paria breviora, semiconnata. Tepala semilunata. Labelli partitiones apice triangulae acutae, infra obtusatae. Sepala sulphurea. Tepala et labellum crocea.

Prope Maricao in arboribus vetustis ad „Indiera Fria“. 3. XII. 1884. Nr. 502.

[*Lepanthes crassifolia* Rehb. f. Kew Hort. Mss.

aff. *L. concinnae* Sw. tepalis utrinque obtuse triangulis.

Caespitosa, incluso folio 5—6 pollicaris. Vaginae caulis ostio triangulo cordato lineisque decurrentibus laeves. Folium plus quater brevius crassum cuneato oblongum mucronato attenuatum apice tridentatum. Racemi fasciculati heterochronici medio vaginati, apice pauciflori. Sepalum impar subcordato triangulum. Sepala lateralia subaequalia, subaequilonga, ultra medium connata. Tepala oblonga utrinque obtuse acuta. Labelli partitiones semiovatae versus sepalum impar acutae externo margine bivalves. Flos flavus. Tepala et labellum purpureo picta. (Ad Viv. antillanam in horto Kewensi)].

41. O. Warburg: Ueber die Stellung der organischen Säuren im Stoffwechsel der Pflanzen.

Eingegangen am 28. Juli 1885.

In neuester Zeit sind durch die Untersuchungen von A. Mayer¹⁾, de Vries²⁾ und Kraus³⁾ eine Reihe interessanter Thatsachen über den Wechsel der Säuremenge in Fettpflanzen bekannt geworden, und alle drei Physiologen glaubten einzelne von diesen Erscheinungen auch bei anderen Pflanzen wiederfinden zu können. — Als völlig sicherstehend ist anzunehmen, erstens eine Abnahme der freien Säure der Fettpflanzen am Tageslicht, zweitens eine Säurezunahme in der ersten Zeit nach der Verdunkelung, und endlich eine langsame Säureabnahme bei andauernder Verdunkelung, eine schnelle bei gleichzeitiger Erwärmung der Pflanzen während der Verdunkelung. Während Kraus die Säureabnahme am Lichte auf alle Pflanzen zu übertragen suchte, woraus

1) A. Mayer, Landw. Versuchsst. XVIII., XXI., XXVI.

2) de Vries, Ueber die Periodicität im Säuregehalt der Fettpfl. Amsterd. 1884.

3) G. Kraus, Abhandl. der naturf. Gesellsch. zu Halle. 1884. Die Acidität des Zellsaftes.

consequenterweise auch für alle Pflanzen eine nächtliche Säurezunahme folgen würde, constatirte Mayer gelegentlich auch für einzelne Nicht-fettpflanzen eine Säureabnahme bei längerer Dunkelheit, was von de Vries systematisch und auf mehrfache Beobachtungen gestützt, durchaus verallgemeinert wurde. — Sind alle diese Verallgemeinerungen richtig, so besitzen die Fettpflanzen keine specifische Eigenschaft in Bezug auf den Säurewechsel, sondern haben nur eine allen höheren Pflanzen eigenthümliche Eigenschaft weiter ausgebildet. Trotzdem wird auch in diesem Falle die Untersuchung der Frage, warum gerade die Fettpflanzen den Säurewechsel in stärkerem Masse zeigen, von Interesse sein. —

Die Frage, wodurch dieser Säurewechsel zu Stande kommt, wurde bisher kaum eingehend studiert, da es an Angriffspunkten dafür fehlte. Mayer und Kraus halten das Licht für die Ursache dieser Periodicität, indem es auf irgend eine Weise eine starke Säurezersetzung veranlasst, sei es nun durch seine Assimilationswirkung, wie Mayer früher annahm, später dagegen als unentschieden hinstellte, sei es auf irgend eine andere Weise (Kraus). De Vries dagegen legt das Hauptgewicht auf die nächtliche Säurezunahme, indem er die Lichtentsäuerung mit der Wärme- und Dunkelentsäuerung als einen bei allen Pflanzen sich fortwährend abspielenden Process hinstellt, der eben bei den Fettpflanzen in so markanter Weise durch die starke Ansäuerung nach vorhergegangener Belichtung unterbrochen wird; wie diese Art Reizerscheinung zu Stande kommt, bleibt unentschieden, nur einzelne Bedingungen für dieselbe wurden untersucht. Man muss also von der Mayer-Kraus'schen Auffassungsweise aus 3 differente Processe unterscheiden, Lichtentsäuerung, Dunkelentsäuerung, und Ansäuerung nach vorangegangener Belichtung; nach de Vries gibt es nur zwei Processe, Entsäuerung (beständig vor sich gehend), und zweitens Ansäuerung nach vorangegangener Belichtung, den ersteren Process dann verdeckend. Auch diese Frage blieb also offen, ob denn die Lichtentsäuerung nur ein verstärkter, aber qualitativ gleicher Process ist wie die Dunkel- und Wärmeentsäuerung oder ob er nicht vielmehr einen Process sui generis darstellt; und ferner, ob die nächtliche Säurezunahme ein so ganz vereinzelter durch Reizwirkung bedingter Process ist, oder ob er nicht vielmehr den Culminationspunkt eines auch sonst stets nachweisbaren Ansäuerungsprocesses darstellt.

Ueber die angewandten Methoden ist zu sagen, dass diejenige von de Vries bei weitem die beste ist, Tödtung der Pflanzentheile durch Erwärmung, Verreibung und Titrierung mit Curcuma als Indicator. — Mayer giebt die Einzelheiten seiner Methode nicht an, und die Kraus'sche Methode leidet an der individuellen Unsicherheit des Auspressens, obgleich man wohl durch Uebung auch hiermit brauchbare Resultate erzielen kann; er misst nur die Säure einer bestimmten

Quantität Zellsaft, nicht die einer gewogenen Blattmenge; schwerer ins Gewicht fällt sein Fehler, dass die eventuell absorbirte Kohlensäure bei dem Phenolphthalein als Indicator mit als Säure verrechnet wird. Sowohl bei Kraus wie bei manchen Versuchen von de Vries wird die Einwirkung der Wärme beim Studium der Lichtwirkung nicht genügend eliminirt, was häufig zu ganz bedeutenden Fehlern Veranlassung giebt. Auch mag wohl der bisher nie hervorgehobene Umstand, dass man *Bryophyllum* etc. nicht kochen darf, ohne den Titer bedeutend zu ändern, in einzelnen Fällen Fehler veranlasst haben. Der grösste Theil der de Vries'schen Versuche bleibt durch diese Kritik unberührt, Mayer hat überhaupt nicht sehr viel titrimetrische Versuche angestellt, obendrein nur die jetzt sicher gestellten Hauptfragen berührend, während bei Kraus in den weniger markanten Fällen meist Nachprüfung am Platze sein dürfte. — Meine Methode schloss sich der de Vries'schen an, nur wurde erst verrieben, und dann, um das bequeme Phenolphthalein anwenden zu können, zur Entfernung der absorbirten Kohlensäure $1\frac{1}{2}$ St. auf dem Wasserbad auf $80-90^{\circ}$ erwärmt, was zur Verjagung derselben auch wirklich genügte, ohne den Titer der Flüssigkeit zu beeinflussen.

An erster Stelle wurde de Vries' Annahme, dass auch während der nächtlichen Säurezunahme eine gleichzeitige Entsäuerung stattfände, was er aus der immerhin zweideutigen Thatsache schloss, dass bei sehr hohen Temperaturen die Säure nicht zunehme, sicher gestellt. Aus verschiedenen Versuchen zeigte sich nämlich das Maximum der Säurezunahme bei *Bryophyllum* bei c. 13° C. liegend, ein so tiefer Grad (und das bei einer tropischen Pflanze), wie ihn keine einzige andere Function der Pflanzen aufweist, so dass man zweifellos an eine Compensationswirkung mit einer entgegenwirkenden Function denken muss.

Auch kann man umgekehrt während der Lichtentsäuerung eine gleichzeitig stattfindende Ansäuerung erweisen, einerseits durch sehr diffuses Licht, wo letztere manchmal überwiegt, andererseits dadurch, dass man trotz zugelassenen Lichtes die Wirkung der Säurezersetzung des Lichtes auf bestimmte Weise inhibirt, wo dann oft eine geringe Säurevermehrung in Erscheinung tritt. — Also finden in den Fettpflanzen beständig die beiden Processe der An- und Entsäuerung neben einander statt, und je nachdem die eine oder andere überwiegt, zeigen sich die Resultate als Säurezu- oder Säureabnahme.

Die Frage, welche Pflanzen zeigen die Säureabnahme am Lichte, wurde im Gegensatz zu Kraus dahin beantwortet, dass, falls man den durch Wärme entstehenden Fehler eliminirt, die eigentlich dünnblättrigen Pflanzen keine Differenzen am Tage zeigen (z. B. *Convallaria*, *Nymphaea*, *Camellia*, *Nerium*, *Eucalyptus*, *Begonia*, *Cyclamen* etc.). Eine Anzahl anderer Pflanzen, meist mit lederartigen, trockenen Blättern

zeigen geringe Lichtentsäuerung, (z. B. *Haemanthus*, *Sauseveria*, *Clivia*, *Phoenix*, *Grevillea*, *Saxifraga*, *Croton*, *Olea*, *Laurus*, *Rhododendron*, *Ilex* etc.). Die Fettpflanzen Crassulaceen, Aloëen, Euphorbiaceen, Stapelien, einige Asclepiadeen und Compositen zeigen eine sehr bedeutende Lichtentsäuerung, eine Ausnahme machen *Portulaca*, *Mesembryanthemum* und einzelne *Kleinia*arten; von grossem Interesse dagegen ist die ganz bedeutende Entsäuerung am Lichte bei den epiphytischen Orchideen und Bromeliaceen, obgleich dieselben zum Theil gar keine sehr dicken Blätter besitzen. Man sieht hieraus, dass es auf die Dicke der Blätter nicht ankommt, das massgebende ist vielmehr der Schutz der Blätter gegen Transpiration, welche Beziehung man anatomisch oder durch die Dauer des Welkens leicht bestätigen kann. Wassergewebe allein, ohne gleichzeitige factische Schutzrichtungen gegen Transpiration (*Portulaca*, *Mesembryanthemum* etc.) genügen dagegen nicht, um die Lichtentsäuerung in Erscheinung treten zu lassen.

Zur Veranschaulichung seien hier die Zahlen gegeben für *Convallaria majalis*, *Clivia nobilis*, *Nidularia Mayendorfi* und *Oncidium* sp nach 4—5 stündiger Belichtung einerseits und nach Verweilen derselben Zeit im Dunkeln in gleicher Temperatur andererseits. Die Blätter waren also genau den gleichen Bedingungen ausgesetzt, nur die eine Hälfte wurde eine Zeit lang belichtet, die andere nicht. Stets wurden zu einander gehörige Blatthälften zu den sich entsprechenden Versuchen genommen. Die Zahlen geben die Säuremenge, als Apfelsäure berechnet, in Milligramm an, die in 10 g Frischsubstanz enthalten ist.

	<i>Convallaria majalis</i>	<i>Clivia nobilis</i>	<i>Nidularia Mayendorfi</i>	<i>Oncidium</i> sp.
5 Stunden hell . .	99,6	28,3	46,7	21,4
5 „ „ dunkel . .	102,3	34,5	85,6	60,0

Niemals ward bisher methodisch untersucht, ob auch etiolirte oder nicht grüne Theile diese Lichtentsäuerung zeigen. Beiläufige Beobachtungen von Kraus an etiolirten Pflanzen, die eine Entsäuerung ergeben, sind, wie eben erwähnt, der Fehler der Erwärmung nicht eliminirt ward, nicht beweisend. Es wurde diese Frage deshalb von uns einer speciellen Untersuchung unterworfen und zwar wurden Blüthen-theile, Früchte, farbige Blätter, Wurzeln und Knollen, chlorophyllfreies Wassergewebe von Aloe und etiolirte Pflanzen nach oben erwähnter Methode geprüft, wobei dann zur Genüge constatirt wurde, dass alle diese Theile durch Licht allein nicht zur Entsäuerung gebracht werden. Wenn dies nun bei Pflanzen, die auch in ihren grünen Theilen keine Lichtentsäuerung zeigen, natürlich nichts auffallendes hat, so wurde besonderer Werth darauf gelegt, speciell nicht grüne Theile von Fett-pflanzen in das Bereich der Untersuchung zu ziehen. So z. B. zeigten Blüthen und Blüthenstandstiele von Orchideen, Blumenblätter von *Sedum* und *Sempervivum*arten etc. diese Säureconstanz ausserordentlich

deutlich. Wenn hier der Einwand gemacht werden kann, dass diese Theile gegen Transpiration nicht so gut geschützt seien, wie die grünen Blätter derselben Pflanzen, so lassen Versuche an den Früchten von *Opuntia* und *Aechmea*, an den jungen Kapseln von *Echeveria* und *Sedum*, an etiolirten *Sempervivum*blättern keinen Zweifel zu. Ganz besonders beweisend sind die rothen, nur spurweise Chlorophyll enthaltenden inneren Blätter der Rosette von *Nidularia Mayendorffii*, die anatomisch genau so gebaut sind, wie die umgebenden grünen, auch oft in der unteren Hälfte grün gefärbt sind, so dass man dann an dem grünen Theile desselben Blattes einen starken, an dem rothen Theile (in diesem Falle noch fast stets spurweise Chlorophyll enthaltend) einen sehr schwachen Säureverlust am Lichte constatiren kann.

Hiervon seien 2 Beispiele angeführt.

Nidularia May. 10 g Blatt enthalten Säure (als Apfelsäure berechnet):

	I.	II.
rothe Blatthälfte hell . . .	40,4 mg	31,0 mg
dunkel . . .	40,7 „	34,3 „
grüne Blatthälfte hell . . .	51,8 „	17,3 „
dunkel . . .	91,6 „	32,3 „

Ist also die Lichtentsäuerung eine Function nur der grünen Pflanzentheile, so zeigen Versuche in farbigem (blauem und rothem) Lichte, dass auch in Bezug hierauf die Bedingungen der assimilatorischen Function und der Lichtentsäuerung dieselben sind. Auch hier hat man natürlich starke Erwärmung auszuschliessen, weshalb die einzelnen Versuche von Kraus und de Vries hierüber keine Entscheidung bringen.

Beispiel. Grosses *Bryophyllum*blatt. 10 g Substanz enthalten:

dem Tageslichte exponirt. . .	38,5 mg Säure	47,4
in rother Glocke „ . . .	48,2 „ „	62,1
in blauer „ „ . . .	69,8 „ „	82,0
dunkel gehalten	77,6 „ „	91,0

Dieses interessante Factum der weit stärkeren Säurezersetzung durch die weniger brechbaren Strahlen des Spectrums, als durch den violetten Theil desselben lässt einen Zusammenhang mit der Assimilation der Kohlensäure vermuthen, und auch die Thatsache, dass die Lichtentsäuerung gleichfalls in kohlensäurefreiem Raume vor sich geht, vermag diese Ansicht nicht zu erschüttern, da ja vermuthlich (und wie später gezeigt werden soll) durch die Säurezersetzung Kohlensäure frei wird, die ja dann sofort im Gewebe wieder zur Assimilation Veranlassung geben würde.

Noch unter anderen Bedingungen zeigt sich völlige Parallelität zwischen Assimilation und Säurezersetzung. 12—20 pCt. Kohlensäure hindern bei vielen Fettpflanzen die assimilatorische Function, dagegen in

nicht zu langen Zeiträumen weder Athmung noch Wachstum, auf erstere verschieden wirkend, je nach Beleuchtungsintensität, Temperatur und Individualität der Species oder Pflanze. Genau in dem Masse nun, als die Assimilation gehindert wird, tritt auch die Lichtensäuerung zurück; in assimilatorischer Function widerstandsfähigere Pflanzen, wie die Bromeliacee *Hoplophytum grande*, zeigen auch die Säureabnahme in kohlen säurehaltiger Atmosphäre in stärkerem Masse.

Alle diese Untersuchungen stellen also einen sehr nahen Zusammenhang zwischen assimilatorischer Function und Entsäuerung am Lichte fest, ohne dass man direct gezwungen wäre, die Entsäuerung als durch die Assimilation bedingt anzusehen, etwa in der immerhin möglichen Annahme, dass die Säure durch eine Art intramolecularer Assimilation aufgebraucht würde; verschiedenes spricht hiergegen, namentlich die im Verhältniss zur Assimilationswirkung immerhin beträchtliche Säureabnahme auch im blauen Lichte.

Dagegen leiten obige Betrachtungen über das Vorkommen der Lichtensäuerung in den verschiedenen Pflanzen zu der Annahme, dass die Lichtensäuerung auch zu dem mangelnden Gasaustausch der Pflanze in irgend einer Beziehung steht. Die assimilatorische Function wirkt nun in Bezug auf den Gasaustausch derartig, dass sie überall freien Sauerstoff zur Verfügung stellt, und so haben wir vielleicht in der Sauerstoffzufuhr durch die Assimilation den Grund der Lichtensäuerung zu suchen.

In der That wird ein relativer Sauerstoffmangel in dicken Pflanzentheilen constatirt, einerseits durch wenn auch minimalen Alcoholausschweis (dem Producte intramolecularer Athmung), z. B. in Blättern von *Sempervivum* und *Bryophyllum*, andererseits durch Luftanalysen aus *Opuntia*, Früchten, Rüben etc., wo man wenig, oft fast gar keinen Sauerstoff fand. Herrscht ein solcher Mangel im Gewebe, so wird die Säure enthaltende Vacuolenflüssigkeit am ersten davon getroffen. Bewiesen wird der Einfluss des Sauerstoffs auf die Entsäuerung auch durch die weniger starke Säureabnahme am Lichte in Wasserstoff, luftleerem Raume, ausgekochtem Wasser und Paraffin, wo durch intramoleculare Athmung und Assimilation stets ein wenig Sauerstoff geschaffen wird.

Leichter zu constatiren ist die Beeinflussung der gewöhnlichen Säureabnahme im Dunkeln oder in der Wärme durch den Sauerstoff. Wasserstoff, ausgekochtes Wasser, luftleerer Raum und Paraffin hindern diese Entsäuerung in einem ganz beträchtlichen Masse, Zerschneidung der Blätter, Abziehung der Epidermis dagegen begünstigt dieselbe. Auch Früchte, die bei ihrer starken intramolecularen Athmung auch ohne Sauerstoff die Säure im Dunkeln oder in der Wärme zu verarbeiten vermögen, zeigen zerschnitten in gleicher Zeit eine weit bedeutendere Säureabnahme.

Die Säurezunahme in der Nacht ist auch an das Vorhandensein von Sauerstoff gebunden; doch ist der Bedarf gering, und Verdünnung der Luft durch Wasserstoff wirkt sogar ein wenig fördernd auf die Säurevermehrung. Durch Zerschneiden oder Epidermis abziehen fand mehr Sauerstoff Zutritt und es verminderte sich demnach unter diesen Umständen die Säureproduction. Zerschnittene, dann in Paraffin eingebettete Blätter, zeigten stärkere Säurezunahme als einfach zerschnittene (neben anderen Gründen Beweis gegen pathologische Wirkung des Zerschneidens). Auch andere Pflanzen ohne Säureperiodicität zeigten bei Abschluss durch Cacaobutter oder Wasserstoffmischung eine geringe, aber deutliche Vermehrung der Säure.

Säurebildung und Säurezersetzung ist also bei den Fettpflanzen an die Gegenwart von Sauerstoff gebunden (letztere bei den Früchten nicht), die Säurezersetzung wird durch stärkere Sauerstoffzufuhr befördert.

Hand in Hand mit der Säurezersetzung am Lichte geht, wie schon Mayer hervorhob, eine Volumenvermehrung des umgebenden Gases, und wir konnten constatiren, dass alle volumetrischen Thatsachen, die Saussure¹⁾ in Bezug auf *Opuntia*, wengleich nicht alle richtig, beobachtet hat, analogen Thatsachen im Säurewechsel der Pflanzen entsprechen, und nur kleinstentheils auf Absorptionsverhältnisse zurückzuführen sind. Wo die Fettpflanzen eine Säurevermehrung zeigen, tritt auch eine volumetrische Verminderung in Erscheinung, wo sich die Säure vermindert, eine volumetrische Vermehrung. Die Verminderung besteht in Abnahme des Sauerstoffes, die Vermehrung in der Dunkelheit aus Kohlensäure, am Tageslicht aus Sauerstoff. Grösserer Kohlensäuregehalt, der die Assimilation und die Lichtentsäuerung beeinträchtigt, hindert auch die volumetrische Zunahme, je nach der Widerstandsfähigkeit der verschiedenen Species sind auch die volumetrischen Aenderungen an Intensität verschieden. Die Kohlensäureabsorption kommt hierbei kaum in Betracht, die Parallelität zwischen Säurewechsel und volumetrischer Periodicität ist nahezu vollständig. Uebrigens lassen sich auch manche andere volumetrische Veränderungen, beim Keimen, Athmen etc., wie sie in der Literatur vielfach vorliegen, auf Aenderungen des Säuregehaltes zurückführen.

Aus verschiedenen Gründen, chemischer, physiologischer und pflanzenanalytischer Natur muss man annehmen, dass die Säure selbst, ohne Zwischentreten anderer stabiler Körper, das die Luft vermehrende Gas abspaltet; dass dieses Gas Kohlensäure ist, welches event. durch die Assimilation in Sauerstoff umgewandelt wird, geht aus der Säureconstanz der Fettpflanzen in Wasserstoff im Dunkeln nach vorhergegangener Belichtung hervor, da sie ja im anderen Falle eine stete

1) Saussure, Recherches chim. sur la végétat.

Sauerstoffquelle in sich hätten, welche durchaus nicht unbedeutend ist, und eine Säurevermehrung veranlassen müsste.

Dass die Säurebildung als ein Oxydationsprocess aufzufassen ist, was ja chemisch das naheliegendste ist, wird auch physiologisch (s. oben) und pflanzenanalytisch bestätigt. Am wahrscheinlichsten ist wohl aus verschiedenen Gründen directe Oxydation der Kohlehydrate, doch ist auch anfängliche Bildung complicirterer Stoffe und Entstehung der Säuren daraus durch Spaltung, mit gleichzeitiger Oxydation nicht ausgeschlossen.

Dass bei der Säurezersetzung der oben festgestellte Einfluss des Sauerstoffes ein directer ist und nicht etwa allein durch allgemeine Förderung der Lebensprocesse wirkt, geht daraus hervor, dass Förderung der Lebensprocesse durch Wärme allein, ohne Sauerstoff, bei Fettpflanzen kaum eine Säureverminderung verursacht. Dass aber die Energie der Lebensprocesse in gewissen Fällen genügt, um auch ohne freien Sauerstoff die Säuremoleküle zu zertrümmern, zeigen die Verhältnisse bei der intramolecularen Athmung der Früchte. Wie man sich auch diese Zertrümmerung denken mag, bei Gegenwart freien Sauerstoffes muss man auch in diesen Fällen eine Oxydation zu Kohlensäure und Wasser annehmen, so dass also die Annahme der Entstehung von Kohlehydraten aus den Säuren nur in beschränktem Masse zulässig ist. Die Existenz eines solchen Verbrauchs von Säuren zur Bildung von Kohlehydraten im Pflanzenreich geht mit Bestimmtheit aus den Pilzculturen auf Säuren hervor, doch zeigt auch das relative schlechte Gedeihen derselben und der Misserfolg bei Sauerstoffmangel, dass diese Umsetzung auch bei höheren Pflanzen nicht allzu sehr in Betracht kommen darf; in Uebereinstimmung hiermit ist auch Stärkeproduktion in verdunkelten Pflanzen durch äusserlich gegebene Säuren oder Salze nie gelungen, wengleich ein Säureverbrauch unschwer zu constatiren ist.

Die Säure der Fettpflanzen also, entstehend unter Mitwirkung von Sauerstoff, zerstört durch weitere Oxydation, gehört dem Athmungsprocesse an. Als Nebenproduct (Kraus) ist sie nicht aufzufassen, da öfters die Hälfte und noch mehr des aufgenommenen Sauerstoffes zur Bildung von Säure verwandt wird und also bei der Entsäuerung auch ein gleicher Procentsatz der Athmungsproducte aus der zersetzten Säure stammt, die Säure macht also einen integrirenden Bestandtheil des sogenannten absteigenden Stoffwechsels aus. Will man den Begriff Nebenproduct in seiner anderen, aus dem menschlichen Zweckbegriff übertragenen Bedeutung fassen, so passt er hier eben so wenig, denn die Säure ist ja kein unnützes Excret im Stoffwechsel, sondern wird später wieder weiter verbraucht und verbrannt mit Gewinnung von Energie. Will man nicht mehr sagen, als man weiss, und keine misszuverstehende

Zweckbegriffe hineinbringen, so sind die Säuren der Fettpflanzen einfach aufzufassen als Producte unvollständiger Oxydation.

Hiermit in völliger Uebereinstimmung ist das Vorkommen der Säuren in den anderen Pflanzen; nur muss man stets festhalten, dass, ebenso wie die Kohlensäure, sonst das Endproduct intensiver Oxydation, sich auch in den energischen Lebensprocessen der intramolecularen Athmung bilden kann, so auch die Säuren einen gleichen Ursprung haben können. Speciell das Auftreten und Verschwinden der Säuren in den Früchten ist nach obigem leicht verständlich; so lange die Fruchtansätze klein sind und der Sauerstoff guten Zutritt hat, bildet sich wenig Säure; ist später die Frucht gegen Transpiration und somit überhaupt gegen Gaswechsel besser geschützt, so mehrt sich die Säure, bis sie später wieder nach Aufhören der Kohlehydratzufuhr im Stoffwechsel langsam abnimmt. Auch die allgemeine Säurevertheilung in den Pflanzen lässt sich von diesen Gesichtspunkten aus verstehen; der geringe Säuregehalt der Wurzeln, der starke der Blüthentheile stehen mit geringem und starkem Stoffwechsel und der verschiedenen Durchlässigkeit für Gase (Sauerstoff) in Verbindung.

Genau dieselben Erscheinungen findet man bei den Pilzen, wo alle Bedingungen ja leichter übersehbar sind. Gerade die sauren Oxydationsgärungen (Milch- und Essigsäuregärung) finden ihren Ursprung in beschränktem Zutritt des Sauerstoffes und stehen demnach in engster Verwandtschaft zu den Säureprocessen der Fettpflanzen. Bei völlig genügendem, allseitigen Sauerstoffzutritt bilden die Fäulnissbacterien nach Hoppe-Seyler keine Säure; gänzlicher Sauerstoffmangel verhindert dagegen bei den Gärung erregenden Pilzen die Säurebildung nicht, ja einzelne saure Gärungen (Buttersäuregärung z. B.) finden mit Vorliebe bei Sauerstoffabwesenheit statt und bei der Alkoholgärung häufen sich die Säuren speciell bei schlechter Ernährung an, wo also die inneren Kräfte nicht mehr so stark sind, um die Säure weiter zu verbrennen, ebenso produciren gerade die schwach gährenden Mucorineen nach Brefeld am meisten Säure. Zu bemerken ist, dass bei den Gärungen die Entstehung der Oxysäuren (Apfel-, Wein-, Citronensäure) nie beobachtet wurde und auch das Auftreten der Milchsäure bei gänzlichem Sauerstoffmangel ist noch nicht sicher erwiesen; entweder sie werden, sollten sie überhaupt entstehen, sofort reducirt zu Essig- und Bernsteinsäure (hierfür das beständige Auftreten dieser Stoffe bei Gärungen, sowie die Reduction eingegebener Apfelsäure im thierischen Körper), oder sie werden sofort weiter oxydirt.

Hier wie bei Früchten und Blättern setzen die verschiedenen Säuren den Verbrennungsprocessen verschiedene Widerstandskraft entgegen; Apfelsäure gehört zu den am leichtesten zu zerstörenden Säuren, und sie ist es deshalb auch, welche den gesammten Säurewechsel der Fettpflanzen bedingt; die nur selten constatirte Glycolsäure scheint

auch leicht zerstörbar zu sein. Oxalsäure ist schon constanter, ebenso Essigsäure, Weinsäure, Citronensäure, Milchsäure, vielleicht auch Ameisensäure, während Bernsteinsäure, Propion-, Butter und die höheren Fettsäuren noch langsamer verbrannt werden, und ohne gleichzeitige Anwesenheit von Sauerstoff wohl nur durch einen sehr intensiven intramolecularen Stoffwechsel, wie er kaum vorkommen dürfte, zerstörbar sind. Diese Eigenschaften scheinen in engster Beziehung zu stehen zu den speciell durch Berthelot studirten Verbrennungswärmen dieser Säuren im Verhältniss zu denjenigen ihrer Componenten.

Nach dem vorhergehenden und bei dem steten Vorhandensein von Säure in den Zellen drängt sich von selbst die Frage auf, ob nicht etwa die Säuren überhaupt ein beständiges Durchgangsproduct des absteigenden Stoffwechsels darstellen, so dass sie dann als das letzte Glied der Athmungsreihe vor Abspaltung der Kohlensäure anzusehen wären. Die Möglichkeit ist zuzugeben, obgleich namentlich die Verschiedenheit der einzelnen Säuren einer solchen Auffassung Schwierigkeiten in den Weg stellen würde und nur die Apfelsäure wegen der leichten Zerstörbarkeit ernstlich in Betracht kommen könnte. Aus den obigen Untersuchungen dagegen kann diese Annahme nicht erwiesen werden und sie wäre demnach eine vor der Hand noch unzulässige Zuspitzung der Thatsache, dass die Säuren als unvollständige Oxydationsproducte im Stoffwechsel zu betrachten sind.

Eine eingehendere Behandlung der hier entwickelten Ansichten, zugleich mit Kritik der Säureliteratur und zahlreichen Tabellen wird folgen.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1885

Band/Volume: [3](#)

Autor(en)/Author(s): Warburg Otto

Artikel/Article: [Ueber die Stellung der organischen Säuren im Stoffwechsel der Pflanzen. 280-289](#)