©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Beitrag zur Elektrophysiologie pflanzlicher Drüsen

Von

Themistokles DIANNELIDIS

(Aus dem Pflanzenphysiologischen und Zoologischen Institut der Universität Graz)

Mit einer Textabbildung und einer Tabelle

Die pflanzlichen Stoffsausscheidungsorgane sind im allgemeinen anatomisch und ökologisch eingehend untersucht worden (HABERLANDT 1924). Über die Physiologie und Mechanik der pflanzlichen Ausscheidungsorgane gibt es einige Theorien, von denen jede gewisse Teilgebiete erklärt. Man nimmt an, daß hiebei auch elektrische Vorgänge an den Zellen eine wichtige Rolle spielen. Die vorliegende Arbeit ging aus von Untersuchungen von Nektarien. Dabei zeigte sich ein Zusammenhang zwischen gemessenen elektrischen Spannungen und dem Wassergehalt des Nektars. Da BERNSTEIN und später KELLER die Wassersekretion und Resorption mit den elektrischen Spannungen in Zusammenhang gebracht haben, wurden abgesehen von den Nektarien noch wassersezernierende und resorbierende Organe, die Trichom-Drüsen von *Lathraea* und die Blasen von *Utricularia* untersucht.

Material und Methode

Von den Nektarien wurden möglichst verschiedene Typen von verschiedenen Pflanzenfamilien, mit verschiedenem Wassergehalt des Nektars und zwar sowohl florale als auch extraflorale Nektarien untersucht. Das Material stammte aus dem Botanischen Garten oder aus der näheren Umgebung von Graz. Die Untersuchung erfolgte immer in ganz frischem Zustande. Von *Drosera* wurden in Moorerde eingetopfte Pflanzen vom Grünsee bei Aflenz (Steiermark) verwendet. *Utricularia vulgaris* stammte aus einem Freilandbecken des Pflanzenphysiologischen Institutes. Es standen jederzeit frische Pflanzen in gutem Zustande zur Verfügung.

Zu den elektrischen Messungen diente ein Lindemann-Elektrometer, mit einer Empfindlichkeit von zwei bis drei Millivolt pro Skalenteil; die Elektroden waren Mikroelektroden, Silberchlorid, Chloridlösung wie sie UMRATH (1932) beschrieben hat. Die Chloridlösung war in der Regel 0.1% Kalziumchlorid. Die Elektroden waren an einem Zeiss-Mikromanipulator angebracht. Wenn an kleinen Objekten feine Bewegungen der Elektroden notwendig waren, wurden diese bei Beobachtung durch ein Binokulares Mikroskop ausgeführt.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Für osmotische Messungen an *Utricularia* wurden die Lösungen in doppelt über das Glas destilliertem Wasser hergestellt. Es wurden reinste Chemikalien in volummolaren Lösungen verwendet.

Nektarien

Die Nektarien an den Blütenständen von *Euphorbia* liefern ein wenig wasserhältiges Sekret, das sehr bald eintrocknet. Nach den Untersuchungen von PEKAREK (1929a) sind die ganz jungen Nektarien noch nicht funktionsfähig und die alternden Nektarien stellen ihre Funktion wieder ein. Ich habe daher darauf geachtet, Nektarien nur in einem mittleren funktionsfähigen Zustand zu messen. Die eine Elektrode wurde in einem kleinen, auf das Nektarium aufgesetzten Wassertropfen getaucht, die andere in einen ebensolchen Tropfen auf einem Hochblatt des Blütenstandes.

An *Euphorbia myrsinites* habe ich 54 derartige Untersuchungen vom 11. bis 19. 4. 1946 ausgeführt, die durchwegs ein positives elektrisches Potential der vom Nektarium ableitenden Elektrode ergaben. Für das elektrische Potential des Nektariums gegenüber dem Hochblatt, ergibt sich aus diesen Messungen ein Mittelwert von + 59 ± 3 *) Millivolt mit Extremwerten von + 95 und + 11 Millivolt.

Da sich bei der Ableitung vom Nektarium der Nektar mit dem Wassertropfen vermischt, war daran zu denken, ob und in wie weit gelöste Stoffe und insbesondere Zucker die gemessene Spannung beeinflussen. Ich habe deshalb Messungen ausgeführt, bei denen eine mit 0.1% Kalziumchlorid gefüllte Elektrode in einen Wassertropfen am Hochblatt tauchte, während die andere Elektrode, die 30 Volumprozent Glukose + 0.1% Kalziumchlorid enthielt, in dieselbe Lösung der beiden Stoffe, die auf das Hochblatt oder auf das Nektarium aufgebracht waren, tauchte. An sieben Blütenständen wurde je ein Hochblatt gemessen, immer ergab sich der Tropfen mit Glukoselösung elektrisch negativ gegenüber dem Wassertropfen, im Mittel zu — 29 ± 8 Millivolt mit Extremwerten von — 70 und — 10 Millivolt. An denselben sieben und zwei weiteren Blütenständen wurden 35 Nektarien mit Glukoselösung gemessen; alle ergaben positive Werte, im Mittel + 44 ± 3 Millivolt mit Extremwerten von + 80 und + 2 Millivolt. Wie Kontrollmessungen, die Seite 11 näher besprochen werden, gezeigt haben, liegt der Grund für die Verschiedenheit der mit Zuckerlösung und mit Wasser gemessenen Potentiale nicht in den Elektroden, so daß er nur im pflanzlichen Gewebe liegen kann. Der Effekt der Glukoselösung, 59 — 44 = 15 ± 4.5 Millivolt, ist geringer als am Hochblatt, 29 Millivolt; über die Ursachen des Effektes läßt sich nichts näheres aussagen, man kann an eine plasmolytische Wirkung der Zuckerlösung besonders am Hoch-

*) Hier und im Folgenden ist der mittlere Fehler angegeben.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

blatt denken und an eine Herabsetzung des elektrischen Potentials der Zelle bei der Ablösung des Protoplasmas von der Zellwand, die wohl immer mit gewissen Schädigungen verbunden ist. An *Nitella* hat UMRATH (1930) einen solchen Potentialrückgang während der Plasmolyse beschrieben. Der Effekt der Zuckerlösung ist gering, und zu dem müßte der Einfluß auf das Potential der umgekehrte sein, wenn der Zuckergehalt des Nektars der entscheidende Faktor für das elektrische Verhalten der Nektarien wäre.

An *Euphorbia cyparissias* habe ich am 15. und 16. April 1946 30 Nektarien gemessen. Alle hatten ein positives Potential. Im Mittel ergab es sich zu 41 ± 4 Millivolt mit Extremwerten von + 90 und + 6 Millivolt. Der Nektar hatte eine ganz ähnliche Beschaffenheit wie bei *Euphorbia myrsinites*.

Blütennektarien von *Acer platanoides L. var. typicum Pax* wurden am 17. April 1946 untersucht. Das Nektarium stellte eine ringförmige Wucherung des Blütenbodens rings um den Fruchtknoten dar. Der Nektar sah zuckerartig aus und war von fester Konsistenz. Zur Messung wurde ein kleiner Wassertropfen auf das Nektarium gebracht, ein zweiter auf ein Blütenblatt und die Elektroden wurden in die Tropfen getaucht. Von 13 Versuchen zeigten 10 ein positives und 3 ein negatives elektrisches Potential. Alle Versuche ergaben einen Mittelwert von + 28 ± 9 Millivolt mit Extremwerten von + 81 und — 26 Millivolt.

Blütennektarien von *Prunus avium L.:* Der Nektar hat zuckerartiges Aussehen. Die Nektarien wurden gegen einen Wassertropfen an einem Blütenblatt gemessen. Von 11 Versuchen ergaben 3 ein positives und 8 ein negatives elektrisches Potential des Nektariums. Der Mittelwert ist — 2 ± 4 mit Extremwerten von + 28 und — 22 Millivolt. An allen Nektarien wurde nach der ersten Messung ein größerer Wassertropfen aufgebracht und das Wasser ein bis zweimal gewechselt. In den meisten Fällen wurde das elektrische Potential des Nektariums dadurch deutlich nach starken positiven Werten verschoben. Es ergab sich nach diesem Wasserwechsel ein Mittelwert von + 8 ± 2Millivolt mit Extremwerten von + 23 und — 6 Millivolt. Diese Verschiebung des Potentials des Nektariums gegen stärker positive Werte wird uns noch bei *Berberis* begegnen, am eingehensten habe ich sie bei *Fritillaria* untersucht.

Die Blütennektarien von *Berberis vulgaris* sind von einer geringen Menge eines dickflüssigen Sekrets bedeckt, das ein glänzendes Aussehen bedingt. Die Nektarien wurden gegen einen Wassertropfen am Blütenblatt gemessen. An das Nektarium wurde nur so viel Wasser angebracht, daß die Elektrode guten Kontakt hatte. 15 Nektarien ergaben im Mittel — 70 ± 8 Millivolt mit Extremwerten von — 120 und — 20 Millivolt. An einigen vom Regen abgewaschenen Blüten, an denen sich noch vielfach Regentropfen befanden, habe ich sieben Nektarien

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

gemessen. Es ergab sich im Mittel — 2 ± 4 Millivolt mit Extremwerten von — 12 und + 10 Millivolt.

Blattnektarien von *Prunus Sargentii Rehd.:* Der Nektar bildet ein dickes, klebriges Sekret. Zur Messung wurde ein kleiner Wassertropfen auf das Nektarium gebracht, in den die Elektrode tauchte. Bei allen zehn Messungen war das Nektarium elektrisch positiv. Der Mittelwert ist + 172 ± 37 Millivolt mit Extremwerten von + 423 und + 17 Millivolt.

Blattnektarien von *Prunus avium* haben ein etwas feuchteres Sekret als die von *Pr. Sargentii.* Zehn Versuche die in derselben Weise ausgeführt wurden wie bei *P. Sargentii* ergaben auch durchwegs positive Potentiale der Nektarien im Mittel + 31 ± 2 Millivolt und Extremwerte von + 43 und + 25 Millivolt.

Die Nektarien an den Nebenblättern von *Vicia Faba* haben ein dünnflüssiges Sekret, sodaß die ableitende Elektrode direkt in den Nektar eingetaucht werden konnte. Die Messung erfolgte gegen einen Wassertropfen am Nebenblatt. Von 29 Nektarien zeigten 10 ein positives und 19 ein negatives elektrisches Potential. Im Mittel ergab sich — 6 ± 5 Millivolt mit Extremwerten von — 42 und + 63 Millivolt.

Die Nektarien an den Nebenblättern von *Vicia sativa* bedecken eine etwas größere Fläche als die von *Vicia Faba* und der dünnflüssige Nektar bildet einen etwas größeren Tropfen. 17 Messungen, die in derselben Weise wie bei *Vicia Faba* ausgeführt wurden, ergaben durchwegs negative elektrische Potentiale für das Nektarium. Im Mittel ergaben 17 Versuche — 66 ± 8 Millivolt mit Extremwerten von — 150 und — 26 Millivolt.

Die Blütennektarien von *Pulmonaria rubra* haben einen dünnflüssigen Nektar, in den die ableitende Elektrode direkt eingetaucht wurde. Die andere Elektrode tauchte in einen Wassertropfen am Kelch, die Korolle war entfernt. Neun Messungen am 30. April 1946 ergaben lauter negative elektrische Potentiale des Nektariums im Mittel — 31 ± 5 Millivolt mit Extremwerten von — 56 und — 16 Millivolt.

Bei *Epimedium pinnatum* füllt der dünnflüssige Nektar die Sporne der Petalen. Ich habe eine sehr feine Elektrode in den mit Nektar gefüllten Sporn eines Blütenblattes eingestochen und mit der anderen von einem Wassertropfen am Blütenblatt abgeleitet. 28, am 26. und 27. April ausgeführte Versuche zeigten die im Nektar eingetauchte Elektrode durchwegs negativ; als Mittel ergab sich — 75 ± 3 Millivolt mit Extremwerten von — 100 und — 22 Millivolt.

Der Nektar von *Fritillaria imperialis* wurde von WEBER untersucht. Er gibt für den Nektar einen Ascorbinsäuregehalt von 20 mg% und einen pH-Wert von ca. 5,5 an. Der Nektar bildet einen großen Tropfen auf jedem der grubenförmigen Nektarien. Es wäre möglich, daß die von WEBER gefundenen chemischen Besonderheiten und die von ihm festgestellte sehr auffallende vitale Färbbarkeit von Kern und Cyto-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

plasma der Drüsenzellen, die an sonstigen Zellen nur von GICKLHORN nach künstlicher Säuerung beobachtet wurde, irgendwie damit zusammenhängt, daß das Nektarium nicht in dem Maß elektrisch negativ ist als es nach dem dünnflüssigen *) Nektar erwartet werden könnte. Die kurze Blütezeit und das beschränkte zur Verfügung stehende Material erlaubten aber nur eine begrenzte Anzahl von Versuchen durchzuführen, die zu einer weitgehenden Aufklärung nicht ausreichten.

Vom 10. bis 13. April 1946 habe ich eine Reihe von Nektarien gegen Wassertropfen am Blütenblatt gemessen. 14 Versuche betreffen ältere, aufgeblühte Blüten deren Nektarien noch reichlich Nektar enthielten. In 9 Fällen war das Nektarium elektrisch negativ, in 5 elektrisch positiv; als Mittelwert ergab sich -1 ± 9 Millivolt mit Extremwerten von $+50$ und -44 Millivolt.

Nach jeder Messung wurde der Nektar durch Wasser ersetzt und das Wasser mitunter noch gewechselt. Es wurde dadurch fast durchwegs das elektrische Potential des Nektariums nach stärker positiven Werten verschoben. Als Mittelwert ergab sich nun $+25 \pm 9$ Millivolt mit Extremwerten von $+75$ und -24 Millivolt. Es waren jetzt 10 Nektarien elektrisch positiv und nur 3 elektrisch negativ.

An jüngeren noch geschlossenen Blüten habe ich 17 Nektarien gemessen, 10 hatten ein positives und 7 ein negatives Potential. Der Mittelwert ist $+4 \pm 5$ Millivolt mit Extremwerten von $+25$ und -40 Millivolt. Auch jetzt wurde nach jeder Messung der Nektar durch Wasser ersetzt und das Wasser mitunter gewechselt. In den meisten Fällen wurden die Potentiale hierdurch nach stärker positiven Werten verschoben. Von 16 Messungen gaben jetzt 12 positive und 3 negative Werte und ein Wert war 0. Der Mittelwert ist $+13 \pm 4$ Millivolt mit Extremwerten von $+45$ und -29 Millivolt.

Um über den Einfluß der ableitenden Lösung weiter Erfahrungen zu sammeln, habe ich am 19. April an einigen Blüten, außer den gewöhnlichen, mit 0.1% Kalziumchlorid gefüllten Elektroden auch eine Elektrode verwendet, die mit 0.1% Kalziumchlorid und 30 Volumprozent Glukose gefüllt war. Diese wurde nur zur Ableitung verwendet, wenn ein Tropfen ebensolcher Kalziumchlorid-Glukose Lösung auf die zu messende Stelle aufgebracht wurde.

Ein Tropfen Nektar am Blütenblatt gab im Mittel von 12 Versuchen -17 ± 6 Millivolt mit Extremwerten von -100 und $+24$ Millivolt. Ein Tropfen Zuckerlösung am Blütenblatt ergab in 10 Versuchen -22 ± 2 Millivolt mit Extremwerten von -37 und -8 Millivolt. Das Nektarium mit Nektar ergab in 13 Versuchen im Mittel $+17 \pm 4$ Millivolt mit Extremwerten von $+50$ und $+6$ Millivolt. Das Nektarium mit

---

*) Der Nektar enthält 90—95% Wasser und nur 2,5% Zucker (KIRCHNER, LOEW-SCHRÖTER).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Zuckerlösung ergab im Mittel von 14 Versuchen — 1 ± 2 Millivolt mit Extremwerten von — 16 und + 18 Millivolt.

Die beiden verschiedenen Elektroden hatten in Wasser getaucht keine Spannung gegeneinander; in Nektar getaucht, war die Zuckerelektrode — 2, in Zuckerlösung — 1.5 Millivolt negativ gegenüber der anderen.

Diese Versuche an *Fritillaria* zeigen, wie die an Blütennektarien von *Prunus avium* und die an *Berberis*, daß Ersatz des Nektars durch Wasser das Potential nach der positiven Seite verschiebt, und sie zeigen, wie die an *Euphorbia myrsinites*, daß Zuckerlösung das Potential des Nektariums nach der negativen Seite verschiebt. Bei *Fritillaria* ist dieser Effekt zwar am 19. April 1946 deutlich, der mit Zuckerlösung am Nektarium erhaltene Mittelwert — 1 Millivolt ist aber gleich dem an älteren Nektarien mit Nektar vom 10. bis 23. April gemessenen, so daß der Effekt vielleicht nicht ganz so groß ist, wie er nach den Versuchen vom 19. April erscheint. Am Blütenblatt von *Fritillaria* erzeugt Nektar negative elektrische Spannungen und 30%ige Zuckerlösung solche von noch etwas höherem Ausmaß. Möglicherweise handelt es sich um einen an pflanzlichen Geweben allgemeinen Effekt, der dem Nektar ähnlich wie Zuckerlösungen zukommt. Daß bei *Euporbia myrsinites* der Effekt beim Hochblatt größer war als am Nektarium, mag darauf beruhen, daß am Hochblatt Zuckerlösung mit Wasser, am Nektarium Zuckerlösung mit nektarhaltigem Wasser verglichen wurde.

Dieser Effekt von Nektar und von Zuckerlösungen bietet keine Erklärung dafür, daß das elektrische Potential der Nektarien im allgemeinen um so stärker positiv ist, je konzentrierter der Nektar ist, denn eine konzentrierte Lösung bedingt ja gerade im Gegenteil ein mehr negatives Potential.

Die Drüsen von *Drosera*

Drosera rotundifolia: Eine Elektrode mit weiter Öffnung wurde an einen Wassertropfen an der Unterseite des Blattes angelegt. Eine feine Elektrode wurde in das Sekret am Drüsenköpfchen getaucht. Das Drüsenköpfchen zeigte sich elektrisch negativ. Die Spannung zeigte zeitlich starke Schwankungen, die gemessenen Werte lagen zwischen 0 und — 66 Millivolt. Der Mittelwert aus 18 Meßreihen ist — 33 ± 3 Millivolt. Alle diese Werte betreffen normale ungereizte Drüsen. An drei Blätter, deren Drüsen im ungereizten Zustand untersucht worden waren, habe ich die Drüsen mit Protein-Pulver gereizt und an jedem Blatt eine Anzahl von Drüsenköpfchen zu verschiedenen Zeiten bis zu acht Tagen nach der Reizung gemessen. Dabei zeigte es sich, daß in den ersten 24 Stunden nach der Reizung das negative elektrische Potential der Drüsenköpfchen im Durchschnitt um — 11 Millivolt erhöht war.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Nachher folgen Schwankungen. Vom vierten Tag an hat das Potential die Tendenz zu niederen Werten abzusinken und das physiologische Abtrocknen der Drüsen in der folgenden Zeit ist mit niedrigen Potentialwerten verbunden, die im Mittel bei etwa — 17 Millivolt liegen. Am achten Tag hatten die Drüsen wieder dasselbe Potential erreicht, das sie vor der Reizung hatten. Abbildung 1 gibt eine schematische Darstellung der Verhältnisse.

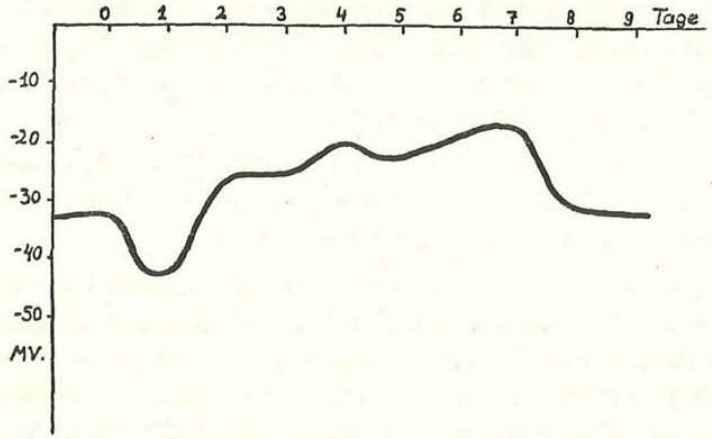

Abb. 1. Schematische Darstellung der elektrischen Spannung der *Drosera*-Drüsen gegenüber der Blattunterseite nach Reizung mit Proteinpulver.

Die Drüsen von *Lathraea*

NOLD hat in seiner Arbeit über die *Utricularia*-Blase auch Versuche an den Schuppenblättern von *Lathraea Squamaria* ausgeführt. Er hat sowohl an ganzen Schuppenblättern eine entsprechend gebogene Elektrode eingeführt, als auch an dicken Schnitten das Innere der Drüsenhöhle gegenüber der der äußeren Epidermis gemessen. Bei der ersten Messung fand er 20.5 Millivolt, bei der zweiten, nach etwa fünf Minuten, einen geringeren Wert. Das innere der Drüsenhöhle war elektrisch negativ.

Da der Ausführungsgang der Drüsenhöhle sehr eng und gebogen ist, ist das Einführen einer Elektrode kaum ohne Verletzung möglich und ich habe daher meine Versuche an aufgeschnittenen Schuppenblättern ausgeführt. Die eine Elektrode wurde in das Sekret der eröffneten Drüsenhöhle getaucht, die andere in einen Wassertropfen an der äußeren Epidermis. In allen 26 Versuchen, die am 24. und 25. April 1946 bei 18° Celsius ausgeführt wurden, erwies sich die Drüsenhöhle als elektrisch negativ. Der Mittelwert ist — 27.4 ± 2.6 Millivolt mitExtremwerten von — 50 und — 12 Millivolt.

Da es sich bei der Wassersekretion der Schuppenblätter von *Lathraea* um eine sehr dünnflüssige Drüsenabscheidung handelt, stimmt

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

das negative elektrische Potential gut mit den oben mitgeteilten Befunden von Nektarien überein.

Die Blase von *Utricularia vulgaris*

Die *Utricularia*-Blasen wurden schon mehrfach untersucht (DARWIN, BROCHER, MERL, WITHCOMBE, LLOYD, CZAYA, KRUCK und andere). Über die Funktion der Utricularia-Blase dürfte allgemein angenommen werden, daß aus dem inneren Wasser resorbiert und nach außen abgegeben wird, wodurch ein Spannungszustand in der Blasenwand entsteht, der, wenn kleine Tiere an den Deckel stoßen, zum Öffnen des Deckels und zu einer Aufnahme von Wasser führt. Lit.-Zusammenfassung bei LLOYD 1942.

BROCHER und später MERL haben die Möglichkeit diskutiert, daß die Spannung der Blase durch Wachstum entsteht, eine Auffassung, die im allgemeinen nicht angenommen worden ist.

Nach MERL und CZAJA (1922) entstehen Reaktionsfähigkeit und Spannung der *Utricularia*-Blase durch die Resorptionstätigkeit der vierstrahligen Haare im Blaseninneren. Diese Resorption bedeutet keine Volumsverminderung, wenn das durch die Haare resorbierte Wasser nicht durch die Blasenwand nach außen geschafft wird. Wird Wasser nach außen geschafft, so kommt es zu einer Spannung der Blase und damit zu einer Reaktionsbereitschaft. NOLD, der als erster die elektrischen Spannungsverhältnisse an *Utricularia* untersucht hat, nimmt eine kontinuierliche Ausscheidungskraft an, die so lange zur Wasserausscheidung führt, bis ihr die durch eigene Tätigkeit erzeugte Kohäsionskraft das Gleichgewicht hält. NOLD hat an frisch gesammelten Blasen zwischen dem immer positiven Inneren der Blase und der negativen Außenwand 44.5 Millivolt gemessen. Nachdem die Pflanzen 24 Stunden in einem Glas gestanden waren, zeigten sie 68.9 Millivolt. In meinen Versuchen wurden Blätter mit gut funktionsfähigen Blasen in ein Uhrschälchen mit Wasser übertragen. Eine Elektrode mit weiter Öffnung wurde in das Wasser getaucht und eine feine Elektrode mit einem äußeren Spitzendurchmesser von etwa 15 μ wurde durch die Blasenwand in die Blase eingestochen. Wenn sich die Spitze dieser Elektrode im Blaseninnern befand, so nahm sie immer ein elektrisch positives Potential an. Aus 18 solchen Versuchen ergibt sich ein Mittelwert von 108 ± 9 Millivolt mit Extremwerten von +171 und +28 für das Blaseninnere. In einer Reihe von Fällen blieb die Elektrode beim Einstich zunächst in der Blasenwand stecken und zeigte dann eine negative Spannung. Allem Anschein nach befand sich die Elektrodenspitze in diesen Fällen in einer Zelle, wahrscheinlich meistens in einer der Blasenaußenwand. Neun solche Messungen geben einen Mittelwert von —59 ± 7 Millivolt mit Extremwerten von —100 und —36 Millivolt.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Ein weiteres Senken und damit Einstechen der Elektrode führte immer zur Beobachtung des positiven Potentials des Blaseninnern. Nach den Untersuchungen von UMRATH (1943) kann man annehmen, daß das Protoplasma gegenüber der Außenlösung elektrisch negativ ist und das dieser Potentialsprung an den einzelnen Zellen dort wesentlich größer ist, wo sie an das Außenmedium grenzen, als dort, wo sie an die Nachbarzellen grenzen. Man kann daher erwarten, daß das positive Potential des Blaseninnern vor allem durch einen hohen Potentialsprung zwischen den Zellen der Innenwand der Blase und dem Blaseninnern bedingt ist, dem ein geringer Potentialsprung an den Zellen der Außenwand gegen das Außenmedium entgegenwirkt, während die Potentialsprünge zwischen den beiden Zellschichten geringer und durch zugesetzte Lösungen auch weniger beeinflußbar sind. Da 0.1 molare Kaliumchloridlösung die elektrische Spannung an Zellgrenzflächen nahezu aufhebt oder sogar etwas umkehrt (UMRATH, 1930 u. 1932), wurde in sechs Versuchen der Einfluß einer solchen Kaliumchloridlösung untersucht. In Wasser zeigten diese 6 Blasen im Innern im Mittel + 73 ± 13 Millivolt mit Extremwerten von + 126 und + 28 Millivolt. Nach Ersatz des Wassers durch Kaliumchlorid trat sehr rasch ein Anstieg dieses Potentials ein, sodaß jetzt ein Mittelwert von + 132 ± 20 Millivolt mit Extremwerten von + 222 und + 90 Millivolt zu beobachten war. Erst im Laufe längerer Zeit sank dann die Spannung des Blaseninnern weit unter die Ausgangswerte bis gegen 0, im Zusammenhang mit dem Eintritt von Kaliumchlorid in das Blaseninnere. Der anfängliche Potentialanstieg ist offenbar so zu erklären, daß zunächst der Potentialsprung zwischen den äußeren Zellen und den umgebenden Wasser vernichtet wird und der höhere zwischen den inneren Zellen und der Innenflüssigkeit nun allein in Erscheinung tritt. Für diese Auffassung läßt sich auch anführen, daß die Differenz des in Wasser und des in der ersten Zeit in Kaliumchlorid gemessene Potentials, — 59 ± 24 Millivolt mit der Spannung übereinstimmt, die dem Zellinnern der Außenschicht gegenüber dem äußeren Wasser nach den oben erwähnten Messungen zuzukommen scheint, — 59 ± 7 Millivolt.

Diese Befunde erweitern die Feststellung NOLDs und bestätigen, sie insofern, als zu erwarten war, daß eine schonendere Behandlung der Blase als bei den Messungen NOLDs auch zu höheren gemessenen Spannungen führen würde.

Zwischen den vierstrahligen Haaren und den Zellen der inneren Blasenwand kann keine beträchtliche Spannungsdifferenz bestehen, da sie beide an das selbe Wasser grenzen. Ob man sich nun die Aufnahme des Wassers durch die vierstrahligen Haare oder durch die Zellen der inneren Blasenwand vorstellt, ist es jedenfalls eine naheliegende Auffassung, daß das Wasser in die Zellen der inneren Blasenwand aufgenommen wird, von diesen an die Zellen der äußeren Blasenwand

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

weitergegeben und schließlich nach außen abgegeben wird. Diese Vorstellung wäre in Übereinstimmung mit der von BERNSTEIN, nach welcher die Spannung an der Zellengrenzfläche zu einem endosmotischen Wassereinstrom und damit zu einer Erhöhung der Saugkraft der Zelle führt. Ein derartiges Verhalten müßte sich in plasmolytischen Versuchen zeigen in denen einerseits Zucker, welche diese elektrischen Potentiale nicht beeinflussen, und andererseits Kaliumsalze, die es vernichten, verwendet werden.

Plasmolytische Versuche an *Utricularia*-Blasen wurden unter anderem von MERL und CZAJA (1922 u. 1924) ausgeführt. Sie konnten an ganzen Blasen mit Rohrzucker, Glyzerin und anderen organischen Stoffen keine Plasmolyse erreichen. Nach CZAJA ist die äußere kutinisierte Blasenwand für das Nichteindringen dieser Stoffe verantwortlich. Eigene Versuche haben gezeigt, daß eine Plasmolyse mit Glukose möglich ist, während auch ich mit Rohrzucker nur die bekannte Eindellung der ganzen Blase gesehen habe, die durch Wasserentzug zustandekommt, weil durch die kutinisierte Außenmembran zwar Wasser austreten, aber Rohrzuckerlösung nicht eintreten kann.

Der Plasmolyse-Vorgang hängt vom Alter und vom Bewuchs mit Epiphyten ab, der wahrscheinlich den physikalisch-chemischen Zustand der Membran der äußeren Wandzellen verändert. (Vergl. CZAJA 1924). Ältere Blasen plasmolysieren schon in niedrigeren Konzentrationen und werden in noch niedrigeren geschädigt, so daß es nach längerer Zeit zur Plasmakontraktion und zum Absterben kommt. Ebenso wirkt Bewuchs mit Epiphyten, so daß auch junge Blasen, wenn sie sehr stark befallen sind, schon in niedrigeren Konzentrationen plasmolysieren und dabei viele geschädigte Zellen zeigen.

Ich habe daher zu allen Versuchen, nur junge Blasen, bis höchstens 10 cm hinter der Spitze des Sprosses, deren Zustand mikroskopisch untersucht worden war, verwendet.

An ganzen Blasen tritt die Grenzplasmolyse in 0.30 molarer Kaliumnitratlösung in etwa 10 Stunden ein. In jeder plasmolysierenden Lösung zeigen die Zellen der inneren Zellschichte einen höheren Plasmolysegrad als die der äußeren, was auf niedrigeren osmotischen Wert der inneren Zellen schließen läßt. In den später zu besprechenden Versuchen an halbierten Blasen ist dieser Unterschied zwischen den beiden Zellschichten weniger deutlich; er wurde schon von MERL vermutet. Nach den oben erwähnten Vorstellungen von BERNSTEIN könnte das Kaliumnitrat zum Teil durch Herabsetzung des elektrischen Potentials der Zellen wirken. Da schon in 0.1 normaler Kaliumlösungen das elektrische Potential der Zellen auf nahezu 0 reduziert wird, müßte sich dieser Effekt noch in Mischungen des Kaliumsalzes mit Zucker stark zeigen. Ich habe daher die Konzentrationen für Grenzplasmolyse noch in solchen Mischungen untersucht. In einer Mischung Glukose zu

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Kaliumnitrat 1:1 fand ich in 0.40 molaren Lösungen (d. h. 0.20 molar Glukose + 0.20 Kaliumnitrat), daß die Blasen durch Tugorverlust der Zellen weich werden, wie das auch sonst, bei reinen Lösungen, unterhalb der Grenzplasmotischen Konzentration eintritt, um so stärker, je mehr man sich dieser Konzentration nähert. In 0.45 molarer Lösung waren alle Zellen plasmolysiert, die Plasmolyse war also stärker, als es der Grenzplasmolyse entspricht. In der Mischung 3:2 trat erst in 0.50 molarer Lösung Grenzplasmolyse ein, aber in der Mischung 2:1 schon in 0.45 molarer Lösung. Diese Unterschiede dürften auf dem sehr verschiedenen Verhalten der Blasen beruhen, selbst wenn sie nach strengen Gesichtspunkten ausgesucht sind.

An aufgeschnittenen, halbierten Blasen erhielt ich mit Glukose und mit Rohrzucker Plasmolyse, die plasmotische Grenzkonzentration war für beide in gleicher Weise 0.35 molar. Für Kaliumnitrat war die grenzplasmolytische Konzentration 0.25 molar und auffallenderweise war sie für eine Mischung beider 1:1 ebenfalls 0.25 molar, wie für das Kaliumnitrat allein. Für eine Mischung 3:1 war die grenzplasmolytische Konzentration 0.30 molar.

Es ist auffallend, daß bei aufgeschnittenen und bei ganzen Blasen die plasmolytischen Grenzkonzentrationen verschieden sind. Der Unterschied ist bei Kaliumchlorid nur klein, bei Glukose aber groß. Ich habe mir die Frage vorgelegt, ob es sich um ein erschwertes Eindringen der Glukose in die ganzen Blasen handelt, oder ob wirkliche Unterschiede der osmotischen Werte vorliegen. An ganzen Blasen bewirken Lösungen knapp unterhalb der plasmolytischen Grenzkonzentration einen Turgorverlust und damit ein Weichwerden der Blasen. Dieses Weichwerden ist ganz unabhängig davon, ob das Plasmolytikum durch die äußere Zellwand hindurchtreten kann oder nicht. Es tritt bei Rohrzucker und bei Glukose in gleicher Weise in 0.45 bis 0.50 molaren Lösungen ein. Obzwar sich die Blasen individuell sehr verschieden verhalten und dadurch die Werte stark streuen, kann man doch ungefähr feststellen, daß in Glukose und in den Mischungen von Glukose und Kaliumnitrat das Weichwerden in Lösungen die 25 bis 40% unter der plasmolytischen Grenzkonzentration liegen, eintritt, wobei dieser Abstand in Glukose keinesfalls größer ist als in den Mischungen. In reinem Kaliumnitrat ist er vielleicht etwas kleiner. Nach diesen Befunden scheint das osmotische Verhalten der ganzen Blasen nicht unerheblich von den der aufgeschnittenen abzuweichen.

In Tabelle 1 sind für alle angewandten Lösungen das Mischungsverhältnis Glukose: Kaliumnitrat in 1. Spalte, die grenzplasmolytische Konzentration in 2. Spalte, der Anteil der Glukose in Molen in 3. Spalte, der Anteil des Kaliumnitrats in Molen in 4. Spalte, der aus der Gefrierpunktserniedrigung sich für diese Konzentration ergebende isotonische Koeffizient (nach d'ANS und LAX Taschenbuch S. 908) in 5. Spalte,

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 1.

	Mischungsverhältnis $C_6H_{12}O_6 : KNO_3$	Grenzplasmolysekonzentration			Isotonischer Koeffizient aus Gefrierpunkt (i)	Mol. $KNO_3 \times i$	Mol. $KNO_3 \times i$ + Mol. $C_6H_{12}O_6$	Kaliumeffekt
		Mol. gesamt	Mol. $C_6H_{12}O_6$	Mol. KNO_3				
Ganze Blasen	0 : 1	0.30	—	0.30	1.65	0.495	0.495	0.130
	1 : 1	0.42	0.21	0.21	1.71	0.359	0.569	0.056
	3 : 2	0.50	0.30	0.20	1.71	0.342	0.642	—0.017
	2 : 1	0.45	0.30	0.15	1.75	0.262	0.562	0.063
	1 : 0	0.62	0.625	—	—	—	0.625	—
Aufgeschnittene Blasen	0 : 1	0.25	—	0.25	—	—	0.420	—0.070
	1 : 1	0.25	0.125	0.125	1.68	0.420	0.346	0.004
	3 : 1	0.30	0.225	0.075	1.77	0.221	0.361	—0.011
	1 : 0	0.35	0.35	—	1.81	0.136	0.35	—

das hieraus zu berechnende Glukoseäquivalent in 6. Spalte, das Gesamtglukoseäquivalent in 7. Spalte und die Differenz auf die plasmolytische Grenzkonzentration von Glukose in 8. Spalte angegeben. Ist diese Zahl negativ, so deutet das auf eine geringe Wirksamkeit von Kaliumnitrat, etwa durch Eindringen dieses Salzes in die Zellen. Ist diese Zahl positiv, so zeigt dies eine höhere Wirksamkeit des Kaliumnitrats gegenüber der Glukose an, als nach den Daten aus der physikalischen Chemie zu erwarten ist. Bei der höheren Wirksamkeit von Kaliumnitrat könnte man an eine Erniedrigung der Viskosität des Plasmas denken, wie sie WEBER (1924) an *Spirogyra* beobachtet hat, oder an eine Herabsetzung der Adhäsion des Plasmas an der Zellwand, was SCARTH für einen wichtigen Faktor hält, oder an die Reduktion elektrischer Spannungen, die durch elektroendosmotische Wasserbewegung einen Beitrag zur Saugkraft der Zelle liefern, wie sich das BERNSTEIN vorgestellt hat.

Um Anhaltspunkte für das Eindringen oder Nichteindringen von Kaliumnitrat in die Zellen zu erhalten, habe ich auf Deplasmolyse im Kaliumnitrat geachtet, aber keine Deplasmolyse beobachten können. Nach langem Aufenthalt im Plasmolytikum sterben die Zellen ab, aber in Kaliumnitrat nicht wesentlich früher wie in Zuckerlösungen.

Auf Vikositätsunterschiede hat WEBER (1924) aus der Plasmolyseform geschlosssen. Die Utricularia-Zellen haben in allen angewandten

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Lösungen konvex plasmolysiert, so daß große Viskositätsunterschiede nicht anzunehmen sind. Ebenso zeigt die konvexe Plasmolyse, daß in keinem Fall eine starke Adhäsion des Protoplasmas an der Zellwand vorhanden war.

Von den elektrischen Spannungen an der Zellwand ist es bekannt und durch die eigenen Messungen bestätigt, daß sie durch Kaliumnitrat in den angewandten Konzentrationen stark erniedrigt, zum Teil wohl auch umgekehrt werden, und es ist sicher, daß sie an aufgeschnittenen Blasen dadurch stark verändert werden, daß an ihnen die äußere und die innere Zellschichte auch durch die umgebende Lösung in leitender Verbindung miteinander stehen.

Zur Entscheidung der Frage, ob die elektrischen Kräfte für den Wassertransport notwendig sind, wurde noch folgender Versuch angestellt. Ganze Sprosse von *Utricularia* mit gut funktionsfähigen Blasen wurden etwa vier Stunden in 0.1 molarer Kaliumnitratlösung und andere in 0.1 molarer Glukoselösung vorbehandelt und dann in ebensolche Lösungen mit Carminzusatz übertragen. Nach 10 und nach 24 Stunden hatten an den Sprossen in Glukosecarminlösung und ebenso an nicht vorbehandelten Kontrollen in wässerige Carminlösung, viele Blasen einen stark rot gefärbten Inhalt, während an den Sprossen in Kaliumnitratcarminlösung nur bei manchen Blasen schwach rötlicher Inhalt zu beobachten war. Eine gewisse Färbung erhalten die Blasen, wie auch die sonstigen Teile der Pflanze von außen her, durch Auflagerung von Carminkörnchen; diese Störung habe ich durch zweimaliges Filtrieren der Carminlösungen herabzudrücken versucht. Die Versuche zeigen, daß der Wassertransport durch die Blasenwände unter den Umständen stark reduziert oder aufgehoben ist, unter denen die elektrischen Messungen eine starke oder vollständige Reduktion der elektrischen Spannungen zeigen.

Schlußbetrachtungen

In meinen Untersuchungen hat sich durchgehend gezeigt, daß ein Zusammenhang zwischen den elektrischen Spannungen und der Wasserbewegung besteht. Die extrafloralen Nektarien sind gegenüber benachbarten Stellen des Blattes, die floralen gegenüber benachbarten Stellen der Blüte umso stärker elektrisch negativ, je dünnflüssiger der Nektar ist und umso stärker elektrisch positiv je weniger Wasser der Nektar enthält. Die *Drosera*-Drüsenköpfchen, mit ihren wasserhaltigen Sekret, sind elektrisch negativ gegenüber dem Blatt und diese Spannung nimmt nach Reizung zunächst zu und wird beim Abtrocknen der Drüsen sehr gering. Die wasserausscheidenden Drüsen von *Lathraea* sind elektrisch stark negativ gegenüber der äußeren Epidermis. Die Blasen von *Utricularia,* die Wasser durch ihre Wand von innen nach außen transpor-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

tieren, sind innen elektrisch positiv und außen negativ und an ihnen ist der Potentialunterschied sogar besonders groß.

An den *Utricularia*-Blasen sistiert 0.1 molare Kaliumnitratlösung, die den elektrischen Spannungsunterschied zwischen außen und innen aufhebt, auch den Wassertransport, indem sie Kaliumnitratcarminlösung nicht mehr oder nur mehr in sehr geringem Grade aufnehmen.

Wenn man die elektrische Spannungsdifferenz für einen Wassertransport verantwortlich macht, muß man annehmen, daß sie Energie liefert und daß diese Energie dauernd durch Energie, die im Stoffwechsel der Zellen gewonnen wird, ersetzt wird, da ja die elektrischen Potentialsdifferenzen an den Drüsen zwar vielfach stark schwanken, aber im großen ganzen doch während der Funktion dauernd erhalten bleiben. Es handelt sich hier um einen aktiven Stofftransport, um eine Art adenoide Tätigkeit, wie sie COLLANDER für die Anionenaufnahme durch die Wurzel verantwortlich macht.

Dabei gibt es zwei verschiedene Möglichkeiten, sich den Wassertransport durch elektrische Kräfte vorzustellen. Man kann, wie BERNSTEIN, eine elektroendosmotisch bedingte Komponente der Saugkraft der Zellen annehmen oder man kann einen elektroendosmotischen Wassertransport in den Membranen außerhalb der Protoplasten annehmen. Es hat ja STRUGGER gezeigt, daß sich das aus den Gefäßen kommende Transpirationswasser nicht von Zelle zu Zelle durch die Vakuolen, sondern in den Zellmembranen bewegt und bei der relativ geringen Dicke der Zellwände dürften sich die elektrischen Spannungen noch in der Zellwand geltend machen; in jungen, noch wachsenden Zellen durchdringt das Protoplasma sogar die Zellwand (FREY-WYSSLING, S. 129).

Meine osmotischen Messungen an *Utricularia*-Blasen sprechen zugunsten der Auffassung BERNSTEINs und es wäre interessant, solche Untersuchungen an einem größeren Material ausführen, insbesondere isotonische Koeffizienten für Kaliumsalze an Geweben zu bestimmen, die nicht durch irgendwelche Eingriffe in ihrem elektrischen Verhalten verändert sind, d. h. ohne die Herstellung von Schnitten.

Es ist durchaus möglich, daß ein Wassertransport auf beiden Wegen, sowohl durch die Zellen, als auch durch die Membranen stattfindet.

Bei den elektropositiven Nektarien kann man sowohl an eine Sekretion eines konzentrierten Nektars, als auch an eine Rückresorption von Wasser aus einem zunächst isotonischen Nektar denken. Bei der großen Verschiedenheit, die zwischen den verschiedenerlei Zellen eines Nektariums, z. B. in Bezug auf Vitalfärbbarkeit und osmotischen Wert nach PEKAREK (1929 a und b), bestehen, ist es wohl möglich, daß gewisse Zellen einen isotonischen Nektar abscheiden und andere benachbarte, sofort Wasser zurück resorbieren.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

BERNSTEINs Ausführungen in seiner Elektrobiologie zeigen die weitgehende Übereinstimmung in den pflanzlichen und tierischen elektrischen Potentialen, die BERNSTEIN auch bei tierischen Drüsen für Sekretion und Resorption von Wasser verantwortlich macht.

Herrn Professor Dr. Fr. WEBER danke ich für die Anregung zu dieser Arbeit und für sein reges Interesse an derselben. Herrn Professor Dr. K. UMRATH für seine Ratschläge und Hilfe bei den elektrischen Messungen.

Zusammenfassung

1. Das elektrische Potential von Nektarien gegenüber benachbartem Gewebe ist negativ an Nektarien mit dünnflüssigem Nektar und positiv an solchen mit dickflüssigem Nektar.
2. Ersetzt man den Nektar durch Wasser, so wird das Potential des Nektariums nach der positiven Seite verschoben, ersetzt man ihn durch 30%ige Glukoselösung, so nimmt es stärker negative Werte an. Verschiedenheiten im elektrischen Potential können also nicht Folge von Konzentrationsunterschiede des Nektars sein, sondern sind als ihre Ursache anzunehmen.
3. Die Wasserdrüsen von *Lathraea* verhalten sich elektrisch negativ, wie nach dem wässrigen Sekret zu erwarten ist.
4. Drüsenköpfchen von *Drosera* sind in ungereiztem Zustand gegenüber der Blattunterseite elektrisch negativ. Nach Reizung mit Proteinpulver nahm diese negative Spannung zunächst zu; bei physiologischen Abtrocknen nach einigen Tagen sank sie auf sehr niedrige Werte ab.
5. Die *Utricularia*-Blasen, die Wasser von innen nach außen transportieren, sind innen elektrisch positiv, außen negativ. 0.1 molare Kaliumnitratlösung reduziert sowohl die elektrische Spannung als auch die Wasserausscheidung sehr stark.
6. Plasmolytische Messungen an ganzen *Utricularia*-Blasen haben ergeben, daß Kaliumnitrat allein und in Mischungen mit Glukose eine höhere osmotische Wirksamkeit zeigt, als sie nach der Gefrierpunktserniedrigung zu erwarten ist. Es liegt nahe, mit BERNSTEIN an eine elektroendosmotisch bedingte Komponente der Saugkraft zu denken, die durch Kaliumnitrat reduziert wird, da Kaliumsalze die elektrische Spannung an der Zellgrenzfläche stark reduzieren. Aufgeschnittene Blasen zeigen in ihrem plasmolytischen Verhalten diesen Effekt der Kaliumsalze nicht mehr, vielleicht infolge eines Ausgleichs der elektrischen Spannungen.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Literatur

ANS, J. de und E. LAX, 1943, Taschenbuch für Chemiker und Physiker. Berlin.

BERNSTEIN, J., 1912, Elektrophysiologie. Sammlung Die Wissenschaft, **44**, Braunschweig.

BROCHER, F., 1911, Le problème de l'utriculaire. Ann. de Biol. lacustre **5**, 2, 33—46.

COLLANDER, R., und A. HOLMSTRÖM, 1937, Die Aufnahme von Sulfosäurefarbstoffen seitens pflanzlicher Zellen. — Ein Beispiel der adenoiden Tätigkeit der Protoplasten. Acta Soc. pro Fauna et Flora Fenn. **60**, 129—135.

— 1937, Einige neuere Ergebnisse und Probleme der botanischen Permeablititätsforschung. Sonder-Abd. aus den Schriften „Phys.-ökon. Gesellsch. zu Königsberg (Pr.)" **69**, 2—4, 251—266.

CZAJA, A. Th., 1922, Die Fangvorrichtung der *Utricularia*-Blase. Zschr. f. Bot. **14**, 705—729.

— 1922, Ein allseitig geschlossenes, selektiv permeables System. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **15**, 381—385.

— 1924, Physikalisch-chemische Eigenschaften der Membran von *Utricularia*. Pflüg. Arch. f. d. Ges. Physiol. **206**, 554—613.

DARWIN, Ch., 1875, Insectivorous Plants. London.

FREY-WYSSLING, A., 1935, Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Berlin.

GICKLHORN, J., 1926, Über die vitale Kern- und Plasmafärbung an Pflanzenzellen. Protoplasma **2**, 1—14.

HABERLANDT, G., 1924, Physiologische Pflanzenanatomie. 6. Aufl. Leipzig.

KELLER,R., 1930, Der elektrische Faktor des Wassertransportes im Lichte der Vitalfärbung. Ergeb. Physiol. **30**, 294—407.

KIRCHNER-LOEW-SCHROETER, 1934, Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas **1/3**.

KRUCK, M., 1931, Physiologische und cytologische Studien über die *Utricularia*-Blase. Bot. Arch. **33**, 257—309.

LLOYD, F., 1933, The carnivorus plants. A. Review with contributions. Trans. Roy. Soc. Canada **27**.

— 1935, *Utricularia*. Biol. Rev. Cabridge. Philos. Soc. **10**, 72—110.

— 1942, The carnivorous plants. Waltham.

MERL, M. E., 1922, Biologische Studien über die *Utricularia*-Blase Flora **115**, 59—74.

NOLD, R. H., 1934, Die Funktion der Blase von *Utricularia vulgaris*. B.B.C., **52**, A, 415—448.

PEKAREK, J., 1929 a, Die Vitalfärbung als allgemeine botanische Untersuchungsmethode. Kolloid-chem. Beih., **28**, 7—10, 280—285.

— 1929 b, Vitalfärbung von Nektarien. Ebenda 7—10, 353—366.

SCARTH, G. W., 1923, Adhesion of protoplasm to cell wall and agents which cause it. Trans. R. Soc. Canada, **17**, 137—143.

— 1924, Colloidal changes associated with protoplasmic contraction. Quart. Journ. exper. physiol. **14**, 99—113.

— 1924, The action of cations on the contraction and viscosity of protoplasma in *Spirogyra*. Ebenda, 115—122.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

STRUGGER, S., 1938, Die lumineszenzmikroskopische Analyse des Transpirationsstromes in Parenchymen. 1. Mitteilung. Die Methode und die ersten Beobachtungen. Flora **133**, 56—68.

— 1939, Die lumineszenzmikroskopische Analyse des Transpirationsstromes in Parenchymen. 2. Mitteilung. Die Eigenschaften des Berberinsulfates und seine Speicherung durch lebende Zellen. Biol. Zbl. **59**, 274—288.

— 1939, Die lumineszenzmikroskopische Analyse des Transpirationsstromes in Parenchymen. 3. Untersuchungen an *Helxine Soleirolii*. Biol. Zbl., **59**, 409—442.

UMRATH, K. 1930, Untersuchungen über Plasma und Plasmaströmung an Characeen. IV. Potentialmessungen an *Nitella mucronata* mit besonderer Berücksichtigung der Erregungserscheinungen. Protoplasma **9**, 576—597.

— 1932, Die Bildung von Plasmalemma (Plasmahaut) bei *Nitella mucronata*. Protoplasma **16**, 173—188.

— 1943, Über die Natur der elektrischen Potentialdifferenzen an pflanzlichen Geweben. Protoplasma **37**, 398—403.

WEBER, Fr., 1924, Plasmolyseform und Plasmaviscosität. Österr. Bot. Zeitschr. **73**, 261—266.

— 1942, Vitamin C im Nektar von *Fritillaria imperialis*. Protoplasma **36**, 613—615.

WITHKOMBE, 1923, On the function of the bladders in *Utricularia vulgaris* L. Journ. Lin. Soc. Bot. **46**, 401—413.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1948

Band/Volume: 1_1

Autor(en)/Author(s): Diannelidis Themistokles

Artikel/Article: Beitrag zur Elektrophysiologie pflanzlicher Drüsen. 7-23