Einfluß des Welkens auf die Atmung der Pflanzen.

Von **W. S. Iljin.**

Gegenwärtige Arbeit ist eine der von mir zwecks Prüfung des Einflusses von Wassermangel auf den Verlauf physiologischer Prozesse ausgeführten Untersuchungen. Ungenügende Wasserzufuhr beeinflußt die Entwicklung der Pflanze in hohem Grade: es bilden sich nicht nur unentwickelte Exemplare, sondern es ändern sich der ganze Vegetationsgang und die Form der zum Vorschein kommenden Organe. Jedoch ist dieser Zusammenhang zwischen der zugeführten Wassermenge und dem Entwicklungsverlauf von rein äußerlicher Natur, die inneren physiologischen Prozesse, die gewisse Resultate herbeiführen, bleiben indes unaufgeklärt. Die physiologischen Funktionen, welche durch Wassermangel beeinflußt werden, sind äußerst verschiedenartig, und es wird ungeheure Arbeit erforderlich sein, um diese Frage in ihrem ganzen Umfang zu erfassen.

Die von mir in einer früheren Arbeit[1]) angegebenen Beobachtungen zeigten, daß der Wasserverlust bei wachsenden Pflanzen während Trockenperioden sehr weit gehen kann; die Pflanze ist infolge der Trockenheit des Bodens und der Luft nicht imstande, den Wasserverlust durch Transpiration zu ersetzen, und es fehlt ihr dann ¼, ⅓ und sogar ½ des normalen Wassergehaltes; dies wird sofort an dem äußeren Aussehen der Pflanze kenntlich, die Blätter derselben verwelken. In diesem Zustande kann die Pflanze nicht nur stunden-, sondern sogar tagelang verbleiben; die nächtliche Kühle reicht nicht aus, um eine Rückkehr zum normalen Zustande zu ermöglichen. In Dürreperioden hat man Gelegenheit, zu beobachten, daß bei wachsenden Pflanzen die Blätter während einiger Tage, sowohl am Tage, als auch nachts, welk bleiben. Selbstverständlich kann zu dieser Zeit das Leben der Pflanze keinen normalen Verlauf nehmen.

---

1) Iljin, W. S., Der Einfluß des Wassermangels auf die Kohlenstoffassimilation durch die Pflanzen.

Es dürfte von hohem Interesse sein, den Einfluß der Dürre auf den Fortgang der Dissimilation zu studieren. Am einfachsten und anschaulichsten tritt die Dissimilation in der Atmung, die im Ausscheiden von Kohlensäure besteht, zutage. Es können natürlich unter dem Einfluß der Dürre auch andere Prozesse derselben Ordnung, die ebenso wichtig für das Leben der Pflanze sind, entstehen, jedoch ist dieser Vorgang schon aus dem Grunde von besonderer Bedeutung, weil hierbei ein derartig wichtiges Produkt, wie Kohlenstoff, endgültig verloren geht und die von der Pflanze mit großer Mühe angesammelte Energie verschwindet; überhaupt bedeutet dieser Prozeß einen Aufwand einer äußerst wichtigen organischen Substanz.

In der Mehrzahl der Fälle wird angenommen, daß bei Entwässerung eines Pflanzenorgans die Atmungsenergie stark herabgesetzt wird, was in anschaulicher Weise durch das Beispiel mit der Steigerung der Atmungsenergie bei aufgeweichten Samen bestätigt wird; in trockenem Zustande scheiden dieselben fast gar keine Kohlensäure aus, in aufgeweichtem Zustande dagegen erreicht der Kohlensäureverbrauch beträchtliche Mengen. Über den Einfluß der äußeren Faktoren äußert sich Czapek[1]) folgendermaßen: „Für normal vegetierende Pflanzen ist das Maximum der Atmung im Zustande ungestörter Turgeszenz vorhanden“. In den Versuchen von Kolkwitz[2]) produzierten Gerstenkörner von 10—11 % Wassergehalt in 24 Stunden 0,33—1,50 mg CO_2 pro Kilogramm; bei 33 % Wassergehalt scheidet die Gerste schon 200 mg CO_2 binnen 24 Stunden aus. Aus den Versuchen von Ovam[3]) an Avena geht hervor, daß 2,8 kg Körner von 9,2 % Wassergehalt in 4 Monaten sukzessive 0,12—0,07—0,08—0,10 g CO_2 abgaben und erst bei 18,6 % Wassergehalt 12,46—8,57—6,36—4,41 g CO_2 auschieden.

Bei der Entwässerung von Pflanzenorganen muß man aber zwei Momente unterscheiden, unmittelbare Wasserentziehung aus dem lebendigen Kolloid und eine solche aus dem Zellsaft. Im ersten Falle verschwindet das vom Kolloid aufgesaugte Wasser, welches einen Teil der lebendigen Substanz bildet, im zweiten Falle dagegen findet, wenigstens in den Anfangsstadien, eine Zellsaftkonzentration statt. Derselbe Effekt läßt sich nicht durch Entwässerung, sondern durch Einführung von im Zellsaft löslichen Substanzen erreichen; hier wird es sich bereits um den Einfluß hoher Konzentrationen handeln. Die Änderung des Wassergehaltes im aufquellenden und trocken werdenden Samen, wenn das

1) Czapek, F., Biochemie der Pflanzen, III. Bd., 1921.
2) Kolkwitz, Bericht. d. deutsch. botan. Gesellsch. 19, 1901.
3) Qvam, Jahresber. Ver. angew. Botan. f. 1906.

Wasser mit dem Kolloid der Zelle in Verbindung tritt oder dasselbe aus den saftigen Teilen, wo es zum größten Teil im Zellsaft konzentriert ist, wird zu vollständig verschiedenen Folgen führen. Beim Welkwerden des Parenchymgewebes müssen aus der Zelle sehr große Wassermengen verschwinden, ehe ein Austrocknen des lebendigen Kolloids eintritt. Aus diesem Grunde berechtigt die allgemein bekannte Tatsache, daß beim Trockenwerden von Samen die Atmung fast vollständig aufhört, beim Quellen aber in bedeutendem Maße zunimmt, nicht zur Behauptung, daß der Wasserverlust beim Blatt oder bei einem ähnlichen Organ ebenfalls von Anfang an die Atmungsenergie beeinträchtigt. Es gibt ferner eine ganze Reihe Erwägungen die Veranlassung zur Annahme, daß äußere, die Entwicklung des Organismus hemmende Faktoren, eine Steigerung der Dissimilationsprozesse mit sich ziehen.

Die Versuche über den Verlust der organischen Substanz beim Dissimilationsprozeß wurden auf dreierlei Methoden angestellt. In der großen Mehrzahl wurden die zu untersuchenden Objekte in abgeschlossene Räume hineingebracht, welche ununterbrochen von frischer, kohlensäurefreier Luft durchzogen wurden; die durch die Organe ausgeschiedene Kohlensäure wurde durch $Ba(OH)_2$ in Pettenkofer-Röhren absorbiert; in anderen Fällen wurde die von der Pflanze in abgeschlossenen Räumen ausgeschiedene Kohlensäuremenge mit Hilfe des Polowzewschen Apparats bestimmt; oder es wurde endlich die Substanzabnahme unmittelbar durch Wägung ermittelt.

Untersuchen wir zunächst die Frage, in welcher Weise der Wassergehalt die Atmungsenergie von Samen beeinflußt. Der erste Versuch wurde an Weizenähren (Triticum sativum hordeiforme) zu verschiedener Zeit gesät, ausgeführt. Die Samen in den jüngeren Ähren befanden sich im Stadium der frühen Milchreife und enthielten auf 100 Teile Trockengewicht 203 Teile Wasser; die reifen Samen waren vollständig fertig und enthielten nur 30 Teile Wasser. In dunkle Reagenzgläser wurden je zwei Ähren hineingebracht, mit Hilfe von Quecksilber verschlossen und im Laboratorium während 3 Stunden behalten. Es wurden Samen von neun verschiedenen Saatzeiten geprüft. Unreife Ähren atmeten äußerst energisch und die Analyse zeigte (Tabelle 1) daß sie im Laufe der 3 Stunden bis zu 15% CO_2 ausgeschieden hatten; bei vollständig reifen betrug diese Zahl nur 0,6%. Doch nicht alle Ähren hatten ein und dieselbe lebendige Masse, und ist die Prozentzahl der ausgeschiedenen Kohlensäure nicht für die Atmungsenergie charakteristisch; sondern man muß eine Umrechnung auf irgendeine vergleichbare Einheit vornehmen. Als diese Einheit

wurden 100 Teile Trockensubstanz gewählt. Nimmt man an, daß bei der Atmung hauptsächlich Kohlehydrate aufgewendet werden, so ist in der Tabelle um den Aufwand der organischen Bestände nicht nur qualitativ, sondern auch quantitativ zu bestimmen, ausgerechnet, wieviel Kohlehydrate von der Formel des Monosaccharids ($C_6H_{12}O_6$) verbraucht werden, um die sich bei der Analyse bildende Kohlensäuremenge auszuscheiden. Die letzte Kolonne zeigt, wie sich die Dissimilationsenergie mit Zunahme des Wassergehaltes steigert, wobei die Atmung der am wenigsten wasserhaltigen Ähren gleich 1 angenommen wurde. Aus diesen Zahlen ist zu ersehen, daß der Wassergehalt einen ungeheuren Einfluß auf die Atmungsenergie ausübt; trockene Samen atmeten 63 mal schwächer, als unreife; die ersteren verloren im Laufe von 24 Stunden nur 0,057 %, die letzteren dagegen 3,59 %; die Atmung steigt mit Vergrößerung des Wassergehaltes im Samen schroff an.

Tabelle 1.

Wassergehalt auf 100 Teile Trockengewicht	CO_2-Ausscheidung in %	Kohlehydratverbrauch in Grammen	Verhältnis
30	0,60	0,057	1,0
35	2,14	0,175	3,1
45	3,06	0,318	5,6
57	5,89	0,548	9,7
86	13,40	1,24	21,9
100	11,50	1,24	21,9
118	14,76	1,83	32,3
116	15,54	1,88	33,1
203	8,64	3,59	63,4

In Tabelle 2 sind die Ergebnisse der an den Samen des Weizens angestellten Versuche zusammengefaßt, wobei die Samen in mit schwarzem Papier eingeschlagenen und dem Sonnenlichte ausgesetzte Glasrohre

Tabelle 2.

	Nr. 1 22. Juli	Nr. 2 23. Juli		Nr. 3 26. Juli	
	Milchreife	Milchreife	Wachsreife	Milchreife	Wachsreife
Gewicht von 1000 Samen	10,0	7,66	25,6	12,0	27,6
Wassergehalt auf 100 Teile Trockengewicht	123	255	86	117	64
Kohlehydratverbrauch	182	176	65	260	40
Gewichtsverlust in 24 Std.	15,6%	14,6%	4,1%	12,3%	1,1%

gelegt wurden. Im ersten und zweiten Versuch betrug die Innentemperatur der Röhre 30° C, im dritten aber 35° C. Die Röhren wurden dauernd von frischer kohlensäurefreier Luft durchströmt. Die von den lebenden Zellen ausgeschiedene Kohlensäure wurde durch

$Ba(OH)_2$ in Pettenkofer-Röhren absorbiert. Versuch Nr. 1 dauerte 1 Stunde, Nr. 2 und Nr. 3 je 2 Stunden. Bei der gegebenen Weizensorte betrug das Trockengewicht von 1000 vollständig reifen Körnern 276 gr. Im Versuche am 22. Juli waren die Samen etwa ein Drittel reif und enthielten 123 Teile Wasser. Der Verlust an plastischem Material erreichte bei denselben eine kolossale Größe, und zwar 15,6 % des Trockengewichtes. In dem am 23. Juli ausgeführten Versuche war eine Portion Samen fast vollkommen reif, und es entsprachen hier 100 Teilen Trockengewicht 86 Teile Wasser; bei einer anderen Portion, etwa ein Viertel reif, waren 255 Teile Wasser vorhanden. Der unvollendeten Reife und dem größeren Wassergehalt entsprechend, war die Atmungsenergie der jungen Samen mehr als dreimal intensiver als diejenige der reifen Körner. In einem dritten Versuch wurden endlich fast reife und milchreife Samen verglichen. Letztere waren aber etwas älter als in den vorhergegangenen Beobachtungen. Der Unterschied in der Atmungsenergie zwischen den zwei Portionen war sehr bedeutend, reife Körner atmeten elfmal schwächer als die unreifen.

Ich will noch einen Versuch erwähnen, wo sechs Portionen untersucht und deren Analysen zweimal nach je 3 Stunden ausgeführt wurden. Jede Portion bestand aus vier Ähren. Zwei Portionen enthielten wachsreife Samen und betrug ihr Kohlehydratverbrauch in 24 Stunden = 2,7 %; zwei Portionen hatten milchreife Samen, und ihr Verbrauch war = 4,6 %; bei zwei anderen Portionen fingen die Körner erst an zu schwellen, und der Aufwand betrug 7,6 %. Parallel ausgeführte Analysen lieferten fast übereinstimmende Resultate, und die Atmungsintensität nach dem ersten und zweiten Zeitraum war gleich groß. Obgleich dieser Versuch nichts prinzipiell Neues ergab, so bestätigte er doch die Resultate der vorhergehenden Beobachtungen — die Atmungsenergie der Samen sinkt mit dem fortschreitenden Reifen.

In den oben angeführten Fällen könnte die Atmungsenergie nicht durch den Wassergehalt des Samens, sondern durch andere Ursachen beeinflußt werden, und zwar durch die Änderung der Lebensfähigkeit, welche mit dem fortschreitenden Reifen mehr und mehr abnimmt. In diesem Falle liegt die Hauptursache nicht in der Entwässerung, sondern in anderen inneren Besonderheiten der uns unbekannten Plasmaeigenschaften. Es sind dies Erscheinungen ungefähr derselben Ordnung, wie die den Entwicklungsgang des ganzen Organismus und die eigenartige Entwicklung seiner einzelnen Teile regierenden; z. B. haben junge Blätter eine größere Wachstumsenergie inne als ausgewachsene; die Spaltung eines Teiles der Zellen dauert ununterbrochen fort, die

anderen stellen dagegen ihre Vermehrung ein und können diese oder jene spezifische Struktur annehmen usw. Ebenso ist auch die Atmungsenergie der wachsenden Zellen größer als bei ruhenden oder nicht mehr wachsenden. In bezug auf die Weizensamen könnte man annehmen, daß den in den ersten Stadien der Reife befindlichen Samen, von dem Wassergehalt völlig abgesehen, größere Lebensfähigkeit zukommt: z. B. finden bei denselben die Entwicklung des jungen Keimlinges, die Speicherung von Reservesubstanzen und die Formationsprozesse statt; je mehr sie sich aber dem Ruhezustand nähern, desto mehr erlöschen die verschiedenen Lebensäußerungen. Zu einer richtigeren Lösung der Frage gelangt man, wenn mehrere parallele, gleich reife, jedoch verschiedene Wassermengen enthaltende Samenportionen untereinander verglichen werden.

Ein solcher Versuch wurde z. B. am 28. Juli angestellt, wo sechs Portionen Weizenähren im Zustande weicher Wachsreife untersucht wurden. Jede Portion bestand aus vier Ähren. In zwei Portionen war der Wassergehalt normal, und der Kohlehydratverbrauch betrug 3,6; zwei Portionen wurden vor Beginn des Versuches ohne Wasserzutritt gehalten und verloren 12% Wasser, der Kohlehydratverbrauch bei der einen Portion betrug 3,6, bei der anderen 3,2; die fünfte Portion verlor 34% Wasser, und der Kohlehydratverbrauch war 2,8; die sechste Portion verlor 35%, und der Kohlehydratverbrauch war 2,0. Auf Grund dieser Zahlen geurteilt, vermag nur die Verminderung der Wassermengen die Atmungsenergie in bedeutendem Maße herabzusetzen.

Am 4. Juli wurde ein ähnliches Experiment mit den Ähren von Triticum sativum lutescens, reine Linie, ausgeführt. Die Samen begannen erst anzuschwellen. Der Versuch wurde zweimal nach je zwei Stunden vorgenommen. Wie aus den unten angeführten Zahlen (Tabelle 3) zu ersehen ist, ruft die Entwässerung in ihren Anfangsstadien nicht nur keine Atmungsschwächung hervor, sondern steigert sogar dieselbe, und nur ein bedeutender Wasserverlust führte zu einer starken Hemmung; gegen Ende verminderte sich die Atmung um die Hälfte.

Noch ein Versuch wurde an demselben Weizen angestellt, wobei für jede Portion je 10 Ähren genommen wurden. Zwei Portionen blieben frisch, die übrigen verwelkten (s. Tabelle 4). Bei einem Wasserverlust von $^1/_3$ verringerte sich die Atmung um die Hälfte.

Die drei angeführten Versuche beweisen klar und deutlich, daß starke Entwässerung einen einschneidenden Einfluß auf die Atmungsenergie ausübt. Jedoch erleidet diese Folgerung eine Änderung, so-

bald man nicht die Ähren allein, sondern die ganze Pflanze mit zahlreichen saftigen Teilen der Prüfung unterzieht, wie es im nachfolgenden Versuche mit demselben Weizen gemacht wurde. Die Samen befanden

Tabelle 3.

Wasserverlust	Kohlehydratverbrauch	Verhältnis
0	2,9	1,00
3,5%	3,6	1,24
11%	3,3	1,14
24%	2,4	0,83
32%	2,0	0,69
45%	1,4	0,48

Tabelle 4.

Wasserverlust	Kohlehydratverbrauch	Verhältnis
0	8,9	100
0	8,7	98
25%	7,2	81
28%	6,1	69
32%	4,7	53
34%	4,3	48

sich nur im ersten Reifestadium; jede Portion schloß in sich je sieben Pflanzen ohne Wurzeln ein. Zwei Portionen waren frisch, vier verwelkten in verschiedenem Maße. Aus den Zahlenangaben (Tabelle 5)

Tabelle 5.

Wasserverlust	Kohlehydratverbrauch	Verhältnis
0	3,0	100
0	3,0	100
13%	2,8	93
13%	2,9	96
21%	2,8	93
22%	2,8	93

Tabelle 6.

Wasserverlust	Kohlehydratverbrauch	Verhältnis
0	5,0	96
0	5,4	104
12%	5,9	114
23%	5,9	114
32%	5,0	96
46%	5,6	108

geht hervor, daß ungeachtet des bedeutenden Wasserverlustes sich keine Abnahme der Atmungsenergie beobachten ließ. Ist die vorhergehende Folgerung, daß der Wasserverlust in den Ähren deren Atmungsenergie herabsetzt, richtig, woran zu zweifeln kein Grund besteht, so können die Ergebnisse des letzten Versuches nur dadurch gedeutet werden, daß die vegetativen saftigen Organe auf die Entwässerung ganz anders als die Samen reagieren. Sie verringern bei Wasserverlust entweder vollständig die Dissimilation oder steigern sogar dieselbe.

Zwecks Kontrolle der ausgesprochenen Voraussetzungen wurden Atmungsversuche an oberirdischen Teilen noch ährenfreien Weizens

angestellt. Von sechs Portionen, je 15 Exemplare, bleiben zwei frisch, die übrigen verwelken (Tabelle 6). Die Beobachtungen wurden an jeder Portion dreimal vorgenommen. Trotz des Umstandes, daß das Welken 46% erreichte, ließ sich bei den Pflanzen nicht nur keine Atmungsabschwächung feststellen, sondern es offenbarte sich im Gegenteil eine gewisse Neigung zu deren Steigerung.

Im nachfolgenden führe ich drei Versuche an, in denen nur Blätter untersucht wurden; hierbei atmeten zwecks Ausschaltung von individuellen Schwankungen ein und dieselben Blätter zunächst in frischem, dann in welkem Zustande. Die Beobachtungen wurden zweimal vorgenommen — nach der ersten Beobachtungsreihe blieben sämtliche sechs Portionen frisch, hernach verwelkten drei von denselben in bedeutendem Grade; dann wurde die Atmungsenergie aller Blätter erneut während desselben Zeitraumes gemessen. Also atmet die eine Hälfte bei der zweiten Beobachtungsreihe in frischem, die andere in welkem Zustande. In Anbetracht dessen, daß zur ersten Taghälfte die Temperatur im Laboratorium überhaupt höher als zur zweiten war, war auch die Ausscheidung der Kohlensäure am Anfang bedeutender als nachher. Bemerkenswert ist der Umstand (Tabelle 7), daß bei frisch gebliebenen Blättern bei Wiederholung der Beobachtung die Atmung in stärkerem Grade abnahm, als es bei welk gewesenen Blättern der Fall gewesen. Besonders deutlich ist das im zweiten und dritten Versuche zum Ausdruck gelangt. Folglich verursacht der Wasserverlust nicht nur keine Dissimilationsabschwächung, sondern ruft im Gegenteil deren Steigerung hervor. Noch eine Einzelheit ist bemerkenswert: im zweiten und dritten Versuche atmeten die ersten drei Blätterportionen, die im nachfolgenden nicht verwelkten, nach Verlauf des ersten Zeitraumes ebenso energisch, wie die drei anderen, die nachher entwässert

Tabelle 7.

1. Beobachtung		2. Beobachtung		Verhältnis
Blätterzustand	Kohlehydratverbrauch	Blätterzustand	Kohlehydratverbrauch	
frisch	16,1	frisch	14,1	100 : 87
„	14,2	„	12,2	100 : 86
„	13,7	„	12,2	100 : 90
frisch	17,7	welk	14,7	100 : 83
„	14,7	„	12,4	100 : 85
„	13,3	„	13,0	100 : 97
frisch	14,9	frisch	11,2	100 : 75
„	16,1	„	12,2	100 : 76
„	14,7	„	12,0	100 : 82
frisch	17,7	welk	14,2	100 : 71
„	13,2	„	12,2	100 : 92
„	15,7	„	14,3	100 : 94
frisch	25,2	frisch	19,4	100 : 77
„	22,6	„	18,7	100 : 82
„	23,4	„	19,9	100 : 85
frisch	25,4	welk	23,4	100 : 92
„	23,4	„	21,1	100 : 90
„	22,1	„	21,2	100 : 96

werden sollten. Während des zweiten Versuchszeitraumes tritt zwischen den einen und den anderen bereits ein wesentlicher Unterschied zutage, die drei verwelkten ergeben in Summe einen größeren Betrag als die drei frisch gebliebenen.

Außer dem Weizen wurden auch andere Pflanzen untersucht. Um nach Möglichkeit den Einfluß individueller Schwankungen auszugleichen, wurde, so gut es ging, gleichartiges Material gewählt und jede Portion aus einer großen Blätterzahl zusammengestellt. In der Mehrzahl wurden die Pflanzen in drei Gruppen geteilt, von denen jede aus zwei Portionen „a“ und „b“ bestand. Bei Pflanzen mit gegenständigen Blättern wurde ein Blatt des Paares in die Portion „a“, das andere in „b“ einverleibt. Wechselständige und genügend kräftige Blätter wurden längs der mittleren Ader zerschnitten und ging eine Hälfte in die Portion „a“, die andere in „b“. Die Portion „a“ blieb frisch, „b“ verwelkte. Auf diese Weise ließ sich das gleichförmigste Material erzielen, welches den geringsten Fehlerprozent lieferte. Nur an einigen Pflanzen, welche zu kleine wechselständige Blätter hatten, konnte diese Methode nicht angewandt werden. Schließlich wurde in einigen Versuchen Gebrauch von einer Methode gemacht, die derjenigen bei den Weizenblättern angewandten ähnlich war; die Blätter wurden in sechs Portionen unterteilt, in der ersten Versuchshälfte atmeten alle in frischem Zustande, hierauf verwelkten drei von ihnen und schließlich wurde die Atmungsenergie sämtlicher Blätter untersucht. In letzterem Falle atmete ein und dasselbe Objekt sowohl in frischem, als auch in verwelktem Zustande.

Um sich zu vergegenwärtigen, in welchem Maße der Fehlerprozent bei sorgfältigerer Materialauswahl abnimmt, will ich zunächst auf die Kontrollversuche, in denen gegenständige Blätter, die Hälften eines und desselben Blattes und Blätter verschiedener Ordnung untereinander verglichen wurden, eingehen. Im Versuche mit den gegenständigen Blättern von Salvia silvestris erhielt ich folgende Verhältnisreihe für einzelne Paare: 1,00 : 1,07; 1,00 : 1,02; 1,00 : 1,02; d. h. betrug in diesen Versuchen der prozentuale Fehler 2 und 7 %. Beim Vergleiche von Blättern verschiedener Paare, wobei die Atmungsenergie der schwächer atmenden Blätterportion gleich 1,00 angenommen wurde, begegnen wir bedeutenderen Differenzen: 1,00—1,07—1,17—1,17—1,19—1,19; d. h. der Fehler erreicht 19 %.

Im Versuche mit Bidens tripartitus erhalten wir für einzelne Paare 1,00 : 1,07; 1,00 : 1,03; 1,00 : 1,03; und für verschiedene Portionen 1,00; 1,05; 1,05; 1,07; 1,09; 1,09. Ferner folgen Versuche

mit verschiedenen Blatthälften; für Geranium collinum ergab sich folgende Verhältnisreihe zwischen den verschiedene Hälften eines und desselben Blattes enthaltenden Portionen: 1,00 : 1,02; 1,00 : 1,03; 1,00 : 1,05, d. h. der Fehler betrug 2,3 und 5%. Die Portionen verschiedener Blätter ein und derselben Pflanze ergaben bereits größere Differenzen: 1,00 : 1,02 : 1,05 : 1,08 : 1,08 : 1,14; hier erreichte der Fehler bis 14%. Noch schroffere Unterschiede finden wir bei Centaurea scabiosa, bei welcher die Blätter überhaupt einen ziemlich wesentlichen Unterschied aufweisen; die Gegensätze zwischen den einzelnen Blatthälften sind gering: 1,00 : 1,01; 1,00 : 1,02; 1,00 : 1,06; während der Unterschied bei verschiedenen Blattportionen sehr groß ist: 1,00 : 1,06; 1,30 : 1,32 : 1,40 : 1,43, d. h. der Fehler geht bis zu 43%, was natürlich in dem Umstand eine Erklärung findet, daß das Material nicht gleichförmig war.

Es muß beachtet werden, daß sowohl in den eben beschriebenen, als auch in sämtlichen nachfolgenden Versuchen als Einheit 100 g Trockengewicht und 24 Stunden gewählt wurden; die sich ergebende Zahl zeigte, welches Quantum von Kohlehydraten ($C_6H_{12}O_6$) die Pflanze binnen 24 Stunden pro 100 g Trockengewicht verbrauchte; diese Zahl charakterisiert den Verlust in 24 Stunden in Prozent. Und aus diesen Zahlen wurden bereits die Verhältnisse ausgerechnet. Die den absoluten Gewichtsverlust angebenden Zahlen sind gewiß von großem Interesse und ich werde dieselben am Ende für jede Pflanze aufstellen; im zunächstfolgenden werde ich aber der Kürze und Anschaulichkeit halber von den Verhältniszahlen Gebrauch machen.

Zum Studium des Einflusses der Entwässerung auf die Atmungsenergie der Blätter wurde eine große Anzahl von Arten untersucht. Auf Grund der Versuchsergebnisse lassen sich die Pflanzen in zwei Gruppen einteilen, bei den einen steigert sich mit fortschreitendem Wasserverlust die Dissimilation; bei den anderen aber tritt keine derartige Steigerung zutage, sondern läßt sich im Gegenteil eine Tendenz zur Abschwächung feststellen. Den ersteren Typus findet man öfters unter Bewohnern von feuchten Ortschaften, den zweiten unter den Xerophyten. Zur Erlangung von endgültigen Schlüssen in dieser Richtung sind jedoch speziell angestellte und eingehend ausgeführte Versuche erforderlich.

Nunmehr gehe ich zur Prüfung der Versuchsergebnisse über. An Ranunculus repens wurden zwei Versuche angestellt, in einem Falle wurden die Blätter von strömender Luft umspült, in dem anderen auf die Dauer von 4 Stunden in einen abgeschlossenen Raum hineingebracht; in beiden Fällen lieferten sowohl die absoluten, als auch die

relativen Zahlengrößen ein und denselben Wert. In jedem einzelnen Versuche blieben zwei Blätterportionen frisch und verwelkten vier in verschiedenem Maße. Die mittlere Atmungsenergie frischer Blätter wurde als Einheit gewählt. In strömender Luft betrug die Atmung der frischen Blätter 0,97 und 1,03, die Atmung derjenigen, die 29% Wasser verloren hatten = 1,65, bei 31% Wasserverlust = 1,74, bei 37% = 1,74, bei 41% = 1,78, d. h. nahm die Dissimilation bei bedeutendem Wasserverlust nicht nur keinen geringeren Wert an, sondern stieg gewaltig an und erreichte 78%. In den in abgeschlossenen Räumen ausgeführten Versuchen haben wir bei frischen Blättern 0,98 und 1,02, bei 7% Wasserverlust = 1,07, bei 22% = 1,27, bei 28% = 1,45 und bei 34% = 1,66, d. h. wiederum eine schroffe Zunahme bis zu 68%, verursacht durch das Welken. Es ist zu beachten, daß die Blätter hierbei ihren Turgor vollständig einbüßen und dem äußeren Aussehen nach eher Lappen, als lebendigen Objekten ähnlich sind.

Eine gleiche Atmungsstimulation bei Entwässerung offenbaren die Blätter von Bidens tripartitus. Hierbei wurde von der Methode der gegenständigen Blätter Gebrauch gemacht; die Pflanzen wurden in Gruppen gesondert; eine jede der letzteren umfaßte einige Exemplare; es wurden nur frische und gesunde Blätter angewandt, das eine Blatt aus dem Paar wurde der Portion „a“, das andere der Portion „b“ einverleibt, wobei die letzteren dem Welken ausgesetzt wurden. Aus dem Kontrollversuche hatten wir gesehen, daß der Unterschied zwischen den gegenständigen 3 und 7% betrug, in gegenwärtigem Versuche aber ergaben sich folgende Verhältnisse: bei 19% Wasserverlust = 100:1,53, bei 34% = 1,00:1,46 und bei 43% = 1,00:1,34, folglich nahm die Dissimilation von $^1/_3$ auf $^1/_2$ zu.

Im Versuche mit Rumex confertus wurde die Methode der Hälften angewandt, und war das Resultat dem vorhergehenden ähnlich. Bei 26% Wasserverlust = 1,00:1,37, bei 43% = 1,00:1,30 und endlich bei 65% = 1,00:1,36. In diesem Falle erreichte die Entwässerung eine gewaltige Größe, es blieb nur $^1/_3$ des Wassergehaltes zurück, und doch blieb dessenungeachtet die Atmungsenergie bedeutend über der normalen.

Ferner folgt ein Versuch mit Trifolium pratense, der nach derselben Methode ausgeführt wurde. Bei geringem Wasserverlust von 26% nahm die Atmungsenergie fast gar nicht zu, und das Verhältnis war = 1,00:1,06; bei 34% = 1,00:1,26, also ebenfalls eine Steigerung; auch bei 42% Verlust haben wir 1,00:1,30.

Der Versuch mit Cirsium canum nach der Methode der Hälften wurde zweimal wiederholt, einmal verursachte der geringe Wasserverlust von 21% keine Steigerung, und das Verhältnis betrug 1,00:106; mit der Entwässerungszunahme steigert sich auch die Dissimilation, so haben wir bei 36% Wasserverlust = 1,00:1,39 und bei 52% = 1,00:1,49.

Eine nicht so bedeutende, doch immerhin deutlich ausgeprägte Verstärkung lieferte Geranium collinum: bei 23%, Wasserverlust haben wir = 1,00:1,22, bei 32% = 1,00:1,23 und bei 61% = 1,00:1,16.

Mentha arvensis zeigte sich gleich wie eine Ausnahme, jedoch kann das daher kommen, daß die Entwässerung derselben verhältnismäßig gering war, und zwar 23%, 25% und 33%, dementsprechend ergab sich = 1,00:1,04; 1,00:1,07 und 1,00:1,08.

Anders verhalten sich die an trockenen Stellen wachsenden Pflanzen, hier findet keine Dissimilation statt und läßt sich sogar zeitweise eine Hemmung beim Welken beobachten, was bei der obenbeschriebenen Gruppe sich nicht feststellen ließ.

An Centaurea scabiosa wurden zwei Versuche angestellt; in dem einen wurden ganze Blätter, in sechs Portionen eingeteilt, untersucht; zwei von ihnen blieben frisch, den vier übrigen wurde Wasser in folgenden Mengen entzogen: 39%, 41%, 47%, 50%. Wird als Einheit das Mittel aus der Atmungsenergie zweier frischer Portionen gewählt, so ergibt sich folgende Verhältnisreihe: 0,85; 1,15; 0,96; 1,00; 1,11; 1,09, d. h. die Entwässerung rief keinerlei Effekt hervor. In einem anderen Falle wurden alle Blätter in drei Gruppen eingeteilt und jedes Blatt entzwei geschnitten; die eine Hälfte wird in die Portion „a“ eingereiht und bleibt frisch, die andere in die Portion „b“ und verwelkt; der Wasserverlust beträgt in der I. Gruppe 29%, in der II. 41% und in der III. 52%; das Verhältnis zwischen der Atmungsenergie von „a“ und „b“ ist: in Gruppe I = 1,00:0,98, in II = 1,00:0,84 und in III = 1,00:0,85, d. h. es ließ sich überall eine Tendenz zur Schwächung beobachten.

Ein analoges Bild bietet Salvia silvestris, welche in den Steppen Südrußlands gut gedeiht. Nachdem die Pflanzen in drei Gruppen verteilt waren, wurde aus jeder Gruppe je ein gegenständiges Blatt in die Portion „a“, das andere in die Portion „b“ eingereiht; diese letzteren werden welk. Der Wasserverlust in der I. Gruppe = 29%, in der II. = 35% und in der III. = 46%; das Verhältnis zwischen der Atmungsenergie von „a“ und „b“ in Gruppe I = 1,00:0,94, in II = 1,00:1,07 und in

III = 1,00:0,86; es ist weder eine scharf ausgeprägte Steigerung, noch eine Abschwächung vorhanden.

Dasselbe ersehen wir aus den Versuchen an Statice Gmelini, welche an trockenen Steppenabhängen wächst. Hier wurde die Methode der Hälften angewandt; der Wasserverlust in Gruppe I = 45% das Verhältnis war 1,00:0,89; in II = 48% bzw. 1,00:1,09; in, III = 24% bzw. 1,00:1,00; in IV = 37% bzw. 1,00:1,06; in V = 49% bzw. 1,00:0,87.

Dasselbe ergab sich aus den Versuchen an Phlomis pungens, wobei die Methode der Hälften Anwendung fand. Der Wasserverlust betrug 37%, das Verhältnis war = 1,00:1,03; bei 29% entsprechend 100:1,11; bei 23% = 1,00:1,13.

Im vorhergehenden äußerte ich die Annahme, daß es gleichwie zwei Pflanzengruppen gibt, von denen die einen bei Wasserverlust eine Neigung zur Dissimilationsbeschleunigung offenbaren, die anderen dagegen diesen Effekt nicht hervorrufen. Zu den ersteren gehören die Bewohner feuchter Standorte, zu den zweiten die Xerophyten. Diese Annahme ist jedoch von hypothetischem Charakter und bedarf unbedingt einer eingehenden Behandlung. Betrachtet man nun die erste Pflanzengruppe, so kann man annehmen, daß bei Entwässerung die Pflanze verschiedene Stadien durchläuft; anfangs wird die Dissimilation gesteigert und erreicht allmählich ein Maximum, bei einem allzu großen Wasserverlust nimmt dieselbe ab und kommt unter den normalen Betrag. Es ist möglich, daß ein ähnlicher Reaktionsverlauf auch bei den Xerophyten nachgewiesen werden kann, nur müßte bei ihnen das Maximum niedriger liegen. Beachtenswert ist, daß der Wassergehalt bei denselben pro Einheit des Trockengewichtes in der Mehrzahl der Fälle unvergleichlich geringer ist als bei den Mesophyten, was von wesentlichem Einfluß auf den Gang des uns interessierenden Prozesses sein kann.

Bemerkenswert ist ein anderer Unterschied zwischen den Xerophyten und Mesophyten. Auf Grund ausgeführter Beobachtungen kommt man zur Annahme, daß der Aufwand der organischen Substanz bei letzteren in einem schnelleren Tempo vor sich geht. In dieser Richtung wurden ebenfalls zwei Versuche angestellt, doch war es infolge Mangel an Zubehör nicht möglich, gleichzeitig eine große Anzahl von Arten zu untersuchen. In einem Versuche wurden drei Steppen- und drei Wiesenpflanzen, in einem zweiten zwei Steppen- und drei Wiesenpflanzen geprüft. Mit jeder einzelnen Pflanzengruppe wurde der Versuch dreimal wiederholt, wobei jedes Mal neue Blätterportionen an-

gewandt wurden. Die Zahlenergebnisse ein und derselben Messung lassen sich vergleichen, wenn die äußeren Bedingungen, hauptsächlich die Temperatur, unverändert bleiben. Die Resultate sind in Tabelle 8 zusammengestellt. Aus den Zahlen ist zu ersehen, daß den Steppenarten eine geringere Atmungsenergie zukommt als den Wiesenarten; ein dreimal mit frischem Material wiederholter Versuch ergab keine Abweichung. Im allgemeinen verschwindet bei an feuchten Standorten wachsenden Pflanzen zwei- oder dreimal mehr organische Substanz als bei Bewohnern von trockenen Standorten. Diese Tatsache kann durch die spezielle Struktur der lebendigen Zellsubstanz erklärt und als Anpassungsfähigkeit an die Existenzbedingungen beurteilt werden. Ein geringer Verbrauch der organischen Substanz und insbesondere des Kohlenstoffes muß in dem Falle vorteilhaft sein, wo dessen Bildung mit großen Schwierigkeiten verknüpft ist. Andererseits können hier nicht eine spezielle Plasmastruktur, sondern rein mechanische Beziehungen zwischen lebenden und toten Elementen von Einfluß sein.

Tabelle 8.

	Kohlehydratverbrauch				Verhältnis
	1. Versuch	2. Versuch	3. Versuch	Mittel	
Centaurea scabiosa . . .	2,6	3,0	7,1	4,2	100
Statice gmelini	2,2	3,6	7.6	4,4	105
Artemisia austriaca . . .	3,1	4,1	6,5	4,6	110
Ranunculus repens . . .	4,2	4,7	9,2	5,9	141
Geranium collinum . . .	5,0	4,9	8,5	6,5	155
Bidens tripartitus . . .	4,1	5,9	10,9	7,0	167
Salsola kali	3,3	3,4	4,4	3,8	100
Phlomis pungens	3,9	3,6	8,1	5,2	137
Mentha arvensis	—	7,2	12,3	9,8	258
Bidens cernuus	5,9	8,0	11,5	8,5	224
Trifolium pratense . . .	7,7	7,2	17,1	10,7	282

In den Versuchen ist der Vergleich pro Trockengewichtseinheit durchgeführt, obgleich es bekannt ist, daß die Xerophyten mehr tote Teile besitzen, daß bei ihnen das Sklerenchym- und das Leitungsgewebe stärker entwickelt ist, die Haut dicker ist usw. Den dritten äußerst wichtigen Faktor der herabgesetzten Kohlensäureausscheidung bildet endlich der erschwerte Gaswechsel, bei den Xerophyten ist die Ober-

flächenschicht stärker, die Gewebe sind kräftiger, die Oberfläche verhältnismäßig geringer, die Interzellulare weniger entwickelt usw. Es ist möglich, daß hier alle drei Faktoren zugleich einwirken, doch weisen meine Versuche eine verringerte Dissimilation bei an trockenen Stellen wachsenden Pflanzen nach; dies ist ein physiologisches Merkmal, welches sowohl in rein wissenschaftlichen Untersuchungen, als auch in landwirtschaftlicher Praxis eine wichtige Rolle spielen kann, es kann bei der Auswahl der einzelnen Arten für die Kultur in gewissen Gebieten und bestimmten Standorten von Nutzen sein.

Bei einem zu großen Skeptizismus könnte man sagen, daß die oben festgestellte Atmungsenergiesteigerung durch rein zufällige mit individuellen Ablenkungen zusammenhängende Schwankungen bewirkt würde. Vielleicht war der prozentuale Fehler so groß, daß die Abweichung innerhalb der Fehlergrenzen blieb, und daß alle Zahlen rein zufällige Werte darstellten. Doch war bei den Kontrollversuchen der Fehler niemals größer als 10 % und als Maximum lasse ich 15 % zu; die Atmung erfuhr indessen eine Steigerung von 40—60 und sogar über 70 %.

Um jeden Verdacht fernzuhalten, will ich noch vier Versuche beschreiben, zwei mit Rumex confertus, einen mit Ranunculus repens und einen mit Centaurea jacea. In diesen Versuchen wurden, ebenso wie in den drei vorhergehenden mit dem Weizen, ein und dieselben Blätter sowohl in frischem, als auch in welkem Zustande untersucht. Die Dauer des Versuches war in beiden Fällen dieselbe. Für jede Portion wurden Blätter abgeschnitten, die Blattstiele durch ein Loch im Stopfen in Wasser eingetaucht, die Blätter in dunkle sorgfältig abgeschlossene Kammern hineingebracht, wohin von einer Seite kohlensäurefreie Luft hineinströmte und vom anderen Ende abgesaugt und durch eine titrierte $Ba(OH)_2$-Lösung zwecks Absorption der bei der Atmung ausgeschiedenen CO_2 geleitet wurde. Nach Verlauf von einem gewissen Zeitraum (5—8 Stunden) wurde der Versuch unterbrochen, drei Portionen wurden in frischem Zustande behalten, und den drei anderen wurde die Wasserzufuhr abgeschnitten, wodurch die Blätter stark welk wurden; der Wasserverlust in der vierten Portion war hierbei verhältnismäßig gering, bedeutender war er in der fünften, und noch größer in der sechsten. Hierauf wurden sowohl die frischen, als auch die welken Blätter wiederum in Dunkelkammern eingeschlossen und die Atmungsenergie im Laufe derselben Zeit gemessen.

Im ersten Versuche atmeten, wie es aus Tabelle 9 ersichtlich ist, die frisch gebliebenen Blätter sowohl während der ersten, als auch

während der zweiten Versuchshälfte mit gleicher Energie. Dieser Umstand spricht dafür, daß die äußeren Bedingungen unverändert geblieben waren. Bei sämtlichen Portionen der zweiten Gruppe, welche verwelkten, stieg die Dissimilation bis auf 25—47% an. Im zweiten Versuche erlitt bei einer von den frisch gebliebenen Portionen die Atmung während der zweiten Versuchshälfte eine gewisse Abschwächung, die zweite und dritte Portion blieben fast unverändert; bei den welk

Tabelle 9.

	1. Beobachtung		2. Beobachtung		Verhältnis
	Blätterzustand	Kohlehydratverbrauch	Blätterzustand	Kohlehydratverbrauch	
Rumex confertus	frisch	6,0	frisch	6,0	100 : 100
	„	6,0	„	6,0	100 : 100
	frisch	5,8	welk	7,2	100 : 124
	„	8,0	„	10,8	100 : 135
	„	6,4	„	9,4	100 : 147
Rumex confertus	frisch	12,1	frisch	10,7	100 : 88
	„	8,8	„	8,6	100 : 98
	„	12,8	„	12,8	100 : 100
	frisch	13,4	welk	18,8	100 : 140
	„	10,7	„	15,4	100 : 144
	„	12,2	„	20,1	100 : 165
Ranunculus repens . . .	frisch	6,6	frisch	7,4	100 : 112
	„	6,6	„	7,4	100 : 112
	„	7,0	„	8,0	100 : 114
	frisch	8,2	welk	9,2	100 : 112
	„	6,6	„	8,0	100 : 121
	„	8,6	„	11,2	100 : 134
Centaurea scabiosa . . .	frisch	10,2	frisch	7,6	100 : 75
	„	7,2	„	6,2	100 : 86
	„	5,8	„	6,0	100 : 103
	frisch	10,0	welk	10,2	100 : 102
	„	9,2	„	11,2	100 : 122
	„	8,6	„	12,1	100 : 141

gewesenen Blättern trat ein plötzlicher Sprung aufwärts ein, die Zunahme betrug 40—64%. Folglich besteht für gegebene Pflanze gar

kein Zweifel mehr, daß Wasserverlust zur Beschleunigung der Zerfallprozesse führt. Dasselbe ist bei zwei anderen Pflanzen der Fall. Bei Ranunculus repens war die Atmungsenergie das zweite Mal überhaupt höher als das erste Mal, bei den zwei welk gewesenen Portionen aber war die Steigerung bedeutender als bei den frisch gebliebenen, d. h. außer den übrigen Faktoren (die Temperatur) kam der Wasserverlust zur Geltung. Die nicht welk gewesenen Blätter des Centaurea jacea bekundeten in der Mehrzahl der Fälle in der zweiten Versuchshälfte eine Tendenz zur Abschwächung, die welk gewesenen äußerten dagegen eine Steigerung, insbesondere die fünfte und sechste Portion.

Die oben beschriebenen Versuche bestätigen aufs neue, daß die Entwässerung von wasserreichen Organen die Atmungsenergie derselben in bedeutendem Maße steigern kann. Einen indirekten Beweis dafür finden wir in den Versuchen über den Einfluß konzentrierter Lösungen auf die Atmung. Maige und Nicolas[1]) konnten zeigen, daß die Keimlingsatmung durch osmotischen Einfluß innerhalb gewisser Grenzen gesteigert werden kann; höhere osmotische Wirkung setzt aber die Atmung herab. Auch die Atmung von Seeigeleiern fand Warburg[2]) durch osmotische Reize sehr erhöht.

Alle oben angeführten Versuche sprechen überzeugend genug davon, welch zerstörenden Einfluß die Dürre auf das Leben der Pflanze ausübt. In einer anderen von meinen Arbeiten hatte ich die durch die Dürre hervorgerufene starke Hemmung der Kohlenstoffassimilation nachgewiesen, hier aber sehen wir, daß sie ebenfalls seine Dissimilation stimuliert; überhaupt wirkt die Dürre sehr schädlich auf die Kohlenstoffernährung ein. Will man eine klare Vorstellung über die Lebensbedingungen der Pflanzen in Steppen, Halbwüsten und Wüsten, d. h. in Gegenden, wo Wassermangel eine große Rolle spielt, gewinnen, so muß den Dissimilationsprozessen äußerste Aufmerksamkeit zugewandt werden, denn gerade diese können ein tragisches Ende der Pflanze herbeiführen und derartige Bedingungen schaffen, daß in der Pflanze nicht nur keine Bildung von organischen Substanzen, sondern sogar ein lebhafter Verbrauch derselben stattfindet. Um den Ernst der Sachlage in dieser Beziehung zu beweisen, habe ich in Tabelle 10 die Zahlen aus den ausgeführten Versuchen zusammengestellt, welche zeigen, wieviel organische Substanz von der Pflanze beim Dissimilationsprozeß

---

1) Maige, A. u. Nicolas, G., Compt. rend. 147, 1908. — Rev. gén. Bot. 22, 1910. — Ann. Scienc. Nat. 12, 1910. — Bull. Soc. hist. nat. Afrique Nord 1, 1910.

2) Warburg, O., Zeitschr. physiol. Chemie 57, 1908; 60, 1909.

im Laufe von 24 Stunden verloren werden kann. Es wurde der Verlust der Kohlehydrate der Monosaccharidenformel berechnet, wobei die

Tabelle 10.

	Kohlehydratverbrauch in 24 Std. pro 100 Teile Trockengewicht	
	Frische Pflanzen	Welke Pflanzen
Triticum sativum-Körner .	1,1—2,2—2,4—2,4—2,6—4,1—4,1—4,7—5,0—6,4—6,7—7,8—9,2—12,3—14,6—15,6—15,8—16,1—21,2—**23,2**	
„ „ Ähren .	2,8—2,9—2,9—2,9—2,9—3,0—3,0—3,1—3,2—3,3—3,9—4,1—5,6—6,3—6,5—8,7—8,9—9,8—10,2—10,9—**11,6**	1,1—1,4—1,4—1,8—2,0—2,1—2,1—2,1—2,4—2,4—2,6—2,6—2,7—2,7—2,8—2,8—2,8—2,8—2,9—2,9—3,0—3,2—3,6—3,6—4,3—4,7—6,1—**7,2**
„ „ Stengel u. Blätter	2,6—2,6—2,8—2,8—4,0—4,1—4,3—4,4—4,9—5,1—5,4—5,7—**5,7**	3,8—4,4—4,6—4,7—5,3—5,6—5,6—5,6—5,8—6,0—**6,1**
Salsola kali	2,7—2,8—2,9—3,3—3,4—4,0—4,4—**4,7**	3,1—3,4—3,4—3,7—3,7—4,2—**4,4**
Artemisia austriaca . . .	3,1—3,2—3,4—4,0—4,1—4,2—4,4—**6,5**	3,0—3,0—3,0—3,1—3,8—4,0—**4,3**
Phlomis pungens	3,4—3,6—3,9—3,9—4,0—**8,1**	3,9—4,1—**4,3**
Statice gmelini	2,2—3,6—7,6—7,7—7,7—8,6—8,7—**9,6**	7,4—7,7—7,7—8,1—**10,4**
Centaurea scabiosa . . .	2,3—2,6—2,9—3,0—3,1—3,1—3,8—3,8—4,1—4,2—4,9—6,1—6,2—**7,1**	2,4—2,6—2,7—3,0—4,8—5,2—**5,2**
Salvia silvestris	3,6—3,8—4,2—4,2—4,3—4,3—7,8—8,2—**9,9**	6,7—8,8—**9,3**
Cirsium canum	2,2—2,3—2,4—3,1—3,6—**3,7**	2,7—2,8—2,9—3,8—4,3—**5,5**
Mentha arvensis	4,4—4,4—4,6—7,2—**12,3**	4,7—4,8—**4,8**
Trifolium pratense . . .	4,0—4,6—4,7—7,2—7,7—**17,1**	5,0—5,2—**5,8**
Geranium collinum . . .	4,6—4,9—4,9—5,0—5,0—8,5—17,0—17,8—**18,3**	5,6—5,8—6,0—17,4—18,3—**19,3**
Rumex confertus	4,7—5,3—5,7—6,0—6,0—6,0—5,8—6,0—6,4—8,0—8,6—8,8—10,7—10,7—12,1—12,2—12,8—12,8—**13,4**	6,1—7,2—7,2—7,8—9,4—10,8—15,4—18,8—**20,1**
Ranunculus repens . . .	4,2—4,7—5,2—5,5—7,4—7,7—**9,2**	8,1—8,9—9,3—9,3—9,5—9,6—11,0—**12,4**
Bidens tripartitus . . .	4,1—5,6—5,9—5,9—5,9—8,4—9,4—10,6—**10,9**	6,0—6,1—6,1—12,8—13,7—**14,2**
Bidens cernuus	5,9—8,0—**11,5**	

Zahlen angeben, wieviel von denselben pro 100 Teile Trockengewicht verloren gehen würden, falls die Pflanzenorgane mit experimentell be-

stimmter Intensität 24 Stunden lang atmeten. Die Mehrzahl der Versuche wurde bei ziemlich niedriger Temperatur im kühlen Laboratoriumsraum ausgeführt und nur in einigen Fällen nahm die Temperatur zu, zu welchem Zweck entweder der Apparat an heißen Tagen hinausgetragen oder die Beobachtungen in einem anderen Laboratorium von höherer Innentemperatur ausgeführt wurden. Die Zahlenwerte stammen nicht von den täglichen, sondern von den nach Verlauf von einigen Stunden gemachten Messungen, und erst aus diesen Zahlen wurde der Verbrauch pro 24 Stunden berechnet. Also geben die Zahlen an, wieviel organische Substanz aufgewendet werden würde, wenn die Atmung dieses Tempo im Laufe von 24 Stunden beibehalten hätte. Es können sämtliche Zahlen nicht den Anspruch erheben, absolute Werte darzustellen; die äußeren Bedingungen sind derartig mannigfaltig, die einzelnen Tage und Monate sind so sehr voneinander verschieden; nicht nur die Tages-, sondern auch die Nachttemperaturen können sich bedeutend voneinander unterscheiden; deshalb kann nur von Annäherungswerten die Rede sein, und ist man nur darauf angewiesen, sich vergegenwärtigen zu suchen, ob dieser sich in dem Verbrauch von organischer Substanz äußernder Lebensprozeß so wichtig ist, daß er von einschneidendem Einfluß auf die ganze Existenz der Pflanze sein kann. Und zwar liefern meine Versuche in dieser Hinsicht eine positive Antwort, der gewöhnliche Aufwand von organischer Substanz erreicht bei der Pflanze eine sehr bedeutende Größe, aus 285 hier angeführten Messungen ergab sich der mittlere Verbrauch pro 24 Stunden als 5,7 %. Jedoch wiederhole ich, daß die Mehrzahl der Versuche bei verhältnismäßig niedriger Temperatur angestellt wurden; daß dieser Umstand von wesentlichem Einfluß sein kann, geht bereits daraus hervor, daß Pflanzen, die bei verschiedenen Temperaturen untersucht wurden, voneinander sehr abweichende Resultate ergaben, so z. B. bei Geranium collinum in einem Versuche 4,6 %, in einem anderen dagegen, wo die Temperatur höher war = 18,3 %, aber bei Trifolium pratense = 4 % bzw. = 17,1 %, bei Bidens tripartitus = 4,1 % bzw. = 10,9 %, bei Mentha arvensis = 4,4 % bzw. = 12,3 %, bei Statice gmelini = 2,2 % bzw. = 9,6 % usw. In 38 Fällen verloren die Pflanzen mehr als 10 % und in 23 Fällen mehr als 15 % Trockensubstanz. Von den 15 untersuchten Arten betrug bei 8 Pflanzen der Verlust über 10 %; ein mittlerer Verbrauch von über 8 % läßt sich bei sechs Arten feststellen, und zwar nur bei dreien von ihnen in welkem Zustand; letzterer ist aber in Steppen-, Wüsten- und Halbwüstengegenden keine Seltenheit. Der maximale Verbrauch betrug in meinen Versuchen bei Weizen-

samen 23,2%, bei Geranium collinum bis zu 19,3%; mehr als 15% ließen sich bei Triticum sativum, Trifolium pratense und Geranium collinum feststellen; ich bin der Meinung, daß unter gewissen Bedingungen sich dasselbe auch bei anderen Arten erzielen läßt.

Die in der Tabelle angegebenen Zahlen zeigen recht anschaulich, von welch großer Bedeutung im Pflanzenleben der Verbrauch von organischer Substanz beim Atmungsprozeß ist, bei beschleunigtem Tempo des letzteren kann im Laufe von 24 Stunden bis zu $^1/_5$ der ganzen organischen Substanz verloren gehen. Betrachtet man diese Tatsache vom landwirtschaftlichen Standpunkte aus, so wird dieselbe ungemein wichtig; es können also pro Hektar vom Felde einige Hundert Kilogramm Ernte nur im Laufe von einem Tage in die Luft gehen, wenn die Tagestemperatur sehr hoch ist, was im Süden nicht nur keine Seltenheit, sondern zuweilen sogar eine gewöhnliche Erscheinung ist. Ebenso ist das für den Botaniker, Ökologen wichtig, der die Bedingungen der Pflanzenverteilung studiert. Man muß in Betracht ziehen, daß hier sehr wichtiges plastisches Material verbraucht wird. Nimmt man als Einheit das Trockengewicht an, so fällt hier auch eine Menge toter Elemente, wie z. B. Hüllen, Gefäße, mechanische Gewebe usw. ins Gewicht, was bei der Atmung nicht verbraucht wird, zur Bildung neuer Pflanzenteile nichts beiträgt und in den Lebensprozessen nicht mitwirkt. Zieht man aber nur das lebende und plastische Material in Erwägung, d. h. dasjenige, wovon das ganze nachfolgende Leben der Pflanzen abhängt, so wird der tägliche Aufwand für die Dissimilation zu gewissen Vegetationsperioden nicht in einigen Prozenten, sondern in Zehnern ausgedrückt, insbesondere zur Zeit der Sommerdürre, wenn die Temperatur nicht nur am Tage, sondern auch nachts hoch bleibt, und wenn der Wassermangel, die Assimilation hemmend, den Abbau stark fördert. In den Steppengebieten fällt diese Periode mit der Reifezeit des Korns und der landwirtschaftlichen Pflanzen zusammen. Zieht man alles Gesagte in Betracht, so wird ohne weiteres verständlich, in welch einer gefährlichen Lage die Pflanze sich während der Dürre befindet, und daß während dieser Periode jeder weitere Tag ihr verhängnisvoll werden kann; unter derartigen Bedingungen nimmt, was meine anderen Versuche gezeigt hatten, die Bildung von neuer organischer Substanz im Prozeß der Photosynthese stark ab, der Aufwand derselben dagegen erreicht sein Maximum. Jetzt erscheint auch die Unruhe des Landwirtes als begreiflich, wenn er um seine Ernte besorgt ist, denn die Dürre kann nicht wieder gut zu machenden Schaden innerhalb 1 bis 2 Tage antun. Unter den Landwirten ist die Meinung verbreitet, daß

das Getreide unter dem Einfluß der Dürre an Gewicht verliert, das Korn leichter wird oder „abfließt“. Gewiß kann diese Gewichtsabnahme vom Trockenwerden abhängen, jedoch besteht theoretisch kein Grund dazu, die Möglichkeit des Verlustes von organischer Substanz auf Kosten der Dissimilation zu bestreiten. Der gesteigerte Verbrauch und die geringe Substanzzufuhr vermögen eine allgemeine Gewichtsabnahme der Pflanze hervorzurufen, weshalb man nicht denken darf, daß die Pflanze tagtäglich ihr Gewicht vergrößert, an gewissen Tagen, und sogar einige Tage hintereinander, kann das Gewicht abnehmen, was von meinen Beobachtungen ebenfalls bestätigt wurde. Es scheint mir, daß man dasselbe mit demselben Recht über Wiesen- und Steppengräser, wie auch über Wurzel- und Knollenfrüchte, Gesträuche, Bäume u. a. sagen kann. Wertvolles Material kann in gleicher Weise sowohl in Körnern, als auch in Blättern, Stengeln, überirdischen Organen verloren gehen. Vielleicht hängt das oft vorkommende partielle Vertrocknen entweder von ganzen Blättern oder deren einzelner Teile, als auch anderer Organe weniger vom Wassermangel, als insbesondere vom übermäßigen Verbrauch im Dissimilationsprozeß ab.

Außer kürzer dauernden Versuchen stellte ich längere Beobachtungen im Laufe von 24 Stunden an; jedoch war die Vegetationsperiode nicht besonders dazu geeignet, daß man die Größe des Verlustes an organischer Substanz feststellen konnte; mich interessierten nur die innerhalb 24 Stunden stattfindenden Schwankungen; die Nächte waren ziemlich kühl und die Tage nicht allzu heiß.

In einem Versuche wurden drei parallele Portionen milchreifer Weizenkörner untersucht. Die Analyseröhren wurden alle 2 Stunden gewechselt, nur in einem Falle nachts dauerte die Bestimmung 6 Stunden. In Anbetracht dessen, daß infolge des langen Verbleibens in dem Apparat eventuelle Veränderungen des untersuchten Materials eintreten können, wurden in einer Röhre die Samen während des Versuches durch neue ersetzt; diese Befürchtungen erwiesen sich aber als unnötig, und das Atmungstempo blieb durchschnittlich dasselbe. In Tabelle 11 ist der Aufwand von Kohlehydraten angegeben, umgerechnet auf 100 Teile Trockengewicht und pro 24 Stunden. Das Atmungsmaximum betrug am Mittag 8,8%, das Minimum in den Morgenstunden = 2,8%, der gesamte Verlust pro 24 Stunden war 5,4%.

In einem anderen Versuche wurden ganze Pflanzen mit milchreifen Samen, je sieben Exemplare pro Portion, genommen. Zunächst wurden zwei Portionen aufgestellt, hernach zur Kontrolle noch zwei, und endlich zwei weitere im ganzen also sechs Portionen. In Tabelle 12 sind

Mittelwerte angegeben. In diesem Versuche waren bei den Pflanzen bereits wenig Blätter vorhanden, und die Hauptmasse bestand aus Stengeln, die viel nicht lebende Elemente enthielten, weshalb der absolute Wert der Dissimilation nicht sehr groß wurde.

Zwecks Messung des Verlustes bei der Atmung wurde noch die Wägungsmethode angewandt. Die aus den Ähren ausgeschälten Körner wurden in Gruppen verteilt, von denen die eine unmittelbar hoher Temperatur ausgesetzt, abgetötet und hierauf ausgetrocknet wurde, die

Tabelle 11.

Dauer der Beobachtung	Kohlehydratverbrauch	Verhältnis
11—13 Std.	8,8	316
13—15 „	5,6	204
15—17 „	5,6	204
17—19 „	5,1	184
19—21 „	3,2	116
21—23 „	3,3	120
23—5 „	3,9	140
5—7 „	2,8	**100**
7—9 „	3,9	140
9—11 „	4,7	168

Tabelle 12.

Dauer der Beobachtung	Kohlehydratverbrauch	Verhältnis
$21^h\ 30'—24^h\ 45'$	3,0	143
$24^h\ 45'—5^h\ 0'$	2,1	**100**
$5^h\ 0'—8^h\ 15'$	2,2	105
$8^h\ 15'—10^h$	3,3	157
$10^h—12^h$	4,0	190
$12^h—13^h\ 30'$	4,7	224
$13^h\ 30'—15^h$	3,9	186
$15^h—16^h$	4,4	210
$16^h—17^h\ 30'$	4,0	190
$17^h\ 30'—19^h$	3,1	148
$19^h—20^h\ 30'$	3,3	157

andere aber auf angefeuchtetes Fließpapier gelegt und an dunklem kühlen Orte 3 Tage lang behalten wurde, wonach sie ebenfalls abgetötet und ausgetrocknet wurde. Die Gruppen bestanden aus einzelnen Portionen, die Körner in denselben wurden gezählt und gewogen, wobei als Einheit das Trockengewicht von 1000 Körnern angenommen wurde. Der prozentuale Fehler war = 0,0—0,9—1,3—1,7—3,5%. In einem Versuche erreicht der Trockengewichtsverlust 9,5%, in einem anderen 12,3%.

Die Durchführung der Versuche mit der Gewichtsabnahme von in den Ähren gelassenen Körnern mit Hilfe der Wägungsmethode erwies sich als vollständig unmöglich. Außer des Verlustes der Substanzen beim Atmen findet noch deren Zufuhr aus den Stengeln statt. In Abhängigkeit von dem Überwiegen des einen oder des anderen Prozesses schwankt das endgültige Gewicht eines Kornes. Geschieht der Stoffwechsel überhaupt nicht oder ist er nur schwach, so nimmt das Gewicht des Kornes ab, was sich in ziemlich ausgetrockneten Stengeln und Ähren, wo viel Zellen gestorben sind, beobachten läßt; umgekehrt bleibt in noch grünen und saftigen Stengeln das Trockengewicht des

Kornes entweder ungeändert oder nimmt sogar zu, ungeachtet der stattfindenden Dissimilation und der Dunkelheit. So wurden in einem Versuche Ähren mit Stengeln von im Frühjahr zu verschiedenen Zeitpunkten gesätem Weizen abgeschnitten. Die Ähren eines Termins wurden in zwei Gruppen geteilt und die Gruppen ihrerseits in Portionen zur Bestimmung der in dem Versuche begangenen Fehler. Die erste Gruppe wurde unmittelbar nach dem Abtrennen von der Wurzel abgetötet und ausgetrocknet, die zweite mit den Stengeln in Wasser getaucht und auf die Dauer von 3 Tagen an einen kühlen und dunklen Ort gestellt. Hierauf wurde auch diese ausgetrocknet. Die Samen der reiferen Pflanzen verringerten ihr Gewicht, diejenigen der unreifen dagegen vergrößerten dasselbe; es ergab sich folgende Reihe: — 7,6, 0,0, + 1,8, + 4,8, + 24,1, + 18,6%. Selbstverständlich konnte hier die Vergrößerung nur auf Kosten des Transportes von Nährungsstoffen innerhalb der Pflanze stattfinden, da die Pflanzen sich in Dunkelheit befanden und eine Assimilationsmöglichkeit ausgeschlossen war. Hieraus folgt, daß bei Verzögerung der Assimilation auf die eine oder andere Art die Vegetationsorgane sich zu erschöpfen beginnen, indem sie ihr plastisches Material den Vermehrungsorganen abgeben und dadurch immer mehr dem Untergang zustreben. Die Vermehrungsorgane verbrauchen, was ich gleich zeigen werde, die organischen Substanzen energischer als die Vegetationsorgane.

Zum Vergleich der Atmungsenergie der Vegetations- und der Reproduktionsorgane wurden zwei Versuche an Weizen angestellt, dessen Körner im Anfangsstadium der Milchreife waren. Im ersten Versuche wurden die Ähren von den Stengeln abgetrennt und die Bestimmungen zweimal nach je 3 Stunden vorgenommen. Die Atmungsenergie in einer Gruppe betrug für die Stengel 2,8 und 2,8% und für die Ähren 6,3 und 6,4%; in der anderen Gruppe waren die Werte für die Stengel 2,6 und 2,6%, und für die Ähren 5,6 und 5,5%; folglich verbrauchten die letzteren das plastische Material mehr als zweimal soviel.

Der oben beschriebene Versuch wurde im Laboratorium bei sehr niedriger Temperatur ausgeführt, im nachfolgend angegebenen dagegen wurde der Apparat den Sonnenstrahlen ausgesetzt. Die Atmungsenergie nahm bedeutend zu und steigerte sich bei den Samen bis 23,2%. Es wurden hierbei Stengel, Ähren und Körner untereinander verglichen; in der einen Gruppe von 10—12 Uhr ergaben sich folgende Verhältnisse: 4,4 : 9,8 : 16,1; in der anderen Gruppe weichen die Werte sehr wenig von diesen ab: 4,3 : 10,2 : 15,8. Von 12—2 Uhr, als die Temperatur stieg, erfuhr auch die Dissimilation eine Steigerung: in einem

Versuche ergab sich 5,7 : 11,6 : 23,2 und in einem anderen 5,7 : 10,9 : 21,2. In sämtlichen Fällen äußerten die Samen eine maximale Aktivität, indem dieselben das Material fast viermal energischer verbrauchten als die Stengel, und würde der Verbrauch in diesem Tempo 24 Stunden anhalten, so würden die Samen $^1/_5$ und sogar beinahe $^1/_4$ ihres Gewichtes verlieren.

Beim Nachschlagen der landwirtschaftlichen Literatur über die Dürre begegnen wir oft gleichwie gewissen sich widersprechenden Erklärungen. Die einen Forscher verbinden diese Erscheinungen mit der Feuchtigkeitsveränderung, die anderen sehen die Hauptsache in den Pilzerkrankungen; die Landwirte hoben oft die Entwicklung von Flecken auf den Blättern hervor. Es interessiert sie am meisten das Korn und die Erscheinung der anormal schwachen Reife desselben. Jedoch kann eine ungewohnt schwache Entwicklung des Kornes von verschiedenen Ursachen abhängen, und zwar wirken bei uns in Rußland, in dem Steppengebiet, hauptsächlich plötzliche Feuchtigkeitsveränderungen und reichliche Entwicklung von parasitischen Pilzen in dieser Richtung ein. Sowohl die oben beschriebenen Versuche, als auch diejenigen über den Einfluß der Feuchtigkeit auf Kohlenstoffassimilation zeigen in einer anschaulichen Weise, was für einen schädlichen Einfluß der Wassermangel auf die Bildung organischer Substanz in der Pflanze ausübt; ganz in derselben Weise muß ein anderer, die Synthese schwächender und den Zerfall fördernder Faktor einwirken. Der Pilz, vermag indem er in das lebende Gewebe eindringt und die Zellen angreift, ebenfalls die photosynthetische Arbeit zu hemmen und die Dissimilation zu beschleunigen. Zum Beweise will ich einige Versuche angeben.

In einem Falle wurden zwecks Untersuchung der Assimilationstätigkeit 10 ihrer Fläche nach untereinander gleiche Blätterstücke von Helianthus annuus genommen; fünf von denselben waren gesund, die fünf übrigen vom Pilz Puccinia Helianthi, im Teleutospor-Stadium befindlich, befallen. Die gesunden Blätterstücke lösten innerhalb 1 Stunde 13—14—17—28—36 mm^3 auf, die befallenen lieferten 4—5—5—11—15 mm^3, der Durchschnittswert für die ersten = 22, für die zweiten = 8, d. h. fast dreimal weniger.

In einem anderen Versuche wurden 15 Blätter von Trifolium pratense untersucht, von denen fünf gesund, fünf von Erysiphe Marthii schwach und fünf von demselben Pilz stark angegriffen waren. Die Assimilationsenergie der ersteren betrug 8,4—8,4—11,4—13,7—21,4 mm^3, im Durchschnitt = 12,7; bei der zweiten Gruppe haben wir 7,5—8,0—9,6—11,3—11,5 mm^3, im Durchschnitt = 9,6; die stärker angegriffenen lieferten

endlich 3,1—3,7—5,9—6,3—7,6 mm³, im Durchschnitt = 5,3. Das gegenseitige Verhältnis dieser drei Gruppen ist 2,4 : 1,8 : 1,00; hier führte das Befallensein eine Schwächung um fast $2^1/_2$ herbei.

Wie es auch zu erwarten stand, nimmt die Kohlenstoffassimilation unter Einwirkung des Pilzes ab. Was die Dissimilation anbetrifft, so ist hier ein anderer Effekt möglich, das Eindringen des Pilzes bringt eine Reizwirkung und gesteigerten Stoffwechsel mit sich. Die Versuche wiesen nach, daß die von dem Pilz angegriffenen Blätterstellen bedeutend stärker als normale atmen. Es wurden drei Portionen gesunder Blätter von Helianthus annuus und drei Portionen vom Pilz Puccinia Helianthi befallener untersucht. Die ersteren atmeten pro 100 cm² Blattfläche, bezogen auf 24 Stunden, 22—23—27 mg Kohlensäure, im Mittel = 24 mg aus, die zweiten schieden 35—36—37 mg, im Mittel = 36 mg aus, d. h. anderthalbmal soviel. Der Pilz befand sich im vorliegenden Falle im Teleutosporenstadium, d. h. er war bereits in den Ruhezustand übergegangen, und hatte seine Lebenstätigkeit bereits abgenommen, es ist möglich, daß er in einem aktiveren Stadium eine zerstörendere Wirkung ausüben würde.

Ähnliche Resultate lieferten die Versuche an Blättern von Trifolium pratense, von Erysiphe Marthii angegriffen; die Atmung normaler Blätter betrug 13—14—14 mg in 24 Stunden pro 100 cm² Fläche; bei den angegriffenen betrugen die Zahlen 16—20—20; das Verhältnis = 1,00 : 1,37. Jede Portion bestand aus einer großen Zahl von Blättern.

Folglich geht sowohl die Entwässerung der Pflanzen, als auch das Befallen von Pilzen auf dasselbe hinaus, die Kohlenstoffassimilation fällt stark, die Dissimilation steigt umgekehrt an. Als Endresultat ergibt sich ungenügende Ernährung und Erschöpfung der Pflanzen, in beiden Fällen tritt Mißernte ein.

W. Iljin.

Jekaterinoslaw.
Landwirtschaftliche Landesversuchsstation.
1918.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1923

Band/Volume: 116

Autor(en)/Author(s): Iljin W.S.

Artikel/Article: Einfluß des Welkens auf die Atmung der Pflanzen 379-403