also vermutlich krankhaften) Zonen bringen sollten, misslangen leider wegen der dafür besonders ungeeigneten Verhältnisse bei

*Cyperus alternifolius*. Nach unsern Versuchen scheint für die reichliche Stärkespeicherung in den verdunkelten Zonen eine Zuwanderung von an anderen Stellen desselben Blattes erzeugten Assimilaten nötig zu sein.

Die Stärkespeicherung in Verdunkelungszonen bei langer Versuchsdauer ist nicht auf *Cyperus alternifolius* allein beschränkt, wir haben sie auch bei andern Cyperaceen und bei Gramineen finden können. Besonders stark, vielleicht noch ausgeprägter als bei *Cyperus alternifolius*, zeigte sich dies abweichende Verhalten bei *Carex Fraseri*, einer in den Bergländern des atlantischen Nordamerikas heimischen Alpenpflanze. Auch bei *Phragmites communis* fanden wir dasselbe, jedoch weniger deutlich.

Wir glauben ferner, dass bei Blättern anderer Pflanzen wenigstens Anklänge an unsern Sonderfall bestehen, die aber nicht weiter verfolgt werden konnten. So führten z.B. abgeschnittene Blätter einer vorher durch 24-tägige Verdunklung stärkefrei gemachten Topfpflanze von *Callisia repens*, mit der Blattbasis im Wasser stehend, nach 5-tägiger Assimilation mit partieller Stammolverdunklung nur ganz wenig Stärke in den belichteten Blatteilen; an den beiden Verdunklungsgrenzen aber zeigten schmale Streifen reichlichste Stärkeansammlung.

#### ZUSAMMENFASSUNG.

Aus den Ergebnissen unserer Untersuchungen lassen sich folgende Schlüsse auf die Wanderung und Anhäufung der Produkte der Kohlensäure-Assimilation ziehen:

1) In Bezug auf die Wanderbahnen der Assimilate zeigen unsere Versuchsergebnisse, dass die SCHIMPERschen (75, p. 757) Folgerungen aus seinen Versuchen, die Leitung der Kohlehydrate komme beinahe ausschliesslich dem Parenchym der Blattnerven zu, anfechtbar sind. Würden sich die Kohlehydrate unter normalen Verhältnissen ausschliesslich im Nervenparenchym bewegen, so müsste bei partieller Verdunklung, wenn nur genügend Kohlehydrate in den darüber liegenden Blatteilen erzeugt werden, in den Verdunklungszonen längs der Nerven Stärkebildung auftreten, vor allem bei unterbundener Assimilat-Abwanderung. Unsere Versuche zeigen, dass dies nicht der Fall ist. Nur darin müssen wir SCHIMPER (p. 759) zustimmen, dass die Zellen des Nervenparenchyms sich inbezug auf die Speicherung der Kohlenhydrate (z.B. auf Bildung bzw. Lösung der Stärke) anders verhalten als das übrige Mesophyll und damit die schwachentwickelten Siebteile der Nerven, in denen wohl die Wanderung aller Assimilate vor sich geht, unterstützen können. Nur hierfür spricht die beobachtete deutliche Stärke-Anreicherung längs der Nerven infolge Stauung d. Assimilate. Die Bedeutungslosigkeit des Gefässbündels für die Leitung der Kohlehydrate glaubt SCHIMPER durch Versuche an *Plantago media* gezeigt zu haben. Er sagt darüber (75, p. 757): "Die Gefässbündel wurden aus den Rippen der Blätter mit einer kleinen Pinzette sorgfältig herausgezogen, sodass nur eine schwache Verletzung entstand, und die Spreiten wurden dann derart in die Länge geschnitten, dass jede Verbindung mit dem Stamm durch die kleinsten Bündel abgeschnitten war. Die Entleerung ging in den unverletzten und den ihrer Gefässbündel beraubten feucht gehaltenen Blättern in gleicher Weise vor sich, und zwar in beiden langsam". Mit CZAPEK (14) können wir dieser Tatsache nur die Bedeutung beimessen, "dass die Gesamtmenge der Assimilate" unter aussergewöhnlichen Verhältnissen "sich in die Leitscheiden entleeren kann". Unsere Versuche zeigen, dass unter erzwungenen Verhältnissen eine Wanderung der Assimilate in anderen Bahnen als den üblichen stattfinden kann. Wir haben bei Hinderung der Assimilat-Abwanderung in vorher entstärkten, dann in normaler oder Kohlensäure-angereicherter Luft partiell assimilierenden Blättern gewisser Pflanzen auch in den an der Assimilation gehinderten Zonen Stärkebildung erhalten. Es zeigt sich dabei ein gewisser Zusammenhang mit dem anatomischen Bause der Blätter. Nach HABERLANDT (30) lassen sich beim Assimilationsgewebe folgende Hauptfälle unterscheiden: 1. Das Assimilationsgewebe besorgt zugleich die Ableitung der Assimilate, fungiert also gleichzeitig als Ableitungsgewebe (z.B. *Elodea*). Bei diesem Typ konnten wir es bei Assimilation in normaler Luft durch Stauung der Assimilate auch in ein verdunkeltes Blattzone zur Stärkebildung bringen (*Elodea densa*).

2. Es ist ein Assimilations- und ein Ableitungsgewebe vorhanden. Die Assimilate wandern direkt aus dem ersten in das letztere (*Iris germanica* und die meisten Zuckerblätter). Hierher gehört auch die als Kranztypus bezeichnete Gewebeordnung. Jedes Gefässbündel ist von einem Kranze radial gestreckter Palissadenzellen umgeben, welche die Assimilate der als Ableitungsgewebe fungierenden Parenchym-scheide zuführen (Gramineen, Cyperusarten). Auch diesen Typ brachten wir bei Assimilation in normaler Luft (*Zea Mays*) oder Kohlensäure-angereicherter Luft (Zuckerblätter) durch Stauung der Assimilate zur Stärkebildung in Verdunkelungszonen.

3. Die Assimilate wandern aus dem Assimilationsgewebe zunächst in ein sogenanntes "Zuleitungsgewebe" (Sammelzellen und Schwammparenchym) und dies letztere führt sie erst dem Ableitungsgewebe zu. Dies ist bei dem Dikotylientypus der Fall. Hier haben wir es durch Stauung der Assimilate und reichlichste Anhäufung der benachbarten Blattstellen mit Stärke in verdunkelten Zonen nicht zur Stärkebildung bringen können (*Ricinus*, *Callisia* u. s. w.).

Es leuchtet ein, dass die Geschwindigkeit der Assimilat-Wanderung und damit die Menge der zuwandernden Assimilate im Mesophyll durch Längsstreckung und lückenloses Aneinanderschliessen der Zellen begünstigt und ebenso durch im anatomischen Bau des Gewebes liegende Hindernisse erschwert werden muss. Inwieweit durch diese Diffusionsvorgänge (um die es sich ja handelt, selbst wenn beschleunigende Faktoren hinzu kommen müssen, die sich unserer Kenntnis jetzt noch entziehen) auch unter normalen Verhältnissen bei den Blättern an der Pflanze eine geringe Wanderung der Assimilate im Mesophyll zustande kommt, muss unentschieden bleiben. In den Blattstielen scheint nach unsern Untersuchungen eine Unterstützung der Gefässbündel bei der Assimilatbeförderung durch die angrenzenden längsgestreckten Parenchymzellen unter normalen Verhältnissen stattzufinden.

Über die Geschwindigkeit der Assimilatwanderung lassen unsere Untersuchungen nur wenige Schlüsse zu. TRÖNDLE (84, 86) möchte der Permeabilitätsänderung der Plasmahaut durch das Licht eine grössere praktische Bedeutung beimessen. Nach ihm (85) handelt es sich aber dabei nicht um eine direkte Wirkung des Lichtes auf die Protoplasmahaut, sondern um viel kompliziertere Erscheinungen, um eine Reizreaktion, die er mit physiologischer Permeabilität bezeichnet. Sicher ist die Assimilat-Wanderung durch Verdunklung nicht so gehemmt, dass verdunkelte Zonen durch zuwandernde Kohlehydrate bei unterbundener Assimilat-Abwanderung nicht zur Stärkebildung gebracht werden könnten. Inwieweit durch die Assimilate selbst ein gewisser Reiz auf das Protoplasma ausgelöst wird, der seinerseits auf die Wanderung einwirkt, lassen unsere Versuche unentschieden. Von der Assimilation wissen wir, dass ihre Inkonstanz und selbst ihre Sistierung auf der Anhäufung von Assimilaten beruhen kann (WILLSTÄTTER und STOLL, 32, p. 145). Wenn wir bei unsern Versuchen trotz reichlichster Ansammlung der Assimilate keinen Einfluss derselben bei Stärkeblättern in Kohlensäure-angereicherter Luft auf die Stärkefreiheit in Verdunkelungszonen feststellen konnten, so sagt dies nur, dass das Protoplasma durch die bis zur Maximalgrenze angehäuften Assimilate nicht zu so grosser Beeinflussung der Assimilat-Wanderung gebracht werden konnte, dass Stärke in den Verdunkelungszonen gebildet wurde. Auch wir müssen offen lassen, ob beim Transporte der Assimilate besondere Eigenschaften der Wanderstoffe und Fähigkeiten der lebenden Zelle eine Rolle spielen (BIRCH-HIRSCHFELD, 4).

Inbezug auf die Anhäufung der Assimilate ergeben unsere Versuche folgendes: A. MÜLLER (48, p. 491) hat nachgewiesen, dass Zuckerblätter "in der Produktion an Kohlehydraten im Verlauf eines Tages fast ausnahmslos hinter den Stärkeblättern zurückstehen", ferner, dass Zuckerblätter "schnell das Maximum der Assimilation, auf dem sie bei gleichmässiger Beleuchtung bis gegen Abend verharren" erreichen, während Stärkeblätter "je nach den Umständen (Temperatur, Wasserversorgung) ein verschiedenes Verhalten" zeigen. Wir haben bei unsern plasmolytischen Untersuchungen gefunden, dass Stärkeblätter trotz reichlichster Anhäufung von Stärke - bis zur Maximalgrenze - ihre osmotischen Werte nicht ändern, während Zuckerblätter durch die Anhäufung der Assimilate in löslicher Form eine beträchtliche Steigerung des osmotischen Druckes erfahren. Diese Turgor-Steigerung muss auf die ganzen Lebensvorgänge der Pflanzen wirken und gibt so vielleicht eine Erklärung für

das von MÜLLER gefundene verschiedene Verhalten der Zucker- und Stärkeblätter. Inwieweit dem durch die von STAHL (78) vor allem an Zuckerblättern beobachtete Korkrhizenbildung entgegengearbeitet wird, werden vielleicht einmal spätere Untersuchungen zeigen.

Nach unsern Versuchen ist das Stärkebildungs- und -lösungsvermögen nicht nur bei den verschiedenen Pflanzen, sondern auch bei den verschiedenen Geweben und Zellen ein und derselben Pflanze (Nervenparenchym) als verschieden anzusehen. Unsere jetzigen physikalisch-chemischen Kenntnisse genügen zur Erklärung des Gleichgewichtes Stärke  $\rightleftharpoons$  Zucker in der Pflanzenzelle nicht.

Ein unbedingt erforderlicher, direkter Zusammenhang zwischen Assimilation u. Stärkebildung besteht auch in den Laubblättern nicht, wie die Versuche zeigen, in denen es uns gelungen ist, in Verdunkelungszonen durch Zuwanderung an anderer Stelle erzeugter Assimilate Stärkebildung zu erhalten. Wenn dennoch "die Stärke-speicherung normal funktionierender Laubblätter streng an die Assimilationstätigkeit der stärkeführenden Chloroplasten selbst gebunden ist und nicht durch Abströmen von Zucker aus anderen Blatteilen oder Organen zustande kommt" (CZAPEK, p. 481), so haben wir dieses in dem Sinne aufzufassen, dass stärkereiche Nachbarzonen nicht genügende Mengen der zur Stärkebildung nötigen Assimilate an die an eigener Assimilation gehinderten Blatteile abgeben. Die Stärkebildung folgt anderen Abhängigkeitsgesetzen als die CO<sub>2</sub>-Assimilation (PANTANELLI, 55). Während zur Kohlensäure-Assimilation Licht unbedingt nötig ist, konnten wir selbständige Stärke-speicherung auch in verdunkelten Blattzonen erreichen.

Als Grund für den Stärkeabbau bzw. die Stärkefreiheit in Verdunkelungszonen bei partiell verdunkelten Laubblättern zeigen unsere Versuche, dass unter normalen Verhältnissen an der Pflanze oder sogar auch bei unterbundener Assimilat-Abwanderung die Zuwanderung zur Stärkebildung nötiger Assimilate aus den reichlich mit Assimilaten angefüllten, belichteten Blattstellen in die Verdunkelungszonen (unter Berücksichtigung der im Atmungsprozesse u.s.w. verbrauchten Assimilate) zu gering ist, um den ständig stattfindenden Stärkeabbau auszugleichen bzw. die zur Stärkebildung unter den betreffenden Verhältnissen nötige Zuckerkonzentration in den Verdunkelungszonen zu erreichen. Die Assimilatwanderung im Mesophyll erfolgt also verhältnismässig langsam. Wenn wir bei künstlicher Zuckerezufuhr mit dem Transpirationsstrom alle untersuchten Blätter - *Allium Cepa* natürlich' ausgenommen - zur Stärkebildung in Verdunkelungszonen bringen konnten, so erklärt sich dies damit, dass der Transpirationsstrom in den Pflanzen sehr begünstigt ist und der Zucker so mit ihm verhältnismässig reichlich in alle Zellen gelangt.

#### AUSZUG AUS DEN WICHTIGSTEN VERSUCHSPROTOKOLLEN.

##### VERHALTEN DER LAUBBLÄTTER BEI HINDERUNG DER ASSIMILATABLEITUNG.

1. *Phaseolus multiflorus*. - Zwei gegenständige Jugendblätter einer Topfpflanze sind stärkefrei. Das eine Blatt, abgeschnitten mit dem Stiele in Wasser stehend, 4 Tage neben der Topfpflanze assimilierend, zeigt viel Stärke, während das Gegenblatt an die Pflanze in dieser Zeit stärkefrei geblieben ist.

2. *Ricinus communis*. - Ein Blatt an der Topfpflanze zeigt Stärke, die Nerven haben sich bei der Jodprobe als helle Linien ab. Ein von der Pflanze abgeschnittenes, mit dem Stiele in Wasser stehendes Blatt ist nach 3-tägiger Assimilation dicht neben der Topfpflanze (also unter gleichen äusseren Bedingungen) ganz voll gepropft von Stärke. Der Unterschied in der Stärkemenge zwischen beiden Blättern ist sehr beträchtlich (etwa Verhältnis 1 : 3). Bei dem abgeschnittenen assimilierenden Blatte zeigen sich ferner die Nerven bei der Jodprobe als tiefschwarz gefärbte Linien gegenüber dem übrigen Mesophyll.

3. *Zea Mays*. - Bei einer Topfpflanze ergeben ein an der Pflanze belassenes und ein abgeschnittenes, mit der Blattbasis in Wasser dicht daneben stehendes Blatt nach 3-tägiger Assimilation folgendes Bild: Bei dem Blatt an der Pflanze führt nur das nach dem Kranztypus um die Nerven angeordnete Palissadengewebe

Stärke, während das übrige Mesophyll stärkefrei ist. Bei dem abgeschnittenen Blatte ist das Palissadengewebe bei der Jodprobe tief schwarz gefärbt, aber auch das Zwischengewebe lässt deutlich Stärke erkennen.

4. Iris germanica. - Ein abgeschnittenes Blatt dieser Pflanze, deren Zuckerblätter unter normalen Verhältnissen an der Pflanze keine Stärke bilden, zeigt mit der Basis in Wasser stehend nach 3-tägiger Assimilation im Licht deutliche Stärkebildung.

#### VERHALTEN DER LAUBBLÄTTER BEI KÜNSTLICHER ZUCKERZUFUHR.

1. Elodea densa. - Ein vorher durch Verdunklung stärkefrei gemachter Spross, der mit dem einen Ende in 5% Traubenzuckerlösung liegt, mit dem andern in Wasser - Übergang von Wasser zu Zucker durch dampfgesättigten Raum - ist nach 6 Tagen in der Nährlösung vollgepfropft mit Stärke, aber auch die Blätter in Wasser zeigen deutliche Stärkebildung, eine Saugung hat also stattgefunden (in Wasser lag das Spitzenende des Sprosses mit der Knospe).

2. Branthemum tuberculatum. - Vorher entstärkte, abgeschnittene Blätter, teilweise mit der Basis, teilweise mit der Spitze auf Korkplatten aufmontiert, im Dunkeln in 2,5% und 7,5% Rohrzuckerlösung unter Transpirationsbegünstigung 6 Tage assimilierend, zeigen auf den verschiedenen Nährlösungen keinen erkennbaren Unterschied. Die Leitung des Zuckers mit dem Transpirationsstrome hat längs der Nerven bis in die Blattspitzen zu reichlicher Stärkebildung geführt, im übrigen nicht in die Zuckerlösung eintauchenden Mesophyll zeigt nur ein schmaler Basalstreifen Stärkebildung. Bei gleicher Versuchsanordnung aber 2 Tage längerer Versuchsdauer und im dampfgesättigten Raume ist Stärkebildung nur in den in die Zuckerlösung eintauchenden Blatteilen eingetreten und auf ganz geringe Strecken längs der Nerven auch in nicht eintauchenden Teilen.

3. Callisia repens. - Vorher entstärkte abgeschnittene Blätter, mit verschiedenen geformten Einschnitten versehen, teilweise mit der Basis, teilweise mit Spitzenschnittflächen auf Korkplatten montiert und so 7 Tage auf 10% Rohrzuckerlösung im Dunkeln unter Transpirationsbegünstigung assimilierend, haben in allen Blättern bis zur Spitze im ganzen Mesophyll reichlich Stärke gebildet. Vorher entstärkte, abgeschnittene Blätter, auf Korkplatten montiert, 5 Tage im Dunkeln auf verschiedenen Rohrzuckerlösungen unter begünstigter Transpiration assimilierend, ergeben folgendes: Auf 1% Rohrzuckerlösung im ganzen Blatt geringe, aber deutliche Stärkebildung; auf 2,5%, 5%, 10% und 15% Rohrzuckerlösung reichlichste Stärkebildung, kein Unterschied erkennbar. Auf 20% und 30% Rohrzuckerlösung geringe Stärkebildung an der Blattspitze beginnend, keine Stärke im in die Zuckerlösung eintauchenden Blatteile. Bei einer durch Verdunkelung entstärkten Topfpflanze wurden an einigen Blättern die Spitzen abgeschnitten, die Schnittflächen in 7,5% Rohrzuckerlösung getaucht und die Pflanze so 4 Tage im Dunkeln belassen. Die Leitung der Zuckerlösung führte sehr gleichmässig in den ganzen Blättern zur Stärkebildung, auch die Blattbasen sind vollgepfropft mit Stärke. Ein vorher entstärkter, etwa 15 cm langer Spross, mit der Stengelbasis in Wasser stehend, 2 Blätter davon mit der Spitze in 5% bzw. 10% Rohrzuckerlösung eintauchend, 5 Tage mit begünstigter Transpiration im Dunkeln belassen, zeigt folgendes: das niedrigste Blatt ist vollkommen stärkefrei; das folgende Blatt, mit der Spitze in 10% Rohrzuckerlösung tauchend, zeigt im ganzen Blatte reichlichste Stärkebildung, auch der Sprosstengel führt an der Blatt-Ansatzstelle Stärke, die wohl etwas abwärts reicht, aber nicht bis zur Ansatzstelle des untersten Blattes; das folgende 3. Blatt führt in der ganzen Blattlamina Stärke, ebenso die Sprossaxe; das nächste Blatt hatte mit der Spitze in 5% Rohrzuckerlösung getaucht; es zeigte im ganzen Mesophyll Stärkebildung, ebenso führen die folgenden beiden Blätter längs der Nerven bis zur Blattspitze reichlich, im übrigen Mesophyll nur wenig Stärke; die nun folgende Sprossknospe mit 2 gut entfalteteten aber noch nicht ausgewachsenen Blättern zeigt wieder sehr reichlich Stärke.

## PLASMOLYTISCHE UNTERSUCHUNGEN.

## Vorversuche.

1. Tulipa Gesneriana - Eine Topfpflanze, 4 Tage (29.IV.14) im Dunkelmzimmer an Assimilation gehindert, ergibt an einem ausgeschnittenen Blattstücke als plasmolytische Grenzkonzentration 0,50  $\text{KNO}_3$ , keine Stärke, aber noch deutliche Zuckerreaktion. Diese Topfpflanze dann 8 Stunden dem direkten Sonnenlicht in normaler Luft ausgesetzt, ergibt im entsprechenden Stücke der anderen Blatthälfte 0,35  $\text{KNO}_3$  als Grenzwert, keine Stärke, reichlich reduzierenden Zucker.

2. Iris florentina - Ein Blatt an der Pflanze im Freien bei Sonnenschein während des ganzen Tages ergibt (15.V.14) morgens und abends 6 Uhr den gleichen Grenzwert 0,325  $\text{KNO}_3$ , keine Stärke, reichlich Zucker. Ein 6 Tage im Freien an der Pflanze verdunkeltes (25.VIII.19) Blatt ergibt 0,30  $\text{NaCl}$ , ein während dieser Zeit normal belichtetes Blatt 0,325  $\text{NaCl}$ .

3. Allium Cepa - Ein Blatt an der Pflanze im Freien ergibt (24.VI.19) früh 7 Uhr und Nachmittag 4 Uhr nach reichlichem Sonnenschein den gleichen Turgor von 0,25  $\text{NaCl}$ .

4. Agapanthus umbellatus - Ein Blatt an der Pflanze ergibt (11.V.14) als plasmolytischen Grenzwert 0,325  $\text{KNO}_3$ , keine Stärke, reichlich reduzierende Zuckerarten. Dieses Blatt dann 4 Tage an der Pflanze mit schwarzem Seidensack verdunkelt ergibt 0,275  $\text{KNO}_3$ , noch reichlich reduzierenden Zucker. Ein möglichst gleiches während derselben Zeit an der Pflanze normal belichtetes Blatt zeigte 0,325  $\text{KNO}_3$ , keine Stärke.

5. Clivia nobilis - Ein normal belichtetes Blatt an der Pflanze ergibt (9.V.19) als Grenzwert 0,275  $\text{NaCl}$ , geringe Stärkereaktion im Nervenparenchym. Ein möglichst ähnliches Blatt einer vom 14.IV. bis 9.V.19 mit schwarzem Pappzylinder verdunkelten Pflanze zeigt 0,225  $\text{NaCl}$ , noch reichlich Zucker, aber weniger als das belichtete Blatt, im Nervenparenchym immer noch Stärke. Diese Pflanze weitere 30 Tage verdunkelt, ergibt 0,20  $\text{NaCl}$ , noch reichlich Zucker und im Nervenparenchym deutlich mehr Stärke als am 9.V.19 und als das normal belichtete Blatt. Ein abgeschnittenes Blatt, vor dem Versuche 0,275  $\text{NaCl}$  zeigend, ergibt nach 4-tägiger Assimilation (13.V.19) in normaler Luft wieder 0,275  $\text{NaCl}$ , reichlich Zucker, ganz wenig Stärke im Nervenparenchym.

6. Clodea densa - Bei einer durch längere Verdunklung stärkefrei gemachten Pflanze (20.VI.14) ergibt ein Blatt 0,20  $\text{KNO}_3$ , nach 12-stündiger Assimilation dieses Sprosses im Lichte zeigt ein untersuchtes Blatt 0,30  $\text{KNO}_3$ , deutliche Stärkebildung. Ein 2 Tage verdunkeltes Blatt ergibt (4.VII.14) 0,25  $\text{KNO}_3$ , ein während dieser Zeit im Lichte assimilierendes Blatt 0,30  $\text{KNO}_3$ , beide Blätter zeigen noch reichlich Stärke, das verdunkelte Blatt weniger Zucker als das belichtete.

7. Impatiens parviflora - Ein normal im Licht assimilierendes Blatt an der Pflanze ergibt (17.VI.14.) 0,225  $\text{KNO}_3$ , Stärke und Zucker; dieses Blatt dann abgeschnitten 24 Stunden verdunkelt, zeigt keine Stärke mehr, reichlich Zucker, Grenzwert 0,25  $\text{KNO}_3$ . Ein Blatt an der Pflanze im Freien zeigt (25.VIII.19.) 0,25  $\text{NaCl}$ , reichlich Stärke, dann abgeschnitten, 48 Stunden verdunkelt, 0,30  $\text{NaCl}$ , längs der Nerven noch etwas Stärke. Ein Blatt der Pflanze im Freien, 2 Tage verdunkelt, gibt vor und nach der Verdunklung (17.VI.19) 0,25  $\text{NaCl}$  und ist nach der Verdunklung stärkefrei.

8. Ricinus communis - Pflanze im Freien, Nerven zur Zeit der Untersuchung (24.VIII.19) rot gefärbt. Ein normal belichtetes Blatt an der Pflanze zeigt 0,35  $\text{NaCl}$ , reichlich Stärke, ein 3 Tage an der Pflanze verdunkeltes Blatt zeigt 0,375  $\text{NaCl}$ , keine Stärke mehr, im verdunkelten Blatt mehr Zucker, als im belichteten.

9. Verbascum nigrum - Ein Blatt an der Pflanze im Freien zeigt (4.VII.19) 0,30  $\text{NaCl}$ , sehr reichlich Stärke. Dieses Blatt abgeschnitten 5 Tage verdunkelt gibt 0,25  $\text{NaCl}$ , zeigt in dem zur Turgormessung benützten Seitennerv-Paranchym noch reichlich Stärke, im Mesophyll ist es stärkefrei.

10. *Typha latifolia*. - Ein Blatt an der Pflanze im Freien zeigt (3.VII.19) 0,35 NaCl, geringe Stärkebildung. Ein abgeschnittenes Blatt 5 Tage verdunkelt zeigt (8.VII.19) 0,35 NaCl und immer noch Stärke im Nervenparenchym.

#### Hauptversuche.

1. *Eleocharis acicularis*. - Normal an der Pflanze reichlich Stärke, Ansammlung derselben nach Blattbasis zu, Grenzkonz. verschieden zwischen 0,25 und 0,35 KNO<sub>3</sub>. - a) In CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft assimilierend (im KIPPachen Apparat erzeugte, gasförmige Kohlensäure in Blasen durch das Wasser geleitet) ist nach 2 Tagen (26.VI.14) ein Blatt vollgepfropft mit Stärke, Grenzkonzentr. 0,35 KNO<sub>3</sub>, abgeschnittene Blätter nach 12 St. (27.VI.14) überaus reichlich mit Stärke vollgepfropft, Grenzkonzentration 0,35 KNO<sub>3</sub>. Blätter eines Sprosses, die vor dem Versuche 0,25 KNO<sub>3</sub> geben, zeigen nach 8 Stunden (21.VII.14) in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft 0,30 KNO<sub>3</sub>, sehr reichlich Stärke. - b) Auf verschiedenen Zuckerlösungen liegende Blattstücke ergeben nach 2 Tagen (26.VI.14) in 5 und 2,5% Traubenzuckerlösung im Licht und im Dunkeln gleichmässig 0,35 KNO<sub>3</sub>, im Licht reichlich Stärke, im Dunkeln in 5% stärkefrei, in 2,5% viel Stärke, - nach 3 Tagen (27.VI.14) in denselben Zuckerlösungen im Dunkeln ebenfalls 0,35 KNO<sub>3</sub>, jetzt ist auch bei 5% Stärkebildung eingetreten, bei 2,5% aber viel reichlicher, - nach 5 Tagen (29.VI.14) in 1 und 2% sehr reichlich Stärke, Grenzkonzentr. 0,45 KNO<sub>3</sub> (starke Plasmaströmung beobachtet), - nach 6 Tagen (30.VI.14) in 5% nur wenig Stärke, Grenzkonz. 0,30 KNO<sub>3</sub>, während derselben Zeit und unter denselben Bedingungen in 2,5% sehr viel Stärke, Grenzkonz. ebenfalls 0,30 KNO<sub>3</sub>, - nach 5 Tagen (13.VII.14) in 10% Rohrzuckerlösung 0,35 KNO<sub>3</sub>, reichlich Stärke, - nach 5 Tagen (13.VII.14) in 2,5% Lösung eines Gemischs von KNO<sub>3</sub> und Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub> im Verhältnis 3:1 im Dunkeln 0,25 KNO<sub>3</sub> und sind stärkefrei geblieben.

2. *Ricinus communis*. - Normal an der Pflanze reichlich Stärke, wenig Zucker. Ein Blatt 3 Tage (1.VII.19) in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft assimilierend zeigt 0,35 NaCl, vollgepfropft mit Stärke. Blattstücke, 5 Tage (28.VII.19) auf 5% und 10% Rohrzuckerlösungen im Dunkeln liegend, ergeben gleichmässig 0,375 NaCl und sind vollgepfropft mit Stärke. Während derselben Zeit auf 20% Rohrzuckerlösung im Dunkeln liegende Blattstücke sind ebenfalls vollgepfropft mit Stärke, Grenzwert nicht feststellbar, da Aussenlösung hypertonisch.

3. *Impatiens parviflora*. - Normal an der Pflanze Stärke, wenig Zucker. Ein abgeschnittenes Blatt 3 Tage (3.VII.19) in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft assimilierend hat reichlich Stärke gebildet, Grenzkonz. 0,30 NaCl. 6 Tage (6.VII.19) auf 2,5% und 5% Rohrzuckerlösung im Dunkeln liegende Blattstücke haben ebenfalls reichlich Stärke gebildet, Grenzk. 0,30 NaCl.

4. *Clivia nobilis*. - Normal an der Pflanze geringe Stärkebildung im Nervenparenchym, reichlich Zucker. Ein abgeschnittenes Blatt, das vor dem Versuche 0,24 NaCl ergab, hat nach 4-tägiger (13.V.19) Assimilation in normaler Luft seinen Turgor nicht geändert und zeigt im Nervenparenchym etwas mehr Stärke. Ein abgeschnittenes Blatt, vor dem Versuche (17.V.19) 0,25 NaCl gebend, Stärke in 4 Zelllagen längs der Nerven, zeigt nach 4-tägiger Assimilation in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft 0,25 NaCl, reichlich Stärke, auch im übrigen Mesophyll, besonders Stärkeansammlung im Nervenparenchym, reichliche Zuckerreaktion. Nach 7-tägiger (27.V.19) weiterer Assimilation in normaler Luft zeigt sich das Blatt vollgepfropft mit Stärke. 0,30 NaCl. Dasselbe Blatt, nun verdunkelt, gibt nach 3 und 7 Tagen (5.VI.19) noch reichlich Stärke. Der Turgor ist in dieser Zeit auf 0,45 NaCl gestiegen, dennoch erscheint das Blatt äusserlich nicht geschädigt und führt nur noch wenig reduzierende Zucker. 6 Tage (20.V.19) auf 10% Rohrzuckerlösung liegende Blattstücke zeigen überall reichliche Stärke, besonders Anhäufung im Nervenparenchym, Grenzkonzentration 0,25 NaCl. - Ein 7 Tage (21.V.19) mit der Basis in 20% Rohrzuckerlösung eingetauchtes verdunkeltes Blatt zeigt im eingetauchten Teile noch Plasmolyse, geringe Stärkebildung im Mesophyll, Stärkeanhäufung im Nervenparenchym, im nicht eingetauchten Blatteile zeigt es keine Stärkebildung, Grenzkonz. 0,25 NaCl. Dieses Blatt dann in Wasser stehend 7 Tage in normaler Luft assimilierend ergibt in dem

mit der Zuckerlösung vorher nicht in Berührung gekommenen Teile jetzt reichliche Stärkereaktion längs der Nerven, wenig Stärke im Mesophyll, nach weiterer 7-tägiger Assimilation (4.VI.19) in normaler Luft hat sich die Stärkebildung vermehrt, im Nervenparenchym besonders grosse Stärkekörner. Der Turgor ist in dieser Zeit auf 0,45 NaCl gestiegen.

5. Agapanthus umbellatus. - Normal an der Pflanze die meiste Zeit des Jahres keine Stärke, im Juli und August Stärke im Nervenparenchym festgestellt, reichlich reduzierende Zuckerarten. - a) In CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft assimilierend ergibt ein abgeschnittenes Blatt vor dem Versuche 0,325 KNO<sub>3</sub> und keine Stärke, nach 4 und 5 Tagen (23.V.14) - ausnahmsweise 2,5% CO<sub>2</sub> - immer noch als Grenzkonzentration 0,325 KNO<sub>3</sub>, an Basis längs der Nerven geringe Stärkebildung, abgeschnittene Blätter, vor den Versuchen keine Stärke, Grenzkonz. 0,30 KNO<sub>3</sub>, nach 9 Stunden (10.VI.14) ebenfalls 0,30 KNO<sub>3</sub>, im Nervenparenchym Stärke, im Palissadengewebe keine, nach 3 Tagen im oberen Blatteile 0,40 KNO<sub>3</sub>, im unteren 0,30 KNO<sub>3</sub>, Stärke ist im ganzen Blatte, auch im Palissadenparenchym, gebildet worden, im Gegensatz zu den Kontrollblättern an der Pflanze, die denselben Turgor (im oberen Blatteile 0,40, im unteren 0,30 KNO<sub>3</sub>), aber wenig Stärke im Nervenparenchym zeigen. Bei einem abgeschnittenen Blatte - keine Stärke, Grenzkonz. 0,225 NaCl - ist der Turgor nach 4-tägiger (21.V.19) Assimilation in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft derselbe geblieben, nicht mehr reduzierende Zucker nachweisbar als vor dem Versuche, aber reichliche Stärkebildung im ganzen Mesophyll, im Nervengewebe keine besondere Ansammlung. Dieses zur reichlichen Stärkebildung gebrachte Blatt weiter in normaler Luft assimilierend, zeigt nach 4 Tagen noch Stärke, nach 7 Tagen (27.V.19) ist es stärkefrei, eine Änderung des Turgors ist nicht feststellbar. - b) Auf verschiedenprozentigen Zuckerlösungen assimilierend ergaben Blattstücke auf 5,8% Traubenzuckerlösung nach 7 Tagen (14.VII.14) Stärke im ganzen Mesophyll, Grenzkonzentr. 0,35 KNO<sub>3</sub>, nach 48-stündigem weiterem Liegen auf Wasser im Dunkeln ist die gebildete Stärke verschwunden, der Turgor hat sich nicht geändert. 8 Tage (15.VII.14) auf verschiedenprozentigen Zuckerlösungen im Dunkeln liegende Blattstücke ergeben: auf 5% Rohrzucker Stärke gebildet, Grenzkonz. 0,35 KNO<sub>3</sub>, auf 10% Rohrzucker Stärke gebildet, Grenzkonz. 0,35 KNO<sub>3</sub>, auf 2,9 und 5,8% Traubenzucker keine Stärke gebildet, Grenzkonz. 0,25 KNO<sub>3</sub>. Bei 6 Tage (28.VII.14) auf 20% Rohr- und 10,5% Traubenzuckerlösung im Dunkeln liegenden Blattstücken, die nach dem Einlegen in die Lösungen Plasmolyse ergaben, ist die Plasmolyse vollkommen zurückgegangen, die Blattstücke zeigen reichliche Stärkebildung, sind aber in den Zuckerlösungen untergesunken (wegen dieses krankhaften Verhaltens Turgor nicht festgestellt, Zellen sind jedoch noch wieder plasmolysierbar). Ein abgeschnittenes, mit dem Basalteile in 20% Rohrzuckerlösung stehendes verdunkeltes Blatt zeigt nach 6 Tagen (20.V.19) im eintauchenden Teile noch Plasmolyse, nach 8 Tagen nicht mehr, sehr reichliche Stärkebildung; im nicht eintauchenden Blatteile ist die Stärke nur auf geringe Strecke längs der Nerven gebildet, Grenzkonz. in stärkehaltigem, nicht in die Zuckerlösung eintauchendem Nervenparenchym 0,25 NaCl.

6. Convallaria majalis. - Normal an der Pflanze nur sehr wenig Stärke in sehr feinen Körnern feststellbar, auch wenig reduzierende Zucker. Ein 3 Tage (1.VII.19) in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft assimilierendes, abgeschnittenes Blatt ist voll gepropft mit Stärke, Grenzkonz. vor und nach dem Versuche 0,35 NaCl. Dieses Blatt dann 5 Tage verdunkelt zeigt Abnahme der Stärke, aber keine Änderung des Turgors. Ein abgeschnittenes, 4 Tage (7.VII.19) in normaler Luft assimilierendes Blatt hat ebenfalls reichlich Stärke gebildet, Grenzkonz. 0,35 NaCl. Ein abgeschnittenes, 8 Tage (12.VII.19) verdunkeltes Blatt zeigt immer noch geringe Stärke in bestimmten Zonen, Grenzkonz. 0,35 NaCl.

7. Allium Cepa. - Sehr reichlich reduzierende Zuckerarten, aber nie Stärke; ist bisher auch in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft und auf Zuckerlösungen nicht zur Stärkebildung gebracht worden. Ein abgeschnittenes Blatt als Grenzwert an der Pflanze im Freien hat 0,25 NaCl ergeben, zeigt nach 4-tägiger Assimilation (8.VII.19) in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft dieselbe Grenzkonz. von 0,25 NaCl, Stärke ist nicht gebildet, eine Vermehrung der schon normal sehr reichlich vorhandenen reduzierenden Zuckerarten lässt sich nicht erkennen. 10 Tage (7.VII.19) auf 20% Rohrzuckerlö-

sung liegende verdunkelte Blattstücke zeigen immer noch Plasmolyse, keine Stärkebildung. 8 Tage (10.VII.19) im Dunklen auf 5% und 10% Rohrzuckerlösung liegende Blattstücke geben als Grenzkonz. 0,25 NaCl, keine Stärke. Ein Blatt an der Pflanze im Freien zeigt als Grenzkonz. 0,25 NaCl (26.VI.19), abgeschnitten 6 Tage in normaler Luft assimilierend zeigt es als Grenzwert 0,20 NaCl.

8. Tulipa Gesneriana - Normal an der Pflanze keine Stärke, reichlich reduzierende Zucker, Grenzkonz. 0,325 KNO<sub>3</sub>. Ein abgeschnittenes, 5 Tage (11.V.14) assimilierendes Blatt hatte seinen Turgor auf 0,45 KNO<sub>3</sub> erhöht, zeigt sehr reichlich reduzierende Zuckerarten, ohne Stärke gebildet zu haben.

9. Hyacinthus orientalis. - Normal an der Pflanze keine Stärke, reichlich reduzierende Zucker, Grenzkonz. 0,35 KNO<sub>3</sub>. 6 Tage (6.V.14) im Dunklen auf 20% Rohrzuckerlösung liegende Blattstücke ergeben als Grenzkonz. 0,55 KNO<sub>3</sub>, reichliche Stärkebildung. Kontrollblattstücke während dieser Zeit auf Wasser im Dunkeln liegend, zeigen noch wenig reduzierende Zucker, keine Stärke, Grenzkonz. 0,30 KNO<sub>3</sub>.

10. Narcissus pseudonarcissus. - Normal an der Pflanze keine Stärke, reichlich reduzierende Zucker. Ein abgeschnittenes Blatt, Grenzkonz. 0,30 NaCl, ergibt nach 4-tägiger Assimilation in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft als Grenzwert 0,40 NaCl u. hat im ganzen Mesophyll Stärke gebildet, besondere Stärkeanhäufung längs der Nerven. Ein abgeschnittenes, 3 Tage (25.V.19) in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft assimilierendes Blatt, vor dem Versuche Grenzkonz. 0,325 NaCl, keine Stärke, führt nach d. Versuch reichlich Stärke, geringe Ansammlung im Nervenparenchym, überaus reichliche Zuckerreaktion, Grenzkonz. 0,45 NaCl. Ein während derselben Zeit abgeschnitten in normaler Luft assimilierendes Blatt hat seinen Turgor nicht wesentlich geändert (0,35 NaCl), keine Stärkebildung, Ein abgeschnittenes, während dieser Zeit verdunkeltes Blatt gibt als Grenzkonz. 0,375 NaCl, geringe Stärkebildung im Nervenparenchym. Das Blatt aus CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft 3 Tage (28.V.19) in normaler Luft weiter assimilierend hat seinen Turgor auf 0,55 NaCl gesteigert und ist jetzt vollgepfropft mit Stärke. Bei Blattstücken im Dunklen auf verschiedenen Rohrzuckerlösungen (20%, 10%, 5% und 2,5%) liegend, konnten wir keine Stärkebildung erreichen, (22.V. und 2.VI.19) Grenzkonz. nicht festgestellt, da Blattstücke gelitten.

11. Colchicum byzantinum. - Normal an der Pflanze sehr reichlich reduzierende Zucker, keine Stärke. Ein abgeschnittenes Blatt, vor dem Versuche Grenzkonz. 0,40 NaCl, hat nach 3-tägiger (1.VII.19) Assimilation in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft seinen Turgor auf 0,525 NaCl gesteigert und ist vollgepfropft mit Stärke. Ein abgeschnittenes, 6 Tage (4.VII.19) verdunkeltes Blatt zeigt als Grenzkonz. 0,475 NaCl, geringe Menge reduzierender Zucker, Stärkebildung im Nervenparenchym. Das in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft gewesene Blatt, weitere 4 Tage (5.VII.19) verdunkelt, gibt als Grenzkonz. 0,55 NaCl, ist unvermindert vollgepfropft mit Stärke (Blatt etwas gelb geworden), Ein abgeschnittenes Blatt, vor dem Versuch Grenzkonz. 0,40 NaCl ergebend, hat nach 3-tägiger (1.VII.19) Assimilation in normaler Luft reichlich Stärke gebildet, zeigt viel reduzierende Zucker, Grenzkonz. 0,525 NaCl, keine Stärkeansammlung längs der Nerven.

12. Hemerocallis fulva - Normal an der Pflanze keine Stärke, viel reduzierende Zucker. Ein abgeschnittenes Blatt, vor dem Versuch Grenzkonz. 0,30 NaCl, hat nach 4-tägiger (21.V.19) Assimilation in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft im ganzen Mesophyll Stärke gebildet, keine besondere Stärkeansammlung längs der Nerven, Grenzkonz. 0,475 NaCl. Ein abgeschnittenes, 4 Tage (21.V.19) in normaler Luft assimilierendes Blatt ist stärkefrei geblieben, Grenzkonz. 0,30 NaCl. Ein abgeschnittenes, 3 Tage (25.V.19) in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft assimilierendes Blatt, vor dem Versuch Grenzkonz. 0,30 NaCl, zeigt deutlichste Stärkebildung, keine Anhäufung längs der Nerven, Grenzkonz. 0,50 NaCl. Ein abgeschnittenes, während derselben Zeit in normaler Luft assimilierendes Blatt gibt als Grenzkonz. 0,40 NaCl, keine Stärkebildung. Ein abgeschnittenes, 4 Tage (26.VI.19) verdunkeltes Blatt ergibt als Grenzkonz. 0,35 NaCl, hat im Nervenparenchym etwas Stärke gebildet. Das Blatt aus CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft noch 2 Tage in normaler Luft assimilierend (27.V.19) hat seinen Grenzwert von 0,50 NaCl nicht geändert und zeigt noch überall Stärke. Ein abgeschnittenes, 3 Tage (1.VII.19) in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft assimilierendes Blatt

gibt als Grenzkonz. 0,50 NaCl, reichliche Stärkebildung. Dieses Blatt hat dann 4 Tage (5.VII.19) verdunkelt noch wenig ungleichmässig verteilte Stärke gezeigt, Grenzkonz. 0,45 NaCl. 10 Tage (2.V.19) auf verschiedenen Rohrzuckerlösungen im Dunkeln liegende Blattstücke ergeben: auf 20% Rohrzucker reichlichste Stärkebildung im ganzen Mesophyll, Zellen krankhaft, lassen sich plasmolysieren, ergeben aber keinen bestimmten Turgor, auf 10% und 5% Rohrzucker reichliche Stärkebildung, Grenzkonz. 0,50 NaCl, auf 2,5% Rohrzucker nur an Schnittflächen etwas Stärkebildung, in mittlerer, keine Stärke führender Blattstückfläche Grenzkonz. 0,40 NaCl.

13. *Iris germanica* - Normal an der Pflanze sehr reichlich reduzierende Zucker, keine Stärke. Ein abgeschnittenes Blatt, vor dem Versuch Grenzkonz. 0,325 KNO<sub>3</sub>, ergibt nach 2-tägiger (24.V.14) Assimilation in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft als Grenzkonz. 0,45 KNO<sub>3</sub>, noch keine Stärkebildung einwandfrei erkennbar, nur dunklere Färbung mit Jod-Chloralhydrat. Ein abgeschnittenes Blatt, vor dem Versuche Grenzkonz. 0,30 NaCl, zeigt nach 7-tägiger (21.VI.19) Assimilation in normaler Luft reichliche Stärkebildung, Ansammlung längs der Nerven, Grenzkonz. 0,45 NaCl. Ein abgeschnittenes Blatt, Grenzkonz. 0,30 NaCl, ergibt nach 4-tägiger (8.VII.19) Assimilation in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft als Grenzwert 0,50 NaCl, sehr viel Stärke, Stauung an Basis. Ein abgeschnittenes 5 Tage (9.VII.19) in normaler Luft assimilierendes Blatt führt reichlich Stärke im Nervenparenchym, Grenzkonz. 0,45 NaCl. Ein abgeschnittenes, 7 Tage (11.VII.19) verdunkeltes Blatt ergibt als Grenzkonz. unverändert 0,30 NaCl, zeigt keine Stärke aber noch reichliche Mengen reduzierender Zucker. 8 Tage (1.VII.19) im Dunkeln auf 10% Rohrzuckerlösung liegende Blattstücke geben reichliche Stärkereaktion, Grenzkonz. 0,45 NaCl.

14. *Iris florentina* - Normal an der Pflanze keine Stärke, sehr viel reduzierende Zucker. Ein abgeschnittenes Blatt, Grenzkonz. 0,30 NaCl, ergibt nach 4-tägiger (21.V.19) Assimilation in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft als Grenzwert 0,60 NaCl, sehr reichlich reduzierende Zucker, reichliche Stärkebildung, Ansammlung längs der Nerven. Dasselbe Blatt, 9 Tage (30.V.19) in normaler Luft weiter assimilierend, zeigt noch reichlich Stärke, Turgor nicht wesentlich geändert (0,55 NaCl). Von 3 abgeschnittenen Blättern, Grenzkonz. vor dem Versuch (22.V.19) gleichmässig 0,30 NaCl, ergeben: Das eine Blatt nach 3-tägiger Assimilation in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft als Grenzkonz. 0,50 NaCl, reichliche Stärkebildung. Das zweite Blatt während dieser 3 Tage in normaler Luft assimilierend zeigt als Grenzwert 0,40 NaCl, keine Stärke. Das dritte 4 Tage verdunkelte Blatt gibt 0,30 NaCl, keine Stärke. Das in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft zur Stärkebildung gebrachte Blatt, 3 Tage (28.V.19) in normaler Luft weiter assimilierend, hat als Grenzwert 0,50 NaCl behalten und lässt keine Stärke-Abnahme erkennen. Zwei 3 Tage (1.VII.19) in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft assimilierende Blätter ergeben als Grenzkonz. 0,50 und 0,55 NaCl, sehr reichliche Stärkebildung, deutliche Stauung der Stärke an der Blattbasis. Ein abgeschnittenes Blatt, 6 Tage (3.VII.19) in normaler Luft assimilierend, ergibt als Grenzwert 0,45 NaCl, keine Stärke, besonders reichlich reduzierende Zucker. 6 Tage auf verschiedenprozentigen Rohrzuckerlösungen im Dunkeln liegende Blattstücke ergeben: auf 20% keine Stärke, Zellen krank, auf 10% reichliche Stärkebildung, Grenzkonz. 0,55 NaCl, auf 5% reichlich Stärke, Grenzkonz. 0,50 NaCl, auf 2,5% geringe Stärkebildung, Grenzkonz. 0,50 NaCl, überall Stärkeanhäufung längs der Nerven. 8 Tage (15.VII.19) auf verschiedenen Zuckerlösungen im Dunkeln liegende Blattstücke, vor dem Versuche Grenzkonz. 0,325 KNO<sub>3</sub>, ergeben: auf 8,8% Traubenzucker mässige Stärkebildung, Grenzkonz. 0,55 KNO<sub>3</sub>, auf 5% Rohrzucker reichliche Stärkebildung, Grenzkonz. 0,55 KNO<sub>3</sub>, auf 2,9% Traubenzucker sehr reichliche Stärkebildung, Grenzkonz. 0,55 KNO<sub>3</sub>.

#### VERHALTEN DER LAUBBLÄTTER BEI PARTIELLER VERDUNKELUNG.

##### Einfluss des Lichtes.

1. Ein an der Pflanze befindliches Blatt von *Limnium spongiae*, partiell mit Glimmerblättchen bedeckt und die Ränder mit Kakaobutter verschlossen, zeigt nach

20 Stunden deutlichste Hellfärbung mit Jod-Chloralhydrat in der an der Assimilation gehinderten Zone, teilweise vollkommene Stärkefreiheit, während die übrige Blattlamina feichlich Stärke enthält.

2. *Callisia repens*, - Führt Spaltöffnungen nur an der Blatt-Unterseite. Die Blatt-Oberseite partiell mit Kakaobutter bestrichen, führt zu keinem Stärkeabbau. Blatt-Unterseiten in den verschiedensten Richtungen (quer, längs der Nerven, Blattspitze, Blattbasis) mit Kakaobutter partiell bestrichen zeigen nach 3 Tagen Stärkefreiheit in den blatt-unterseits bestrichenen Zonen. Zwei möglichst gleiche Blätter, das eine mit Stanniolstreifen, das andere mit Kakaobutter-Querband versehen, zeigen in diesen Zonen gleich schnellen Abbau der Stärke. Blätter einer vorher durch Verdunkelung entzärkten Topfpflanze, mit Kakaobutter-Querbändern versehen mehrere Tage im Licht assimilierend, zeigen schon nach einem Tage in den assimilierenden Blatteilen reichlich Stärke, während unter den Querbändern noch nach 5 Tagen keine Stärke nachweisbar ist.

3. Zwei möglichst gleiche, mit Stanniol- bzw. Kakaobutter-Querbändern versehene, 4 Tage im Licht assimilierende Blätter von *Eranthem tuberculatum* an ein und derselben Pflanze zeigen keinen merklichen Unterschied im Stärke-Abbau in den durch Verdunkelung bzw. Entzug von Kohlensäure an der Assimilation gehinderten Blattstellen.

4. Mit Stärke vollgepfropfte Blätter eines abgeschnittenen Zweiges von *Sambucus nigra* wurden mit Stanniol-Querbändern versehen und der Zweig unter einer Glasglocke in CO<sub>2</sub>-freier Luft belassen. Nach 12 Stunden zeigen die Blätter deutlichste Stärke-Abnahme, die verdunkelten Stellen sind aber als etwas hellere Streifen bei der Jodprobe zu erkennen, nach 24 Stunden sind die Blätter vollkommen Stärke-frei.

5. Ein Blatt von *Adiantum rhodophyllum*, dem die Kohlensäure durch Bestreichen mit Kakaobutter partiell entzogen ist, zeigt nach 7-tägiger Assimilation an der Pflanze im Mesophyll der bestrichenen Zone keine Stärke mehr. Längs der Nerven befindet sich noch Stärke, auch wenn der betreffende Nerv gar nicht aus einer Stärkezone kommt, es sich also nicht um die Wanderbahnen von aus stärkereicher Zone kommender Stärke handeln kann. Die assimilierenden Blatteile weisen reichlich Stärke auf, die Stärkegrenzen laufen ganz scharf längs der Nerven.

6. Blätter von *Zea Mays*, im Freien an der Pflanze oder bei einer Topfpflanze mit Kakaobutter-Querbändern an der Luft assimilierend, zeigen schon nach 24-stündiger Versuchsdauer in den an der Assimilation gehinderten Stellen vollkommene Stärkefreiheit.

#### EINFLUSS DER GESCHWINDIGKEIT DER ASSIMILATWANDERUNG.

##### Versuch mit Blättern an der Pflanze.

1. *Limnobia spongiae*, - Ein Blatt, dessen Hauptnerv durchschnitten, wurde oberhalb des Einschnittes mit Stanniolstreifen partiell verdunkelt, es zeigte nach 3-tägiger Assimilation im Licht vollkommene Stärkefreiheit in der Verdunkelungszone, auch längs des Hauptnerven oberhalb des Einschnittes. Ein Blatt, mit Treppen-Einschnitten versehen, Nerv dabei durchschnitten, und diese Stelle mit Stanniol-Querband verdunkelt, zeigt nach 24 Stunden in der Verdunkelungszone deutliche Hellfärbung bei der Jodprobe, keine Wanderungshemmung oberhalb der Einschnitte. Ein Blatt, mit längerem Quereinschnitt durch Nerven, und diese Stelle mit Stanniol-Querband verdunkelt, zeigt nach 24 Stunden dicht oberhalb der Nerven-Durchschnittsstelle eine blaue Zone bei der Jodprobe, während sonst die verdunkelte Stelle, vor allem auch unterhalb des Nerven-Durchschnittes, stärkefrei ist. Bei längerer Versuchsdauer (36 Stunden) verschwindet aber auch die Stärke oberhalb des Einschnittes. Ein Blatt einer vorher durch Verdunkelung entzärkten Pflanze, mit längerem Nerv-Quereinschnitt und darüber mit Stanniol-Querband versehen, zeigt nach 4-tägiger Assimilation in der verdunkelten Zone keine Stärke, obgleich die belichteten Blattzonen reichlich Stärke führen.

2. *Elodea densa*, - Blätter, mit Einschnitten an der Basis versehen und diese

Stellen mit Stanniolbändern verdunkelt, zeigen nach 12 Stunden in den verdunkelten Zonen keine Stärke, in den belichteten sehr reichlich.

3. Callisia repens. - Bei Blättern einer vorher durch 3-tägige Verdunkelung entstärkten Topfpflanze wurden Einschnitte in die Blattlamina quer, schräg nach oben und von der Blattbasis aus längs der Mittelnerven gemacht und diese Stellen ganz oder teilweise durch Stanniolbänder verdunkelt. Nach 2-tägiger Assimilation haben die dem Lichte ausgesetzten Blattzonen reichlich Stärke gebildet, die verdunkelten Stellen sind aber vollkommen stärkefrei geblieben.

4. Tropaeolum majus. - Es wurden bei durch 1-tägige Verdunkelung vollkommen entstärkten Blättern Einschnitte in den verschiedensten Formen und Richtungen gemacht und diese Stellen durch Stanniolbänder verdunkelt. Die Pflanze, dann dem Licht ausgesetzt, zeigt nach 1 - 5 Tagen in den belichteten Blattstellen reichlich Stärke, während die verdunkelten Zonen stets stärkefrei sind.

5. Ricinus communis. - Es wurde bei vorher durch 2-tägige Verdunkelung stärkefrei gemachten Blättern an einer Topfpflanze die Mittelnerven in folgender Form  durchgeschnitten und die operierten Stellen durch Stanniol-Querbänder verdunkelt. Nach 3-tägiger Assimilation haben sich die belichteten Stellen reichlich mit Stärke gefüllt, während sich die verdunkelten vollkommen stärkefrei zeigen.

6. Zea Mays. - An Blättern einer durch 1-tägige Verdunkelung stärkefrei gemachten Topfpflanze wurden die verschiedensten Einschnitte gemacht und die betr. Stellen mit Stanniol-Querbändern verdunkelt. Die verdunkelten Blattzonen sind nach 3 - 5-tägiger Assimilation noch stärkefrei, während die belichteten Stellen im Palissadengewebe reichlich Stärke führen,

#### Versuche mit abgeschnittenen Blättern.

1. Limnobium spongiae. - Bei abgeschnittenen, 3 Tage partiell mit Stanniol verdunkelten Blättern zeigen die basal gelegenen, verdunkelten Blatteile keine Stärke, während die im Licht assimilierenden Zonen sehr reichlich Stärke aufweisen.

2. Eleocharis acicularis. - Abgeschnittene Blätter, die Basalteile mit Stanniol-Querbändern verdunkelt, zeigen schon nach 6-stündiger Assimilation einen deutlichen Unterschied, die belichteten Spitzenteile führen reichlich Stärke, während die verdunkelten Basalteile mit Ausnahme des Nerven stärkefrei sind. Eine Ableitung der Assimilate durch die Schnittfläche in das umgebende Wasser war bei dieser Wasserpflanze nicht ausgeschlossen, es wurden deshalb bei den weiteren Versuchen die Schnittflächen mit Kakaobutter verschlossen, der Basalteil wieder mit Stanniol-Querbänder verdunkelt, zeigen nach 12 Stunden auch die verdunkelten Blatteile geringe Stärkebildung, die belichteten sind sehr stärkereich.

3. Callisia repens. - Abgeschnittene Blätter einer durch Verdunkelung vorher stärkefrei gemachten Topfpflanze, mit Stanniol-Querbändern partiell verdunkelt, zeigen nach 4 Tagen in den Verdunkelungszonen noch keine Stärke, auch nicht längs der Nerven, während die belichteten Blatteile reichlich Stärke führen. Bei abgeschnittenen Blättern vorher entstärkter Pflanzen bleiben nach verschieden langem Verweilen im Lichte auch die kleinsten durch Bestreichen mit Kakaobutter an der Assimilation gehinderten Blattstellen (Durchmesser bis 0,1 cm herab) vollkommen stärkefrei, nur längs der Nerven ist geringe Stärkebildung auch in den durch Kakaobutter an der Assimilation gehinderten Blattstellen aufgetreten, was seinen Grund aber nicht in einer Zuleitung von Assimilaten hat, bei partieller Stanniolverdunkelung wird immer auch das Nervenparenchym vollkommen stärkefrei gefunden. Ein vorher entstärktes, abgeschnittenes Blatt, 7 Tage mit Stanniol-Querbänder assimilierend, ist oberhalb des Querbandes vollgepfropft mit Stärke, in der Verdunkelungszone selbst aber ganz stärkefrei, auch längs der Nerven. Unterhalb des Querbandes zeigt nur eine schmale Zone Stärkebildung, während der im Wasser tauchende Blatteil wieder stärkefrei ist, weil im Wasser keine Kohlensäure-Assimilation stattfinden konnte.

4. Ricinus communis. - Eine Topfpflanze ist nach 2-tägiger Verdunkelung vollkommen stärkefrei. Ein abgeschnittenes Blatt, mit schmalen Stanniolstreifen parti-

el, verdunkelt, hat sich nach 3-tägiger Assimilation in den belichteten Blatteilen vollgepfropft mit Stärke, die Verdunkelungszone aber ist stärkefrei geblieben. Auch kleinste mit Kakaobutter bestrichene Blattstellen lassen sich nicht zur Stärkebildung in den an der CO<sub>2</sub>-Assimilation gehinderten Blattzonen bringen, während die assimilierenden Nachbarzellen durch das Unterbinden der Auswanderung sehr reichlich Stärke aufweisen. Die Nerven heben sich in den assimilierenden Blatteilen bei der Jodprobe als tief schwarze Linien von dem übrigen Mesophyll ab, dennoch bleibt das Nervenparenchym an den an der Assimilation gehinderten Blattstellen vollkommen stärkefrei.

5. Zea Mays. - Ein abgeschnittenes Blatt einer vorher durch 3-tägige Verdunkelung entstärkten Topfpflanze, mit Stanniol-Querband partiell verdunkelt 3 Tage assimilierend, zeigt in den belichteten Blattstellen Rotfärbung der Nerven, in der Verdunkelungszone sind die Nerven grün geblieben. In den belichteten Blatteilen ist das Palissadengewebe vollgepfropft mit Stärke, im übrigen Mesophyll nur wenig. Auch im verdunkelten Blatteile ist Stärke gebildet worden, und zwar gleichmässig im ganzen Mesophyll, keine Bevorzugung der Palissadengewebe, geringe Stärke-Ansammlung nur längs der Hauptnerven. Ein weiterer gleicher Versuch mit einem vorher entstärkten, mit Stanniolband partiell verdunkelten, 5 Tage abgeschnitten assimilierenden Blatte führte zu demselben Resultate, auch hier ist in der Verdunkelungszone gleichmässig im ganzen Mesophyll Stärke gebildet worden. Die Kontrollblätter an der Pflanze zeigen zu dieser Zeit ebenfalls geringe Rotfärbung längs der Nerven, im abgeschnittenen Blatte ist sie aber viel intensiver. In den Verdunkelungszone sind die Nerven sowohl bei dem abgeschnittenen als auch bei dem Kontrollblatte an der Pflanze grün geblieben; bei abgeschnittenen Blättern mit Kakaobutter-Querbindern sind die Nerven in den durch Entzug von CO<sub>2</sub> an der Assimilation gehinderten Blattstellen rot gefärbt.

#### Versuche mit Blattstielen.

Bei einem durch 3-tägige Verdunkelung an der Pflanze entstärkten und dann abgeschnittenen Blatte von *Ricinus communis* wurde der Blattstiel, der in den Nervencheiden noch etwas Stärke führte, mit einem Stanniol-Querband partiell verdunkelt. Nach 24-stündiger Assimilation der Blattfläche ist auch in der verdunkelten Blattstiel-Zone deutlichste Neubildung von Stärke festzustellen. Nach 2-tägiger Assimilation hat die Stärkemenge in der Verdunkelungszone des Blattstiele weiter zugenommen, das Nervenparenchym ist vollgepfropft mit Stärke, aber auch die zwischenliegenden Parenchymzellen sind stärkehaltig.

2. Impatiens parviflora. - Bei einem abgeschnittenen, 8 Tage im Lichte assimilierenden Spross zeigen mit Stanniol partiell verdunkelte Blattstiele keinen Unterschied in der Stärkemenge in den verdunkelten und belichteten Blattzonen.

3. Eichhornia crassipes. - Der Stiel eines Blattes normal an der Pflanze wurde mit einem breiten Stanniolband partiell verdunkelt, die Untersuchungen nach 10 und 20 Tagen ergeben keinen Unterschied in der Stärkemenge in den verdunkelten und belichteten Zonen.

#### Versuche mit künstlicher Zuckerzufuhr.

1. Impatiens sultanii - Vorher entstärkte, abgeschnittene Blätter, mit den Stielen in Wasser und in 5% Rohrzuckerlösung stehend, mit partieller Stanniolverdunkelung 4 Tage assimilierend - ohne Transpirationsbegünstigung - ergeben folgendes: im Wasser stehend i. belichteten Blatteilen reichlich Stärke, geringe Ansammlung längs der Nerven, Verdunkelungszone stärkefrei, in 5% Rohrzuckerlösung stehend im ganzen Blatt reichlich Stärke, auch in der Verdunkelungszone, besondere Ansammlung längs der Nerven, die Verdunkelungszone ist bei der Jodprobe gerade noch als etwas heller gefärbt zu erkennen. Ein Kontrollblatt an der Pflanze zeigt im belichteten Blatteile Stärke, aber keine Ansammlung längs der Nerven, die Verdunkelungszone ist stärkefrei.

2. Eranthemum tuberculatum - Dieselbe Versuchsanordnung wie bei *Impatiens*,

Versuchsdauer aber 6 Tage. Es zeigt sich folgendes: Kontrollblatt an der Pflanze reichlich Stärke, keine besondere Ansammlung längs der Nerven, Verdunkelungszone vollkommen stärkefrei; Blatt mit Stiel im Wasser stehend sehr reichlich Stärke in den belichteten Blatteilen, geringe Ansammlung längs der Nerven, Verdunkelungszone vollkommen stärkefrei; Blatt mit Stiel in 5% Rohrzuckerlösung stehend belichteter und verdunkelter Blattstiel vollgepfropft mit Stärke, Unterschied gerade noch feststellbar, deutliche Stärkeansammlung längs der Nerven; Blatt mit Stiel in 10% Rohrzuckerlösung stehend vollgepfropft mit Stärke, Verdunkelungszone kaum zu erkennen, deutliche Stärkeansammlung längs der Nerven. Vorher ent stärkte, abgeschnittene Blätter mit der Basis in 5% und 7,5% Rohrzuckerlösung stehend, mit partieller Stanniolverdunkelung 5 Tage im Licht assimilierend, zeigen reichliche Stärkebildung auch in den Verdunkelungszonen, Unterschied in den Stärkemengen in belichteten und verdunkelten Blatteilen ganz gering.

3. Callisia repens. - Vorher ent stärktes abgeschnittenes Blatt, mit Basalteil in 10% Rohrzuckerlösung stehend und partiell mit Stanniolband verdunkelt, 7 Tage im Licht assimilierend, zeigt reichliche Stärkebildung auch in der Verdunkelungszone, Stärkeansammlung längs der Nerven. Vorher ent stärkte, abgeschnittene Blätter, teilweise mit der Spitze, teils mit der Basis in 5% Rohrzuckerlösung stehend und mit Stanniol-Querbindern partiell verdunkelt, zeigen nach 3-tägiger Assimilation im Licht auch in den Verdunkelungszonen reichliche Stärkebildung, wiederum besondere Ansammlung längs der Nerven. Auch 1%, 2,5% und 7,5% Rohrzuckerlösungen führen bei 5-tägiger Versuchsdauer zu reichlicher Stärkebildung in den Verdunkelungszonen. Einer vorher ent stärkten Topfpflanze wurde durch eine Blattspitze 5% Rohrzuckerlösung zugeführt, das nach der Sprossspitze zu folgende nächste Blatt wurde mit einem Stanniol-Querband partiell verdunkelt und die Pflanze so 8 Tage im Licht assimilieren gelassen. Das partiell verdunkelte Blatt zeigt in der Verdunkelungszone deutliche Stärkebildung durch den aus dem anderen Blatt im Transpirationsstrom zugeführten Zucker.

4. Ricinus communis. - Vorher ent stärkte, abgeschnittene Blätter, mit den Stielen in 2,5%, 5% und 10% Rohrzuckerlösung stehend, und mit Stanniol-Querbindern partiell verdunkelt, haben nach 8-tägiger Assimilation im Lichte Stärke in den Verdunkelungszonen gebildet.

#### Versuche in kohlenstoffangereicherter Luft.

1. Iris germanica. - Ein abgeschnittenes Blatt, mit Stanniolband partiell verdunkelt und 4 Tage in Kohlenstoffangereicherter Luft assimilierend, zeigt reichlich Stärke, deutlichste Stauung nach der Blattbasis zu. Es ist dabei auch in der Verdunkelungszone zur Stärkebildung gekommen, nur ein geringer Unterschied der Stärkemenge im belichteten und verdunkelten Blatteile feststellbar. Die verdunkelte Blatteile zeigt deutlich trotz der Stärkebildung eine geringere Menge reduzierender Zucker als die belichtete.

2. Iris florentina. - Abgeschnittene Blätter, mit Stanniolband partiell verdunkelt, 3 und 4 Tage in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft assimilierend, haben sehr reichlich auch in der Verdunkelungszone Stärke gebildet. In den belichteten Blatteilen sind die Palissadenzellen besonders stärkereich, im Gegensatz zu den verdunkelten Zonen, wo sich die Stärke fast nur im Nervenparenchym konzentriert. In den verdunkelten Blatteilen ist eine geringere Menge reduzierender Zucker feststellbar als in den belichteten.

3. Hemerocallis fulva. - Ein abgeschnittenes Blatt, mit Stanniol-Querband partiell verdunkelt und 3 Tage in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft assimilierend, hat sowohl im belichteten als auch im verdunkelten Blatteile reichlich Stärke gebildet, ein Unterschied in den Stärkemengen ist kaum feststellbar. In der verdunkelten Blatteile ist eine geringere Menge reduzierender Zucker vorhanden als in den belichteten Teilen.

4. Colchicum byzantinum. - Ein abgeschnittenes Blatt, mit partieller Stanniolverdunkelung 3 Tage in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft assimilierend, zeigt sich im belichteten und verdunkelten Blatteile gleich reichlich vollgepfropft mit Stärke, in d.

verdunkelten Blattzone geringere Mengen reduzierender Zucker als in der belichteten.

#### Plasmolytische Untersuchungen.

1. Elodea densa. Abgeschnittene, partiell mit Stanniol verdunkelte Blätter, 3 Tage (27.VI.14) im Licht assimilierend, ergeben im verdunkelten Spitzenteil 0,25  $\text{KNO}_3$ , die verdunkelte Zone ist vollkommen stärkefrei.
2. Nicotiana Tabacum. - Ein Blatt, 3 Tage (27.VIII.19) mit partieller Stanniolverdunkelung im Freien assimilierend, ist in der Verdunkelungszone stärkefrei, im belichteten Blatteile voll Stärke. Osmotischer Wert sowohl im belichteten als im verdunkelten Blatteile 0,30 NaCl.
3. Ricinus communis. - Ein Blatt an der Pflanze im Freien, mit Stanniolband partiell verdunkelt, 4 Tage (26.VIII.19) im Licht assimilierend, zeigt in der verdunkelten und belichteten Zone den gleichen osmotischen Wert 0,25 NaCl, in der Verdunkelungszone keine Stärke, im belichteten Blatteil sehr reichliche Stärkebildung.
4. Impatiens parviflora. - Ein abgeschnittenes Blatt, mit Stanniol-Querband 2 Tage (26.VIII.19) in normaler Luft assimilierend, zeigt in der Verdunkelungszone keine Stärke mehr, in den belichteten Blatteilen reichliche Stärkebildung. Der osmotische Wert ist in beiden Zonen gleichmässig 0,30 NaCl.
5. Agapanthus umbellatus. - Ein 30 Tage an der Pflanze mit Stanniolband partiell verdunkeltes (14.V.19) Blatt ergibt im verdunkelten Teile den osmotischen Wert 0,22 NaCl, im etwa 3 cm darunter gelegenen belichteten Teile 0,21 NaCl. (Konzentrationsunterschiede von 0,01 Mol verwendet!)
6. Allium Cepa. - Ein abgeschnittenes Blatt, 4 Tage (8.VII.19) mit Stanniol-Querband in  $\text{CO}_2$ -angereicherter Luft assimilierend, ergibt im belichteten und verdunkelten Blatteile gleichmässig den osmotischen Wert 0,25 NaCl, geringer Unterschied in reduzierenden Zuckern.
7. Tulipa Gesneriana. - 2 Tage (4.V.14) mit Stanniol-Querbindern an der Pflanze assimilierende Blätter zeigen sowohl in den belichteten als auch in den verdunkelten Zonen den gleichen osmotischen Wert, 0,40  $\text{KNO}_3$ .
8. Colchicum byzantinum. - Ein abgeschnittenes Blatt 3 Tage (1.VII.19) mit Stanniol-Querband in  $\text{CO}_2$ -angereicherter Luft assimilierend, zeigt auch in der Verdunkelungszone Stärke, aber weniger reduzierende Zucker. Osmotischer Wert im belichteten und verdunkelten Blatteile 0,525 NaCl.
9. Hemerocallis fulva. - Ein abgeschnittenes Blatt 3 Tage (1.VII.19) mit Stanniol-Querband in  $\text{CO}_2$ -angereicherter Luft assimilierend, ergibt in belichteter und verdunkelter Zone als osmotischen Wert gleichmässig 0,45 NaCl. Stärkebildung im verdunkelten Blatteile, dennoch weniger reduzierende Zucker.
10. Iris germanica. - Ein abgeschnittenes Blatt, 4 Tage (8.VII.19) mit Stanniol-Querband in  $\text{CO}_2$ -angereicherter Luft assimilierend, zeigt im belichteten und verdunkelten Blatteil gleichmässig den osmotischen Wert 0,50 NaCl. Stärkebildung in beiden Zonen, belichteter Blatteil viel zuckerreicher als verdunkelter.
11. Iris florentina. - Zwei abgeschnittene Blätter, 4 Tage (27.V.19) mit Stanniol-Querbindern in  $\text{CO}_2$ -angereicherter Luft assimilierend, haben reichlich, auch in der Verdunkelungszone, Stärke gebildet, belichtete Blatteile deutlich mehr reduzierende Zucker als verdunkelte; in osmotischen Werten kein Unterschied, gleichmässig 0,50 NaCl.

#### VERSUCHE MIT CYPERUS ALTERNIFOLIUS.

##### Einfluss der Versuchsdauer.

1. Eine grössere Anzahl Blätter an der Pflanze wurden mit Stanniolstreifen partiell verdunkelt. Wir untersuchten davon täglich 1 - 3 Blätter. Schon nach 1-tägiger Versuchsdauer war die Verdunkelungszone als bei der Jodprobe deutlich heller gefärbt zu erkennen, nach 2 Tagen waren die Verdunkelungszonen vollkommen

stärkefrei, ebenso nach 3 und 4 Tagen. Nach 5 Tagen zeigte ein Blatt deutlichste Stärkeansammlung in der Verdunklungszone, ein zweites und drittes Blatt waren noch stärkefrei. Nach 7 Tagen zeigte ein Blatt Stärkefreiheit und ein Blatt Stärkeansammlung. Nach 9 Tagen zeigten beide letzte Versuchsblätter deutliche Stärkeansammlung in den verdunkelten Blatteilen.

2. Von einem mit Stanniol-Querband verdunkelten Blatte an der Pflanze wurde die eine Blatt-Längshälfte nach 4 Tagen untersucht, die Verdunklungszone war vollkommen stärkefrei. Die andere Blatt-Längshälfte - das Stanniolband an der betreffenden Stelle belassen - zeigte nach 10 Tagen reichliche Stärkeansammlung in der Verdunklungszone.

#### Einfluss des Lichts.

1. Einer grossen Anzahl von Blättern an der Pflanze wurde durch Kakaobutter-Querbander, teilweise mit Auflegen von Kollodiumhütchen und Deckgläschen, die Kohlensäure partiell entzogen. Diese Blätter ergeben, vom 8. bis 20. Tage täglich untersucht, immer normal Stärke-Abbau bzw. Stärkefreiheit in den an der Assimilation gehinderten Zonen.

2. Bei ein und demselben Sprosse an der Pflanze wurde ein Blatt durch Stanniol-Querband, ein anderes durch Kakaobutter-Querband partiell an der Assimilation gehindert. Nach 12 Tagen zeigt das Blatt mit dem Stanniol-Querband reichliche Stärkespeicherung in der Verdunklungszone, das Blatt mit dem Kakaobutter-Querband ist in dem an der Assimilation gehinderten Blatteile stärkefrei.

3. Blätter an der Pflanze, je mit einem Stanniol- und einem Kakaobutter-Querband 10 Tage assimilierend, ergeben in den Verdunklungszonen Stärkespeicherung, in den ebenfalls an der Assimilation gehinderten, aber belichteten Blattstellen Stärkefreiheit. Dabei ist es gleichgültig, ob sich das Stanniol- oder das Kakaobutter-Querband nach der Blattbasis zu befinden.

4. An einer vorher durch Verdunklung entstärkten Pflanze zeigt ein Blatt, das im Spitzenteil durch ein Stanniol-Querband, im mittleren Teile durch ein Kakaobutter-Querband und im Basalteil durch ein Korkplatten-Querband partiell an der Assimilation gehindert war, nach 30 Tagen unter dem Stanniol- und Korkplatten-Querband deutliche Stärkespeicherung, während unter dem Kakaobutter-Querband keine Stärke nachweisbar ist. (Die Stärkespeicherung wird also nicht etwa durch irgendwelche Beeinflussung des Stanniols als solchen hervorgerufen.)

#### Einfluss der Assimilatwanderung.

1. Ein Blatt an der Pflanze mit 2 Stanniolbändern versehen und die Blattspitze durch eine Stanniol-Tasche verdunkelt, zeigt nach 10-tägiger Assimilation sowohl in der verdunkelten Blattspitze als auch unter den beiden Stanniol-Querbändern Stärkespeicherung.

2. Ein Blatt an der Pflanze, die Spitze durch eine Stanniol-Tasche und ferner die Blattmitte durch ein breites Stanniolband verdunkelt (verdunkelte Zonen betragen zusammen etwa  $\frac{1}{3}$  der ganzen Blattfläche), zeigt nach 12-tägiger Assimilation in der verdunkelten Blattspitze und unter dem Stanniolband Stärke-Ansammlung. In der verdunkelten Blattspitze ist aber nur ein schmaler Basalteil starkereich, während der übrige verdunkelte Spitzenteil keine Stärke zeigt.

#### Versuche mit abgeschnittenen Blättern.

1. Ein abgeschnittenes, mit der Basis in Wasser stehendes Blatt, mit 2 Stanniolstreifen partiell verdunkelt, hat nach 9-tägiger Assimilation in normaler Luft in beiden Verdunklungszonen viel reichlicher Stärke gespeichert als in den angrenzenden belichteten Blattstellen. Ferner hat die Stauung der Assimilate zu besonders reichlicher Stärke-Anhäufung im Basalteile geführt.

2. An der Blattbasis dargebotene Zuckerlösungen mit dem Transpirationsstromen führen sehr schnell im ganzen Blatt zu reichlichster Stärkebildung. Ein Blatt,

das 4 Tage normal an der Pflanze mit 2 Stanniol-Querbandern assimiliert hatte, wurde abgetrennt, kleine Proben zeigten, dass die Verdunklungsstellen stärkefrei waren. Dieses Blatt wurde dann mit der Basis in 5% Rohrzuckerlösung gestellt und verdunkelt. Es zeigt nach 2 Tagen in den vorher durch Stanniol-Querbänder verdunkelt gewesenen Blattzonen reichliche Stärkebildung. In den übrigen Blatteilen hat der im Transpirationsstrom zugeführte Zucker nur im Basalteile sehr reichliche Stärkebildung hervorgerufen, sodass die Stellen der beiden Stanniol-Querbänder an ihrer Stärkespeicherung deutlichst zu erkennen sind.

3. Abgeschnittene Blätter, mit der Basis in 5% und 10% Rohrzuckerlösung stehend, und mit Stanniol-Querbandern bei möglichst herabgesetzter Transpiration im Licht assimilierend, zeigen nach 4-tägiger Versuchsdauer reichlichste Stärke-Anhäufung in den Verdunklungszonen.

#### Versuche mit anderen Blättern.

1. *Carex Fraseri*. - Ein im Freien abgeschnittenes Blatt, 4 Tage mit Stanniolband partiell verdunkelt, in CO<sub>2</sub>-angereicherter Luft assimilierend, ist sehr stärkeereich, zeigt dennoch in der Verdunklungszone mehr Stärke als in den belichteten Teilen. Blätter an der Pflanze, mit Stanniol-Querbandern partiell verdunkelt, zeigen nach 6 Tagen reichliche Stärkespeicherung in den Verdunklungszonen, mehr als in den belichteten Teilen.

2. *Phragmites communis*. - Ein seit 26 Tagen mit Stanniolband partiell verdunkelter Sprosstengel zeigt in dem verdunkelten Stengelteil deutlichst reichlichere Stärkeansammlung als in den belichteten Stengelteilen.

#### LITERATUR.

- (1) BAESECKE, Beiträge z. Kenntn. d. physiolog. Scheiden d. Axen u. Wedel d. Filiceen etc., in Bot. Ztg. LXVI (1908) 25. - (2) BAUR, Über Bildung, Zerlegung und Umwandlung der Glycolsäure, in Ber. D. chem. Ges. XXXVI (1913) 852. - (3) BEIDER, Der osmotische Druck in den Zellen der Moose, Diss. Münster 1916. - (4) BIRCH-HIRSCHFELD, Untersuchungen über die Ausbreitungsgeschwindigkeit gelöster Stoffe in der Pflanze, Diss. Leipzig 1919. - (5) BLUM, Zur Kenntnis der Grösse u. Schwankung d. osmotischen Wertes, in Beih. Bot. Centralbl. XXXIII (1917) 339. - (6) BOEHM, Über Stärkebildung in verdunkelten Blättern und Blattscheiden der Feuerbohne, Versuchsstat. XXIII (1879) 124. - (7) BOEHM, Über Stärkebildung aus Zucker, in Bot. Ztg. XXXI (1883) 33. - (8) BOEHM, Stärkebildung in den Blättern von *Sedum spectabile*, in Bot. Centralbl. XXXVII (1889) 193. - (9) BOKORNY, Über Stärkebildung aus verschiedenen Stoffen, in Ber. D. bot. Ges. VI (1888) 116. - (10) BOKORNY, Neues über die Kohlenstoff-Ernährung der Pflanzen, in Biol. Zentralbl. XXXVI (1916) 385. - (11) BROWN and MORRIS, A Contribution to the chemistry and physiology of foliage leaves, in Journ. Chem. Soc. LXIII (1893) 604. - (12) BROWN and ESCOMBE, Researches on some of the Physiological Processes etc. in Proc. R. Soc. Ser. B, LXXVI (1905) 29. - (13) COLELAND, Einfluss von Licht und Temperatur auf den Turgor, Diss. Halle 1896. - (14) CZAPEK, Über d. Leitungswege d. organ. Baustoffe im Pflanzenkörper, in Sitzungsber. Akad. Wien 1897, 117. - (15) CZAPEK, Ernährungsphysiol. d. Pflanzen seit 1896, in Progr. r. bot. I (1907) 488. - (16) CZAPEK, Biochimie d. Pflanzen, 2. ed. I (1913). - (17) DAVIS, DAVIS and SAWYER, Studies on the formation and translocation of carbohydrates in plants, in Journ. Agric. Soc. VII, 3 (1916) 255, Ref. Bot. Centralbl. CXXXII (1916) 59. - (18) DAVIS, Studies on the formation and translocation etc. in Journ. Agric. Soc. VII, 3. (1916) 327, Ref. Bot. Centralbl. CXXXII (1916) 58. - (19) DAVIS and Sawyer, Studies etc. in Journ. Agric. Soc. 1916, 352 (Ref. bot. Centralbl. CXXXII (1916) 60. - (20) DELEANO, Über d. Ableitung d. Assimilate durch die intakten, die chloroformierten und plasmolysierten Blattstiele der Laubblätter, in Pringsh. Jahrb. IC (1911) 129. - (21) DIXON and ATKINS, On osmotic pressures in plants etc., in Sc. Proc. Roy. Dublin Soc. XII (1910) 275. - (22) DIXON a. ATKINS, Changes of the osmotic pres-

- sure etc. in Notes Bot. School of Trinity Coll. Dublin 1912 (Ref. Ztschr. f. Bot. V, 1913). - (23) ESCHENHAGEN, Über Einfluss verschiedener Konzentration auf d. Wachstum v. Schimmelpilzen, Diss. Leipzig 1889. - (24) FISCHER, Über Stärke und Inulin, in Beih. bot. Zentralbl. XII (1902) 226. - (25) FITTING, Die Wasserversorgung u. d. osmot. Druckverh. d. Wüstenpflanzen, in Ztschr. f. Bot. III (1911) 209. - (26) FITTING, Unters. über Aufnahme v. Salzen i. d. lebende Zelle, in Pringsh. Jahrb. CVI (1916) 1. - (27) GAST, Quantitative Unters. über d. Kohlenhydratstoffwechsel im Laubblatt, in Hoppe-Seylers Zeitschr. f. physiol. Chem. IC (1917) 1. - (28) GRIS, Rech. microscop. sur la chlorophylle, in Ann. Sc. Nat. bot. 1857, 179. - (29) GODLEWSKI, Abhängigkeit d. Stärkebildung i. d. Chlorophyllkörnern v. d. Kohlensäuregehalt d. Luft, in Flora LVI (1873) 378. - (30) HABERLANDT, Vergl. Anat. d. assimilator. Gewebesyst. d. Pflanzen, in Pringsh. Jahrb. XIII (1882) 74. - (31) HABERLANDT, Physiol. Pflanzenanat. 5. ed. (1918). - (32) HANNIG, Untersuch. über d. Verteil. d. osmot. Drucks i. d. Pfl., in Hinsicht auf d. Wasserleitung, in Ber. D. bot. Ges. XXX (1912) 194. - (33) JOST, Vorles. über Pflanzenphysiol. 3. ed. (1913). - (34) KRAUS, Einige Beob. ü. d. Einfluss d. Lichts u. d. Wärme auf die Stärkeerzeugung im Chlorophyll, in Pringsh. Jahrb. VII (1869-70) 511. - (35) KYLIN, Zur Kenntnis d. wasserlös. Kohlenhydrate der Laubblätter, in Hoppe-Seyler, Ztschr. f. physiol. Chem. CI (1918) 77. - (36) LUNDEGARDH, Einige Bedingungen d. Bild. u. Auflösung d. Stärke, in Pringsh. Jahrb. LIII (1914) 421. - (37) MENZE, Zur Kenntn. d. tägl. Assimilation d. Kohlehydrate, Diss. Halle 1887. - (38) v. MAYENBURG, Lösungskonzentr. u. Turgorregulation b. d. Schimmelpilzen, in Pringsh. Jahrb. XXXVI (1901) 381. - (39) MEYER, Über *Gentiana lutea* u. ihre nächsten Verwandten, in Arch. d. Pharmac. XXI (1883). - (40) MEYER, Über d. Assimilationsprodukte d. Laubbl. angiospärmer Pflanzen, in Bot. Ztg. XXXIII (1885) 417. - (41) MEYER, Bildung d. Stärkekörner i. d. Laubbl. aus Zuckerarten, Mannit u. Glycerin, in Bot. Ztg. XXXIV (1886) 81. - (42) MEYER, Das während d. Assimilationsproz. i. d. Chloroplasten entstehende Sekret, in Ber. D. bot. Ges. XXXV (1917) 586 und 680. - (43) MEYER, Das Assimilationsprodukt v. *Vaucheria terrestris*, in Ber. D. bot. Ges. XXXVI (1918) 235. - (44) MEYER, Die Beziehungen zw. Eiweiss- und Säurebildung in Laubblättern, in Ber. D. bot. Ges. XXXVI (1918) 506. - (45) MEYER und DELEANO, Die period. Tag- u. Nachtschwankungen d. Atmungsgrösse im Dunkeln bef. Laubblätter etc. in Ztschr. f. Bot. III (1911) 657 und V (1913) 209. - (46) v. MOHL, Unters. über d. anat. Verh. d. Chlorophylls, Diss. 1837. - (47) MOLISCH, Ü. d. Herstellung v. Photographien in einem Laubblatt, in Sitzungsber. Akad. Wien 1914, 923. - (48) MÜLLER, Die Assimilationsgrösse bei Zucker- u. Stärkeblättern, in Pringsh. Jahrb. XC (1904) 443. - (49) NÄGELI, die Stärkekörner, Zürich 1858. - (50) NATHANSON, Weitere Mitt. ü. d. Regulation d. Stoffaufnahme, in Pringsh. Jahrb. XL (1904) 403. - (51) NATHANSON, Stoffwechsel d. Pflanzen, Leipzig 1910. - (52) NEGER, Die Stärkeökonomie d. grünen Pflanze, in Naturw. Zeitsch. f. Forst- u. Landw. XIII (1915) 370. - (53) OVERTON, Beobacht. u. Vers. üb. d. Auftreten v. rotem Zellsaft bei Pflanzen, in Pringsh. Jahrb. XXXIII (1898) 171. - (54) PANTANELLI, Zur Kenntnis d. Turgorregulation bei Schimmelpilzen, in Pringsh. Jahrb. XXXX (1904) 303. - (55) PANTANELLI, Abhängigkeit d. Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen v. äusseren Bedingungen, in Pringsh. Jahrb. XXXIX (1904) 167. - (56) PANTANELLI, Über Albinismus im Pflanzenreich, in Ztschr. f. Pflanzenkrankh. XV (1905), 1. - (57) PFEFFER, Pflanzenphysiol. 2. ed. I (1897). - (58) RANCKEN, Über die Stärke der Bryophyten, Helsingfors 1914. - (59) REINHARD und SUSCHKOFF, Beiträge z. Stärkebildung d. Pflanzen, in Beih. bot. Ctbl. XVIII (1905) 133. - (60) RUHLAND, Untersuchung über d. Kohlehydratstoffwechsel in *Beta vulgaris*, in Pringsh. Jahrb. L (1912) 200. - (61) Van RYTEL, Beitrag z. Kenntn. d. Entstehung u. Wanderung d. versch. Zuckerarten i. d. Zuckerrübe, Diss. Breslau 1914. - (62) RYWOSCH, Zur Stoffwanderung im Chlorophyllgewebe, in Bot. Ztg. LXVI (1908) 121. - (63) RYWOSCH, Über Stoffwanderung u. Diffusionsströme in Pflanzenorganen, in Ztschr. f. Bot. I (1909) 571. - (64) SACHS, Über d. Leitung plastischer Stoffe durch versch. Gewebsformen, in Flora 1863, 33. - (65) SACHS, Über d. Stoffe, welche d. Material zum Wachstum d. Zellhäute liefern, in Pringsh. Jahrb. 1863, 183. - (66) SACHS, Ü. den Einfluss d. Lichts auf d. Bildung d. Amylums in den Chlorophyllkörnern, in Bot.

Ztg. XX (1862) 365. - (67) SACHS, Über d. Auflösung u. Wiedergebilde d. Amylums i. d. Chlorophyllkörnern bei wechselnder Beleuchtung, in Bot. Ztg. XXII (1864) 289. - (68) SACHS, Ein Beitrag zur Kenntnis d. Ernährungstätigkeit d. Blätter, in Arb. bot. Inst. Würzb. III (1884), 2. - (69) SAPOSCHNIKOFF, Die Stärkebildung aus Zucker in den Laubblättern, in Ber. D. bot. Ges. VII (1889) 258. - (70) SAPOSCHNIKOFF, Bildung und Wanderung d. Kohlehydrate in den Laubblättern, in Ber. D. bot. Ges. VIII (1890) 223. - (71) SAPOSCHNIKOFF, Die Bildung d. Kohlehydrate in den Blättern u. ihre Wanderung i. d. Pflanze, Moskau 1890 (Ref. Bot. Ctbl. XXXIV (1890) 284. - (72) SAPOSCHNIKOFF, Über die Grenzen d. Anhäufung d. Kohlehydrate i. d. Blättern d. Weinrebe u. anderer Pflanzen, in Ber. D. bot. Ges. IX (1891) 293. - (73) SAPOSCHNIKOFF, Beitrag z. Kenntnis d. Grenzen d. Anhäufung d. Kohlehydrate in den Blättern, in Ber. D. bot. Ges. XI (1893) 391. - (74) SAPOSCHNIKOFF, Eiweißstoffe u. Kohlehydrate der grünen Blätter als Assimilationsprodukte, Tomak 1894 (Ref. Bot. Ctbl. LXIII (1895) 246. - (75) SCHIMPER, Über Bildung u. Wanderung v. Kohlehydraten in den Laubblättern, in Bot. Ztg. XXXIII (1885) 737. - (76) SCHULZE und SCHÜTZ, Die Stoffwanderungen in den Laubblättern des Baumes, insbesondere in ihren Beziehungen zum herbstlichen Laubfall, in Landw. Versuchsstat. LXI (1909) 299. - (77) STAHL, Einige Versuche über Transpiration und Assimilation, in Bot. Ztg. LII (1894) 129. - (78) STAHL, Der Sinn der Mykorrhizenbildung, in Pringsh. Jahrb. XXXIV (1900) 539. - (79) STANGE, Beziehungen zwischen Substratkonzentration, Turgor und Wachstum bei einigen phanerogamen Pflanzen, in Bot. Ztg. L (1892) 253. - (80) STRAKOSCH, Ein Beitrag zur Kenntnis des Kohlenhydratstoffwechsels von *Beta vulgaris*, in Sitzungsber. Akad. Wien CXVI (1907) 855. - (81) SWART, Die Stoffwanderung in ablebenden Blättern, Jena 1914. - (82) TREBOUX, Stärkebildung aus Adonit im Blatte von *adonis vernalis*, in Ber. D. bot. Ges. XXVII (1909) 73. - (83) TRÖNDLE, Permeabilitätsänderung und osmotischer Druck in den assimilierenden Zellen der Laubblätter, in Ber. D. bot. Ges. XXVII (1910) 171. - (84) TRÖNDLE, Der Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut, in Pringsh. Jahrb. XXXVIII (1910) 171. - (85) TRÖNDLE, Über die diosmotischen Eigenschaften der Pflanzenzelle, in Vierteljahrchr. Naturf. Ges. Zürich 1916, 465. - (86) TRÖNDLE, Der Einfluss des Lichtes auf die Permeabilität der Plasmahaut und die Methode der Permeabilitätskoeffizienten, in Vierteljahrchr. Naturf. Ges. Zürich LXIII (1918) 187. - (87) TSWETT, Über die Verfärbung und die Entleerung des absterbenden Laubes, in Ber. D. bot. Ges. XXVI a (1908) 88. - (88) URSPRUNG und BLUM, Über die periodischen Schwankungen des osmotischen Wertes, in Ber. D. bot. Ges. XXXIV (1916) 105. - (89) URSPRUNG und BLUM, Besserung unserer bisherigen Saugkraftmessungen, in Ber. D. bot. Ges. XXXVI (1918) 599. - (90) Van RYSELBERGHE, Réactions osmotiques des cellules végétales, Mém. couronnées Acad. Belg. LVIII (1899). - (91) de VRIES, Eine Methode zur Analyse der Turgorkraft, in Pringsh. Jahrb. XIV (1884) 427. - (92) WILLSTÄTTER und STOLL, Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure, Berlin 1918. - (93) WINKLER, Untersuchungen über die Stärkebildung in den verschiedenen Chromatophoren, in Pringsh. Jahrb. XXXII (1898) 525.

Ende des achten Bandes.

# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Botanisches Archiv. Zeitschrift für die gesamte Botanik](#)

Jahr/Year: 1924

Band/Volume: [8](#)

Autor(en)/Author(s): Lode Alfred

Artikel/Article: [Beiträge zur Kenntnis der Wanderung und Anhäufung der Produkte der Kohlensäure assimilation im Laubblatte 449-495](#)