

DIE STOFFE

BEARBEITET VON

D. ACKERMANN · G. BLIX · H. BREDERECK · P. BRIGL † · A. BUTENANDT
K. FELIX · B. FLASCHENTRÄGER · F. FLURY † · K. FREUDENBERG
K. GEMEINHARDT · W. GRASSMANN · CHR. GRÜNDMANN
F. HOLTZ · E. KLENK · F. KNOOP † · H. KRAUT · W. KUHN
H. MÜLLER · TH. PLOETZ · F. SCHNEIDER · G. SCHRAMM
W. SIEDEL · T. THUNBERG · J. TRUPKE · R. WEIDEN-
HAGEN · A. WEISCHER · K. ZEILE

MIT 93 TEXTABBILDUNGEN



SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG

1951

ALLE RECHTE, INSBESONDERE DAS DER ÜBERSETZUNG
IN FREMDE SPRACHEN, VORBEHALTEN

COPYRIGHT 1951
BY SPRINGER-VERLAG OHG. IN BERLIN, GÖTTINGEN AND HEIDELBERG
PRINTED IN GERMANY

DRUCK DER UNIVERSITÄTSDRUCKEREI H. STÜRTZ AG., WÜRZBURG

PHYSIOLOGISCHE CHEMIE

EIN LEHR- UND HANDBUCH FÜR ÄRZTE
BIOLOGEN UND CHEMIKER

HERVORGEANGEN AUS DEM
LEHRBUCH DER PHYSIOLOGISCHEN CHEMIE
VON OLOF HAMMARSTEN

ERSTER BAND

HERAUSGEGEBEN VON
B. FLASCHENTRÄGER
ALEXANDRIA

UNTER MITWIRKUNG VON
E. LEHNARTZ
MÜNSTER / WESTF.



SPRINGER-VERLAG
BERLIN · GÖTTINGEN · HEIDELBERG
1951

Vorwort.

Als OLOF HAMMARSTEN 1890 die erste deutsche Auflage (eine Übersetzung der 2. schwedischen) seines Lehrbuches der Physiologischen Chemie erscheinen ließ, war dies noch kein ausführliches Lehrbuch, „seine Aufgabe war nur die, den Studierenden und Ärzten eine kurz gedrängte; soweit möglich objektiv gehaltene Darstellung der Hauptergebnisse der physiologisch-chemischen Forschung, wie auch der Hauptzüge der physiologisch-chemischen Untersuchungsmethoden zu liefern“. In der richtigen Erkenntnis, daß die Natur in den Stoffwechselerkrankungen für den Biochemiker oft bessere Versuchsanordnungen bietet, als sie im Laboratorium erreicht werden können, wurden auch die wichtigsten pathologisch-chemischen Tatsachen gewürdigt¹.

In 36 Jahren sind 11 Auflagen des Hammarstenschens Lehrbuches erschienen. Sie spiegeln die Entwicklung der Physiologischen Chemie wieder und haben gleichzeitig deren Werdegang maßgeblich beeinflußt; denn der „Hammarsten“ wurde in dieser Zeit zum Standardwerk der Physiologischen Chemie in der Weltliteratur, zu einem nie irrenden Berater und einem streng auswählenden und wertenden Richter der Ergebnisse der physiologisch-chemischen Forschung. Kein Wunder, daß sich dabei der Umfang von 400 auf 800 Seiten, die Zahl der Mitarbeiter auf 4 vermehrte. Ich freue mich, daß von ihnen T. THUNBERG auch an dieser Neubearbeitung mitwirken konnte.

1936 machte mir Dr. FERDINAND SPRINGER den Vorschlag, eine neue Auflage des Werkes zu besorgen. Der zu bearbeitende Stoff war inzwischen unermeßlich gewachsen, so daß eine Fortführung in früherer Anordnung unmöglich erschien. Es war vielmehr neu zu planen und zu ordnen. Meinen verehrten Lehrern HEINRICH WIELAND und KARL THOMAS schulde ich für wertvolle Ratschläge bei der Aufstellung des Programms herzlichen Dank.

Das Ziel der Neubearbeitung war, dem Arzt, dem Biologen, dem Chemiker, aber auch dem fortgeschrittenen Studierenden ein Buch in die Hand zu geben, das ihm auf physiologisch-chemische Fragen rasch eine wohl begründete Antwort gibt, die auch durch Anführung der wichtigsten Originalliteratur belegt sein sollte; auch Anregungen für die eigene Arbeit sollten zu finden sein.

Die großen Fortschritte sowohl in der Erforschung der chemischen Struktur biologisch wichtiger Stoffe wie auch die zunehmende Erkenntnis über den Verlauf biochemischer Reaktionen und ihre Zusammenhänge legte eine Aufteilung des Stoffes auf zwei Bände nahe, von denen der erste Band im Sinne der klassischen chemischen Systematik „Die Stoffe“ abhandeln, der zweite Band, „Der Stoffwechsel“, einer Darstellung der Dynamik des biochemischen Geschehens im Einzelnen wie im Ganzen gewidmet sein sollte.

Für die Bearbeitung der einzelnen Kapitel wurden jeweils Forscher gewonnen, die sich durch eigene experimentelle Arbeiten auf den betreffenden Gebieten einen Namen gemacht hatten. Trotz der Vielzahl der Bearbeiter wurde eine einheitliche, geschlossene Darstellung angestrebt. Nicht immer wird in dem vorliegenden I. Band eine ideale Erfüllung dieser Absicht gelungen sein; zu vielseitig ist der Inhalt, zu ausgesprochen auch glücklicherweise die Individualität der Bearbeiter.

¹ Nachruf auf O. HAMMARSTEN von T. THUNBERG: *Ergebn. Physiol.* **35**, 1—31 (1933).

Doch glaubt der Herausgeber, daß das erstrebte Ziel dank der verständnisvollen Mitarbeit aller Autoren näherungsweise erreicht ist. Hier sei auch der tiefgründigen Beratung beim Isomeriekapitel durch KARL NÄGELI, Zürich, und bei den Redoxasen durch W. FRANKE, Köln, dankbar gedacht.

Besondere Sorgfalt wurde der Herstellung der Register gewidmet, da nur dann, wenn sie zuverlässig und ausführlich gehalten sind, die Informationsmöglichkeiten, die das Werk vermitteln will, ausgeschöpft werden können. Bis zum Jahre 1946 ist das Autorenregister von PAULA LAMBELET, Yverdon, das Sachregister von Dr. E. HÄNGGI, St. Gallen, bearbeitet worden. Für den Neudruck hat Frau Dipl. Ing. JULIANA TRUPKE, München, die mühevollen Arbeit der Registerbearbeitung übernommen.

Das Werk teilt das Schicksal eines großen Teils der literarischen Produktion in Deutschland in den letzten Kriegsjahren. Der erste Band stand im Frühjahr 1945 kurz vor der Fertigstellung, der zweite Band war bis auf 3 Beiträge abgesetzt, als in den letzten Tagen der Kriegshandlungen der gesamte Satz (2500 Seiten) vernichtet wurde. Es gelang lediglich, ein einziges vollständiges Exemplar vor der Vernichtung zu retten, an Hand dessen noch im Jahre 1945 die Neubearbeitung in Angriff genommen werden konnte. Allen, die mich bei dieser mühevollen Aufgabe unterstützt haben, bin ich zu größtem und herzlichstem Dank verpflichtet. Viele Mitarbeiter hatten Manuskripte, Arbeitsstätten, Bibliotheken und Mitarbeiter eingebüßt; die Beschaffung der ausländischen Literatur aus den Kriegsjahren bot oft unüberwindliche Schwierigkeiten; dennoch haben alle Mitarbeiter unter den schwierigsten Verhältnissen ihre Beiträge überarbeitet und ergänzt und die Anregungen des Herausgebers bereitwilligst berücksichtigt. Allen Kollegen, die mir durch Überlassung von Sonderdrucken die Literatursammlung und Kontrolle erleichterten, danke ich auch hier bestens.

Von den Mitarbeitern des ersten Bandes haben seine Fertigstellung nicht mehr erleben dürfen: PERCY BRIGL, FERDINAND FLURY, FRANZ KNOOP. Möge ihr Name auch in den Beiträgen zu diesem Band weiterleben.

Besonderen Dank schulde ich E. LEHNARTZ, der mich bei der Herausgabe dieses 1. Bandes seit Ende 1947 sehr tatkräftig und wirksamst unterstützt hat. Er wird für den 2. Band als Mitherausgeber zeichnen. Ohne die hochherzige Unterstützung, die mir Prof. Dr. OTTO BAYER und seine Mitarbeiter von den Bayer-Werken-Leverkusen durch Herstellung einer Photokopie des geretteten Exemplares gewährten, wäre die Neubearbeitung kaum möglich gewesen. Es sei ihnen auch hier herzlich dafür gedankt. Schließlich gedenke ich dankbar der treuen, zuverlässigen und unermüdlichen Arbeit meiner Laborantin PAULA LAMBELET, Yverdon, und meiner Sekretärinnen, insbesondere MARGRIT AMSLER, Zürich. Prof. LEHNARTZ dankt Dr. LENA FISCHER und EDITH OEBKE für ihre hingebungs-volle Hilfe bei der mühevollen Kontrolle der Literaturzitate, von denen allerdings ein kleiner Teil nicht überprüft werden konnte.

Alexandria, den 29. April 1951.

B. Flaschenträger.

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
A. Einleitung. Von F. KNOOP †, Tübingen	1
B. Physikalisch-chemische Grundlagen biologischer Vorgänge. Von W. KUHN, Basel..	8
I. Allgemeines über Atom- und Molekülbau sowie Radioaktivität und Röntgenstrahlen	10
II. Äußere Elektronenhülle in Atomen und Molekülen	38
III. Chemische Thermodynamik, chemisches Gleichgewicht.	92
IV. Elektrische Potentiale, Elektrolyte	105
V. Grenzflächen der Zelle und ihre Eigenschaften	125
Va. Durchlässigkeit von Membranen und Membrangleichgewichte	125
Vb. Oberflächenspannung	140
VI. Kolloidaler Zustand	147
VII. Die Zelle als physikalisch-chemisches System	170
C. Die anorganischen und organischen Bau-, Betriebs- und Schlackenstoffe. Einteilung der Stoffe. Zusammensetzung des Menschen. Von B. FLASCHENTRÄGER, Alexandria	173
I. Wasser. Von F. HOLTZ, Halle	176
II. Mineralstoffe. Von F. HOLTZ, Halle und B. FLASCHENTRÄGER, Alexandria	184
III. Kohlenhydrate	255
1. Zucker und Verwandte. Von P. BRIGL †, Berlin und TH. PLOETZ, Stockholm	255
2. Polysaccharide. Von TH. PLOETZ, Stockholm und K. FREUDENBERG, Heidelberg	326
IV. Fette und Lipoide (Lipide)	360
1. Die eigentlichen Fette. Von E. KLENK, Köln	362
2. Phosphatide. Von E. KLENK, Köln	372
3. Zückerhaltige Lipoide. Von E. KLENK, Köln	382
4. Wachse und andere Fettgemengteile. Von E. KLENK, Köln	389
5. Steroide. Von A. BUTENANDT, Tübingen u. G. SCHRAMM, Tübingen, . .	391
6. Carotinoide. Von CHR. GRUNDMANN, Berlin	459
V. Eiweißstoffe und ihre Abbaustufen	484
1. Einleitung. Von W. GRASSMANN, Regensburg	485
2. Aminosäuren und Peptide. Von W. GRASSMANN, Regensburg, F. SCHNEIDER, Braunschweig u. J. TRUPKE, München	489
3. Eiweißstoffe. Von G. BLIX, Uppsala, K. FELIX, Frankfurt a. M., W. GRASSMANN, Regensburg u. J. TRUPKE, München	584
4. Tierische Basen. Von D. ACKERMANN, Würzburg	777
VI. Purin- und Pyrimidinverbindungen. Von H. BREDERECK, Stuttgart . . .	796
1. Purine	797
2. Pyrimidine	813
3. Vitamin B ₁ , Aneurin	817
4. Pterine	819
5. Nucleinsäuren	822
6. Nucleinsäurespaltende Fermente (= Nucleasen)	840
VII. Pyrrolfarbstoffe	845
1. Blutfarbstoffe, Häminfermente und Zellhämine, natürliche Porphyrine. Von K. ZEILE, Ingelheim	849

	Seite
2. Gallenfarbstoffe. Von W. SIEDEL, Frankfurt a. M.	909
3. Blattfarbstoffe. Von K. ZEILE, Ingelheim	946
4. Prodigiosin. Von K. ZEILE, Ingelheim	979
VIII. Enzyme	980
1. Allgemeiner Teil. Von W. GRASSMANN, Regensburg u. J. TRUPKE, München	981
2. Spezieller Teil. Von W. GRASSMANN, Regensburg, H. KRAUT, Dortmund, H. MÜLLER, Regensburg, TH. PLOETZ, Stockholm, T. THUNBERG, Lund, R. WEIDENHAGEN, Neuoffstein u. Ä. WEISCHER, Dortmund	1042
IX. Anhang: Tierische Gifte. Von F. FLURY †, Würzburg u. K. GEMEINHARDT, Berlin	1245
Namen- und Sachverzeichnis. Von J. TRUPKE, München	1257

A. Einleitung.

Von F. KNOOP[†] 1.

Während die Anatomie das Studium der reinen Form auch am toten Wesen vornehmen kann, ist die Analyse der Funktion an das *Leben* gebunden. Dieses ist u. a. charakterisiert durch die Kontinuität der chemischen Bewegung, die, wenn ihr Beginn auch einstweilen das erste Rätsel aller Lebensforschung bleibt, jedenfalls doch von der ersten Zelle bis zum heute lebenden Einzelindividuum ununterbrochen bestanden hat. Den Chemismus dieser Reaktionsketten, mit denen sich Leben entwickelt hat und deren Unterbrechung tötet, behandelt die *physiologische Chemie*. Die *organische Chemie* wurde aufgebaut an Hand der Analyse der Verbindungen, die überall in der Natur durch Zellen gebildet werden und diese zusammensetzen. Sie isoliert daraus einheitliche chemische Stoffe und definiert sie durch ihre Konstitutionsformel, die nur der kürzeste Ausdruck aller ihrer chemischen Eigenschaften ist. Diese Bearbeitung aus dem Lebensvorgang herausgeholter, toter Substanzen ist nicht eigentlich physiologische Chemie. Denn Lebenserscheinungen werden auf diese Weise nicht unmittelbar erforscht. Aber die erfolgreiche Zerlegung von Organismen in die unendliche Mannigfaltigkeit ihrer chemischen Einzelbestandteile, eine chemische Anatomie ist die unentbehrliche Grundlage für die Analyse der sich an ihnen vollziehenden Bewegung. Die physiologische Seite dieser Chemie beginnt erst dort, wo sich im Gefolge der Konstitutionsaufklärung die Frage nach dem Auf- und Abbau dieser Stoffe und ihrer Wirkungsweise im Zellchemismus der Lebewesen anschließt. Eine Erforschung ihrer im Lebensvorgang stattfindenden Umformungen ist ja nicht möglich, ohne daß man sie auch losgelöst vom Leben genau kennt. Wo die organische Chemie nicht von sich aus diese Aufgabe zu Ende geführt hat, ergibt sich für den physiologischen Chemiker selbst die Pflicht, diese zu übernehmen. Und so mußten, zumal in der ersten Zeit der Entwicklung, und müssen noch heute vielfach rein konstitutionelle Arbeiten auch vom Physiologen geleistet werden.

Oft gestattet das Auffinden neuer Verbindungen im Tierkörper auf Grund ihrer Konstitution Schlüsse auf Beziehungen zu anderen Stoffen, die den Ablauf physiologischer Reaktionen zu erkennen erlauben, auch wenn man an diese selbst vorerst noch nicht heran kann.

So hielt HOFMEISTER in der Überzeugung, daß *Taurin* aus dem als Eiweißbaustein schon erkannten Cystin entstehen müsse, die damals gültige Konstitutionsformel für Cystin ($\text{CH}_3(\text{SH})\text{C}(\text{NH}_2)\text{COOH}$) für falsch. Er konnte sie in seinem Institut richtigstellen und schloß nunmehr, daß sich in der Leber aus dem Eiweißbaustein der Gallensäurepaarung bilden müsse. Die Überführung, die zunächst im Reagensglas gelang, ließ sich dann auch im Tierversuch als physiologischer Vorgang erweisen. — Als BAUMANN 1895 uns Studenten in der Vorlesung mitteilte, er habe *Jod in der Schilddrüse* gefunden, erwähnte er sofort, die jodhaltige Substanz sei wahrscheinlich Träger der unbekanntenen Funktion dieser Drüse. Erst 20 Jahre später hat sie KENDALL als das jodhaltige Thyroxin rein und kristallisiert erhalten.

¹ 20. 9. 1875 bis 2. 8. 1946. Siehe THOMAS, K.: FRANZ KNOOP zum Gedächtnis. H. 283, 1 (1948).

Andererseits zeigt die *vergleichende chemische Analyse* derselben Organe in verschiedenen Tierklassen, daß der gleiche physiologische Effekt manchmal von verschiedenen Verbindungen erzielt wird: In der Muskulatur der Arthropoden tritt für das Phosphagen der Säuger die Argininphosphorsäure ein. Die zunächst rein chemische Feststellung führte zur Erkenntnis einer parallelen physiologischen Funktion. Ähnliches gilt wohl für die Funktionen von Cholesterin und Gallensäuren bei den Säugern und für die von Scymnol oder Squalen bei den Fischen. Von einer *vergleichenden physiologischen Chemie* ist sicher nicht weniger Wertvolles zu erwarten, als von der vergleichenden Anatomie. Ja, es ist mehr als wahrscheinlich, daß chemische Verschiedenheiten und solche der Form einander bedingen. Auch *phylogenetische Beziehungen* lassen sich an Hand analoger Reaktionen und chemischer Wirkungsträger verfolgen und Verwandtschaften in der aufsteigenden Tierreihe erkennen, zu denen morphologische Betrachtung allein nicht geführt hätte. Niemand sollte also die oft scheinbar „tote“ Reagensglaschemie im Dienste biologischer Gesichtspunkte als unphysiologisch deshalb unterschätzen, weil sich ihr Wert für die Analyse von Lebenserscheinungen nicht sofort erkennen läßt¹.

Man teilt das *Arbeitsgebiet der physiologischen Chemie* gerne ein in eine *deskriptive* Biochemie, die die Kenntnis der Bausteine aller Zellen vermittelt, und eine *dynamische*^{2,3}, die nach unserer Definition das eigentliche Gebiet des physiologischen Chemikers ist. Ein Lehrbuch unseres Faches muß beide Teile umfassen. Aber so, wie die modernen Anatomen ihre Formenlehre kaum interessant machen können, ohne immerfort auf die Beziehungen zur Funktion hinzuweisen, so wird auch in einem zusammenfassenden Buch der Inhalt für unsere Zwecke viel lebendiger, wenn wir von vorneherein die möglichen Wandlungen, die sich im Lebensvorgang an den chemischen Verbindungen vollziehen, mit ins Auge fassen. „Der Reiz liegt in der Bewegung.“ Und so lassen sich beide Teile für ein fruchtbares Studium niemals trennen. Auch der reine Chemiker wird bei seiner Arbeit stets diesen besonderen Reiz empfinden, der in der Frage nach dem Woher und Wohin seiner Objekte liegt.

Lebenserscheinungen auf der Erdoberfläche sind geknüpft an die ungemein große *Beweglichkeit der Kohlenstoffbindungen*. Infolge der Fähigkeit der C-Atome, untereinander in Verbindung zu treten, und durch Anlagerung besonders von Wasserstoff und Sauerstoff, eine schier unendliche Zahl von Stoffen zu bilden, vermögen sie in einer unübersehbaren Mannigfaltigkeit von Reaktionen Energiequanten zu binden oder freizusetzen und so die energetischen Vorgänge des Lebens in einer Feinheit einzustellen, die allein das Gleichmaß verstehen läßt, das CL. BERNARD⁴ „la fixité du milieu intérieur“ genannt hat und das beispielsweise in der Körpertemperatur des menschlichen Körpers jedem Laien bekannt ist. Das kann kein anderes Element. *Es ist in erster Linie der ewige Kampf zwischen dem Wasserstoff und dem Sauerstoff um die Affinitäten dieses Kohlenstoffes, der die Energiewanderungen in den Lebewesen bedingt*^{5,6}. Siegt in diesem Kampf der Wasserstoff, so sind die Vorgänge endotherm und können demgemäß nur in Lebewesen stattfinden, die imstande sind, die von außen zufließende Strahlungsenergie der Sonne in chemische Spannkraft umzuformen: den Pflanzen, die zur Assimilation fähig sind. In dem Augenblick aber, wo diese

¹ KUHN, R.: Die Entdeckung physiologischer Wirkungen altbekannter Naturstoffe. *Angew. Chem.* **53**, 309 (1940). — ² SCHÖNHEIMER, R.: The Dynamic State of Body Constituents. Boston 1942. — ³ KREBS, H. A.: Cyclic processes in living matter. *Enzymologia* **12**, 88 (1947). — ⁴ Zit. nach BARCROFT, J.: *Biol. Reviews* **7**, 24 (1932). — ⁵ KNOOP, F.: *Naturwiss.* **18**, 224 (1930). *Science*, N. Y. **71**, 1828 (1930). — ⁶ EDLBACHER, S.: Die chemodynamische Leistung der Zelle. *Schweiz. med. Wschr.* **1943**, 251. Das Ganzheitsproblem in der Biochemie. *Exper.* **2**, 7 (1946).

Energiequelle aussetzt, auch des Nachts oder im Winter, gewinnt der Sauerstoff einen Teil des Gebiets zurück, aus dem er verdrängt war; wir nennen das gewöhnlich Atmung. Stirbt gar die Pflanze, so wird nach einer kurzen Zeit des Ausgleichs das Energiegefälle rein exotherm: Langsam aber sicher wird alle in den Kohlenwasserstoffabkömmlingen gespeicherte Energie wieder frei. Der Übergang in CO_2 und H_2O bedeutet das Ende dieser Umsetzungen und zugleich die Rückkehr von C und H in das Gebiet des anorganischen Todes.

In diese Energiefreisetzung schiebt sich die ganze *Tierwelt* ein. Sie lebt von der durch die Pflanzen gespeicherten chemischen Spannkraft. Sie vermag durch ihre spezifischen Reagenzien diesen Vorgang so zu leiten, daß sie alle Leistungen ihrer Organismen aus dieser Kraftquelle bestreitet in einer so fein gesteuerten Abtönung, wie sie auch das kunstvollste Laboratorium nachzuahmen weit entfernt ist.

Erst nach dem Tode des Tieres spielt sich der Gesamtvorgang, wiederum nach einer kurzen Zeit des Ausgleichs, einheitlich in derselben Richtung ab, wie in der toten Pflanze. Aber im *lebenden* Tier verlaufen diese Reaktionen nicht nur exotherm. Sie sind, vielfach auch in der Zelle, umkehrbar und vermögen Synthesen zu vermitteln von selbst stark energiebindender Art; nicht deshalb, weil sie etwa doch in größerem Ausmaße Strahlungsenergie umformen könnten, sondern weil ihre Organisation sie in die Lage setzt, das Ergebnis eines exothermen Vorganges zu verwerten, um einen anderen endotherm zu gestalten, wenn auch aus thermodynamischen Gründen mit etwas geringerem Effekt. Einzelheiten dieser Reaktion kennen wir erst durch die Forschungen dieses Jahrhunderts.

Die *späte Entwicklung physiologisch-chemischer Erkenntnis* hatte vor BERZELIUS und WÖHLER ihren besonderen Grund in der Überzeugung, daß die Bildung der organischen Verbindungen nur durch Vermittlung einer besonderen *Lebenskraft*, der „vis vitalis“, möglich wäre. Erst die *Synthese des Harnstoffs* (1823/24), die von Oxalsäure (1824), und die Erkenntnis ihrer Bedeutung durch WÖHLER im Jahre 1828 hat diese Vorstellung überwinden helfen¹. Bald folgten zahlreiche andere Synthesen, die die Beschaffung vieler, uns sonst nur durch Pflanze und Tier zugänglicher Verbindungen auf neuen Wegen in Laboratorien und Fabriken ermöglichten. Blühende Industrien gründen sich heute auf den Forschungen, den Chemismus der Lebewesen dem Verständnis näherzubringen. Daß die Aufstellung des Gesetzes von der *Erhaltung der Kraft* durch ROBERT MAYER 1842 für eine besondere „vis vitalis“ keinen Platz mehr ließ, half diese alten Vorstellungen endgültig aus der Welt schaffen. Demgemäß bleibt die physiologische Chemie zwar die Chemie der Lebewesen — den Kohlenstoff betreffend: *die natürliche organische Chemie*, die meist anders verläuft, wie die unserer Laboratorien, aber sie ist freigeworden von der Vorstellung, als stehe sie unter der Leitung einer besonderen, außerhalb des sonstigen chemisch-physikalischen Geschehens kommenden „Lebenskraft“².

Aber nur langsam wurde ein Einwand nach dem anderen überwunden. So stellte man früher *Tierreich und Pflanzenreich* beim Vergleich ihrer chemischen Leistungen einander gegenüber mit der Behauptung, im Tierkörper könnten *Synthesen* nicht stattfinden. Später erkannte man, daß mindestens Säureamidbindungen nach Art der Hippursäurebildung oder der Harnsäuresynthese im Vogel möglich sind, die mit geringer Wärmetönung einhergehen. Sehr zahlreiche andere Synthesen in Mensch und Tier sind seither bekanntgeworden. So haben die Physiologen schon lange festgestellt, daß Schweine, die mit Kartoffeln gemästet

¹ WOLTER, H.: Chem.-techn. Übers. 51, 49 (1927). — WALDEN, P.: Angew. Chem. 41, 52 (1928). — ² MITTASCH, A.: Julius Robert Mayers Kausalbegriff. Angew. Chem. 53, 113 (1940).

werden, offenbar aus Kohlenhydraten Fett bilden können und daß dabei ein stark energiespeichernder Vorgang sich abspielt. Die feineren Einzelheiten sind allerdings erst dem Verständnis näher gebracht, seitdem wir wissen, wie die umgekehrten Vorgänge des Abbaues und der Oxydation im Tierkörper verlaufen.

Früher hieß es, der Tierkörper könne keinen *anorganischen Stickstoff verwerten* — so unterscheide sich Tier- und Pflanzenreich. Auch das ist vor 30 Jahren als unrichtig erkannt¹ und jetzt durch die Untersuchungen mit Isotopen ¹⁵N-haltigem Ammoniak bestätigt worden. — Es ist auch nicht mehr richtig, zu behaupten, der Tierkörper könne *Strahlungsenergie* nicht umsetzen. Der Einfluß, den das Licht z. B. durch seine Umwandlung von Dehydrocholesterin in Vitamin D auf Mensch und Tier ausübt, ist von WINDAUS restlos aufgeklärt und damit ist auch diese alte Anschauung nicht mehr gültig. Vermutlich werden sich für den Tierkörper nützliche Lichteinwirkungen auch noch in anderen Fällen erweisen lassen. Aber das Gesamtbild, das wir uns von der belebten Natur als Ganzes machen, daß die *Strahlungsverwertung* zum großzügigsten Aufbau *nur im Pflanzenreich* möglich ist, und daß das Tierreich von den Ergebnissen dieser Synthese lebt, wird dadurch nicht geändert werden.

Wenn die Richtung der endothermen reversiblen Vorgänge im Tierkörper nach dem Tode alsbald zu Ende ist, so muß diese für den Zustand des Lebens besonders charakteristisch sein, und kein Versuch, das Leben von chemischen Gesichtspunkten aus zu definieren, kann an dieser ihrer Bedeutung vorübergehen². — Ähnliches gilt aber auch für die Reaktionen des Abbaus. Auch er verläuft völlig anders als etwa die Energiefreisetzung im Ofen einer Warmmaschine. Während hier bei der hohen Temperatur alle Moleküle so weitgehend aufgelockert sind, daß der Sauerstoff keinen Widerstand findet und Temperaturen entstehen, bei denen kein Leben möglich ist, verläuft der Abbau im Tierkörper stufenweise und bei annähernd konstanter Temperatur. Es ist unter besonders gewählten Bedingungen gelungen, diese Stufen einzeln zu bestimmen. Man hat dabei mehrfach Umsetzungen aufgefunden, die dem Laboratorium unbekannt waren, wie Einfluß der Phosphorsäure auf den Zuckerzerfall bei der Muskelaktion, die β -Oxydation der Fettsäuren und den reversiblen Aufbau der Aminosäuren — sie charakterisieren auch die Wege der Verbrennung als für den Lebensvorgang durchaus spezifisch. So lernte die reine Chemie aus der Tierchemie vielfach Wege und Methoden, die sie jetzt auch für ihre Zwecke nutzbringend anwendet. Zum Beispiel haben die Beobachtungen über die Verlangsamung aller Umsetzungen durch Kolloide in den Zellen den Laboratorien und selbst der Industrie großen Nutzen gebracht.

Die *Schwierigkeiten einer exakten physiologisch-chemischen Analyse* sind in erster Linie bedingt durch die Kompliziertheit des ganzen Milieus, in dem sich die Lebensvorgänge abspielen: der Zellen und ihrer Verbände. Ein Chemiker wählt sich selbst seine Arbeitsbedingungen für die Umsetzungen einiger weniger Verbindungen in vitro, dem Physiologen werden von vorneherein vom Tierkörper die Versuchsbedingungen in ganz anderem Umfange eingeschränkt. Dazu kommt die „biologische Streuung“ der Ergebnisse. Nur selten kann der Physiologe, im Gegensatz zum Chemiker einfach größere Substanzmengen nehmen, wenn er einen Stoffwechselversuch anstellt. Deshalb haben die physiologischen Chemiker vielfach Methoden erdenken müssen, ohne die sie nicht weiter gekommen wären, und die nachher der ganzen Chemie zustatten kamen. So ist die *Mikroanalyse* von dem Physiologen PREGL geschaffen worden. Die quantitative Aminobestimmung, die HOFMEISTER und VAN SLYKE zum Studium von fermen-

¹ KNOOP, F.: H. 67, 489 (1910). — ² KNOOP, F.: Umkehrbarkeit physiologischer Reaktionen. Chemie 57, 64—67 (1944). M. m. W. 1944, 252.

tativen Verdauungsversuchen eingeführt haben, die feineren Wege, auf denen heute die Klinik die Schwankungen der Blutzuckermenge verfolgt — diese und viele andere Methoden, die heute kein Kliniker und kein Chemiker entbehren könnte, auszuarbeiten, war der physiologische Chemiker durch die Schwierigkeiten seiner Problemstellungen gezwungen.

Als letztes Ziel der *physiologischen Chemie* können wir die Aufstellung eines lückenlosen Schemas bezeichnen, in das alle Zwischenstufen¹ einzutragen sind, über die der Abbau vom Nährstoff zur Schlacke im Tierkörper, der Aufbau in der Pflanze und der Chemismus beider Richtungen in Pilzen, Bakterien usw. verläuft, und das zugleich die dazwischen liegenden Reaktionen erkennen läßt. Gesetzmäßigkeiten, die dabei aufgefunden sind, erlauben schon jetzt, eine große Anzahl Verbindungen des intermediären Stoffwechsels in dieses Schema einzutragen. Aber noch ist ihre Zahl verschwindend klein gegenüber der Mannigfaltigkeit des Möglichen, über die die Lebewesen verfügen. Und es wäre falsch, eine einmal festgestellte Reaktionsfolge als den allein gangbaren Weg anzusehen. Es gibt meist deren mehrere, so wie ja auch die Bedingungen in dem ewigen Wechsel, der das Leben kennzeichnet, ständig sich ändern. So kennen wir jetzt z. B. neben der β -Oxydation den ω -Angriff auf die Fettsäuren. Auch sind die Wege des Abbaus keineswegs nur die des Gesamtbildes, etwa einer geradlinig fortschreitenden Oxydation. Der Körper muß aus seinen Nährstoffen sich intermediär seine Werkstoffe: Fermente, Hormone u. a. herstellen in Reaktionen, die durchaus nicht in der Richtung einer allmählichen Energiefreisetzung liegen. Und viele seiner Umsetzungen sind, wie erwähnt, auch in der Zelle umkehrbar und dienen der Speicherung und dem Umbau einer Nährstoffart in eine andere dort, wo die gerade verfügbare Nahrungsform dem jeweiligen Bedürfnis des Organismus nicht voll entspricht.

Diesem Schema eines vorhersehenden Abbaues steht im *Pflanzenreich* oft wie ein Spiegelbild der ganze Chemismus seines Aufbaues gegenüber, und es wird sich sicherlich noch manches Mal (wie bei der Aminosäuresynthese) die Erkenntnis als fruchtbar erweisen, daß die sich dort abspielenden Vorgänge vielfach analog verlaufen und eine Umkehr des exothermischen Gefälles im Tierkörper darstellen. *Die beiden großen einander gegenüberstehenden Reiche ergänzen sich und sind für keinen Zweig der Lebensforschung voneinander zu trennen.*

Eine Besonderheit des biologischen Chemismus knüpft sich an seine spezifischen Reagenzien: *die Fermente*. Schon 1870 hat KARL LUDWIG weit vorausschauend erklärt, es könne sein, daß die physiologische Chemie einmal ein Teil der katalytischen Chemie werde. Das hat sich erfüllt, schon jetzt, da die ersten dieser das Leben bestimmenden Wirkstoffe isoliert und ihr Reaktionsmechanismus aufgeklärt ist. Ein glücklicher Zufall ist es, daß die Chemie der Fermente und die der *Vitamine* sich gleichzeitig und nebeneinander entwickelt hat — zunächst ohne jede wechselseitige Beziehung und dann plötzlich in mehreren Punkten erkennen lassend, daß es vielfach Vitamine sind, die als Coenzyme, als die wirksamen, als kolloide Eiweißträger gebundenen Gruppen, die Fermentleistungen mit bedingen und vermitteln.

Es hat lange gedauert, bis die Aufklärung über die Natur dieser Fermente den letzten Schlag gegen die alten vitalistischen Vorstellungen führen konnte. Daß die älteste technisch angewandte biochemische Reaktion, jene der Alkoholgärung, als Hefewirkung erkannt war, festigte anfangs die Überzeugung von der Gebundenheit derartiger Vorgänge an geformtes, „lebendes“ Zellgut. Erst als E. v. BUCHNER 1897 zeigte, daß auch ein zellfreier Preßsaft aus der Hefe

¹ KREBS, H. A.: Cyclic processes in living matter. *Enzymologia* **12**, 88—100 (1947).

qualitativ dasselbe leistet, ja daß Leben zerstörende Lösungsmittel die wirksame Substanz sogar fällen konnten, ohne ihre Funktion zu vernichten, da mußte der Widerspruch endgültig fallen. Hier konnten sog. „Lebenserscheinungen“ *in vitro* wiederholt werden durch einen Stoff, der nichts mehr von dem zeigte, was man bis dahin als für das Leben charakteristisch zu definieren gewohnt war. Inzwischen sind Fermente von SUMNER, NORTHROP, STANLEY u. a. krystallisiert erhalten worden und in den letzten Jahren konnte WARBURG, v. EULER, LOHMANN u. a. schließlich Konstitution und Reaktionsmechanismen auch solcher Fermente aufklären, die nicht die einfacheren Hydrolysen, sondern gerade die thermodynamisch bedeutungsvollen Oxydationen und Reduktionen katalysieren.

Diese Erkenntnisse hätten kaum gewonnen werden können, wenn nicht unsere *Anschauungen über die biologischen Oxydationen* inzwischen eine grundlegende Änderung durch die *Dehydrierungstheorie* WIELANDS erfahren hätten. Wenn man sich die alten Lehrbücher vor 1913, als WIELAND diese Theorie aufstellte, ansieht, so fingen sie fast alle mit der „Aktivierung des Sauerstoffs“ an — das war begreiflich, denn als das auffälligste erschien der damaligen Zeit die Tatsache, daß der Sauerstoff unter den gemäßigten Bedingungen des Tierkörpers, besonders seiner niedrigen Temperatur, alle Nährstoffe anzugreifen und zu verbrennen vermag. Ihn mußte also der Lebensvorgang irgendwie reaktionsfähiger machen. Darin sah man das Haupträtsel der Lebenschemie.

Nach WIELAND¹ ist es aber zunächst der Wasserstoff, der aktiviert wird. Auch seine Übernahme vom Substrat leistet nicht direkt der Sauerstoff sondern den Wasserstoff übernehmende Wirkstoffe, z. B. aus der B-Vitaminklasse, von denen einige als Coenzyme der Dehydrasen in ihren Funktionen jetzt völlig aufgeklärt sind. Oxydationen, die wir in diesem Falle Dehydrierungen nennen, werden durch die Übernahme des aktivierten Wasserstoffes hauptsächlich auf die Doppelbindungen organischer Stoffe eingeleitet, besonders auf solche zwischen C und N, deren leichte Hydrierbarkeit im Organismus durch den Nachweis der tierphysiologischen Aminosäuresynthese erwiesen wurde. Erst am Ende einer oft langen Reihe von Zwischenacceptoren nimmt der Sauerstoff, dann auch durch eisenhaltige Katalysatoren nach WARBURG aktiviert, den Wasserstoff auf und bindet ihn endlich zu Wasser.

Wie haben sich diese Anschauungen in den letzten 30 Jahren geändert! Wir sehen in der WIELANDSchen Auslegung und Zusammenfassung zahlloser Tatsachen aus dem Gebiete der Biochemie eine der größten und grundlegendsten Umwälzungen unserer biochemischen Anschauungen, deren Fruchtbarkeit für die Physiologie kaum durch eine andere Entdeckung der letzten Jahre übertroffen wird. Die meisten Fortschritte auf dem Gebiete biochemischer Wirkungsmechanismen fußen auf der Dehydrierungstheorie und den Ergebnissen der Fermentanalyse. Deshalb darf an dieser Stelle ein Hinweis auf die Bedeutung dieser Forschungsergebnisse nicht fehlen. Sie werden den Weg zu weiteren Fortschritten nicht weniger ebnen, als die großen Entdeckungen unseres Faches aus früheren Zeiten, und weisen in eine hoffnungsvolle Zukunft.

Zu solchen Hoffnungen berechtigen uns auch die gewaltigen Fortschritte, die im Gebiete der *Hormone und Vitamine* in diesen Jahren gemacht worden sind². Wo die reine Morphologie kein Verständnis für Wesen und Zweck der Organe liefern konnte, denen direkte anatomische Beziehungen zum Gesamtorganismus fehlen, fand die chemische Analyse deren innere Sekretion, isolierte die Hormone und bestimmte Konstitution und Wirkung. — Dort, wo einseitige, ungenügend zusammengesetzte Nahrung zu schweren, oft tödlichen Störungen führte, ergab sich das Fehlen einer bis dahin ganz unbekanntem Gruppe von

¹ WIELAND, H.: Über den Verlauf der biologischen Oxydation. *Naturwiss.* **34**, 111 (1947). — ² BUTENANDT, A.: Die biologische Chemie im Dienste der Volksgesundheit. Berlin 1941.

Verbindungen, die heute chemisch definiert, größtenteils sogar der Synthese zugänglich geworden sind und die „Mangelkrankheiten“ zu überwinden erlaubt haben. — Diese Ergebnisse hat die engste *Zusammenarbeit von Klinik und Theorie* gezeitigt. Beide brauchen einander. Je genauer der Theoretiker die Einzelheiten des normalen Stoffwechsels erforscht, um so eher versteht der Kliniker seine Abnormitäten und findet den Weg, ihnen zu begegnen: so im Gebiet des Diabetes und der Gicht. Andererseits kann eine rein empirisch gefundene Therapie uns erst die Bedingungen erkennen lassen, die für die Gesunden erfüllt sein müssen — wie den Vitaminbedarf. Das war doch der Weg, auf dem die Gemeinschaftsarbeit von Ärzten, Physiologen und Chemikern zum Ziele führte und eine Gruppe von Stoffen kennen lehrte, die in Mengen wirken, die zum Teil weit unter allem liegen, was von den Medikamenten der Pharmakopoe bekannt ist.

In letzter Zeit aber ist die *Auffindung von weiteren Wirkstoffen* und ihrer Konstitution gelungen, die in noch viel kleineren Dosen wirksam sind, Quanten, mit denen man beim Erscheinen der letzten Auflage dieses Buches noch gar nicht rechnen konnte. KÖGL hat *Auxine*, STANLEY als erster *Virusarten* und KUHN schließlich Reizstoffe (*Gamone, Termonie*) isoliert, die dem Gebiete der Fortpflanzungsphysiologie zugehören und von denen nach den Untersuchungen des letzteren bereits Mengen von der Größenordnung eines Einzelmoleküls volle physiologische Wirkung erzielen: Das ist nunmehr die Grenze, die niemals unterschritten werden kann, und diese Befunde bedeuten wirklich einen Markstein in der Geschichte physiologisch-chemischer Forschung. Die Anwendung der *Isotopen zur Signierung zellvertrauter Verbindungen*¹ durch G. v. HEVESY, R. SCHÖNHEIMER und D. RITTENBERG, hat ein neues großes Forschungsgebiet für die Biochemie eröffnet und heute schon Fragen geklärt, die wir vor Jahren kaum zu stellen wagten. Sie verdient zur Klärung physiologischer und pathologischer Vorgänge das größte Interesse der Biologen und Ärzte.

Die ständig steigende Verwendung physikalischer Untersuchungsmethoden für organische Stoffe (Röntgenanalyse, Infrarotspektroskopie, Ultrazentrifuge, Elektrophoreseapparat, Elektronenmikroskopie, Photozelle, Molekulardestillation usw.) eröffnet immer neue bisher noch unbekannte Gebiete².

Man hat geglaubt, das Fach, dessen derzeitigen Stand dieses Buch darstellen will, anderen Gebieten der Physiologie unterordnen zu sollen. Nur ungenügende Übersicht über die Tatsachen kann solcher Unterschätzung Vorschub leisten. Wer die Ergebnisse der Wirkstoffforschung verfolgt und miterlebt hat, wie Adrenalin, Acetylcholin, wie die Vitamine und andere Substanzen unsere Anschauungen auch in der Nerven- und Sinnesphysiologie modifiziert und einer tieferen Erkenntnis auf chemischer Basis zugeführt haben, wer die erstaunlichen Beobachtungen kennt, die chemische Einflüsse auf die Fortpflanzung, Entwicklung und Vererbung sowie feinste Abnormitäten im Tumorstoffwechsel aufgedeckt haben, der wird die chemische Seite physiologischen Erkennens eher als übergeordnet, ja oft als den Weg zur letzten Lösung biologischer Probleme ansehen müssen. Schon der Physiologe STARLING erklärte 1906: „*Jedes physiologische Problem ist in letzter Linie auf ein chemisches zurückzuführen*“³.

So wird auch dieses Lehrbuch dazu beitragen, unserem jungen Fache überall in der Welt schneller diejenige Stellung im Gebiet der Gesamtbiologie zuzuerkennen, die ihm seine Aufgaben und Ziele von vornherein zuweisen und die die reiche Fülle seiner Erfolge ihm für alle Zukunft längst gesichert hat.

¹ SCHÖNHEIMER, R.: *The Dynamic State of Body Constituents*. Boston 1942. — ² ROBINSON, R.: *Nature* **158**, 815 (1946). — ³ Zit. nach HEUBNER, W.: *Kli. Wo.* **1934 II**, 1633.

B. Physikalisch-chemische Grundlagen biologischer Vorgänge.

Von W. KUHN.

Inhaltsverzeichnis.

Seite

I. Allgemeines über Atom- und Molekülbau sowie Radioaktivität und Röntgenstrahlen	10
1. Atommodell von RUTHERFORD und BOHR (1913)	11
2. Kernmasse, Isotopie, Isotopentrennung	13
3. Natürliche Radioaktivität	17
4. Künstliche Kernumwandlung	20
5. Biochemische Anwendungen von stabilen, sowie von radioaktiven Isotopen.	28
6. Röntgenstrahlen	34
II. Äußere Elektronenhülle in Atomen und Molekülen	38
1. Beziehung der optischen Eigenschaften zu möglichen Zuständen des Moleküls	38
2. Chromophore Gruppen	40
3. Maßzahl der optischen Absorption	42
4. Eigenschaften angeregter Moleküle	45
a) Fluoreszenz	45
b) Energiezerstreuung durch Stöße	46
c) Metastabile Zustände	46
d) Phosphoreszenz	46
e) Photochemischer Zerfall.	47
f) Quantenhafte Energieübertragung durch Stöße; photosensibilisierte Reaktionen	48
5. Chemilumineszenz	49
6. Gekoppelte chemische Reaktionen	50
7. Assimilation	51
8. Chemische Bindung	56
a) Elektrovalente Bindung	57
b) Kovalente Bindung	58
c) Komplexbindung	60
d) Nebervalenzbindung	64
α) Dipolkräfte und Dipol-Induktionskräfte	64
β) Dispersionseffekt	65
γ) Mesomerie	66
9. Übersicht über verschiedene Isomeriefälle bei organischen Molekülen	69
a) Bindungsisomerie (Strukturisomerie).	69
α) Metamerie	70
β) Tautomerie-Desmotropie	70
b) Raumisomerie (Stereoisomerie)	73
α) Spiegelbildisomerie = Enantiostereoisomerie	73
β) Diastereo(iso)merie	74
γ) Raumisomerie bei Molekülen mit Symmetrieebene	75
10. Optische Aktivität	76
a) Prinzip der Asymmetrie; Allgemeines	76
b) Modellmäßige Bedeutung der optischen Aktivität	78
c) Eigenschaften optischer Antipoden; Diastereomie	79
d) Erzeugung optisch aktiver Stoffe und ihre biologische Bedeutung	79
α) Racematspaltung	80
β) Partiiell asymmetrische Synthese	80
γ) Absolute asymmetrische Synthese (Zufall, zirkulares Licht).	82
δ) Biologische Bedeutung	83
e) Drehungsvermögen diastereomerer Verbindungen. Optische Superposition	84
f) Problem der absoluten und der relativen Konfiguration	85
Kennzeichnung der relativen Konfiguration durch die Buchstaben <i>d</i> und <i>l</i> , bzw. durch die Buchstaben <i>D</i> und <i>L</i>	86

	Seite
11. Konstellation, freie Drehbarkeit	88
12. Wesen der Dielektrizitätskonstante	89
Elektrete	91
III. Chemische Thermodynamik, chemisches Gleichgewicht	92
1. Erster Hauptsatz der Wärmetheorie	93
2. Zweiter Hauptsatz der Wärmetheorie	93
3. Gekoppelte Reaktionen	96
4. Wärmetheorem von NERNST	96
5. Reaktionen in Lösungen	97
6. Gleichgewichtsbedingung	97
7. Abhängigkeit der Gleichgewichtskonstanten von der Temperatur	98
8. Abhängigkeit des Gleichgewichts vom Lösungsmittel; Verteilungsgesetz	98
9. Kinetische Deutung des Massenwirkungsgesetzes	100
10. Katalyse	101
11. Kinetik mehrmolekularer Reaktionen; stufenweise Reaktionen	102
IV. Elektrische Potentiale, Elektrolyte	105
1. Ionenverteilung in verdünnten Lösungen starker Elektrolyte	106
2. Aktivitätsfaktor (elektrostatistischer Anteil)	109
3. Gesetz von FARADAY	110
4. Normalpotentiale	110
5. Redoxpotentiale	111
6. Aktivitäten von Nichtelektrolyten in Elektrolytlösungen (Salzeffekte)	113
7. Teilweise dissoziierte Elektrolyte	113
8. Ionenprodukt des Wassers	116
Neutralpunkt	116
9. Säurebasentheorie von BRÖNSTED	116
10. Stufenweise Dissoziation	117
11. Ampholyte	118
12. p_H -Bestimmungen	121
13. Pufferlösungen	123
14. Hydrolyse	124
V. Grenzflächen der Zelle und ihre Eigenschaften	125
Va. Durchlässigkeit von Membranen und Membrangleichgewichte	126
1. Semipermeable Membranen	125
a) Poröse Membranen	127
b) Membrandurchlässigkeit, bedingt durch besondere chemische Zusammensetzung der Membran	127
c) Semipermeabilität, bedingt durch elektrische Aufladung der Membran	128
2. Elektrophorese und Elektroosmose	129
3. Gleichgewichte an semipermeablen Membranen	130
a) Osmotischer Druck	130
b) Plasmolyse	133
c) Dialyse	133
d) Besondere durch die Semipermeabilität bewirkte Effekte	134
Herstellung konzentrierter Lösungen aus verdünnten durch bloße Membranwirkung. Stofftrennungen und Stoffkonzentrierungen auf Grund eines Multiplikationsprinzips	135
e) DONNAN-Gleichgewichte	137
f) Membranpotential	138
Dynamische Zustände an Membranen	139
Vb. Oberflächenspannung	140
1. Definition	140
2. Oberflächenaktivität: TRAUBESCHE Regel, Emulsionen	141
3. Adsorption oberflächenaktiver Stoffe in Grenzflächen: Formel von GIBBS	142
4. Grenzflächenadsorption und Katalyse	146
5. Polare Adsorption	147
6. Austauschadsorption	147
VI. Kolloidaler Zustand	147
1. Lyophobe Kolloide; Zerteilungsgrad, Koagulation, Peptisation, Sedimentation	149
2. Teilchengröße bei lyophoben Kolloiden	151
a) BROWNSCHE Bewegung	151
b) Diffusion	152
c) Beweglichkeit; Sedimentationsgeschwindigkeit	152
d) Viscosität, Thixotropie, Synärese, Koacervation	153
e) Strömungsdoppelbrechung	156