Wpływ temperatury na ruch plazmy u *Elodea densa* Casp.

*The influence of temperature on the protoplasmic streaming in
Elodea densa Casp.*

J. ZURZYCKI

(wpł. 15. VI. 51).

W s t ę p.

Mimo licznych badań zagadnienie mechanizmu ruchu plazmy pozostaje ciągle niewyjaśnione. Podstawę do rozwiązania tego zagadnienia mogą dać tylko badania nad wpływem zmienionych warunków zewnętrznych na ruch plazmy. Z reakcji plazmy na określone bodźce zewnętrzne jak np. temperatura, roztwory różnych substancji chemicznych, pole elektryczne i magnetyczne itd. można dopiero wyciągnąć wnioski o mechanizmie ruchu, względnie o rodzaju procesów z którymi ruch ten jest ściśle związany.

Szereg badaczy stwierdziło wybitną zależność ruchu plazmy od temperatury. Dane dotyczące charakteru tej zależności nie są jednak zgodne. Nowsze prace z tej dziedziny, przynoszące dokładne wyniki ilościowe, zostały ogłoszone przez L a m b e r s (1925) oraz przez B o t t e l i e r (1934, 1935). B o t t e l i e r wykazał, że szybkość ruchu plazmy w koleoptile *Avena* rośnie wraz z temperaturą zgodnie z prawem van't Hoffa, natomiast szereg badaczy pracujących nad *Characeae* stwierdziło liniową zależność szybkości ruchu plazmy od temperatury (L a m b e r s 1925, R o m i j n 1931, U m r a t h 1934). Ze względu na te rozbieżności konieczne są badania na innym jeszcze materiale.

Celem niniejszej pracy było zbadanie wpływu temperatury na ruch plazmy u *Elodea densa* Casp. Odnośnie tego materiału istnieją tylko w starszej literaturze obserwacje głównie jakościowe. Wyniki ilościowe przytacza tylko B e i k i r c h (1925); oparte są one jednak na pomiarach szybkości chloroplastów która u *Elodea* nie zawsze jest identyczna z szybkością ruchu plazmy. Dane te wymagają więc rewizji.

M e t o d y k a.

Ruch plazmy obserwowano w komórkach dolnej strony dorosłego liścia. Za miarę szybkości ruchu plazmy uważano szybkość najmniejszych dobrze widocznych ziarnistości plazmy, które poruszają się z reguły szybciej niż chloroplasty. Do obserwacji używano obiektywu imersyjnego 100x N. A. 1,25 i okularu 10x. W okularze znajdowały się dwie równoległe nici pajęczne, dające na obserwowanym obiekcie obraz dwu linii odległych o 10μ . Czas przejścia obserwowanej cząstki plazmy między tymi liniami mierzony był przy pomocy stopera. Jednorazowy pomiar był średnią z 20 (wyjątkowo mniejszej ilości) odczytów. Błąd średni obliczano zwykłą metodą rachunku prawdopodobieństwa.

Działanie określonej temperatury badano umieszczając obiekt na stoliku mikroskopu ogrzewanym z dokładnością do $\pm 0,2^{\circ}$. Prócz tego cały mikroskop znajdował się w termostacie o tej samej temperaturze utrzymywanej z dokł. $\pm 1^{\circ}$. Mikroskop umieszczony był w skrzynce o podwójnych ścianach, między którymi znajdowała się wata jako materiał izolacyjny. Tylko górny koniec tubusu z okularrem wystawał na zewnątrz. Przedłużenie śruby mikrometrycznej pozwalało na manipulacje przy całkowicie zamkniętej skrzynce. Skrzynka ogrzewana była węzownicą z cienkościennej rurki szklanej umieszczoną w górnej części pudła (ryc. 1). Ogrzewanie względnie oziębianie skrzynki odbywało się przez przepuszczanie przez węzownicę wody o temperaturze $5 - 10^{\circ}$ wyższej (przy ogrzewaniu) lub niższej (przy oziębianiu) od temperatury która miała być osiągnięta. Bańka termometru wskazującego temperaturę powietrza w skrzynce umieszczona była między obiektami mikroskopu nad stolikiem. Światło do oświetlenia mikroskopu (żarówka matowa 60 W, 5 cm filtr z 2% roztworu CuSO_4) przechodziło przez podwójną szybę w ścianie skrzynki. Stolik zrobiony był z płytki o grubości 10 mm, która przykręcana była do normalnego stolika mikroskopu. W środku płytki wycięto otwór i zamknięto go z obu stron dwoma szkiełkami nakrywkowymi dużego formatu. Do wnętrza uzyskanej w ten sposób komory, odpowiednio uszczelnionej prowadziły trzy otwory. Przez jeden z nich wchodził dokładny termometr którego bańka mieściła się całkowicie w przestrzeni komory, przez dwa pozostałe — rurki doprowadzające i odprowadzające wodę (ryc. 1). Prąd wody skierowany był tak aby opływał całą komorę i opłukiwał bańkę termometru. Woda do ogrzewania stolika umieszczona była w dobrze izolowanym termicznie naczyniu. Miała ona temperaturę około $0,5^{\circ}$,

Ryc. 1. Schemat aparatury służącej do ogrzewania mikroskopu i ogrzewanego stolika mikroskopowego, a — mikroskop, b — ogrzewany stolik, c — rurka doprowadzająca wodę, d — ściana termostatu, e — izolacja, f — okienko, g — rurka ogrzewająca, h — termometr.

Ryc. 1. Scheme of apparatus used for warming the microscope and of the heated microscope table. a — microscope, b — microscope table, d — wall of thermostat, e — isolation, f — aperture, g — water heating tube, h — thermometer.

wyższą, przy ogrzewaniu względnie niższą przy oziębianiu od temperatury która miała być otrzymana. Przepływając węzłem gumowym do skrzynki z mikroskopem oziębiała się (wzgl. ogrzewała) do żądanej temperatury. Regulując zaciskaczem szybkość przepływu można było otrzymać żądaną temperaturę i utrzymać ją na stałym poziomie z dokładnością $\pm 0,2^\circ$. Badany liść montowany był na ogrzewanym stoliku mikroskopu między dwoma szkiełkami nakrywkowymi.

W y n i k i.

Przebieg ruchu plazmy przy stałych warunkach zewnętrznych. Ruch rotacyjny plazmy powstaje u *Elodea* pod działaniem pewnych bodźców jak zranienie, oświetlenie, działanie niektórych substancji chemicznych i po pewnym czasie po ustaniu działania bodźca może znów zaniknąć (Hauptfleisch 1892, Nothmann-Zuckerkanl 1915, Fitting 1925, Schweikert 1928). Z tego powodu należało stwierdzić czy i w jakim czasie szybkość ruchu plazmy jest o tyle stała aby jej zmiany można było uważać za wskaźnik działania czynników stosowanych w doświadczeniu.

Ryc. 2. Przebieg ruchu plazmy i ruchu chloroplastów w stałych warunkach
Odcięte — czas w min, rzędne — szybkości w μ/sek .

Ryc. 2. Development of protoplasmic streaming and chloroplasts movements in constant environmental conditions. Abscissae — time in minutes, ordinates — rapidity μ/sec .

Liść *Elodea* ucinano tuż przy łodydze i umieszczano w kropli wody między dwoma szkiełkami nakrywkowymi na ogrzewanym stoliku mikroskopowym w temperaturze 20° i w normalnym oświetleniu. Ucięcie i oświetlenie liścia było dostatecznym bodźcem aby po 10 do 20 minutach wywołać żywy ruch rotacyjny plazmy. Szybkość ruchu mierzono co 15 minut w ciągu 6 do 8 godzin. Wyniki kilku serii takich pomiarów przedstawia ryc. 2. W stałych warunkach szybkość ruchu plazmy jest przez dłuższy czas stała i ma zbliżoną wartość w prawie wszystkich komórkach w tej samej temperaturze i oświetleniu. W warunkach moich doświadczeń szybkość ta wynosiła 5,5 do 6 /sek. Ta stała szybkość zostaje osiągnięta w ciągu około 1/2 godziny od momentu ucięcia liścia i trwa conajmniej przez 5 godzin. W większości doświadczeń stały ruch utrzymywał się przez cały czas trwania doświadczenia tj. przez 7 do 8 godzin. Wyniki jednego z doświadczeń z uwzględnieniem średnich błędów pomiarów podane zostały w tablicy I. Szybkość ruchu rotacyjnego chloropla-

T A B L I C A I — TABLE I

Czas godzin Time hours	Szybkość ruchu plazmy μ /sek. Rapidity of protoplasma streaming μ /sec.	Szybkość chloroplastów μ /sek. Rapidity of chloroplast movement μ /sec.
$\frac{1}{1}$	4.20 ± 0.12	1.97 ± 0.26
$\frac{1}{2}$	5.67 ± 0.24	4.32 ± 0.30
$\frac{3}{1}$	5.71 ± 0.12	3.02 ± 0.41
1	5.76 ± 0.16	3.89 ± 0.39
$1\frac{1}{1}$	5.69 ± 0.16	2.65 ± 0.24
$1\frac{1}{2}$	5.57 ± 0.32	2.57 ± 0.37
$1\frac{3}{1}$	5.80 ± 0.22	3.84 ± 0.48
2	5.75 ± 0.17	2.76 ± 0.40
$2\frac{1}{1}$	5.79 ± 0.26	3.75 ± 0.37
$2\frac{1}{2}$	5.54 ± 0.21	—
⋮	⋮	⋮
$6\frac{1}{2}$	5.55 ± 0.32	—
$6\frac{3}{4}$	5.76 ± 0.19	—
7	5.60 ± 0.16	—

stów jest natomiast bardzo zmienna. Średnia szybkość chloroplastów jest znacznie mniejsza niż plazmy, jakkolwiek pojedyncze chloroplasty mogą poruszać się z tą samą szybkością co plazma. Po 2 do 4 godzinach większość chloroplastów ulega zatrzymaniu na ścianach komórek i tylko nieliczne poruszają się jeszcze przez czas dłuższy.

W doświadczeniach nad wpływem temperatury na ruch plazmy ograniczono się do czasu od 1 do 5 godzin licząc od momentu ucięcia liścia gdyż w tym okresie istnieje największe prawdopodobieństwo że zmiany szybkości, która w stałych warunkach ma wartość stałą zależeć będą tylko od zmian temperatury a nie od innych nieuchwytnych czynników.

Wpływ temperatury na szybkość ruchu plazmy. Dane z literatury (Velten 1876, Hauptfleisch 1892, Beikirch 1925) wskazują że ruch plazmy u *Elodea* ustaje w krótkim czasie w temperaturze około 0° i 45°. Dlatego zasięg temperatur w których odbywały się pomiary ograniczano początkowo do zakresu 5° — 40°. Szybkość ruchu mierzona była w tym zakresie temperatur co 5 stopni. Przy zmianach temperatur unikano nagłych skoków. Ogrzewanie względnie oziębianie odbywało się w ciągu 3 do 5 minut.

Otrzymaną zależność szybkości ruchu od temperatury przedstawia ryc. 3. Z 4 powtórzeń obliczono średnie szybkości ruchu plaz-

Ryc. 3. Zależność szybkości ruchu plazmy (rzędne) od temperatury (odcięte).
 Ryc. 3. Dependence of rapidity of protoplasmic streaming (ordinates) on temperature (abscissae).

my dla każdej temperatury oraz średnie współczynniki van't Hoffa (Tablica II). Współczynniki te znacznie zmieniają się wraz z temperaturą co wskazuje że zależność szybkości ruchu plazmy od temperatury nie stosuje się do prawa van't Hoffa.

T A B L I C A II — TABLE II

Temperatura °C Temperature °C	5	10	15	20	25	30	35	40
Średnia szybkość μ /sek. Average rapidity μ /sec.	1,85	3,25	4,63	5,72	7,11	8,28	9,22	9,88
Współczynnik Q_5 Q_5 Coefficient	1,76	1,43	1,24	1,32	1,17	1,11		1,07

B ě l e h r á d e k (1929) przedstawił następujący wzór określający szybkość reakcji biologicznych w różnych temperaturach.

$$y = \frac{a}{x^b}$$

gdzie y = czas reakcji (odwrotność szybkości), x = temperatura, a i b = stałe. Po zlogarytmowaniu tego wzoru otrzymujemy

$$\log y = \log a - b \cdot \log x$$

czyli zależność czasu reakcji od temperatury przedstawiona we współrzędnych logarytmicznych powinna dać zależność prostą o ile wzór Belehradka jest stosowalny. Wyniki pomiarów szybkości ruchu plazmy przedstawione w takim układzie dają z dużą dokładnością zależność prostą (ryc. 4). Zależność szybkości ruchu plazmy od temperatury stosuje się więc u *Elodea densa* do prawa Belehradka przy czym stałe a i b wynoszą: $a = 1,95$, $b = 0,81$.

Ruch plazmy przy różnych źródłach tlenu. Wielokrotnie wykazywano jak ważnym czynnikiem dla ruchu plazmy jest dostęp tlenu (Schuster 1913, Bottelier 1935, Thimann i Sweeney 1937). W zielonych komórkach źródłem tlenu może być albo proces fotosyntezy albo dyfuzja tego gazu z środowiska zewnętrznego. Dla zbadania z którego źródła zostaje czerpany tlen potrzebny do ruchu przeprowadzono doświadczenia przy wyłączeniu jednego z tych źródeł. W celu wyeliminowania asymilacji doświadczenie odbywało się w ciemności a tylko podczas obserwacji oświetlano mikroskop słabym światłem przechodzącym

Ryc. 4. Zależności szybkości ruchu plazmy od temperatury. Rzędne — logarytm odwrotności szybkości, odcięte — logarytm temperatury.

Ryc. 4. Dependence of rapidity of protoplasmic streaming on temperature. Ordinates — logarithm of reciprocal of the rapidity of streaming, abscissae — logarithm of temperature.

przez filtr zielony. Dla wyłączenia dyfuzji tlenu ze środowiska zewnętrznego umieszczano liść w wodzie, z której przez przygotowanie wypędzono większość rozpuszczonych gazów, prócz tego brzegi szkiełka nakrywkowego uszczelniano parafiną dla zmniejszenia możliwości dyfuzji tlenu z powietrza do wody pod szkiełkiem.

Wyłączenie obu źródeł tlenu tj. umieszczenie liścia w wodzie przygotowanej w ciemności wywołuje w krótkim czasie zwolnienie szybkości ruchu plazmy a po 30 do 60 minutach zupełne ustanie ruchu. Oświetlenie liścia normalnym światłem, powoduje natychmiast powrót szybkości ruchu do normalnej wartości. Wznowiony ruch trwa ze stałą szybkością przez czas dłuższy, mimo że dyfuzja tlenu z zewnątrz jest w dalszym ciągu niemożliwa. (ryc. 5). Jeżeli natomiast po ustaniu ruchu plazmy w liściu pozbawionym zupełnie dopływu tlenu usunąć parafinę z brzegów szkiełka nakrywkowego i przepłukiwać liść pod szkiełkiem świeżą wodą (wysyconą uprzednio powietrzem przez przepuszczanie przez nią baniek powietrza w ciągu 15 minut) ruch plazmy zostaje również wznowiony, nie osiąga jednak

Ryc. 5. Przebieg szybkości ruchu plazmy po odcięciu dopływu tlenu i wznowieniu dopływu z asymilacji (na lewo) i z dyfuzji (na prawo).

Ryc. 5. Developement in rapidity of protoplasmic streaming after cutting off afflux of oxygen and allowing afflux from assimilation (left) and diffusion (right).

dawnego poziomu i odbywa się ze zmniejszoną nieco szybkością. Szybkość ta przy częstym odnawianiu wody jest przez dłuższy czas stała, mimo że liść znajduje się w dalszym ciągu w ciemności i nie może korzystać z tlenu asymilacyjnego.

Zależność szybkości ruchu od temperatury przy różnych źródłach tlenu. Szybkość ruchu plazmy jest przez dłuższy czas stała zarówno wówczas gdy jedynym źródłem tlenu jest dyfuzja z ośrodka zewnętrznego, jak i wówczas gdy tlen pochodzi tylko z procesu fotosyntezy. Umożliwia to przeprowadzenie doświadczeń z wpływem temperatury na szybkość ruchu oddzielnie w jednym i oddzielnie w drugim przypadku. W tablicy III zestawione są szybkości ruchu plazmy przy różnych temperaturach w zależności od źródła tlenu oraz obliczone na ich podstawie współczynniki temperatury. Przy asymilacji współczynnik temperatury maleje stopniowo wraz z temperaturą, natomiast w ciemności przy dyfuzji tlenu współczynnik ten utrzymuje się na stałym poziomie w granicach temperatur od 5° do 25° (średnio Q_{10} wynosi w tym zakresie 1,30). W tym zakresie temperatur zależność szybkości ruchu plazmy od temperatury stosuje się zgodnie z prawem van't Hoffa do równania

$$v = A \cdot e^{-\frac{\alpha}{T}}$$

T A B L I C A III — TABLE III

Zródłem tlenu dyfuzja Oxygen is deffused from the medium			Zródłem tlenu asymilacja Oxygen derived through assimilation		
Temperatura Temperature °C	Szybkość μ /sek. Rapidity μ /sec.	Q_5	Temperatura Temperature °C	Szybkość μ /sek. Rapidity μ /sec.	Q_5
5	$1,98 \pm 0,10$	1,33	5	$1,91 \pm 0,09$	1,60
10	$2,63 \pm 0,12$	1,29	10	$3,05 \pm 0,15$	1,41
15	$3,40 \pm 0,18$	1,32	15	$4,28 \pm 0,15$	1,33
20	$4,48 \pm 0,26$	1,30	20	$5,72 \pm 0,22$	1,23
25	$5,81 \pm 0,25$	1,28	25	$7,04 \pm 0,31$	1,18
30	$7,41 \pm 0,35$	1,12	30	$8,33 \pm 0,33$	1,08
35	$8,32 \pm 0,31$	1,08	35	$9,02 \pm 0,33$	1,07
40	$9,10 \pm 0,38$		40	$9,71 \pm 0,37$	

gdzie v = szybkość ruchu, T = temperatura absolutna A i α = stałe. W danym wypadku wartości A i α wynoszą: $A = 7,18 \cdot 10^7$, $\alpha = 4,87 \cdot 10^3$. Dopiero w wyższych temperaturach następuje obniżenie współczynnika Q_5 , który przyjmuje wartości zbliżone do odpowiednich współczynników przy asymilacji.

Działanie nagłych skoków temperatury. Wielokrotnie stwierdzono, że nagle zmiana temperatury wywiera charakterystyczne działanie na ruch plazmy. Powoduje ona nie tylko zmianę szybkości odpowiednią do danej nowej temperatury ale także chwilowe przyspieszenie, opóźnienie a nawet zatrzymanie ruchu. (Cook 1929, Romijn 1931, Bělehrádek 1935). Efekt nagłego skoku temperatury może zależeć nie tylko od różnicy temperatur początkowej i końcowej i od szybkości ich zmiany ale także od wartości bezwzględnych tych temperatur. Dlatego w doświadczeniach przyjęto za temperatury wyjściowe 5° , 15° , 25° , 35° i począwszy od każdej z tych temperatur badano działanie nagłego ogrzania i nagłego oziębienia o 5, 10, 20 i 30 stopni z tym jednak aby temperatura końcowa mieściła się zawsze w granicach od 5° do 40° . Działanie nagłego skoku temperatur badano przepuszczając przez stolik mikroskopu wodę o temperaturze początkowej poczem zmieniając ją nagle na wodę o temperaturze końcowej. Termometr stolika wskazywał po 10 do 20 sekundach nową temperaturę. Temperatura

wnętrza termostatu z mikroskopem utrzymywana była na poziomie średnim.

Zmiany szybkości ruchu plazmy przy nagłym ogrzaniu o 5, 10, 20 i 30 stopni mają naogół podobny charakter. Dla przykładu podano tylko wykres zmian szybkości odnoszący się do skoku o 20 stopni (ryc. 6). Nagłe ogrzanie powoduje raptowny wzrost szybkości ruchu.

Ryc. 6. Zmiany szybkości ruchu plazmy przy nagłym ogrzaniu (na lewo) i na-heating (left) and sudden cooling (right).

Ryc. 6. Changes of rapidity of protoplasmic streaming caused by sudden heating (left) and sudden cooling (right).

Szybkość ta po około 5 minutach osiąga wartość właściwą dla nowej temperatury. W niektórych wypadkach zwykle nieznaczne i szybko przemijające ponad tą stałą wartość. Przyspieszenie to jest stosunkowo najwyraźniejsze przy skoku temperatur z 5° do 25°. Tablica IV

T A B L I C A IV — TABLE IV

Czas min. Time min.	Temperatura °C Temperature °C	Szybkość μ/sek . Rapidity μ/sec .
0	5	$1,83 \pm 0,17$
5	5	$1,90 \pm 0,09$
10	25	$5,75 \pm 0,84$
15	25	$8,15 \pm 0,47$
20	25	$8,33 \pm 0,72$
25	25	$8,00 \pm 0,52$
30	25	$7,20 \pm 0,37$
35	25	$7,04 \pm 0,35$
40	25	$7,35 \pm 0,44$
45	25	$7,50 \pm 0,39$

podaje przykładowo wyniki jednego z pomiarów. Konieczność wykonania pomiaru w krótkim czasie (co dwie minuty) była powodem ograniczenia liczby odczytów składających się na jeden pomiar, stąd stosunkowo duży błąd średni.

Nagłe oziębienie powoduje zmniejszenie szybkości ruchu do szybkości właściwej nowej temperaturze przyczym z reguły występuje czasowe zwolnienie lub zatrzymanie ruchu. Przy małej różnicy temperatur (5°) zwykle nie obserwuje się czasowego zwolnienia. Przy skoku o tę samą ilość stopni opóźnienie jest tym większe im niższa jest temperatura końcowa. Przy temperaturze końcowej 5° występuje zawsze czasowe zatrzymanie ruchu. Opóźnienie ruchu jest chwilowe i po 10 a najdalej 15 minutach szybkość ruchu jest znów normalna.

Nagły skok temperatury powoduje między innymi zaburzenie równowagi w stosunkach tlenowych. Ze względu na znaczenie tlenu dla ruchu plazmy możliwe jest że chwilowe zwiększenie szybkości związane jest z chwilowym nadmiarem, zwolnienie — z niedoborem tlenu. Dla sprawdzenia czy tak jest istotnie przeprowadzono obserwację przy skoku z 5° do 25° stosując na kilka minut przed zmianą temperatury zmniejszony dopływ tlenu (filtr zielony, woda przegotowana). W takich warunkach po podwyższeniu temperatury nie obserwowano wyraźnego przekroczenia wartości właściwej dla 25° . Analogiczne doświadczenie przeprowadzono przy skoku z 25° do 5° stosując przed zmianą temperatury wzbogacenie komórki w tlen (silniejsze światło, woda wysycona powietrzem). Obserwowano zawsze wyraźne zwolnienie ruchu, zazwyczaj nie ma jednak zatrzymania ruchu jakie z reguły występuje w kontroli.

Ruch plazmy w pobliżu temperatur ekstremaalnych. W komórkach poddanych działaniu temperatury powyżej 40° ruch plazmy po pewnym czasie ustaje. Czas ten jest tym krótszy im wyższa jest temperatura. Zadziałanie na komórkę np. temperaturą 44° powoduje początkowo przyspieszenie ruchu plazmy. Po krótkim czasie jednak szybkość ruchu zaczyna stopniowo maleć i po około 10 minutach ruch ustaje zupełnie. Pomiary szybkości wykonane w tym okresie mogą obejmować nie tylko zwiększoną szybkość ruchu osiągniętą pod wpływem nowej temperatury, ale także stopniowo zwalniającą szybkość — zjawisko poprzedzające ustanie ruchu. Średnie obliczone z takich pomiarów bywają z reguły, często znacznie mniejsze od szybkości osiągniętej zaraz po zadziałaniu nowej temperatury. Wyniki otrzymane w ten sposób dają małe wartości szybkości dla wysokich temperatur. Aby możliwie wyeli-

minować szkodliwy efekt wysokich temperatur wyrażający się w zwolnieniu ruchu brano pod uwagę tylko wartości szczytowe osiągnięte zaraz po zadziałaniu nowej temperatury bez względu na to jak długo szybkość ta trwa. Te szczytowe wartości wykazują ciągły wzrost wraz z temperaturą aż do temperatury 46° przy której pomiar jest jeszcze możliwy. Przy 48° występuje natychmiastowe wstrzymanie ruchu. Zależność szybkości ruchu od temperatury interpretowaną w ten sposób obrazuje zatem wykres bez optimum. Uzupełnieniem obrazu jest wykres czynnika czasowego tj. czasu trwania ruchu w danej temperaturze (ryc. 7). Czas ten, który dla 40° wynosi

Ryc. 7. Wykres zależności szybkości ruchu plazmy i czasu trwania ruchu od temperatury przy górnej granicy temperatur.

Ryc. 7. Graph illustrating dependence on temperature near its upper limit of the rapidity of streaming and of the lasting of this movement.

zwykle kilka godzin szybko maleje wraz z temperaturą i dla 49° zbliża się do zera. Współczynnik termiczny krzywej czynnika czasowej Q_5 wynosi około 15. Wstrzymanie ruchu plazmy w wysokich temperaturach jest odwracalne i o ile temperatura nie jest zbyt wysoka i nie działa zbyt długo to po jej obniżeniu ruch znów powraca.

Podobne pomiary wykonano dla dolnej granicy temperatur. Szybkość ruchu maleje wraz z temperaturą również w temperaturach poniżej 5° zgodnie z prawem Belehradka. Przy niskich temperaturach ruch plazmy jest bardzo niejednostajny co sprawia trudności pomiaru. Nawet w pobliżu zera ruch może trwać przez czas dłuższy, np. w temperaturze $0,5^{\circ}$ ruch plazmy ustaje dopiero po około godzinie. Dopiero w 0° i poniżej następuje szybkie zatrzymanie ruchu.

D y s k u s j a.

Szereg autorów zajmujących się ruchem plazmy u *Elodea* i *Vallisneria* uważa że ruch ten jest bardzo zmienny nawet mimo jednolitych warunków zewnętrznych (Fitting 1925, Jurišić 1925, Schweickert 1928, Ssawostin 1930). Jurišić badając przebieg ruchu u *Elodea* przez czas dłuższy twierdzi, że szybkość ruchu wzrasta od momentu zadziałania bodźca aż do maksimum poczem znów opada do zera przy czym wykazuje przebieg bardzo nieregularny, z dużymi wahaniami mimo stałych warunków zewnętrznych. Stąd szybkość ruchu nie można uważać za wskaźnik działania czynników zewnętrznych na komórkę. Pogląd taki stoi w sprzeczności z wynikami badań nad ruchem plazmy u roślin u których ruch ten jest zjawiskiem stałym nie powstającym dopiero pod wpływem bodźców zewnętrznych. Tak np. u *Characeae* stwierdzono bardzo jednolitą szybkość ruchu przy niezmiennych warunkach (Lamberts 1925), podobnie jest ona jednolita w komórkach koleoptile *Avena* (Bottelier 1934, Thimann i Sweeney 1937).

Wyniki niniejszej pracy nie zgadzają się z rezultatami poprzednich badań nad szybkością ruchu u *Elodea*, przede wszystkim z wynikami Jurišića. Powód leży prawdopodobnie w tym że Jurišić jak zresztą wszyscy poprzedni badacze za szybkość ruchu plazmy uważali szybkość chloroplastów, których ruch jest zazwyczaj istotnie bardzo zmienny. Jeżeli natomiast za szybkość ruchu plazmy przyjąć szybkość najmniejszych dobrze widocznych ziarnistości plazmy, wówczas szybkość ta po prędkim stosunkowo osiągnięciu wartości odpowiadającej danym warunkom zewnętrznym utrzymuje się na stałym poziomie z nieznacznymi wahaniami przez czas dłuższy. Dopiero po kilku godzinach szybkość ruchu w niektórych wypadkach zmniejsza się. Szybkość ruchu plazmy może ustalić jedynie dokładny pomiar, gdyż wrażenie oparte na obserwacji ruchu chloroplastów, które przede wszystkim rzucają się w oczy jest często mylne.

Zależność szybkości ruchu plazmy od temperatury stwierdzano oddawna na różnym materiale między innymi także u *Elodea* (V e l t e n 1876, H a u p t f l e i s c h 1892, B e i k i r c h 1925). Na ogół są to obserwacje jakościowe. Dane ilościowe podaje tylko B e i k i r c h, pomiary te robione były jednak na chloroplastach nie są więc pawne. Wyniki niniejszej pracy okazały się w pewnym stopniu zbliżone do danych B e i k i r c h a. Pomiary szybkości wykonane przez B e i k i r c h a mają na ogół jednak niższe wartości i są bardziej nieregularne.

Ilościowe badania nad ruchem plazmy u innych roślin robione były głównie nad *Characeae* (L a m b e r s 1925, R o m i j n 1931, U m r a t h 1934) oraz na koleoptile owsa (B o t t e l i e r 1934, 1935, E y m e r s i B o t t e l i e r 1937). U *Avena* w starszych koleoptile wykrył B o t t e l i e r dokładną zależność van't Hoffa, natomiast wszyscy autorowie pracujący nad *Characeae* stwierdzili u nich liniową zależność szybkości ruchu od temperatury. U *Elodea* mamy zależność tego samego typu co u *Characeae*, ponieważ zależność liniowa jest tylko specjalnym przypadkiem prawa Bělehrádka. Wyrażenie

$$y = \frac{a}{x^b}$$

przyjmuje mianowicie po podstawieniu $b = 1$ postać

$$y = \frac{a}{x}$$

oznaczając $v = \frac{1}{y}$ oraz $K = \frac{1}{a}$ otrzymujemy

$$v = K \cdot x$$

Szybkość reakcji jest więc wprost proporcjonalna do temperatury w wypadku gdy współczynnik $b = 1$.

Wśród zbadanych roślin wyodrębniają się dwie grupy. Zależność szybkości ruchu plazmy od temperatury zgodna jest z prawem Bělehrádka u *Characeae* i *Elodea*, a więc w komórkach posiadających chloroplasty natomiast stosuje się do prawa van't Hoffa w koleoptile *Avena* nie posiadającym ciałek zieleni. Ponieważ szereg autorów wykazało jak ściśle związany jest ruch plazmy z obecnością tlenu (S c h u s t e r 1913, T h i m a n n i S w e e n e y 1937) nasuwa to przypuszczenie, że zależność szybkości ruchu od tempera-

tury związana jest z źródłem tlenu, którym w komórkach bez chloroplastów może być tylko dyfuzja z zewnątrz, a w komórkach zawierających chloroplasty także fotosynteza.

W komórkach nie zawierających chlorofilu odcięcie dopływu tlenu z zewnątrz powoduje szybkie ustanie ruchu (J a c o b 1913, S c h u s t e r 1913, T h i m a n n i S w e e n e y 1937), natomiast u roślin zielonych ruch może się odbywać bez dopływu tlenu z zewnątrz (E v a r t 1903, S c h u s t e r 1913, N o t h m a n n - Z u c k e r k a n d l 1915). Bottelier przypuszcza, że rolę dostawcy tlenu może w tych wypadkach grać asymilacja. Niniejsze doświadczenia potwierdzają to przypuszczenie. Całkowite usunięcie możliwości dopływu tlenu powoduje również i u *Elodea* w krótkim czasie ustanie ruchu. Źródłem tlenu potrzebnego do ruchu może być jednak zarówno dyfuzja jak i asymilacja. Odcięcie tlenu z zewnątrz nie powoduje ustania ruchu o ile obiekt jest oświetlony i może asymilować i na odwrót zaciemnienie obiektu nie powoduje ustania ruchu o ile tlen może dyfundować z zewnątrz. W tym ostatnim wypadku szybkość ruchu jest nieco mniejsza co zgadza się z obserwacjami J o s i n g a (1901).

Gdy źródłem tlenu jest dyfuzja z ośrodka zależność szybkości ruchu od temperatury stosuje się u *Elodea* do prawa van't Hoffa podobnie jak wykrył B o t t e l i e r u *Avena* gdzie źródłem tlenu może być tylko dyfuzja. Nie tylko charakter zależności zgodny jest z obserwacjami B o t t e l i e r ale nawet wartości współczynników temperatury są bardzo zbliżone (1,33 dla *Avena*, 1,30 dla *Elodea*). W temperaturach ponad 30° współczynnik ten nagle maleje. Podobne zjawisko daje się zauważyć na wykresach B o t t e l i e r (1935). Prawdopodobnie w tych temperaturach czynnikiem minimum ograniczającym szybkość ruchu staje się dopływ tlenu z zewnątrz drogą dyfuzji z charakterystycznym dla dyfuzji niskim współczynnikiem temperatury. Natomiast w temperaturach niższych szybkość ruchu ogranicza jakiś inny czynnik być może oddychanie (B o t t e l i e r 1935). Intensywność tego czynnika zmienia się z temperaturą zgodnie z prawem van't Hoffa.

Zastosowanie prawa Belehradka do procesów biologicznych, które są z reguły procesami złożonymi z szeregu reakcji prostszych, opiera się na założeniu, że szybkość całego kompleksu procesów stosuje się do tej reakcji która przebiega najwolniej. Taką najpowolniejszą reakcją jest zwykle dyfuzja materiałów potrzebnych do metabolizmu, najczęściej tlenu. Szybkość tej dyfuzji jest z kolei zależna

obok temperatury także od lepkości ośrodka w danej temperaturze. Lepkość od której zależy dyfuzja zmienia się w plazmie wg. Belehradka według wzoru

$$y = \frac{a}{x^b}$$

(B ě l e h r á d e k 1929, 1935). Jeżeli zależność procesu biologicznego od temperatury zgodna jest z prawem Belehradka można stąd wnosić, że czynnikiem który szybkość tego procesu ogranicza jest dyfuzja przez plazmę. W wypadku ruchu plazmy czynnikiem tym byłaby dyfuzja tlenu uwolnionego przy fotosyntezie do plazmy wzgl. do powierzchni granicznej plazmy w której wg. Wenta (1938) zlokalizowane jest źródło siły poruszającej plazmę. Powstaje zagadnienie dlaczego czynnik który w ciemności ograniczał ruch plazmy na niższym poziomie nie ograniczał tego ruchu w świetle. Jeżeli czynnikiem tym jest oddychanie możnaby to wyjaśnić opierając się na badaniach nad intensywnością oddychania w świetle i w ciemności. W większości wypadków oddychanie odbywa się w świetle bardziej intensywnie (R a b i n o w i t c h 1948), krzywa związana z oddychaniem zostaje więc przypuszczalnie przesunięta ku górze (ryc. 8).

Ryc. 8. Hipotetyczna zależność szybkości ruchu od temperatury przy założeniu, że należy ona wyłącznie od a — oddychania w świetle, b — oddychania w ciemności, c — dyfuzji przez plazmę. Gruba linia przedstawia rzeczywistą zależność szybkości ruchu plazmy od temperatury w świetle i w ciemności.

Ryc. 8. Hypothetical dependence of streaming rapidity on temperature when it is assumed that this dependence is influenced only by a — respiration in light, b — respiration in darkness, c — diffusion. Fat line indicates the real dependence of rapidity of protoplasmic streaming on temperature in light and in darkness.

Szereg autorów stwierdziło charakterystyczne działanie nagłego skoku temperatur na ruch plazmy polegający na chwilowym przyspieszeniu, opóźnieniu lub zatrzymaniu ruchu. U *Elodea* zjawisko to obserwowali Hauptfleisch (1892) i Josing (1901), podczas gdy Veltén zaprzecza jego istnieniu. Prace te są jednak pozbawione danych ilościowych. Obecne badania wykazały że przy nagłym ogrzaniu występuje niekiedy chwilowe przyspieszenie ponad szybkość właściwą dla nowej temperatury, natomiast przy nagłym oziębieniu ma miejsce z reguły chwilowe wstrzymanie lub zwolnienie ruchu. Te różnice szybkości są stosunkowo nieznaczne dlatego dane z starszej literatury oparte wyłącznie na jakościowych obserwacjach są zupełnie niemiarodajne. Ilościowe badania nad działaniem nagłych skoków temperatury na ruch plazmy robione były tylko nad *Characeae* (Lamberts 1925, Cook 1929, Romijn 1937). Wykazały one że przy nagłym oziębieniu występuje chwilowe zwolnienie lub zatrzymanie ruchu. Szybkość ruchu wraca do normalnej wartości w krótkim stosunkowo czasie kilku minut (Romijn 1931) do pół godziny (Bělehrádek 1935). Spostrzeżenia te zgadzają się z niniejszymi obserwacjami nad *Elodea*. Natomiast u *Characeae* nie obserwowano chwilowego przyspieszenia przy nagłym ogrzewaniu. Według Romijna szybkość ruchu osiąga u *Nitella* od razu wartość właściwą dla nowej temperatury. W wykresach otrzymanych w niniejszych doświadczeniach przebieg zmian szybkości ruchu po nagłej zmianie temperatury różni się nieco od podobnych przebiegów podawanych przez innych autorów. Różnica polega na tym że maksymalna względnie minimalna szybkość zostaje osiągnięta nie od razu po zmianie temperatury lecz najczęściej po kilku minutach. Być może że powód leży w niedoskonałości użytej aparatury która nie nadaje się dobrze do badań nad nagłymi zmianami temperatury. Temperatura badanego obiektu mieszczącego się między ogrzewanym stolikiem a obiektywem imersyjnym zmienia się przy tego rodzaju doświadczeniach wolniej niż to wskazuje termometr umieszczony w wodzie ogrzewającej stolik.

Zależność szybkości ruchu od temperatury podawana była w dawniejszych pracach jako proces posiadający przy pewnej temperaturze optimum. Tę optymalną temperaturę określano zawsze jako leżącą bardzo blisko górnej granicy temperatur przy której ruch plazmy ustaje (Veltén 1876, Hauptfleisch 1892, Beikirch 1925). Jeżeli jednak uwzględnić znaczenie czynnika czasowego, wówczas, jak wynika z niniejszych doświadczeń zależność szybkości ruchu od temperatury nie posiada optimum. Szybkość

ruchu w całym zakresie temperatur jest tym większa im wyższa jest temperatura. Powyżej 40° zależność ta jest zacierana przez efekt czynnika czasowego. Podobne wyniki otrzymała L a m b e r s (1925) dla *Characeae* w temperaturach powyżej 35° .

Przy określeniu temperatury maksymalnej należy ściśle ustalić jak długo ma się odbywać dany proces w tej temperaturze (B ě l e h r á d e k 1935). Zależnie od tego określenia za temperaturę maksymalną można uważać temperaturę od 40° przy której czas trwania ruchu wynosi kilka godzin czyli praktycznie ∞ , do 48° przy której następuje natychmiastowe ustanie ruchu. Temperatury maksymalne podawane przez poprzednich autorów mieszczą się zawsze w tych granicach.

Przy dolnej granicy temperatur występuje również działanie czynnika czasowego. Krzywa jego jest jednak bardzo stroma i przypada w pobliżu zera, tak że jako temperaturę minimalną można z dużą dokładnością przyjąć 0° . Przy powolnym ochładzaniu ruch plazmy może odbywać się przez krótki czas nawet poniżej 0° , co zgadza się z obserwacjami K l e m m a (1894).

Autor pragnie wyrazić serdeczne podziękowanie panu Prof. Dr F. G ó r s k i e m u za cenne wskazówki i uwagi krytyczne oraz za okazaną zyczliwość.

Z ZAKŁADU FIZJOLOGII ROŚLIN
UNIwersytetu Jagiellońskiego. KRAKÓW

S U M M A R Y.

Protoplasmic streaming was observed in cells of the under side of the leaf of *Elodea densa* C a s p. The average rapidity of movement of the smallest well visible grains of the protoplasm was taken to indicate the rapidity of protoplasmic streaming. The time needed for the observed particle of the protoplasm to move through a distance of 10μ was taken as the basis for calculating the rapidity of the movement, and a stopperwatch was used for measuring this time.

In cells observed immediatly after the cutting off of the leaf and its preparing no rotative streaming can be seen. Under the influence of a traumatic stimulus and of illumination the streaming begins usually 10—20 minutes after the leaf was prepared. The rapidity of the rotative streaming was measured every 15 minutes

and it appears that this movement slow and irregular at first assumes after 30 minutes an almost unchanging velocity (at 20° C it varies from 5,5 to 6,0 μ /sec.) and maintains it with small fluctuations for a long time (at least 5—6 hours) (fig. 2). The simultaneous measurement of the rapidity of chloroplast movement gave very irregular results. All chloroplasts move slowly then the grains of protoplasm and sometimes already after 2—3 hours their movement stops, although the protoplasm is still rotating rapidly. It results therefore that the rotative streaming of protoplasm and the movement of chloroplasts are not necessarily connected one with the other. The irregular results of many observations of rotative streaming (e. g. J u r i š i č 1925) were probably obtained by basing the measurements of the rapidity of this movement on the movement of chloroplasts, which in fact is often very irregular. On the other hand the rapidity of protoplasmic rotation in *Elodea densa* maintains a fixed value in unchanging conditions for quite a long time as it also does in the case of *Charanceae* (L a m b e r s 1925) and of coleoptile of oats (B o t t e l i e r 1934).

When the afflux of oxygen is cut off by interrupting its assimilation and its diffusion from the outside the movement soon stops (whithin 30—60 minutes). Both, the illuminating of the leaf when the afflux of oxygen from without is cut off, and the supplying of oxygen from the medium while assimilation is interrupted, cause the movement to begin again and to continue at a steady rapidity for quite a long time (fig. 5). It results therefore that the oxygen needed for the movement can be derived both from the assimilation and the diffusion from without — in the latter case however the streaming is not so rapid.

The influence of temperature was investigated by placing a leaf on a microscope table which could be heated with accuracy to whithin ($\pm 0,2^{\circ}$ C). To reduce the loss of heat from the preparete through the immersion objective, the microscope was placed in a thermostat in which the temperature could be maintained at a fixed level to whithin $\pm 1^{\circ}$ C. (fig. 1). Sudden changes of temperature were avoided when the preparete both was warmed and cooled.

Average rapidities of protoplasmic streaming in temperatures from 5° to 40° are shown in Table II. Van't Hoff's coefficients calculated from this data are very irregular, which indicates the relation between the rapidity of the streaming and the temperature is

not depended on van't Hoff's law. On the other hand the results obtained are very accurately in conformity with Bělehrádek's law expressed by the formula

$$v = \frac{t^b}{a}$$

where v = rapidity of protoplasmic streaming, t = temperature, a and b = constants. (In this case $a = 1,95$ and $b = 0,81$). The numerical data obtained in the course of this investigation are to a some extent in conformity with B e i k i r c h's results (1925).

The influence of temperature was also investigated when the oxygen came from one source only (only from assimilation or only from diffusion from environment). In the first instance the dependence of the rapidity of protoplasmic streaming on temperature was the same as was described above. On the other hand in the latter case in temperatures from 5° — 30° the Q_{10} coefficients are nearly constant (Table III) and within these temperatures the relation between the rapidity of the movement and the temperature is in accordance with van't Hoff's law

$$v = A \cdot e^{-\frac{\alpha}{T}}$$

where v = rapidity of protoplasmic streaming, T = absolute temperature, A and α = constants (in this case $A = 7,18 \times 10^7$ and $\alpha = 4,87 \times 10^3$) in higher temperatures the Q_{10} coefficient decreases quickly.

According to the relation between the rapidity of streaming and temperature two groups of plants among those investigated so far can be distinguished:

a. In cells in which there are chloroplasts this relation is either in accordance with Bělehrádek's law (B e i k i r c h 1925 and the present paper) or it is linear (L a m b e r s 1935, U m r a t h 1937) which is a special case of Bělehrádek's law occurring when the coefficient $b = 1$.

b. in cells in which there is no chlorophyll this relation, at least in lower temperatures, is in accordance with van't Hoff's law (B o t t e l i e r 1935). Van't Hoff's law was also applicable to *Elo-dea* when assimilation was interrupted by placing the plant in darkness.

It seems probable that the different character of the relation between the rapidity of the streaming and the temperature is depended on the different conditions of deriving the oxygen necessary for the energetic processes of the cell.

When Bělehrádek's law is applicable the factor limiting the rapidity of the streaming would be the diffusion of oxygen (Bělehrádek 1935) liberated into the protoplasm or into the border layer of protoplasm (Went 1938) in the course of protosynthesis. When the cell is in darkness, the diffusion would be a limiting factor only in higher temperatures as it happens in the coleoptile of oats (Bottelier 1935). On the other hand in lower temperatures some other process — possibly the respiration of the plant — would be the limiting factor. When the cell is lighted, the respiration in the course of assimilation is more intensive (Rabinowitch 1945) and so in all temperatures the diffusion becomes the limiting factor (fig. 8).

In the course of experiments with sudden changes of temperature, measurements of the changes in the rapidity of streaming were done when the temperature was altered with a shock by 5, 10, 20 and 30°. It was found that when the temperature was dropped suddenly, a temporary decrease of rapidity or interruption of the streaming occurs, which depends both on the difference between the temperatures and on the new temperature. The change of rapidity is temporary, and after 10—15 mins the rapidity assumes its normal value for the new temperatures. When the drop of temperature is the same, the lower the new temperature the greater is the decrease of rapidity. At the temperature of 5° temporary interruption of streaming always occurs. When the temperature is suddenly increased the rapidity usually increases immediately to the value normal for the new temperature. In some cases a small and very temporary increase above this normal value is noted. In the case of sudden cooling the results obtained here, are in accordance with those obtained in the course of other investigations, on the other hand however the stimulating effect of sudden heating was never previously observed. Unfortunately the apparatus used was ill fitted for experimenting with shock changing of temperatures and so the results obtained in this part of the investigation carry a quite considerable error.

In cells warmed to a temperature above 40° C the protoplasmic streaming stops after some time. The higher the temperature the

quicker does the streaming stop. When protoplasmic streaming stops very quickly measurements of its rapidity include not only the acceleration due to the increase of temperature, but also the decrease of rapidity followed by the stopping of the streaming. The average results in such measurements can have especially in the case of high temperatures low values. When, to eliminate the harmful effect of high temperatures, only the acceleration of the streaming after the increase of temperature is observed, and the time during which the high temperature acts is disregarded, then up to 46° C a constant acceleration of the streaming parallel to the increase in temperature is obtained (the graph shows no optimum). At 46° C measurements are still possible. At 48° C the streaming stops immediately. The full dependence of protoplasmic streaming on temperature in high temperatures is therefore illustrated not only by the relation between the rapidity of the streaming and the temperature but also by the dependence on temperature of the time the streaming lasts (the time factor). According to how we define it, the maximum temperature can vary from 40° (the rapidity of the streaming maintains a constant value for several hours which practically equals ∞) to 48° (at this temperature the movement stops immediately). The values of maximum temperatures given by various authors: (V e l t e n 1876, H a u p t f l e i s c h 1892, B e i k i r c h 1925) all lie within these limits. It can be demonstrated that similar though less pronounced relations exist at the lower limit of temperature.

LITERATURA

1. B e i k i r c h H. 1925. Die Abhängigkeit der Protoplasma-strömung von Licht und Temperatur und ihre Bedingtheit durch andere Faktoren. Bot. Arch. 12. 389—445.
2. B ě l e h r á d e k J. 1929. Sur la signification des coefficients de temperature. Protoplasma 7. 232—255.
3. B ě l e h r á d e k J. 1935. Temperature and living matter. Berlin. Gebr. Borntraeger.
4. B o t t e l i e r H. P. 1934. Über den Einfluss ausserer Faktoren auf die Protoplasmaströmung in der Avena Coleoptile. Rec. trav. bot. neerl. 31. 374—415.
5. B o t t e l i e r H. P. 1935. Oxygen as limiting factor of the protoplasmic streaming in Avena coleoptiles of different ages. Rec. trav. bot. neerl. 32. 278—192.
6. C o o k S. F. 1929. The effect of sudden changes of temperature on the protoplasmic streaming. Journ. of gen. physiol. 12. 793—803.
7. E w a r t A. J. 1903. On the physics and physiology of protoplasmic streaming in plants. Oxford. Clarendon Press.

8. Eymers J. G. and H. P. Bottelier. 1937. Protoplasmic movement in the *Avena* coleoptile in relation to oxygen pressure and age. *Proc. Akad. Wetensch. Amsterdam*. 40. 589—595.
9. Fitting H. 1925. Untersuchungen über die Auslösung von Protoplasmaströmung. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 64. 281—388.
10. Hauptfleisch P. 1892. Untersuchungen über die Strömung des Protoplasms in behäuteten Zellen. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 24. 173—231.
11. Jacob F. *Dissertatio*. Jena. 1913.
12. Josing E. 1901. Der Einfluss der Aussenbedingungen auf die Abhängigkeit der Protoplasmaströmung vom Licht. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 36. 197—229.
13. Jürisić P. J. 1925. Die Geschwindigkeitsänderung der Protoplasmaströmung in den Pflanzenzellen. *Acta Bot. Inst. Bot. R. Univ. Zagreb*. 1. 25—31.
14. Klemm P. 1895. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 28. 627—635.
15. Lambers H. R. 1925. The influence of temperature on protoplasmic streaming of *Characeae*. *Proc. Akad. Wetensch. Amsterdam* 28. 240—346.
16. Marcy B. 1937. Effect of ethylene chlorhydrin and thiourea on *Elodea* and *Nitella*. *Plant. Physiol.* 12. 207—212.
17. Nothmann-Zuckerkaudl H. 1912. Die Wirkung der Narkotica auf die Protoplasmaströmung. *Biochem. Zeitschr.* 45. 412—423.
18. Nothmann-Zuckerkaudl H. 1915. Über die Erregung der Protoplasmaströmung durch verschiedene Strahlenarten. *Ber. d. D. Bot. Ges.* 33. 301—313.
19. Romijn C. 1931. Über den Einfluss der Temperatur auf die Protoplasmaströmung bei *Nitella flexilis*. *Proc. Akad. Wetensch. Amsterdam*. 34. 289—296.
20. Rabinowitch E. I. 1945. *Photosynthesis and related processes*. New York. Interscience publishers Inc.
21. Schweickert H. 1928. Untersuchungen über Photodinese bei *Valisneria spiralis*. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 68. 79—134.
22. Seifriz W. 1937. A theory of protoplasmic streaming. *Science*. 86. 397—398.
23. Schuster G. 1913. *Dissertatio*. Leipzig.
24. Ssawostin P. W. 1930. Magnetophysiologische Untersuchungen. I Die Rotationsbewegung des Plasmas in einem konstanten magnetischen Kraftfelde. *Planta*. 11. 683—726.
25. Thimann K. V. and B. M. Sweeney. 1937. The effect of auxin upon protoplasmic streaming. *Journ. of Gen. Physiol.* 21. 123—135.
26. Thimann K. P. and B. M. Sweeney. 1938. The effect of auxin on protoplasmic streaming II. *Journ. of Gen. Physiol.* 21. 439—461.
27. Umrath K. 1934. Die Einfluss der Temperatur auf das elektrische Potential, den Aktionsstrom und die Protoplasmaströmung bei *Nitella mucronata*. *Protoplasma* 21. 329—334.
28. Velten H. 1876. Die Einwirkung der Temperatur auf die Protoplasma-bewegung. *Flora*. 56. 81—97.
29. Went F. W. 1938. Remarks on streaming and on bud inhibition. *Chronica Botanica*. 4. 503—505.