Zur Kenntnis des anaeroben Wachstums höherer Pflanzen.

Von

Ernst Lehmann.

Vor kurzer Zeit hat Nabokich die Ergebnisse seiner über eine Reihe von Jahren sich erstreckenden Versuchsserien über temporäre Anaerobiose zusammengefaßt und in einer umfangreichen Arbeit (1909) dargelegt, nachdem er schon früher in zahlreichen, teils deutschen, teils russischen Mitteilungen über dieselben berichtet hatte. Ich habe über die zusammenfassende Arbeit in Zeitschrift für Botanik (1909, 1, S. 731) referiert und daselbst auch darauf hingewiesen, daß ich meine, hauptsächlich die Versuche Nabokichs und des von diesem angegriffenen Wieler nachprüfenden Untersuchungen in Bälde darlegen wollte. Ich möchte dies nun hiermit tun.

Fassen wir zuerst in kurzen Worten die sich gegenüberstehenden Ansichten der beiden Autoren zusammen. Wieler war auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Ergebnis gekommen, daß zum Wachstum aller höheren Pflanzen Spuren von Sauerstoff unbedingt nötig wären, Nabokich im Gegenteil vertritt die Ansicht, daß die durch intramolekulare Atmung gelieferte Energie genüge, um den höheren Pflanzen ganz allgemein ein zeitweises Leben ohne Sauerstoff zu ermöglichen.

Die Untersuchungen Wielers liegen schon eine längere Reihe von Jahren zurück. Er hatte als erster versucht, in exakter Weise festzustellen, inwieweit die Pflanzen den Sauerstoff zum Wachstum unbedingt benötigen. Was an früheren Arbeiten über dieses Gebiet vorlag, war im allgemeinen nicht geeignet, einer kritischen Betrachtung standzuhalten. Man findet die betreffende Literatur sowohl bei Wieler als bei Nabokich als auch bei Pfeffer

(1904, 2, S. 131) zusammengestellt, so daß ich nicht für nötig halte, auf dieselbe hier im Zusammenhange wieder einzugehen. Ich wende mich vielmehr gleich zur Darstellung der Untersuchungsmethoden beider Forscher, da begreiflicherweise auf diese der Hauptnachdruck zu legen sein wird.

Wieler brachte seine Versuchsobjekte (*Helianthus annuus*, *Vicia Faba*, *Lupinus luteus*, *Brassica napus*, *Cucurbita Pepo* usw.) in Schalen mit Sägespänen unter eine tubulierte Glasglocke, deren mattgeschliffener Rand mittels Pumpenfett auf eine ebenfalls mattgeschliffene Glasplatte luftdicht aufgesetzt wurde. Der so hergestellte Verschluß wurde durch Einsetzen in eine Schale mit Wasser noch versichert. In dem Tubus befand sich ein doppelt durchbohrter Kautschukpfropfen, welcher von zwei knieförmig gebogenen Glasröhren durchsetzt war. Die eine dieser Röhren führte zu einem nach dem Apparat hin durch eine Wasserschicht abgesperrten Quecksilbermanometer, während die andere einmal über einen Dreiweghahn zu einem Wasserstoffapparat führte, zweitens aber die Verbindung mit der Wasserstrahlluftpumpe herstellte. In der Glocke befand sich außer den Versuchspflanzen ein Thermometer, ein Gefäß mit Wasser und häufig auch noch ein solches mit alkalischem Pyrogallol zur Absorption der nach dem Auspumpen noch restierenden Sauerstoffspuren. Die Versuchspflanzen, fast durchgängig Keimlinge der oben genannten Arten, kamen sämtlich in etioliertem Zustande zur Verwendung. (Abbildung und Beschreibung des Apparates siehe Wieler, S. 195.) Es wurde nun zur Versuchsanstellung der ganze Apparat entweder einfach ausgepumpt und am Manometer nach Abzug der Wasserdampftension die noch vorhandene Luftmenge abgelesen, wodurch sich dann durch Rechnung und Beziehung auf den Rauminhalt des verwandten Apparates der darin enthaltene Sauerstoffanteil ergab, oder aber es wurde wechselnd ausgepumpt und mit Wasserstoff nachgefüllt und das mehrmals wiederholt, so daß nach des Verfassers Berechnung als theoretischer Wert Sauerstoffspuren von nicht mehr als Milliontel oder Billiontel eines Kubikzentimeters im Apparat zurückblieben.

Außer dem eben beschriebenen benutzte dann Wieler noch einen zweiten folgendermaßen zusammengesetzten Apparat. In eine dampfgesättigte Röhre von 16 mm Durchmesser und 60 ccm Inhalt wurden eine oder mehrere mit Marken versehene Pflanzen gebracht. Darauf ward die Röhre mit einem doppelt durchbohrten Gummistopfen verschlossen, durch den ein langes und ein kurzes Glasrohr

geführt waren. Durch das erstere stand der Apparat mit dem Wasserstoffentwicklungsapparat, durch das zweite mit der Wasserluftpumpe in Verbindung. Der Apparat ward so in ein Gefäß mit Quecksilber gestellt, daß die Verschlüsse untergetaucht waren, um jedes Eintreten von atmosphärischer Luft zu verhindern. Alsdann ward zu gleicher Zeit ausgepumpt und Wasserstoff eingeleitet und zwar solange, bis man annehmen konnte, daß alle Luft ausgetrieben sei. Die Verbindungsröhren zwischen dem Wasserstoffapparat und der Pumpe wurden unter Quecksilber herausgenommen und durch Glasstäbe ersetzt, so daß dasselbe nicht in die Röhre eindringen konnte.

Das Ergebnis der im ersten Apparat angestellten Versuche war nun das folgende: Alle untersuchten Pflanzenkeimlinge bedurften nur außerordentlich geringer Mengen von Sauerstoff zum Wachstum. Zuerst stellten *Brassica napus*, *Cucurbita Pepo*, *Ricinus communis* und *Bellis perennis* ihr Wachstum ein, alles Pflanzen, welche schon nach einmaligem Auspumpen, ohne Zuleiten von Wasserstoff, also bei einem Druck von 3 mm und einem berechneten Gehalt des Apparates von über 1 ccm Sauerstoff nicht mehr zu wachsen imstande waren. Schon *Lupinus luteus* konnte mit erheblich weniger Sauerstoff auskommen und *Vicia Faba* stellte bei einem berechneten Sauerstoffgehalt von Billiontel eines Kubikzentimeters nicht immer ihr Wachstum ein. Überhaupt nicht konnte das Wachstum in diesem Apparat sistiert werden bei *Helianthus annuus*, welcher auch nach dreimaligem Auspumpen und Wiederzugeben von Wasserstoff immer noch wuchs. Wieler kommt zu dem Ergebnis, daß die restierenden Sauerstoffspuren für dieses Wachstum verantwortlich zu machen sind. Er nimmt deshalb den zweitbeschriebenen Apparat zu Hilfe, in dem dann auch *Helianthus annuus* sein Wachstum einstellt, so daß also nach Wieler die höheren Pflanzen des Sauerstoffs zum Wachstum ganz und gar nicht entraten können, wenn es auch nur sehr geringe Spuren sind, die sie benötigen. Dieser Auffassung schlossen sich dann andere Autoren, wie Wortmann, Palladin, Detmer, Correns an, dagegen trat ihr aufs energischste Nabokich entgegen.

Nabokich kommt auf Grund seiner Versuche, um das gleich vorweg zu nehmen, zu dem Ergebnis, daß die Fähigkeit, ohne Sauerstoff zu wachsen, eine bei allen oder den meisten höheren Pflanzen verbreitete ist. Die Versuche Wielers gingen nur von Mißverständnissen aus und schlössen eine Reihe von Fehlern in sich.

Vor allem greift Nabokich die Methodik Wielers an. Einmal hebt er hervor, daß durch die zahlreichen Kautschukschläuche, Hähne, Propfen etc. keineswegs ein irgendwie einwandfreies Vakuum zu erzielen sei. Jedenfalls ermöglicht es nicht eine Angabe des Sauerstoffs nach so geringen Quanten, wie sie von Wieler eingeführt wurde. In dieser Beziehung möchte ich gleich hier Nabokich beistimmen. Obwohl die Anschaulichkeit der Wielerschen Methode nicht zu leugnen ist, führt sie doch zu falschen Vorstellungen. Mir wurde das durch einige Versuche gezeigt, die ich mit *Vicia Faba* einmal in Sägespänen, das andere Mal ohne Sägespäne nur durch Wasser befeuchtet, anstellte. Im ersteren Falle wuchsen die Keimpflanzen sehr schön und energisch, das andere Mal gar nicht, obwohl ganz dasselbe Vakuum hergestellt war. Natürlich führt auch der Wasserstoff Spuren von Sauerstoff mit sich und die Dichtungen sind auch nie so sicher herzustellen, daß nun Berechnungen in der genannten Art und Weise angestellt werden könnten.

Weiter beanstandet Nabokich, daß von Wieler sowohl wie von fast allen anderen Autoren, welche sich mit ähnlichen Untersuchungen beschäftigt haben, zur Entfernung des Sauerstoffs ein Wasserstoffstrom meist in Verbindung mit einer Wasserstrahlluftpumpe benützt wurde, wodurch die untersuchten Pflanzen dauernd in einer verdünnten Atmosphäre gehalten wurden und ihr Turgor auf diese Weise herab-, ihre Transpiration aber hinaufgesetzt wurde.

Endlich drittens wird von Nabokich sowohl Wieler als allen anderen bisherigen Autoren vorgeworfen, daß sie die Ernährung ihrer Versuchspflanzen während des anaeroben Lebens mit organischen Nährstoffen unterlassen haben, wodurch der negative Ausfall der Untersuchungen zu erklären sei.

Um diese von ihm gerügten Versuchsfehler zu umgehen, bedient sich Nabokich nun folgender Methodik. Er bringt seine Versuchspflanzen, hauptsächlich Keimlingsabschnitte, in 1—2 %ige Zuckerlösungen, die sich in abschmelzbaren, seitlich tubulierten Glaskolben befinden. Der Hals der Kolben wird vor dem Auspumpen abgeschmolzen, die an dem seitlichen Tubus befindliche, nach der Luftpumpe führende Glasröhre ist kapillar ausgezogen und wird während des Auspumpens abgeschmolzen. Auf diese Weise wird bei absolut dichtem Verschluß jeder Gummischlauch oder Stopfen vermieden und es wird eine weitgehende Evakuierung ermöglicht, da bei einer Temperatur, welche die Pflanzen nicht schädigt, ein Auskochen des Substrates unter der Luftpumpe und damit ein Fortreißen der

letzten Luftspuren ermöglicht wird. Nabokich hat sich außer Wasserstrahlluftpumpen auch Öl- und Quecksilberluftpumpen bedient, so daß er ein optimales Vakuum erzielen konnte. Seine Versuche wurden in allererster Linie mit *Helianthus annuus* vorgenommen, wo sie denn auch vorzügliche Ergebnisse brachten und sich ein erhebliches Wachstum im Vakuum ergab. Diesen positiven Ergebnissen an dieser Versuchspflanze lassen sich aber nur mangelhafte an anderen an die Seite stellen. Außerordentlich viel geringeres Wachstum ergaben schon die Koleoptilen von *Zea Mays*, noch geringeres die ganz jungen Keimwürzelchen von *Pisum*, Lupinenhypokotyle und Raps.

Für mich resultierten nun aus dem angeführten Tatbestande eine ganze Reihe von Fragen, die zu untersuchen meine Aufgabe war. Herrn Geheimrat Prof. Dr. W. Pfeffer bin ich dankbar für den Hinweis auf diese Fragestellung und für das Interesse und den Beistand, den er mir während des Sommersemesters 1907, wo ich diese Arbeit im botanischen Institute zu Leipzig begann, gewährte. Da ich im Wintersemester 1907/08 in Bonn am botanischen Institute der landwirtschaftlichen Akademie tätig war, setzte ich meine Arbeit im dortigen Institut fort und danke meinem damaligen verehrten Chef, Herrn Professor Dr. Jost herzlichst für den mir überlassenen Platz und oft gespendeten Rat. Aber erst nach mehrmaligen Unterbrechungen durch allerhand dazwischen zu erledigende Arbeiten konnte ich die vorliegenden Untersuchungen im Winter 1909 im botanischen Institut zu Kiel zu einem gewissen Abschluß bringen.

Es lag nach dem im vorhergehenden Angeführten auf der Hand, daß ich die vielgeschmähte Versuchsanstellung Wielers zuerst einmal einer eingehenden Nachprüfung unterzog. So begann ich denn meine Untersuchungen mit der Benützung des einen von Wieler angewandten und von mir zuerst beschriebenen Apparates. Ich brachte indessen mehrere Veränderungen in der Versuchsanstellung an, um einigen der von Nabokich getadelten Mängel zu entgehen. So vermied ich vor allem natürlich die Sägespäne, die Wieler als Substrat für seine Versuchskeimlinge benützte. Hatte ich es mit kleinen Samen zu tun, z. B. mit *Brassica napus*, so verwendete ich 1—2 Lagen gut befeuchteten Filtrierpapieres auf einem Objektträger. Die Austrocknung des Papieres wurde dadurch vermieden, daß ein Streifen desselben in ein unter dem Objektträger stehendes Näpfchen mit Wasser tauchte, wodurch immer neues Wasser nachgesaugt wurde. Sollten aus größeren Samen hervorgehende Keim-

linge untersucht werden (*Faba*, *Helianthus* usw.), so wurden dieselben auf innen mit feuchtem Filtrierpapier ausgekleidete Glasröhren von 6—8 cm Länge gesetzt, in welche die Wurzeln, somit dauernd befeuchtet, hineinragten. Die Glasröhrchen waren mit etwas Siegellack auf einer halbkreisförmigen Glasscheibe vertikal befestigt, durch welche Form sich erreichen ließ, daß die Röhren mit den Versuchskeimlingen ganz nahe an die Glasglocke gebracht wurden, wodurch die mit dem Horizontalmikroskop geschehende Ablesung der Tuschemarken auf den Keimlingen ermöglicht wurde, bzw. durch die Wölbung der Glocke hervorgerufene Ablesungsfehler vermieden wurden. Die dauernde Feuchthaltung der Keimlinge wurde auch dadurch gewährleistet, daß auf dem Grunde jedes Glasröhrchens sich stets etwas Wasser befand und manchmal auch noch die Hypokotyle mit Wasser besprengt wurden. Es wurde stets darauf geachtet, daß die Feuchtigkeit auch bei Abbrechung des Versuches noch erhalten war. Durch Vermeidung der Sägespäne erhielt ich in den meisten Fällen einen annähernd oder vollkommen stabilen Manometerstand während der ganzen Versuchsdauer. Um bei negativem Ausfall der Versuche sicher zu sein, daß die Bedingungen im Apparat nicht an sich dem Wachstum der Keimlinge schädlich waren, wurden dieselben stets erst in demselben im unausgepumpten Zustande eine Zeitlang auf ihr Wachstum untersucht, und erst, wenn in diesem Zustande ein normales Wachstum stattfand, das Auspumpen vorgenommen. Zudem wurden meist auch noch Kontrollexemplare unter einer anderen, neben der Versuchsglocke sich befindenden Glocke erzogen. Nach Abbrechen des Versuches, also nach Zuleiten von neuer Luft, wurden die Versuchspflanzen ebenfalls noch an Ort und Stelle weiter auf ihr Wachstum geprüft. Auch einige spezielle Maßregeln wurden noch benützt, worauf später zurückzukommen sein wird. Die Tuschemarken wurden entweder in beliebiger Entfernung auf den Keimlingen angebracht, skizziert und dann in gewohnter Weise die Abstände gemessen. Da aber bei Messung eines längeren Stückes eine ganze Anzahl solcher Tuschemarken angebracht werden mußten, wodurch natürlich die Ablesungsfehler vergrößert wurden, wurde dazu geschritten, den Zuwachs der Keimlinge im ganzen zu messen, was in folgender Weise geschah. Entweder es wurde an das Glasrohr ein Draht mittels Siegellack befestigt, an dem wieder zwei kleine Querdrähte sich befanden, auf die ihrerseits Stecknadelspitzen in vertikaler Richtung aufgesetzt wurden. Nahe der Spitze

des Keimlings und weiter unten wurde nun in annähernd gleicher Höhe mit den Stecknadelspitzen je ein Tuschepunkt angebracht. Aus dem wechselnden Abstand des oberen Tuschepunktes von der oberen Nadelspitze, eventl. vermindert um den Abstand der entsprechenden unteren Punkte (nämlich dann, wenn der Keimling etwa nicht völlig sicher fixiert war) ließ sich dann der Gesamtzuwachs feststellen. Bei dünneren Objekten (*Glyceria*) wurde der Keimling auch ganz in die Glasröhre gebracht und durch Feststellung des Abstandes der Spitze von einem auf der Glasröhre angebrachten Punkt der Zuwachs konstatiert. So wurde auch bei der Beobachtung des Wurzelwachstums verfahren, in welchem Falle dann nach der dem Beobachter zu gelegenen Seite etwas Filtrierpapier ausgespart wurde. Die Keimlinge gelangten, was kaum nötig wäre hervorzuheben, natürlich in etioliertem Zustande in den Apparat. Ebenso war das Quecksilbermanometer stets mit einer Wasserschicht versehen, um die Giftwirkung des Hg unschädlich zu machen.

Ein mit den Versuchen verbundenes, von Wieler noch nicht verfolgtes Ziel, die Schnelligkeit der Wachstumseinstellung nach Auspumpen bezw. die Schnelligkeit der Wiederaufnahme des Wachstums nach erneuter Zugabe von Luft festzustellen, brachte es mit sich, daß immer eine ganze Reihe von Ablesungen ausgeführt werden mußte.

Bei der Wahl der Versuchsobjekte lag es naturgemäß nahe, solche Pflanzen zu verwenden, welche schon Wieler gebraucht hatte. Da ja er sowohl wie Nabokich ganz besonders *Helianthus annuus* unempfindlich gegenüber Sauerstoffentzug gefunden hatte, so wurde einmal noch eine andere *Helianthus*-Art zu den Versuchen herangezogen und dann kamen vor allem einige Compositen zur Verwendung. Von dem Gedanken ausgehend, daß vielleicht Wasserpflanzen besonders unempfindlich für Sauerstoffentzug sein könnten, wurde die Untersuchung dann auch auf *Glyceria fluitans* ausgedehnt.

Versuche nach Wieler.

1. Stengelorgane.

Helianthus annuus und andere Compositen (Vers. 1—4).

Aus dem Versuchsprotokoll 1 ergibt sich, daß die Keimlinge von *Helianthus annuus* in dem eben beschriebenen Apparat ca. 24 Stunden mit einer Sauerstoffmenge von 0,5—1,5 ccm bei einem

Drucke von 1—3 mm (nach Abzug der Wasserdampftension) zu wachsen imstande waren. Das Wachstum klingt aber nach und nach ab und schon nach 18½ Stunden hatte ein Keimling das Wachstum ganz aufgegeben. Bei Ablesung nach 23½ Stunden sind von den 4 übrigen 3 nur noch ganz geringfügig gewachsen, während einer sein Wachstum noch in intensiverer Weise fortgesetzt hat. Bei erneuter Zugabe von Luft ist gleich in den ersten drei Stunden das Wachstum wieder ganz normal, wie vor dem Auspumpen, wie die stündlichen Zuwächse ergeben. Eine Schädigung durch das Evakuieren oder den Aufenthalt im Apparat ist also nicht zu verzeichnen. Die Kontrollexemplare an der Luft sind unterdessen in ganz normaler Weise und zuletzt so stark gewachsen, daß die Marken für die Ablesung mit dem Horizontalmikroskop zu weit auseinandergerückt waren.

Helianthus annuus (Vers. 1 u. 2).

Versuch 1.

5 Exemplare, 2 Kontrollexemplare.
Manometerstand 1—3 mm.
Sauerstoffmenge im Apparat (berechnet) 0,5—1,5 ccm.

Pflanze	Norm. Druck		Evakuiert						Norm. Druck	
	10. VII. ½11—3 h	p. Stunde	3—7 h	p. Stunde	10. VII. 7 h bis 11. VII. ½10 h	p. Stunde	½10—½3 h	p. Stunde	½3—½6 h	p. Stunde
1	0,45	**0,1**	0,70	**0,17**	0,60	**0,04**	0,05	**0,01**	0,55	**0,18**
2	0,95	**0.21**	0,95	**0,24**	0,7	**0,05**	0,6	**0,12**	0,9	**0,3**
3	0,95	**0,21**	0,68	**0,17**	0,37	**0.02**	0,13	**0,02**	0,6	**0,2**
4	0,83	**0,18**	1,1	**0,27**	0,57	**0,04**	0,0	**0,0**	0,6	**0,2**
5	?	?	0,35	**0,09**	0,03	**0,002**	0,02	**0,004**	0,13	**0,04**
Kontrolle										
I	0,55	**0,11**	1,3	**0,32**	6,5	**4,3**	Der weitere Zuwachs war zu stark, um mit dem Horizontalmikrosk. gemess. werd. zu könn.			
II	0,4	**0,1**		6,4		**3,3**				

Bei Versuch 2 wurden die Keimlinge von *Helianthus annuus* in Wasserstoffatmosphäre erzogen. Der Apparat war vor Zugabe des Gases einmal auf 1 mm Druck ausgepumpt worden. Auch dieser Versuch zeigt Wachstum über 24 Stunden, z. T. sogar bis 40 Stunden. Auch hier klingt das Wachstum deutlich ab, wird aber nach Zugabe von Luft wieder in normaler Weise aufgenommen. Die Kontrollexemplare sind die ganze Zeit über normal gewachsen.

Versuch 2.

3 Exemplare, 2 Kontrollexemplare.
Manometerstand 3 mm, darauf Wasserstoffüllung.

Pflanze	Normaler Druck		Wasserstoff						Norm. Druck	
	25. VII. 7 h n. bis 26. VII. 11 h v.	p. Stunde	11 h v. bis 7 h n.	p. Stunde	26 VII. 7 h n. bis 27. VII. 10½ h v.	p. Stunde	27. VII. 10½ h v. bis 7 h n.	p. Stunde	27. VII. 7 h n. bis 28. VII. 11½ h v.	p. Stunde
1	4,7	**0,3**	2	**0,25**	2,2	**0,14**	0	**0**	4,1	**0,27**
2	5,5	**0,34**	3,6	**0,45**	4,3	**0.28**	0,3	**0,04**	5	**0,32**
3	3	**0,22**	2,2	**0,27**	4	**0,17**	0	**0**	5	**0,36**
Kontrolle										
I	3,8	**0,24**	1,1	**0,14**	3,7	**0,24**	0,5	**0,06**	—	—
II	11,0	**0,61**	4,6	**0,57**	11,5	**0,74**	3,2	**0,4**	—	—

Aus diesen Versuchen ergibt sich also, daß das Wachstum von *Helianthus*-Keimlingen fast 2 × 24 Stunden bei ganz minimalen Sauerstoffspuren fortdauern kann. Endlich aber hört dasselbe unter den gegebenen Versuchsbedingungen bei einigen Versuchspflanzen ganz auf, nachdem es hier wie bei den übrigen innerhalb der Versuchsdauer nicht völlig sistierten Keimlingen nach und nach immer geringer geworden ist. Mangelnde Feuchtigkeit kann hier nicht die Ursache des Sistierens gewesen sein, da, wie schon erwähnt, immer für Feuchtigkeit in genügendem Maße gesorgt war. Auch die übrigen Bedingungen im Apparate können dem Wachstum nicht zuwider gewesen sein, da vor und nach dem Auspumpen beziehungsweise Zuleiten von Wasserstoffgas dieselben Versuchskeimlinge an Ort und Stelle gut gewachsen sind.

Wenden wir uns nun zu einigen Verwandten von *H. annuus* bezw. einigen anderen Compositen. Einmal wurde von Haage und Schmidt bezogene *Helianthus perennis* zum Versuche herangezogen.

Versuch 3. *Helianthus perennis.*

2 Exemplare.
Manometerstand 2 mm.
Sauerstoffmenge 1 ccm.

Pflanze	Normaler Druck		Evakuiert				Normaler Druck	
	20 I. 9 h n. bis 21. I. 10 h. v.	p. Std.	21. I. 10—5 h	p. Std.	21. I. 5 h n. bis 22. I. 6 h n.	p. Std.	22. I 6 h n. bis 23. I. 9 h v.	p. Std.
1	1	**0,07**	0	**0**	0	**0**	0,4	**0,03**
2	Krümmt sich zu stark für die Messung.							

Versuch 4.

5 Exemplare. Sauerstoffmenge im

Pflanze	Norm. Dr.		Evakuiert auf									
			1—1,5 mm				11,5 mm		12,5 mm		ca. 1 mm	
	22. VII 12—5 h	p. Stunde	22. VII. 5—8 h	p. Stunde	22. VII. 8 h bis 23. VII. 10 h	p. Stunde	23. VII. 10—5½ h	p. Stunde	23. VII. 5½ h bis 24. VII. 10 h	p. Stunde	24. VII. 10—5½ h	p. Stunde
1	0,5	**0,1**	0	**0**	1(?) stark gekr.	?	0	**0**	?	?	?	?
2	0,7	**0,14**	?	?	?	?	0,6	**0,08**	1,8	**0,1**	0	**0**
3	0,55	**0,11**	0	**0**	0	**0**	0,55	**0,06**	1,6	**0,1**	0	**0**
4	0,3	**0,06**	0	**0**	0	**0**	0,1	**0,01**	1,8	**0,1**	0,2	**0,02**
5	0,22	**0,04**	0,07	**0**	0	**0**	0	**0**	1,25	**0,09**	0,12	**0,01**

Trotz mehrerer angestellter Versuche behielt ich hier leider nur einen wachstumsfähigen Keimling übrig. Derselbe wuchs vor und nach dem Auspumpen deutlich, bei Auspumpen auf 1 mm stellte er indessen sein Wachstum ein.

Von anderen Compositen wurde vor allem sehr eingehend *Zinnia elegans* (Vers. 4) untersucht. In Luft wuchsen die Pflanzen gut. Als auf 1—2 mm ausgepumpt worden war, wuchsen die Pflanzen noch kurze Zeit (ca. 3 Stunden), worauf sie ihr Wachstum einstellten. Auch bei Zugabe von Luft auf 11,5 mm trat Wachstum nicht allgemein wieder ein. Erst bei 12,5 mm war dies der Fall. Bei erneutem Auspumpen auf 1 mm trat dann sehr schnell wieder Sistierung ein, um nach Zugabe von Luft auf 20 mm sogleich wieder erneutem Wachstum Raum zu geben. Bei abermaligem Auspumpen auf 14 und darauf folgend 9 mm wurde das Wachstum dann zwar nicht sistiert, aber erheblich verlangsamt. Entweder hatten sich also die Pflanzen nun an den niedrigen Sauerstoffgehalt, der ihnen geboten wurde, gewöhnt, oder aber sie verhielten sich anders, je nachdem sie aus dem ruhenden Zustand in den wachsenden oder umgekehrt übergingen.

Dieser Versuch lehrt nun verschiedenes. Erstens sehen wir hier eine Pflanze auf recht geringe Druckdifferenzen antworten, einmal mit Sistieren, das andere Mal mit Wachsen. Dann aber tritt uns hier vor allem wieder eine Art entgegen, welche in dem von Wieler verwendeten Apparate mit Leichtigkeit zum Wachstumsstillstand zu bringen ist. Schon bei 11,5 mm sahen wir hier Wachstumsstillstand eintreten, wenigstens bei Übergang

Zinnia elegans.

Apparat bei 1 mm Druck: 0,5 ccm.

Evakuiert auf												Norm. Druck	
20 mm			14 mm		9 mm		5 mm		5 mm		1 mm			
24. VII. 5½ h bis 25. VII. 9½ h		p. Stunde	25. VII. 9½—5½ h	p. Stunde	25. VII. 5½ h bis 26. VII. 10 h	p. Stunde	26. VII. 10—5 h	p. Stunde	26. VII. 5 h bis 27. VII. 10 h	p. Stunde	27. VII. 10—5 h	p. Stunde	27. VII. 5 h bis 28. VII. 10 h	p. Stunde
1,42	**0,09**	0,5	**0,06**	0,4	**0,02**	0,03	**0**	0,4	**0,02**	0	**0**	1,25	**0,07**
1,3	**0,08**	0,38	**0,05**	0,5	**0,03**	0,1	**0,01**	0,08	**0**	0,05	**0**	1	**0,06**
1,35	**0,08**	0,3	**0,04**	0,7	**0,04**	0,05	**0**	0,15	**0,01**	0	**0**	0,1	**0,007**
2,1	**0,13**	0,5	**0,06**	0,1	**0,005**	0	**0**	0,1	**0,01**	0	**0**	stark gekr.	—
1,35	**0,08**	?	?	?	—	0	**0**	0,15	**0,01**	0	**0**	0,4	**0,03**

von geringeren zu größeren Drucken. Weiterhin zeigt der Versuch aufs schlagendste, daß die Pflanzen sich in dem verwandten Apparate vorzüglich befanden, da sie Wachstum und Wachstumsstillstand eine ganze Reihe von Malen wechselnd durchmachten. Hier kann nicht mangelnde Feuchtigkeit, schlechte Atmosphäre oder was sonst das Wachstum unterdrückt haben, denn immer blieben dieselben Pflanzen an derselben Stelle stehen, ob nun ausgepumpt war oder Luft zugegeben. Weiterhin machen die geringen Unterschiede des Druckes, die zur Auslösung von Wachstum und Stillstand führten, es sehr wahrscheinlich, daß der Sauerstoffgehalt es ist, welcher den Einfluß ausübt, da man kaum verstehen könnte, wie so geringe Luftdruckunterschiede den Wechsel hervorrufen könnten.

Von anderen der Compositenfamilie angehörigen Arten prüfte ich dann noch weniger eingehend *Silybum eburneum* und *Onopordon Acanthium*, beide mit negativem Erfolge. Schon die Verwandtschaft von *Helianthus annuus* liefert also unter den von Wieler gebotenen Verhältnissen Arten, welche bei niedrigen Sauerstoffpressionen nicht mehr wachsen können. Wenden wir uns aber nun den Versuchen zu, welche ich mit anderen, von Wieler und Nabokich benützten Pflanzen anstellte.

Brassica napus (Vers. 5 u. 5a).

Diese Pflanze war von Wieler ganz besonders sauerstoffbedürftig gefunden worden. Ich habe eine lange Reihe von Versuchen mit dieser Art angestellt. Alle ergaben mir ein mit den Wielerschen Ergebnissen übereinstimmendes Resultat. Ich möchte zuerst zwei von diesen Versuchen etwas genauer besprechen.

Versuch 5.

Ich brachte am 8. Juni neun Keimlinge in den Apparat, pumpte auf 1 mm aus (Sauerstoffgehalt 0,5 ccm). Die Keimlinge befanden sich auf einer dünnen Lage Filtrierpapier. Es wurde ganz besonders darauf geachtet, daß die nötige Feuchtigkeit während des ganzen Versuches erhalten blieb. Nach 53 Stunden fand ich 7 Keimlinge umgeknickt und tot, 2 waren noch aufrecht, aber nicht gewachsen. Die Kontrollexemplare, welche gleichzeitig angesetzt worden waren, waren vorzüglich gewachsen. Wenn man in diesem Versuche nun noch der Meinung sein konnte, daß irgendwelche widrige Bedingungen das Absterben hervorgerufen hätten und demzufolge das Wachstum unterblieben war, so konnte durch den folgenden Versuch (5a) gezeigt werden, daß die Bedingungen im Apparate gut waren und nur die verminderte Partiärpressung des Sauerstoffes für das Aufhören des Wachstums verantwortlich zu machen ist. Vom 17. Januar abends bis 18. Januar morgens waren die beiden zum Versuche benützten Keimlinge an Ort und Stelle im Apparate gut wachsend gefunden worden. Da wurde um 10 Uhr auf 3 mm ausgepumpt. Bis 1 Uhr 30 Nachmittag wuchs Keimling 1 nicht mehr, Keimling 2 nur ganz minimal. Dann wurde bis auf 15 mm Luft zugegeben, Keimling 2 begann energischer zu wachsen, Keimling 1 verharrte in Ruhe. Abends 6 Uhr 55 wurde auf 25 mm Luft zugegeben, worauf nun auch Keimling 1 wieder zu wachsen begann, und dann bis zum 19. Januar weiter wuchs. Am 19. Januar wurde dann wieder auf 3 mm ausgepumpt. Keimling 1 hielt wieder im Wachstum inne, Keimling 2 wuchs ganz minimal weiter, wie sich das schon das erste Mal ergeben hatte.

Versuch 5a.

2 Exemplare.
Manometerstand 3; 15; 25 mm.
Sauerstoffmenge 1,5; 7,5; 12,5 ccm.

Pflanze	Norm. Dr.		Evakuiert auf											
			3 mm		15 mm		25 mm		25 mm		3 mm		3 mm	
	17. I. 9 h n. bis 18. I. 10 h v.	p. Stunde	18. I. 10 h v. bis 1½ h n.	p. Stunde	18. I. 1½ n. bis 6 h n.	p. Stunde	18. I. 7 h n. bis 10 h n.	p. Stunde	18. I. 10 h n. bis 19. I. 11 h. v.	p. Stunde	19. I. 11 h v. bis 11 h n.	p. Stunde	19. I. 11 h n. bis 20. I. 11 h v.	p. Stunde
1	3,5	**0,27**	0	**0**	0	**0**	0,6	**0,2**	2,6	**0,2**	0	**0**	0	**0**
2	2,5	**0,19**	0,2	**0,06**	1	**0,2**	1,4	**0,5**	2,8	**0,21**	0,2	**0,02**	0,6	**0,05**

Wir sehen also bei 3 mm Luftdruck bezw. einem Sauerstoffgehalt von 1,5 ccm die Keimlinge von *Brassica napus* ihr Wachstum ganz oder fast ganz einstelllen, bei Zugabe von etwas mehr aber an derselben Stelle in demselben Apparate das Wachstum sofort wieder aufnehmen. Die genannte Sauerstoffmenge erlaubt also gerade noch das Wachstum einzelner Individuen, während bei noch geringeren Spuren das Wachstum völlig eingestellt wird. Dauert der Sauerstoffentzug dann länger an, so führt das für die Keimlinge nach und nach zum Tode.

Vicia Faba und andere Leguminosen (Vers. 6—11).

Auch hier erbrachten mehrere Versuche die gleichen Versuchsresultate, von denen ich nur einen näher besprechen will (Versuchsprotokoll 6). Es wurden am 4. Juli Vormittag 4 Keimlinge von der forma *equina* in den Apparat gebracht. Bis Nachmittag hatten dieselben nun einen guten Zuwachs ergeben, der eine Keimling hat sich allerdings so gekrümmt, daß er bei den folgenden Untersuchungen nicht mit benützt werden konnte. 4 Uhr 30 wurde auf 2 mm ausgepumpt. Bis Abend 9 Uhr 30 hatten alle drei restierenden Keimlinge ihr Wachstum völlig aufgegeben. Am nächsten Morgen wurde Luft zugegeben und schon innerhalb von 1 ½ Stunde hatten alle 3 Keimlinge ihr Wachstum wieder aufgenommen. Wieler hatte Wachstum bei *Faba* noch nach mehrmaligem Auspumpen und Zuleitung von Wasserstoff gefunden. Das erklärt sich aber leicht, wie ich schon eingangs hervorhob, dadurch, daß er seine Samen in Sägespänen liegend untersuchte, wodurch eben nicht aller Sauerstoff entfernt werden konnte.

Versuch 6. *Vicia Faba equina.*

3 Exemplare.
Manometerstand 2 mm.
Sauerstoffmenge 1 ccm.

Pflanze	Normaler Druck		Evakuiert		Normaler Druck			
	4. VII. 12½—4½ h	p. Stunde	4. VII. 4½ h bis 5. VII. 9½ h	p. Stunde	5. VII. 10½—12 h	p. Stunde	5. VII. 12 h bis 6. VII. 9½ h	p. Stunde
1	0,5	**0,12**	0	**0**	0,25	**0,17**	2,2	**0,1**
2	0,4	**0,1**	0	**0**	0,15	**0,1**	3,6	**0,17**
3	?	**?**	0	**0**	0,05	**0,04**	1,6	**0,08**

Außer *Vicia Faba* untersuchte ich noch 2 Keimlinge von *Vicia sativa*, welche bei einem Drucke von einem Millimeter nicht wuchsen, während Kontrollexemplare unter einer Glocke nebenan sehr kräftig wuchsen. Nach Zugabe von Luft begannen auch die Keimlinge im Apparat sofort wieder zu wachsen.

Versuch 7. *Vicia sativa.*

2 Exemplare, 2 Kontrollexemplare. Manometerstand 1 mm. Sauerstoffgehalt 0,5 ccm.

Pflanze	Evakuiert		Normaler Druck
	14. VII. 1 h n. bis 15. VII. 10 h v.	15. VII. 10 h v. bis 12½ h n.	15. VII. 12½ h n. bis 5½ h n.
1	0	0	0,5
2	0	0	1,3

Lupinus albus (Vers. 8 und 9).

Auch bei dieser Pflanze konnte gezeigt werden, daß das Wachstum bei einem Drucke von 1—3 mm sistiert wird, aber nachher wieder im vollen Umfange aufgenommen. Von 4 Keimlingen, welche am 2. August in den Wielerschen Apparat gebracht wurden, krümmte sich einer bald, so daß er nicht mehr zu brauchen war. Ein 2. hörte sogleich auf zu wachsen, während die beiden anderen noch einen ganz geringen Zuwachs aufwiesen, dann aber ebenfalls ihr Wachstum einstellten. Am 3. August abends wurde wieder Luft zugegeben und das Wachstum setzte bei allen Individuen wieder ein.

Versuch 8.

4 Exemplare, 2 Kontrollexemplare.
Manometerstand 1—4 mm. Sauerstoffgehalt 0,5—2 ccm.

Pflanze	Norm. Druck	Evakuiert			Normal. Druck				
	2. VIII. 1—5 h n.	2. VIII. 5—7 h n.	2. VIII. 7 h n. bis 3. VIII. 9½ h v.	3. VIII. 9½ h v. bis 5½ h n.	3. VIII. 5½—6 h. n.	3. VIII. 6—6½ h. n.	3. VIII. 6½—7½ h n.	3. VIII. 7½ h n. bis 4. VIII. 10 h v.	4. VIII. 10 h n. bis 6. VIII.
1	2,8	0	0,25	0	0	?	?	?	sehr stark gewachs.
2	1	0,1	gekrümmt						
3	1,5	0,025	0,3	0	0	0	0	0,9	sehr stark gewachs.
4	0,67	0	0	0	gekrümmt				
Kontrolle									
I	1,6	0,6	10	wegen zu starker Wachstumskrümmungen Messungen eingestellt.					
II	2,5	0,9	9,5						

Der folgende Versuch ist nicht so gleichmäßig. Hier war das Manometer etwas gesunken, es war also wohl etwas Luft hineingebracht worden. Hier setzten demgemäß nur 2 Keimlinge ihr Wachstum ganz aus, während 2 andere, allerdings in äußerst reduziertem Maße, weiter wuchsen. Nach Zugabe von Luft trat das normale Wachstum allerseits wieder ein.

Versuch 9.

4 Exemplare, 2 Kontrollexemplare.
Manometerstand 1 mm im Anfang, dann 10 mm.
Sauerstoffmenge 0,5 mm.

Pflanze	Norm. Dr.	Evakuiert			Norm. Druck
	31. VII. 12—1½ h n.	31. VII. 1½—3½ h n.	31. VII. 3½—7½ h n.	31. VII. 7½ h n. bis 1. VIII. 10 h v.	1. VIII. 10 h v. bis 2. VIII. 10½ h. v.
1	0,5	0,05	0,02	0,05	3,9
2	0,2	0,05	0,05	0,05	0,5 (nur bis I. VIII. 5 h dann Krümmg.)
3	0,2	0	0	0	Krümmung
4	0,5	0,1	0,1	0	
Kontrolle					
I	0,7	1,7	1	9,5	Krümmung
II	1,3	1	0,8	15	

Pisum sativum (Vers. 10 und 11).

Für diese Pflanze bin ich in der Lage, 2 ganz entsprechende Versuche anzuführen, wie für *Lupinus*. Bei Versuch 10 war auf 1 mm ausgepumpt worden und der Manometerstand hatte sich

Versuch 10.

3 Exemplare, 2 Kontrollexemplare.
Manometerstand ca. 1 mm. Sauerstoffgehalt 0,5 ccm.

Pflanze	Evakuiert		Normaler Druck
	16. VII. 12½—5 h. n.	16. VII. 5 h n. bis 17. VII. 10½ h v.	17. VII. 10½—5 h n.
1	0	0	0,25
2	0	0	0,3
3	0	0	0,3
Kontrolle			
I	war verletzt		
II	0,3	0,6	0,25

konstant erhalten. Die sämtlichen Keimlinge stellten ihr Wachstum ein, während die Kontrollkeimlinge gut wuchsen. Bei Versuch 11 hatte sich der Manometerstand nicht erhalten, es war derselbe vielmehr auf 5 mm herabgegangen. Alle Keimlinge wuchsen, wenn auch sehr verlangsamt, weiter. Auch andere Versuche zeitigten Ergebnisse in derselben Richtung.

Versuch 11.

4 Exemplare, 2 Kontrollexemplare.

Manometerstand 3. VIII. $1^1/_2$—$4^1/_2$ h: 1—2 mm; hierauf 3. VIII. bis 4. VIII. 11 h: ca. 5 mm; hierauf Luft.

Sauerstoffgehalt erst 0,5—1, dann ca. $2^1/_2$ ccm.

Pflanze	Evakuiert					Norm. Druck
	3. VIII. 12—$1^1/_2$ h	3. VIII. $1^1/_2$—5 h	3. VIII. 5—7 h	3. VIII. 7 h bis 4. VIII. 10 h	4. VIII. 10—11 h	4. VIII. 11 h bis 5. VIII. $10^1/_2$ h
1	0,6	0,44	0,1	0,17	0,05	4,6
2	0,6	0,4	?	0,1	?	2,5
3	0,7	0,33	0,1	0,17	?	7,7
4	0,5	0,1	0,05	0,2	?	4,5
Kontrolle						
I	1	2,3	sehr stark			
II	1,1	2,6				

Glyceria fluitans (Vers. 12 und 13).

Diese Pflanze verhielt sich anders als die vorher untersuchten. Wie die Versuchsprotokolle lehren, ist sie trotz Auspumpens auf 1 mm und mehrmaligen Durchleitens von Wasserstoff nicht endgültig zum Wachstumsstillstand zu bringen, obwohl das Wachstum ganz erheblich vermindert ist. Man wird also annehmen müssen, daß diese Pflanze zeitweilig, und zwar noch länger als *Helianthus annuus* ohne Sauerstoff zu leben imstande ist.

Versuch 12.

4 Exemplare.

Manometerstand 1 mm. Sauerstoffmenge 0,5 ccm.

Pflanze	Norm. Druck	Evakuiert				
	16. XII. $11^1/_2$ h bis 17. XII. 11 h	17. XII. 11—5 h	17. XII. 5—10 h	17. XII. 10 h bis 18. XII. 9 h	18. XII. 9 h bis 18. XII. $4^1/_2$ h	18. XII. $4^1/_2$ h b. 19. XII. 10 h
1	gut gewachs.	0,4	0,04	0,06	0	0
2	ohne	0,5	0,4	0,6	0,2	0,4
3	genauere	0,9	1,6	0,1	0	0
4	Maßangabe	0,4	1,2	1,3	0	0

Versuch 13.

3 Exemplare, 2 Kontrollexemplare.

Zweimal auf 3 mm ausgepumpt, dazwischen Wasserstoff zugegeben und schließlich mit Wasserstoff gefüllt zwei Stunden stehen gelassen. Dann nochmals auf 2 mm ausgepumpt, Wasserstoff zugegeben, abermals auf 2 mm ausgepumpt und schließlich Wasserstoff zugegeben.

Pflanze	Norm. Dr.	Wasserstoffinhalt					Norm. Dr.
	20. I. 12—7 h	20. I. 7 h bis 21. I. 10 h	21. I. 10—5 h	21. I. 5 h bis 21. I. 10 h	21. I. 10 h bis 22. I. 9½ h	22. I. 9½ h bis 23. I. 9½ h	23. I. 9½ h bis 24. I. 11 h
1	3,25	1,25	2	0	2,6	0,4	14,4
2	3	0,37	0,37	0,4	0,37	2,2	8
3	3,7	1,1	0,75	0,1	0,6	0,85	5
Kontrolle I	3	8,7	9,5	10	13,5		
II	2,4	5	4,4	7,5	10		

Daß gerade diese Pflanze ohne Sauerstoff zu wachsen vermag, führen wir wohl nicht ohne Grund auf ihre Eigenschaften als Wasserpflanze zurück. An Stellen wachsend, wo ihr von Natur nicht viel Sauerstoff geboten wird, hat sie die Fähigkeit zum zeitweiligen anaeroben Wachstum gewonnen. Es wäre vielleicht eine dankbare Aufgabe noch andere Wasserpflanzen daraufhin zu untersuchen.

Wurzeln.

Lupinus albus (Vers. 14 und 15).

Sehr klare Ergebnisse brachte der folgende Versuch. 4 Keimlinge wurden am 9. Dezember Nachmittag so in Glasröhrchen gebracht, daß ihre Wurzeln völlig benetzt von ausgekochtem Wasser waren. Die Glasröhrchen wurden in dem Apparat aufgestellt, wie in der Einleitung angegeben. Die Wurzeln (etwa 2 cm lang) zeigten ein deutliches Wachstum. Dann wurde auf 3 mm ausgepumpt. Das Wachstum wurde momentan eingestellt, wie die folgenden nach 2 Stunden vorgenommenen Messungen ergaben. Nunmehr wurde Luft zugegeben und es war nun wieder innerhalb einer Stunde ein deutliches, wenn auch schwächeres Wachstum als vor dem Auspumpen festzustellen. Nach und nach aber trat wieder normales Wachstum ein. Auch ein weiterer Versuch (15) zeigt das sofortige Aufhören des Wurzelwachstums nach dem Auspumpen. Die Wieder-

aufnahme wurde hier nicht kontrolliert. Es sei aber hier noch ganz besonders hervorgehoben, daß das Einstellen des Wachstums nicht etwa auf Austrocknen der Wurzelspitze beruhte. Ich habe, gerade weil die Wurzeln wohl in solchem Falle leicht zu wachsen aufhören, ganz besonders darauf geachtet, daß dieselben dauernd befeuchtet waren.

Versuch 14.

4 Exemplare, 3 Kontrollexemplare.
Manometerstand 3 mm.
Sauerstoffgehalt 1 ccm.

Pflanze	Normaler Druck	Evakuiert	Normaler Druck	
	9. XII. $5^1/_2$ h bis 8 h n.	9. XII. 8—10 h n.	9. XII. 10—11 h n.	9. XII. 11 h n. bis 10. XII. $9^1/_2$ h v.
1	0,7	0	?	13
2	1,7	0	0,2	14
3	1,3	0	0,1	12
4	1,3	0	0,1	8
Kontrolle				
I	1,1	2	0,8	13,5
II	0,4	0,6	0,5	13
III	?	1	0,7	16

Versuch 15.

5 Exemplare, 5 Kontrollexemplare.
Manometerstand 3 mm.
Sauerstoffgehalt 1,5 ccm.

Pflanze	Norm. Druck	Evakuiert			
	4. XII 12—2 h	4. XII. 2—4 h	4. XII 4 h bis 5. XII. 9^{30} h	5. XII. 9^{30} h bis 10^{20} h	5. XII. 10^{20} h bis 12 h
1	1	0	0	0	0
2	1	0	0	0	0
3	0,8	0	0	0	0
4	1,4	0	0	0	0
5	1,2	0	0	0	0
Kontrolle					
I	1,3	0,9	25		
II	1	0,9	20		
III	0,6	0,6	? (gekrümmt)		
IV	1,6	1,3	35		
V	1,3	?	30		

Pisum sativum (Vers. 16).

Ganz dasselbe konnte ich für *Pisum sativum* feststellen.

Versuch 16.

3 Exemplare, 2 Kontrollexemplare. Manometerstand 2 mm. Sauerstoffgehalt 1 ccm.

Pflanze	Norm. Druck	Evakuiert			
	24. VII 11—1½ h	24. VII. 1½—6 h	24. VII. 6 h b. 25. VII. 10¼ h	25. VII. 10¼ h bis 11½ h	25. VII. 11½—5 h
1	0,7	0	0	0	0
2	1	0,1	0	0	0
3	1,4	0,1	0	0	0
Kontrolle					
I	2,8	3	→	→	17
II	1,5	1	→	→	11

Nach Nabokich (5) gibt allerdings Flerow (Arb. d. bot. G. der Univ. Jurjew 2, 1901, S. 23) an, daß das Wachstum des Wurzelsystems von Erbsen noch einige Zeit nach Evakuierung fortdauert, wenn auch mit Verzögerung.

Eine ähnliche Angabe bringt Godlewski. Im Laboratorium dieses Autors hat Kosinski sterilisierte Erbsensamen in Zuckerlösungen keimen und einige cm lange Wurzeln bilden sehen. Ebenso gibt Godlewski nach einigen Versuchen an, daß Lupinensamen in Zuckerlösung ohne Sauerstoff keimen und einige mm lange Würzelchen treiben können, während Nabokich auch Keimung von einzelnen Lupinensamen in destilliertem Wasser beobachtet hat (1909, S. 165).

Die Differenzen zwischen diesen Ergebnissen und meinen Untersuchungen kann ich mir höchstens aus dem verschiedenen Alter der verwendeten Versuchspflanzen erklären. Ich selbst benutzte ja nicht mehr keimende Samen, sondern Samen mit schon ca. 2 cm langen Würzelchen. Außerdem muß natürlich nicht außer acht gelassen werden, daß es in den Untersuchungen der genannten Autoren immer nur einzelne Samen waren, welche sich zur Keimung anschickten.

Betrachten wir nun die im Wielerschen Apparate angestellten Versuche kurz noch einmal im Zusammenhange, so ergibt sich, daß *Helianthus annuus* und *Glyceria fluitans* eine Zeitlang auch ohne Sauerstoff unter den dort gebotenen Bedingungen zu wachsen imstande sind. Die übrigen untersuchten Pflanzen aber stellten

bei einem Auspumpen auf 1 bis wenige mm, je nach der Art und dem Individuum verschieden, ihr Wachstum sowohl in den Hypo- bezw. Epikotylen als auch in den Wurzeln ein. Die Wachtumsbedingungen im Apparate konnten keine ungünstigen sein, da dieselben Pflanzen bei etwas weniger starkem Auspumpen, also bei Anwesenheit von etwas mehr Sauerstoff, zumeist wieder zu wachsen begannen, wenn anders der Sauerstoffentzug nicht allzulange gedauert hatte.

Vergleicht man nun meine Versuchsergebnisse mit denen Wielers, so ergibt sich im großen und ganzen Übereinstimmung. Auch bei mir war das Wachstum von *Helianthus*, abgesehen von der von ihm nicht untersuchten *Glyceria*, am wenigsten durch Sauerstoffentzug zu hemmen. Nur ergibt sich durch meine wiederholten Ablesungen ein nach und nach erfolgendes Sistieren. *Vicia Faba* konnte Wieler in diesem Apparate allerdings auch nicht zum Sistieren bringen, während mir das bei einigen Keimlingen gelang. Ich führte schon aus, daß diese Differenz sich wohl darauf zurückführen läßt, daß Wieler Sägespäne in seinen Apparat zur Kultur der Sämlinge brachte, während ich sie auf leichter des Sauerstoffs zu beraubenden Substraten, vor allem Filtrierpapier, erzog.

Die schon bei wenigen mm wechselnden positiven und negativen Wachstumsergebnisse lassen die Annahme, daß das Aufhören des Wachstums auf Mangel an Sauerstoff beruht, als einzige Erklärungsmöglichkeit erscheinen.

Versuche nach Nabokich.

Über die zahlreichen Versuche mit *Faba, Pisum, Brassica napus, Lupinus albus, Cucurbita* glaube ich wegen der durchgehends negativen Ergebnisse nicht detaillierte Angaben machen zu müssen.

Nachdem die Untersuchungen in dem Wielerschen Apparat zu dem Ergebnisse geführt hatten, daß daselbst die meisten untersuchten Pflanzen, trotz im übrigen günstiger Wachstumsbedingungen, bei geringem Sauerstoffgehalt nicht zu wachsen imstande sind, war zu untersuchen, wie sich dieselben Pflanzen bei einer Behandlung nach der von Nabokich verwendeten Methode verhielten. Nabokich hatte ja in allererster Linie mit *Helianthus annuus* experimentiert und es ergab sich als selbstverständlich, daß auch ich dieser Pflanze zuerst meine besondere Beachtung zuwandte.

Ich stellte meine Versuche in derselben Weise wie Nabokich an, nur verwendete ich dazu nicht abschmelzbare Glaskolben, sondern einfache weite, tubulierte Glasrohre. Zum Auspumpen

benützte ich eine Wasserstrahlluftpumpe, wie auch in den bisherigen Versuchen. Nur für einen Versuch konnte ich eine starke Olpumpe zur Verwendung bringen, die Herr Professor Harries mir zur Benutzung freundlichst überließ. Die etiolierten Keimlinge wurden abgeschnitten, die Kotyledonen um die Hälfte verkürzt. Hierauf wurden sie in Wasser gelegt und nach einigen Stunden zum Versuche gebraucht. Sie wurden dann in ein oben offenes, unten verschlossenes, etwa 24 mm breites, 30 cm langes Glasrohr, welchem im oberen Drittel ein zur Kapillare ausgezogenes abschmelzbares, engeres Rohr angeschmolzen war, hineingebracht. Darauf wurde das weite Rohr oben abgeschmolzen und das seitliche Ansatzrohr mit der Luftpumpe in Verbindung gesetzt. Das Ganze wurde in ein Gefäß mit auf 30—40 Grad erhitztem Wasser gebracht und nunmehr ausgepumpt. Bald begann das Wasser in der Röhre zu sieden und auf diese Weise wurde der Sauerstoff auf äußerst intensive Weise ausgetrieben. Nachdem dies eine Viertelstunde fortgesetzt worden war, wurde während des Auspumpens die Ansatzröhre abgeschmolzen und die ausgepumpten Apparate wurden dann unter Wasser aufgestellt.

Ich habe nun solche Versuche mit *Helianthus* gegen 50 vorgenommen. Es dauerte nämlich lange, ehe ich zu einwandfreien Resultaten gelangen konnte. Ich erhielt wohl oftmals Zuwachs, oftmals erhielt ich aber auch keinen. Ich wußte erst lange nicht, worauf ich das schieben sollte. Erst als ich, nach dem Vorgange Nabokichs, der Temperatur eine erhöhte Beachtung zuwandte, kam ich zu den erwünschten Ergebnissen. Erst bei einer Temperatur von ca. 25 Grad erlangte ich ein deutliches allgemein einen mm überschreitendes Wachstum der Keimlingsabschnitte. Dort war das durchschnittliche Wachstum 3—4 mm.

Natürlich wurde auch der Angabe von Nabokich, daß Zucker das Wachstum der Keimlingsabschnitte von *Helianthus* ganz erheblich begünstigte, eingehend gedacht. Es ließ sich denn auch ermitteln, daß in Übereinstimmung mit den Angaben dieses Autors, Traubenzucker in 0,5—1-proz. Lösungen einen außerordentlich fördernden Einfluß auf das Wachstum hatte. Schon bei Zimmertemperatur kam es in Zuckerlösungen zu Zuwächsen von 3—7 mm und die Kulturen bei 25 Grad zeigten solche von 4,3—5,7 im Durchschnitt.

Daß es sich bei solchen Zuwächsen etwa um methodische oder Ablesungsfehler handelte, ist natürlich ausgeschlossen. Daß noch Sauerstoff zurückgeblieben war, ist nach Auspumpen mit der Ölpumpe in Versuch 10 auch nicht anzunehmen. Wir werden

also zu der Annahme gezwungen, daß *Helianthus annuus* in reinem Wasser geringe, in Zuckerlösung aber ganz erhebliche Zuwächse ohne Sauerstoff auszuführen imstande ist. Diesen Zuwächsen ist allerdings ein sehr baldiges Ziel gesetzt, da alle Keimlinge spätestens am 2. Tage nach Versuchsbeginn im sauerstofffreien Raume abstarben. Auch sind die Zuwächse an Intensität mit den Zuwächsen in freier Luft gar nicht zu vergleichen.

Übereinstimmend mit Nabokich fand ich weiterhin auch *Zea Mays* in einigen Versuchen im sauerstofffreien Raume gut wachsend (vgl. Protokoll 11 und 12). Die Zuwächse waren auch hier in Traubenzuckerlösung recht deutlich, während ich in reinem Leitungswasser nur unbefriedigende Resultate erhielt.

Auch für *Glyceria fluitans* konnte auf diese Weise Wachstum festgestellt werden, indessen nicht in allen Fällen. Worauf diese Differenz beruht, weiß ich nicht anzugeben (Vers. 13 und 14).

Soweit ich indessen dann andere Pflanzen untersuchte, sei es in Wasser oder in Traubenzuckerlösung, konnte ich kein Wachstum feststellen. Ich untersuchte *Vicia Faba*, *Lupinus albus*, *Brassica napus*, *Phaseolus multiflorus*, *Pisum sativum*, *Cucurbita*, nirgends auch nur das geringste Wachtum unter den Nabokichschen Versuchsbedingungen. Ich habe die Versuche so oft wiederholt, daß kaum anzunehmen ist, daß bei den angewendeten Versuchspflanzen doch noch unter ähnlichen Bedingungen Wachstum im sauerstofffreien Raume gefunden werden könnte. Auch betonte ich ja schon in meinem eingangs erwähnten Referat, daß auch die Untersuchungen Nabokichs keine weiteren übereinstimmend erheblich wachsenden Pflanzen hatten zutage fördern können. Der schon in einer seiner ersten Publikationen (4) gesperrt gedruckte Satz: Die Wachstumsprozesse hören bei den meisten Pflanzen im sauerstofffreien Raume nicht auf, stützt sich auf 4—5 Arten, zu denen im Laufe der jahrelangen Untersuchungen kaum neue gekommen sind.

Wir werden also, wie ich schon dort ausführte, von einem allen Pflanzen zukommenden Vermögen, ohne Sauerstoff zu wachsen, z. Z. noch keineswegs sprechen können, viel eher die Fälle, die sich als positiv erwiesen haben, als Ausnahmen registrieren müssen.

Wir kommen nun aber zu der zweiten Frage. Müssen wir wenigstens für *Helianthus*, *Zea* und *Glyceria fluitans* ein Wachstum völlig ohne Sauerstoff nach den bisherigen Versuchen als gesichert annehmen? Wir müssen diese Frage wohl einwandfrei bejahen. Nach so intensiver Entfernung des Sauerstoffes, wie sie von

Tabelle der nach Nabokich angestellten Versuche.

Versuch	In Stunden	Durchschnittlicher Zuwachs		Zahl der Exemplare
		0,5—1 % Glukose	Wasser	
		Helianthus annuus.		
1	46½	2,1 mm	—	
2	45	3 „	—	5
3	45	7,1 „	0,7 mm	je 5
4	70	1,6 „	—	5
5	70	0,6 „	—	4
6	50	—	0,4 mm	5
7	48	8 „	—	7
		Bei 25° C:		
8	48	5,7 mm	4,0	je 10
9	48	4,3 „	3,5 mm	je 10
		Mit der Ölpumpe:		
10	50	1,2 mm	0,5 mm	je 6
		Zea Mays.		
11	48	1,8 mm		10
12	48	1,4 „		10
		Glyceria fluitans.		
13	120	4,5 mm		10
14	72	9,0 „		10

Nabokich betrieben wurde und wie sie auch von mir in einigen Fällen angewandt wurde, kann man wohl von einem Zurückbleiben von Sauerstoffspuren nicht mehr sprechen. Ganz besonders aber wäre die von Nabokich mehrfach in den Vordergrund gestellte Tatsache, daß die *Helianthus*-Keimlinge nicht gleich nach Evakuierung ihr energischstes Wachstum zeigen, sondern erst einige Zeit später, als Stütze für das zeitweise anaerobe Wachstum dieser Pflanze anzuführen. Denn wenn auch geringe Spuren von Sauerstoff zurückblieben, so würden diese sicher so bald aufgeatmet sein, wie jeder sich leicht durch Rechnung überzeugen könnte, daß sie nicht nach einem Tage noch ein Wachstum der Keimlinge erlaubten. Wir können zur Stütze dieser Annahme auch die Versuche von Stich mit heranziehen, nach welchen die Atmung auch bei ganz niederem Sauerstoffgehalt noch in ziemlich unverminderter Weise und Intensität vonstatten geht. Auch die schon oben, S. 79 angeführten Beobachtungen über Wurzelwachstum im sauerstofffreien Raum von Godlewski bestätigen die Nabokichsche Auffassung.

Auffällig ist hiernach, daß im Wielerschen Apparat die *Helianthus*-Keimlinge wie auch diejenigen anderer Pflanzen ihr Wachstum nach und nach einstellen und nicht wenigstens *Helianthus*, wie bei Nabokich, noch ein Wiederansteigen der Wachstumskurve im sauerstofffreien Raume zeigt. Es erklärt sich das aber wohl zwanglos dadurch, daß in den zur Verwendung gelangten Apparaten nach Wieler sich wohl immer noch genügende Sauerstoffspuren vorfinden, welche das Wachstum von Pflanzen wie *Helianthus* noch einige Zeit unterhalten können. Erst nach und nach tritt das anaerobe Wachstum hinzu, welches dann zu unbedeutend ist, um ein Wiederansteigen der abfallenden Intensitätskurve zu veranlassen.

Es entsteht nun die Frage, wie wir uns dieses anaerobe Wachstum erklären sollen. Das nächstliegende ist da sicher, anzunehmen, daß die intramolekulare Atmung die Energie zum Wachstum liefert, was auch von Nabokich getan wird. Diese Annahme wird unterstützt durch die Versuchsergebnisse, daß Zucker das Wachstum von *Helianthus* und *Zea Mays* im sauerstofffreien Raume verstärkt und daß Samen von Erbsen und Lupinen in Zuckerlösung im sauerstofffreien Raume keimen sollen (vgl. die oben zitierten Versuche Godlewskis). Wir werden in dieser unserer Auffassung indessen wieder etwas zweifelhaft, wenn wir uns der Versuchsergebnisse erinnern, daß so stark intramolekular atmende Pflanzen, wie *Vicia Faba, Pisum sativum* usw. nicht oder nur wenig zum Wachstum im sauerstofffreien Raume zu bringen waren.

Wir können also, das ist sicher, keineswegs eine direkte Parallele zwischen intramolekularer Atmung und der Möglichkeit des anaeroben Wachstums konstruieren. Pflanzen mit energischer intramolekularer Atmung bringen es nicht zu geringen Spuren von anaerobem Wachstum, auf keine der angestellten Versuchsweisen, andere, von deren intramolekularer Atmungsleistung nichts Besonderes bekannt ist, wachsen einige Zeit anaerob.

Wollten wir nun einmal kurz erörtern, welche Erklärungsmöglichkeiten für dieses auffällige Verhalten vorliegen, so kämen wir zu den folgenden 4 Gesichtspunkten:

1. Die bisherigen Untersuchungsmethoden sind nicht ausreichend, um den nicht als wachstumsfähig befundenen Pflanzen das Wachstum zu ermöglichen.

2. Es treten bei Pflanzen mit sehr starker intramolekularer Atmung Stoffe auf, welche wachstumshemmend wirken.

3. Das Wachstum hat mit intramolekularer Atmung überhaupt nichts zu tun.

4. Das intramolekulare Atmungsvermögen hängt nicht direkt mit dem anaeroben Wachstumsvermögen zusammen.

Wir wollen diese 4 Möglichkeiten nun einmal etwas eingehender betrachten.

Was den ersten Punkt anbetrifft, so zeigen ja meine Untersuchungen im Wielerschen Apparat zuerst ganz im allgemeinen, daß die benützten Pflanzen durch den Aufenthalt im Untersuchungsraume nicht geschädigt wurden, da sie nach dem Versuche immer vorzüglich weiter wuchsen, wenn derselbe nicht zu lange ausgedehnt wurde. Auch ergaben die Messungen, daß die Pflanzen während der Dauer des ganzen Versuches in dem Zustand des Turgors erhalten wurden, welcher sich bei ihnen im Momente der ersten Messung beobachten ließ. Sonst müßten die Pflanzen ja kleiner geworden sein (Nabokich, 4, S. 253). Das war ganz dasselbe für Pflanzen mit hoher intramolekularer Atmung, wie *Faba*, als für solche mit schwacher intramolekularer Atmung, wie *Brassica*, *Zinnia* usw. Da sämtliche Versuchspflanzen hier, abgesehen vom Luftentzug, unter ganz normalen Bedingungen lebten, hat man ganz und gar keine Berechtigung anzunehmen, daß die Versuchsanstellung gerade Pflanzen mit starker intramolekularer Atmung schädigen sollte, andere aber nicht.

Nabokich betont nun wiederholt, daß die Art und Weise der Ernährung dafür verantwortlich zu machen sei, ob eine phanerogame Pflanze anaerob leben könne oder nicht. Die Parallelen unter den niederen Organismen, von denen es ja hinreichend bekannt ist, daß sie oftmals je nach der Ernährung aerob oder anaerob leben und wachsen können, ebenso wie das gesteigerte Wachstum von *Helianthus* bei Zuckergaben sprechen hierbei ja stark für seine Anschauung (vergl. auch die oben zitierten Versuchsergebnisse Godlewskis). Einmal aber ist die Rolle des Zuckers als direkter Energielieferer bei *Helianthus* noch keineswegs unerschütterlich festgestellt. Die Wirkung des Zuckers kann ja schließlich auch noch irgend welcher anderer Art sein. Sagt doch Nabokich, so energisch er auch in seinen früheren Arbeiten die Auffassung vertreten hatte, daß der Zucker nur Energielieferer sei, in seiner letzten Publikation (S. 166): „Schließlich sei darauf hingewiesen, daß auch eine seitens des vergorenen Stoffes dem Wachstum zu teil werdende Förderung an sich noch nicht den Schluß gestattet, daß die Rolle des Zuckers im anaeroben Wachstum der höheren Pflanzen ausschließlich auf seine Anteilnahme an der alkoholischen

Gärung beschränkt sei.“ Aber auch wenn bei *Helianthus* die aus dem Zucker gewonnene Energie wirklich in Wachstumsenergie umgesetzt würde, derart, daß nun das Wachstum um einige mm weiter geht, so wird doch eben bei *Faba*, *Pisum* usw. dies nicht oder nur in ganz außerordentlich geringem Maße getan. Wenigstens ist es weder Nabokich noch mir trotz zahlreicher zu diesem Zwecke angestellter Versuche gelungen, hier ein nur einigermaßen ergiebiges Wachstum zu erzielen. Daß andere Methoden uns aber in dieser Beziehung andere Resultate bringen werden, dafür fehlt bisher eben noch jeder Anhalt.

Übrigens kann ich den Einwand Nabokichs, daß im Wielerschen Apparate unter so ungünstigen Ernährungsverhältnissen gearbeitet würde, keineswegs im vollen Umfange gelten lassen. Meine zu den Versuchen verwendeten Keimlinge von *Faba*, *Pisum* usw. wurden zu einer Zeit benützt, wo die in den Samen aufgespeicherten Reservestoffe noch bei weitem nicht aufgezehrt waren. Die Keimlinge hätten in völlig etioliertem Zustande und einfach in Sägespänen bei O-Zutritt erzogen noch lange Zeit wachsen können[1]). Nun haben es aber die Untersuchungen von Godlewski und Polzeniusz (1901, S. 251—52) im höchsten Maße wahrscheinlich gemacht, daß die Reservestärke auch im anaeroben Leben veratmet wird, daß also auch den im Wielerschen Apparat erzogenen Pflanzen die nötige Nahrungsquelle für ihre Betriebsenergie zu Gebote steht. Die genannten Autoren zeigten nämlich, daß z. B. bei einem 49 Tage dauernden Versuche mit *Pisum* unter Beobachtung strengster Anaerobiose und Sterilität „bei der Bildung von 0,4158 g Alkohol und 0,5233 g Kohlensäure die Stärkemenge der Samen um 0,8521 g abgenommen hat. Ist nun der Chemismus der Alkoholbildung bei den Erbsen derselbe, wie bei dem Hefepilze, so muß angenommen werden, daß diese 0,8521 g Stärke, bevor sie einer Gärung unterlag, zunächst verzuckert werden mußte. Nun wird jetzt in der Pflanzenphysiologie allgemein angenommen, daß die Verzuckerung der Stärke in den pflanzlichen Zellen immer durch Diastase vermittelt wird; gilt diese Regel auch für den vorliegenden Fall, so muß eine der beiden Alternativen angenommen werden; entweder gab es von Haus aus in den gereiften ruhenden Erbsensamen so viel Diastase, daß dieselbe mehr als die Hälfte ihrer Reservestärke zu verzuckern

1) Vgl. dazu die Ergebnisse der letzthin erschienenen Arbeit von E. C. Miller, A physiological Study of the Germination of *Helianthus annuus* in Annals of Botany, 1910, Vol. 24, p. 693—726.

imstande war, oder diese Diastase hat sich erst während des Versuches, also ohne Sauerstoffzutritt gebildet. Da die erste dieser Voraussetzungen kaum möglich zu sein scheint, so muß die zweite angenommen werden. Man muß demnach annehmen, daß die Diastase auch bei vollkommenem Luftabschluß in den Pflanzen sich bilden und ihre Wirkung auf die Stärke ausüben kann."

Berücksichtigen wir also zuerst die eben erwähnte Ernährungsmöglichkeit und bedenken wir weiter noch einmal, daß für die nötige Wasserzufuhr in allen Versuchen gesorgt war, so dürfte das Urteil, welches Nabokich über Versuche im Wielerschen Apparate fällt, daß es nicht schwer sei, „mit hungernden Pflanzen, denen noch dazu das Wasser entzogen ist" (1, S. 278) negative Resultate zu erhalten, zum mindesten für unsere Versuche nicht mehr gelten. Und dennoch war das Ergebnis für unsere hier genannten Pflanzen, wie *Faba*, *Pisum* usw. ebenfalls ein negatives.

Aus der Kritik der Untersuchungsmethoden kann ich also z. Z. noch ganz und gar keinen Anhalt für die Behauptung finden, daß die Fähigkeit, ohne freien Sauerstoff zu wachsen, eine allen oder doch den meisten höheren Pflanzen eigentümliche ist, ebensowenig wie ich daraus erkennen könnte, wieso in unseren Kulturen Pflanzen mit starker intramolekularer Atmung nicht, andere aber einige Zeit wachsen.

Schreiten wir nun zur Erörterung des zweiten Punktes. Nabokich nimmt als das sauerstofffreie Wachstum hemmenden Faktor von Anfang an gewisse Stoffe an. So war er zuerst der Meinung, daß der bei der intramolekularen Atmung gebildete Äthylalkohol eventuell das weitere Wachstum hemmen könnte. Er hat aber selbst gezeigt, daß das ganz und gar nicht der Fall sein kann, da viel größere Mengen Alkohols, als auch von stark intramolekular atmenden Pflanzen gebildet werden, nicht schädigend wirken (1903, S. 321; 1909, S. 168). Im Gegenteil glaubt jetzt Nabokich auf Grund seiner Versuche annehmen zu sollen, daß der bei dem intramolekularen Atmungsprozeß gebildete Alkohol stimulierend auf das Wachstum einwirke.

Daß der Gehalt an Kohlensäure das Aufhören des Wachstums bezw. den Tod hervorrufen könnte, wird dadurch ausgeschlossen, daß ja auch bei völliger Absorption dieses Gases durch KOH die Verhältnisse nicht anders lagen.

Es wäre nun noch der Möglichkeit zu gedenken, daß gewisse Nebenprodukte des anaeroben Stoffwechsels die Hemmung bei den

stark intramolekular atmenden Pflanzen verursachten. Von diesen Nebenprodukten wissen wir aber derzeit noch gar nichts Näheres. Die Untersuchungen von Godlewski und Polzeniusz aber lassen erkennen (S. 243), daß diese Nebenprodukte offenbar nur in sehr untergeordneter Menge vorhanden sein können. Es ist natürlich trotzdem nicht ausgeschlossen, daß sie als wachstumshemmender Faktor eine gewisse Rolle spielen, wir haben aber keinen weiteren Anhalt dafür. Keinesfalls dürften diese Stoffe aber für das momentane Stillstehen des Wachstums, wie es sich für einige Versuchspflanzen nach dem Sauerstoffentzug ergab, verantwortlich gemacht werden können.

Wenn man aber (3) annehmen will, daß das Wachstum unter den angestellten Versuchsbedingungen nichts mit intramolekularer Atmung zu tun hat, muß man entweder die Ansicht vertreten, daß die letzten Sauerstoffspuren doch noch nicht genügend beseitigt worden wären, oder aber daß während des Lebens an der Luft Energie in irgend einer Weise gespeichert würde, daß sie dann im anaeroben Leben zur Verwendung käme. Den ersten Standpunkt können wir nach dem obigen heute nicht mehr vertreten, die zweite Vorstellung führte aber auch kaum zu einer anderen Konsequenz, als einer Form von intramolekularer Atmung oder Spaltung. Wir werden also wohl auch diesen Weg zur Erklärung des verschiedenen Verhaltens der Pflanzen nicht beschreiten können.

Es bleibt uns also vorläufig nur die 4. Möglichkeit. Da es Pflanzen gibt, welche trotz starker intramolekularer Atmung nicht anaerob zu wachsen imstande sind, andere, welche trotz nur schwacher intramolekularer Atmung eine Zeitlang ohne Sauerstoff wachsen, muß die Fähigkeit ohne Sauerstoff zu wachsen, in der spezifischen Veranlagung der einzelnen Pflanze zu suchen sein und zwar eben unabhängig von der Veranlagung stark intramolekular zu atmen. Das ist uns ja auch ganz und gar nichts Neues. Es gibt ja niedere Organismen genug, welche intramolekular atmen oder gären und trotzdem nicht anaerob zu wachsen imstande sind. Um nur ein Beispiel anzuführen. Brefeld zeigte, daß *Mucor stolonifer* und *Mucedo,* trotz doch offenbarer, wenn auch nicht starker Veranlagung zur Gärung, nicht anaerob wachsen können. Wie aber hier die anaerobe Wachstumsfähigkeit keineswegs immer mit der Gärfähigkeit verbunden ist, so dürfte dasselbe eben auch bei den höheren Pflanzen der Fall sein. Auf ein derartiges spezifisch verschiedenes Verhalten dem Sauerstoffentzug gegenüber haben ja übrigens Pfeffer in seiner Physiologie wie auch Correns mehrfach hingewiesen.

Wollen wir nun nach dem bisher Mitgeteilten die Stellung der höheren Pflanzen zur Anaerobiose noch einmal kurz im Zusammenhange mit den auch für die übrigen Organismen bekannten diesbezüglichen Tatsachen erörtern, so kommen wir ungefähr zu folgendem Ergebnis.

Für die niederen Organismen, wie Bakterien, Schimmelpilze, Hefen usw. ist es ja seit den Tagen Pasteurs und seiner Nachfolger eine bekannte Tatsache, daß beinahe jeder dieser Organismen in einem bestimmten anderen Verhältnis zum Sauerstoff steht. Für jede Bakterie, jeden Schimmelpilz gibt es eine bestimmte Sauerstoffkonzentration, in der er, ceteris paribus, am besten zu existieren vermag. Manche Bakterien gehen schon nach kürzestem Sauerstoffentzug zugrunde, andere vertragen nicht die geringsten Spuren von Sauerstoff. Dazwischen liegen nun alle Übergänge temporärer Anaerobiosen, die oftmals beeinflußt sind durch das zur Gärung dargebotene Material. Dabei sind, wie ich schon oben hervorhob, auch unter den niederen Organismen keineswegs alle gärfähigen Organismen auch wachstumsfähig.

Gehen wir dann weiter zu den höheren Pflanzen, so ist die Sache im Prinzip nicht anders. Auch hier eine spezifische verschiedene Stellung dem Sauerstoffentzug gegenüber. Soweit wir bisher wissen, ist wohl die Mehrzahl streng aerob, d. h. ihre Lebensäußerungen sind dauernd an den Sauerstoff gebunden. An diese schließen sich einzelne Arten an, welche die oder jene Funktion vorübergehend auch ohne Sauerstoff auszuüben imstande sind, wie z. B. nach Ritter die Charen, deren Strömung auch ohne Sauerstoff weiter vonstatten geht, oder Drosera, in deren Tentakeln auch unter Sauerstoffentzug nach Correns noch Reizungen auslösbar sind. Desgleichen finden bei verschiedenen Pflanzen im sauerstofffreien Raume nach Nabokich noch Kernteilungen statt und endlich lernten wir einige Pflanzen kennen, welche nach Sauerstoffentzug noch eine gewisse Zeit hindurch in geringem Maße Wachstumserscheinungen aufrecht erhalten. Was schon Pfeffer in Physiologie 1, S. 581 zusammenfassend ausgesprochen hat, daß auch bei höheren Pflanzen Wachstums- und Bewegungsvorgänge die vollständige Sauerstoffentziehung eine Zeitlang überdauern können, wird also durch eine Reihe weiterer Beispiele belegt. Dabei müssen wir uns aber immer vergegenwärtigen, daß die bisher bekannten anaeroben Lebenserscheinungen, sowohl was Intensität als was Dauer anbetrifft, sich mit den meisten auch nur fakultativen Anaeroben

der niederen Klassen in keiner Weise messen können. Die Parallele im Verhalten zu den niedrigen Organismen wird aber verstärkt dadurch, daß auch die gebotene Ernährung die Intensität der anaeroben Lebensfunktionen beeinflußt, daß also Zucker die Wachstumsfähigkeit im anaeroben Leben bei einigen Arten erhöht.

Wir sind aber keineswegs berechtigt anzunehmen, daß nun etwa alle höheren Pflanzen die Fähigkeit besitzen, unter gewissen Bedingungen auch ohne Sauerstoff eine Zeitlang ihre Lebensfunktionen, und im besonderen das Wachstum auszuüben. Wir lernten Pflanzen kennen, bei denen schon ziemlich früh bei Sauerstoffentzug das Wachstum sistiert wurde (*Brassica*, *Zinnia* u. a.), wir lernten solche kennen, welche trotz starker intramolekularer Atmung nicht anaerob wuchsen, und können also in jeder Weise im prinzipiellen Verhalten eine Übereinstimmung mit den bisher bekannten Tatsachen für die übrigen Organismen auch bei den höheren Pflanzen hinsichtlich ihres Verhaltens zum Sauerstoffentzug feststellen.

Literatur-Verzeichnis.

1. Correns, Über die Abhängigkeit der Reizerscheinungen höherer Pflanzen von der Gegenwart freien Sauerstoffes. Flora, 1892, S. 144.
2. Godlewski und Polzeniusz, Über die intramolekulare Atmung von ins Wasser gebrachten Samen und über die dabei stattfindende Alkoholbildung. Bulletin d. l'acad. d. sc. d. Cracovie, 1901, S. 227—276.
3. Godlewski, E. (senior), Ein weiterer Beitrag zur Kenntnis der intramolekularen Atmung der Pflanzen. Ebenda, 1904, S. 115—158.
4. Nabokich, A., Über anaerobes Wachstum der Wurzeln. Zeitschr. f. Experimental-Agronomie, 1900, Heft VI.
5. — Wie die Fähigkeit der höheren Pflanzen zum anaeroben Wachstum zu beweisen ist. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 19, 1901, S. 222—236.
6. — Beih. z. Bot. Centralbl., Bd. 13, 1903, S. 272—332.
7. — Temporäre Anaerobiose höherer Pflanzen. Landw. Jahrbücher, 1909, Bd. 38,
8. Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie, Bd. 1, 1897, S. 522, 581; Bd. 2, 1904, S. 131.
9. Ritter, Die Abhängigkeit der Plasmaströmung und der Geißelbewegung vom freien Sauerstoff. Flora, 1898, Bd. 86, S. 329—360.
10. Stich, Die Atmung der Pflanzen bei verminderter Sauerstoffspannung. Flora, Bd. 74, 1891, S. 1—57.
11. Wieler, A., Die Beeinflussung des Wachsens durch verminderte Partiärpressung des Sauerstoffs. Unters. aus d. bot. Inst. zu Tübingen, 1883, Bd. 1, S. 189—232.
12. — Wachstum ohne Sauerstoff. Beih. z. bot. Centralbl., Bd. 13, 1903, S. 431—436.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik

Jahr/Year: 1911

Band/Volume: 49

Autor(en)/Author(s): Lehmann Ernst

Artikel/Article: Zur Kenntnis des anaeroben Wachstums höherer Pflanzen. 61-90