Über den Einflufs des Sauerstoffentzuges auf pflanzliche Organismen.

Von Dr. Max Dude.

I. Einleitung.

Jede Unzulänglichkeit der Betriebs- und Lebensbedingungen führt bei lebenden pflanzlichen Organismen gewöhnlich zunächst zum Stillstande von einzelnen auffallenden Funktionen und erst bei der Fortdauer der ungünstigen Verhältnisse endlich zum Tode des nach Tätigkeit strebenden Organismus. Ein solcher Erfolg wird bei den Aeroben durch den völligen Abschlufs des Sauerstoffes, der durch ein indifferentes Gas, z. B. Wasserstoff, verdrängt worden ist, herbeigeführt. Nach Ausschlufs des Sauerstoffes ist der anaerobe Stoffwechsel, die intramolekulare Atmung, ein fortdauerndes Symptom der lebenden Tätigkeit, und so lange als diese bleiben alle diejenigen Aktionen und Eigenschaften erhalten, die mit der Lebenstätigkeit untrennbar verknüpft sind. Diese volle Lebensenergie wird freilich nur beschränkte Zeit bewahrt, weil die intramolekulare Atmung zur Erhaltung aller zum Leben notwendigen Funktionen nicht ausreicht und deshalb bei verlängerter Sauerstoffentziehung endlich gänzliches Absterben erfolgt. Die intramolekulare Atmung äufsert sich nun bei verschiedenen Pflanzen und je nach den gegebenen Verhältnissen nicht mit gleicher Stärke; bei einigen ist die Menge der auf diese Weise entstehenden Kohlensäure ungemein grofs, und ihre Bildung setzt sich lange Zeit fort; bei anderen ist sie sehr gering und hört binnen kurzem auf, indem die Pflanzen bei Ermangelung des Sauerstoffes bald zugrunde gehen; je nach längerer oder kürzerer Dauer des Sauerstoffentzuges finden sich dann alle möglichen Abstufungen, die aus dem Bestreben des Organismus resultieren, das Zugrundegehen möglichst lange hinauszuschieben.

Schon Bérard (Annales de chimie et de physique, 1821, Bd. XVI pag. 174), der hauptsächlich mit Früchten, die er entweder in das Vakuum oder in eine Wasserstoff- resp. Sauerstoffatmosphäre einführte, experimentierte, kam zu dem Resultate, dafs diese Früchte in diesem Medium nur eine gewisse Menge Kohlensäure aushauchen, die am ersten Tage am gröfsten ist, mit jedem folgenden Tage kleiner wird und schliefslich nach drei oder vier Tagen gänzlich verschwindet.

Diesen Versuchen schliefsen sich diejenigen von Lechartier und Bellamy an (Compt. rendus, 1872, Bd. II pag. 1203: „Sur la

fermentation des fruits"; ferner Compt. rendus, 1874, Bd. II pag. 949 bis 952 und 1006—1009: „De la fermentation des pommes et des poires"). (Auch Pasteur hat im Anschlusse an diese Mitteilungen die Tatsachen bestätigt. Compt. rendus 1872.) Diese Autoren, die übrigens schon auf die Temperatur bei all ihren Versuchen Rücksicht nahmen, fanden, dafs frische Früchte, Samen und Blätter in abgeschlossenen Räumen zunächst den vorhandenen freien Sauerstoff verzehren, dann Kohlensäure in beträchlicher Menge entwickeln und gleichzeitig Alkohol erzeugen, dafs die Pflanzen hierbei Veränderungen erfahren, welche die Zeichen des Todes der Zelle tragen, mit welchem dann die Vorgänge stillstehen. Ebenso variabel stellte sich die Dauer des Vorganges bis zum Absterben der Pflanzenteile heraus; sie schwankte von $^1/_2$—6 Monaten. Versuche mit Samen ergaben, dafs letztere mit dem im Inneren stattfindenden Vorgange an Lebenskraft verlieren; die in verschiedenen Stadien untersuchte Keimfähigkeit diente hierfür in sinnreicher Weise als geeigneter Mafsstab. Allerdings ist nicht auf alle Versuche von Lechartier und Bellamy Gewicht zu legen, da nicht genügend Sorgfalt auf den Ausschlufs von freiem Sauerstoffe oder von Mikroorganismen verwandt war. Auch die Angaben Brefelds, die, soweit die Tatsachen reichen, mit den Versuchen der vorhin genannten Forscher durchaus übereinstimmen, brauchten, wie Pfeffer (Pflanzenphysiologie 2. Aufl. Bd. I pag. 544) schon andeutet, teilweise eine Nachprüfung, die durch die vom Verfasser angestellten Versuche vorgenommen wurde, und die sich als nötig erwies. Brefelds Versuche (Landwirtschaftliche Jahrbücher 1876 pag. 687—741) mit den verschiedensten frischen Pflanzenteilen bei Abschlufs von Luft, resp. freiem Sauerstoffe, stimmen darin überein, dafs die betreffenden Pflanzenteile ihre Lebenstätigkeit ohne freien Sauerstoff in durchaus veränderter Folge eine sehr beschränkte Zeit fortsetzen und damit sogleich absterben. „Die Zersetzung, anfangs energisch, nimmt langsam ab; mit dem Stillstande sind die Pflanzenteile tot, haben kontrahiertes Protoplasma und stark gequollene Membran, die untrüglichsten Zeichen des Todes." So setzten Weinbeeren, die er mit einer Lösung von schwefelsaurem Kupfer sterilisiert hatte, eine lebhafte Gasentwicklung 12—14 Tage ungeschwächt fort, zeigten dann langsame Abnahme in der Ausscheidung des Gases, und nach 6—8 Wochen stand diese vollkommen still, die Beeren verloren an Klarheit und Durchsichtigkeit, sonst sahen sie am Ende der Versuche wie früher aus. Es fiel jedoch auf, dafs sie an der Luft sehr schnell eine braune Farbe annahmen; anfangs war es nur die Haut, dann setzte sich die Bräunung

von da ins Innere fort. Die Früchte sahen in diesem Zustande genau aus, als wenn sie verfault wären. Mit dem Mikroskope untersucht, zeigte sich der Protoplasmasack kontrahiert, in der Mitte der Zelle befindlich. Die Membranen waren gequollen, jedoch nicht durchlässig für den aus dem Protoplasma ausgeschiedenen Zellsaft geworden; Befunde, die charakteristisch für tote Zellen waren. Bei den Massenversuchen mit Birnen, Stachelbeeren, Johannisbeeren und Kirschen stand die Gasentwicklung nach vier Wochen still. Von nicht zuckerreichen, trockenen Früchten und Samen wählte er Weizen, Gerste und Erbsen aus. Diese wurden in den ersten Stadien der Keimung für die Versuche verwendet. Bei Weizen und Gerste dauerte die Gasentwicklung sechs Wochen, bei den Erbsensamen ging sie drei Monate fort. Die Samen und Früchte hatten am Ende der Versuche die Keimfähigkeit verloren, sie waren im Ansehen glasig und welk. Zu Brefelds Methode sei erwähnt, dafs er zumeist die Objekte unter Quecksilber abschlofs, so dafs es erst eine geraume Zeit dauerte, bis der Sauerstoff der Umgebung aufgebraucht war.

In derselben Weise, d. h. durch einfaches luftdichtes Abschliefsen, behandelte Brefeld (pag. 322) einige im Stadium der höchsten Entwicklung befindliche Kulturen von Penicillium und stellte fest, dafs nach einem Monate die Mycelien noch teilweise lebten, während die Mycelien solcher Kulturen, die zwei Monate lang von Luft abgeschlossen waren, tot sind, gequollene Membrane und geringen körnigen Inhalt zeigten. Er will dabei beobachtet haben, dafs sogleich mit Luftabschlufs alle Kohlensäureausscheidung aufhörte.

Gelegentlich einer Arbeit, welche Wieler in den „Untersuchungen des Botanischen Instituts zu Tübingen“ (Band I pag. 200) veröffentlicht hat, macht er einige Angaben über den Einflufs des Sauerstoffentzuges auf entwickelte Pflanzen bei Anwesenheit von Wasserstoff, die, dem exaktesten Arbeiten entsprossen, besondere Beachtung verdienen. Er sagt (pag. 200), dafs der Aufenthalt im sauerstoffreien Medium schliefslich immer einen merklichen Nachteil für die Pflanzen herbeiführen mufs. Helianthus zwar konnte sich 24 Stunden in dieser Lage befinden, ohne Schaden zu nehmen, wuchs im Gegenteil nach dieser Zeit, an die atmospärische Luft gebracht, lebhaft. Vicia faba hingegen hatte nach 22 Stunden so gelitten, dafs die Pflanzen sich beim folgenden Aufenthalte in der atmosphärischen Luft schwärzten. Die Kürbispflanzen verhielten sich eigentümlich; den ersten Tag ihres Aufenthaltes an der Luft waren sie scheinbar gesund, am zweiten Tage waren sie verdorben. Keimpflanzen von

Ricinus, die 89 Stunden im sauerstoffreien Raume zugebracht hatten, nahmen schon hier eine fahle Färbung an. Aus dem Apparate herausgenommen, gingen die Pflanzen langsam zugrunde. Er weist dabei nach, dafs von einem Einflusse des Auspumpens in Gestalt einer Nachwirkung keine Rede sein kann.

Geradezu grundlegend für die Anordnung meiner Untersuchungen waren die Ausführungen von Pfeffer, die dieser unter Berücksichtigung der von W. P. Wilson ausgeführten Versuche in einer Arbeit über die intramolekulare Atmung niedergelegt hat. (Untersuchungen aus dem Botanischen Institute zu Tübingen Bd. I pag. 636.) Er schreibt: „Es gewinnt einige Wahrscheinlichkeit die Annahme, dafs die intramolekulare Atmung allgemein für Erhaltung des Lebens im sauerstoffreien Raume von Bedeutung ist. Diese Hypothese bedarf freilich noch näherer Prüfung, und ich vermag nicht sicher zu sagen, ob z. B. die Lebensdauer phanerogamer Pflanzen mit der relativen Ausgiebigkeit der intramolekularen Atmung in Beziehung steht“.

Abgesehen von der Berechtigung dieser Behauptung, die ich in einem Teile meiner durch das Experiment belegten Resultate bewiesen habe, war mir die oben genannte Arbeit besonders wertvoll durch die Kenntnisnahme der die Intensität der intramolekularen Atmung beeinflussenden Faktoren, wie sie sich in den verschiedenen Entwicklungsstadien, in der Höhe der Temperatur oder teilweise in dem zur Verfügung stehenden Nähr- oder Reservematerial zeigen. Wilsons Untersuchungen sind später von Amm (Pringsheims Jahrbücher Bd. 25) erweitert worden.

Auch einige äufsere Einflüsse des Verweilens im sauerstoffreien Wasserstoffraume stellt er fest, indem er die Tatsache hervorhebt (pag. 9), dafs nach 5—7stündigem Sauerstoffentzuge bei nicht zu hoher Versuchstemperatur sich die Keimpflanzen normal entwickelten und schon einige Stunden nachher das Auftreten von geotropischen Krümmungen zu konstatieren war. Solche Objekte, die durch zu langen Sauerstoffentzug getötet waren, zeigten ein glasiges oder braunes Aussehen; der Turgor war hier verschwunden.

Was von Pfeffer (Untersuchungen aus dem Botanischen Institute zu Tübingen) als wahrscheinlich hingestellt wurde, ist von Stich, Flora 1891 pag. 9, zum Teil experimentell begründet worden. Er stellte Versuche an, welche bezweckten, die bei der intramolekularen und normalen Atmung produzierte Kohlensäuremenge verschieden alter Individuen derselben Spezies festzustellen. Die gewonnenen Resul-

tate zeigen deutlich, wie das Verhältnis der normal und intramolekular gebildeten Kohlensäuremenge für verschiedene Entwicklungsstadien derselben Objekte eine Anderung erfahren kann.

Über den Einflufs, den das Verweilen im sauerstoffreien Wasserstoffraume auf Schimmelpilze ausübt, hat Diakonow (Berichte der Botanischen Gesellschaft 1886 pag. 2—6, 1887 pag. 115—117) zuerst exakte Versuche ausgeführt. Er erkennt ganz richtig, dafs man zur Lösung der Frage, inwieweit das Nährmaterial verschiedener Zusammensetzungen von Einflufs auf die Intensität der intramolekularen Atmung ist, sich am besten der Schimmelpilze bedient, weil sie sich leicht auf verschiedenen Nährböden kultivieren lassen, und man so den Erfolg der Ernährungsbedingungen nach der genannten Seite hin am besten studieren kann.

Aus den ausgedehnten Versuchen, welche der genannte Forscher ausführte, sei hervorgehoben, dafs mit Entziehung des Sauerstoffes eine mit Chinasäure und Pepton oder mit Weinsäure ernährte und bei Luftzutritt sehr intensiv atmende Kultur von Aspergillus nach der Sauerstoffentziehung während kurzer Zeit sehr geringe Mengen von Kohlensäure bildet. Ist dagegen Glykose als Nahrung geboten, so wird Aspergillus in viel geringeren Mengen Kohlensäure bilden. Dauert die Entziehung nicht zu lange, so kann mit erneuertem Luftzutritt die frühere Intensität annähernd hergestellt werden. Bei etwas längerer Sauerstoffentziehung ist dies aber nicht der Fall, da Aspergillus auch in den Zuckerkulturen verhältnismäfsig schnell bei Sauerstoffentziehung abstirbt. Mit Chinasäure ernährt, erfolgt das Absterben bei Entziehung des Sauerstoffes noch weit schneller, und infolgedessen reicht eine einstündige Sauerstoffentziehung hin, um bei Wiederzufuhr von Sauerstoff eine im Verhältnis zur früheren normalen Atmung geringe Kohlensäureproduktion zu liefern oder ihn zu töten. Während des Aufenthaltes im Wasserstoff findet nur eine verschwindende intramolekulare Atmungstätigkeit statt; mit dem Mangel dieser dürfte aber auch das schnelle Absterben von Aspergillus im sauerstoffreien Raume zusammenhängen; denn mit der geringen Kohlensäureproduktion, welche bei Zucker als Nahrung sich einstellt, ist auch die Resistenz von Aspergillus bei Mangel von Sauerstoff erheblich gesteigert. Über den inneren Zusammenhang endlich der Wechselwirkung der intramolekularen Atmung und der Zusammensetzung der Nährlösung, sowie der Eigentümlickheit des Organismus schreibt er: „Die Art und Weise, in der die Wechselwirkungen zwischen den chemischen Kräften, welche das Lebenssubstrat der Zelle beherrschen, und der disponiblen Nähr-

substanz sich zu gestalten pflegen, fällt verschieden aus, je nachdem der freie Sauerstoff von aufsen eingreift oder nicht“ (pag. 116—117).

Die organische Nährsubstanz erscheint unter dem chemischen Einflufs von aufsen zutretenden Sauerstoffs im Stoffwechsel der Zelle einfach als Körper gewisser prozentischer Zusammensetzung, und kommt unter diesen Umständen beim physiologischen Akte der Ernährung eine Art von Stellvertretung zwischen dem gebundenen Sauerstoffe der Nährlösung und dem freien atmosphärischen Sauerstoff zustande. Ganz anders verhält sich die Sache beim Ausschlufs des Sauerstoffes, d. h. wenn die Kohlensäureproduktion, resp. der Stoffwechsel lediglich auf Kosten des Sauerstoffes der organischen Substanz vor sich gehen soll. Es ist die prozentische Zusammensetzung der betreffenden Substanz ohne irgendwelche Bedeutung mehr, und spielt also unter diesen Umständen der gröfsere oder kleinere Sauerstoffgehalt derselben absolut keine Rolle. Vielmehr sind sowohl die chemische Struktur dieser Substanz als die individuellen Eigentümlichkeiten des betreffenden Organismus dafür mafsgebend, dafs auch nach Abschlufs des Sauerstoffes Kohlensäure produziert wird und mit ihr der Lebensprozefs fortdauern kann.

Anschliefsend sei noch erwähnt, dafs Puriewitsch den Einflufs der Konzentration der Nährlösung auf die intramolekulare Atmung konstatierte; er fand (Puriewitsch, Physiologische Untersuchungen über Pflanzenatmung, Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik, Bd. 35 Nr. 4, Jahrg. 1900), dass das Verhältnis $\frac{CO_2}{O_2}$ bei der Atmung von Aspergillus niger im hohen Grade von der Konzentration der Nährlösung beeinflufst wird; bei der Konzentration von 2 % Dextrose $\frac{CO_2}{O_2} = 0{,}90$, bei der Konzentration von 10 % steigerte es sich auf 1,18, bei einer noch höheren Konzentration war sie wieder kleiner. Es ist also charakteristisch, dafs eben für den Fall, dafs Zucker als Nährmaterial verwendet wurde, die Schwankungen dieses Verhältnisses je nach der Konzentration besonders stark waren.

Über den Einflufs der Temperatur auf die intramolekulare Atmung hat Chudiakow exakte Versuche ausgeführt. (Chudiakow, Beiträge zur Kenntnis der intramolekularen Atmung. Landwirtschaftliche Jahrbücher, XXIII. Bd., 1894, pag. 333—389). Es geht daraus hervor, dafs die Wirkung der Temperaturerhöhung auf die intramolekulare Atmung im allgemeinen in der Steigerung der Intensität derselben besteht und dafs diese Steigerung nicht proportional der-

jenigen der Temperatur, sondern im stärkeren Verhältnis eintritt, was seinen Ausdruck darin findet, dafs die bei graphischer Darstellung gewonnenen Kurven nach der Abcisse der Temperatur konvex erscheinen. Verwendet wurden gequollene Samen und Keimlinge von 2—3 Tagen und die Intensität festgestellt durch gasometrische Bestimmung der intramolekular ausgehauchten Kohlensäure.

Bezüglich des Temperatureinflusses auf die Lebensdauer der Pflanze bei Abwesenheit von Sauerstoff stellt Chudiakow fest, dafs Zea Mays beispielsweise bei 18° C. selbst nach 48 Stunden, obgleich stark beschädigt, noch lebte, während bei 30° C. schon nach 24 Stunden der Tod bei allen Exemplaren eintrat. Auch über die Abhängigkeit der Keimfähigkeit von der Temperatur nach verschieden langem Verweilen im sauerstoffreien Wasserstoffraume hat der genannte Verfasser Versuche angestellt (pag. 261). Dauerte der Versuch nicht zu lange (je nach der Pflanzenart und Temperatur), so äufserte sich die Entziehung von Sauerstoff nur darin, dafs der Keimungsprozefs, nachdem die Samen unter normale Bedingungen gebracht wurden, viel langsamer vor sich ging als im Kontrollversuche. Hätte der Versuch etwas länger gedauert, so war schon die Wirkung von Entziehung des Sauerstoffes nicht nur an der Verlangsamung des Keimungsprozesses sondern auch in dem Abnehmen der Prozente der gekeimten Samen zu bemerken, und endlich bei noch längerer Entziehung von Sauerstoff waren gewöhnlich alle Samen abgestorben. Die Wirkung der Temperatur spielt hierbei dieselbe Rolle, wie in den vorhergehenden Versuchen. Wenn z. B. bei niederer Temperatur in einer bestimmten Zeit nur das erste Stadium der Folgen von Entziehung des Sauerstoffs, d. h. nur Verlangsamung des Keimungsprozesses ohne Verminderung der Keimungsprozente eingetreten war, so war bei den höheren Temperaturen in derselben Zeit bereits das zweite oder sogar das dritte Stadium eingetreten, d. h. die Samen waren zum Teil oder vollständig abgestorben. Als Gesamtergebnis seiner Untersuchungen stellt der Verfasser die Tatsache fest (pag. 263), dafs bei höherer Temperatur trotz der vermehrten Kohlensäurebildung und folglich auch trotz der Vermehrung der durch die Atmung gewonnenen Betriebskräfte die Pflanzen schneller als bei niederen Temperaturen zugrunde gehen. Für die Ursachen hat er zwei Erklärungen. Entweder tritt der Tod bei höheren Temperaturen dadurch schneller ein, dafs die Beschleunigung in den Zerspaltungsprozessen, auf welche unter allen Umständen die Kohlensäureproduktion zurückgeführt werden mufs, bei begrenzter Quantität der dieser Spaltung anheimfallenden

Stoffe zu ihrem schnellen Verbrauche führt, oder das Absterben steht im Zusammenhang mit der Anhäufung anderer, aufser der Kohlensäure bei der intramolekularen Atmung entstehenden Produkte, und die Temperatur spielt dabei insofern eine Rolle, als die Bildung dieser Produkte je nach der Temperatur quantitativ verschieden ausfällt; oder endlich, beide Faktoren vereinigt, bedingen das Absterben des Organismus.

Auch die Beeinflussung der intramolekularen Atmung durch das Licht ist in Betracht gezogen worden. Nach den Untersuchungen von Wilson (Flora 1882 pag. 96) scheint das Licht häufig nur eine geringe Veränderung der Atmungstätigkeit zu verursachen. Eine verlängerte Lichtentziehung kann aber naturgemäfs die Atmungstätigkeit einer solchen Pflanze nicht unberührt lassen, die im Dunkeln abnorm wächst und arbeitet. (Palladine, Revue générale de Botanique 1893 Bd. 5 pag. 369.)

Die schon früher erwähnten Versuche Diakonows, welche die Abhängigkeit der intramolekularen Atmung vom Nährmaterial bei verschiedenen Schimmelpilzen behandelten, und die deutlich zeigten, dafs die Beschaffenheit des Nährmaterials tatsächlich die damit in den Körper eingeführte Spannkraft und die von dieser abhängige lebendige Kraft, wie sie in der Atmung zutage tritt, beeinflufst, sind zu denselben Resultaten führend von Palladine und Godlewsky auch auf höhere Organismen ausgedehnt worden.

Palladine (Revue générale de Botanique tome VI, 1894, pag. 209), der mit Blättern arbeitete, schreibt: „La quantité d'accide carbonique émise par les feuilles étiolées dans l'atmosphère privée d'oxygène, dépend de leur richesse en hydrates de carbone. Les feuilles étiolées de Fève et de Lupin, qui ne contienuent pas trace d'hydrate de carbone, dégagent dans l'atmosphère privée d'oxygène, une quantité insignifiante d'accide carbonique et meurent bientôt. L'introduction artificielle de sucre dans leurs tissus augmente considérablement la quantité de l'accide carbonique émis, ainsi que la longueur de leur vie dans ces conditions.“

Godlewsky (Über die intramolekulare Atmung von in Wasser gebrachten Samen und über die dabei stattfindende Alkoholbildung, Krakau 1901) verwendete Erbsensamen. Die Versuche, in welchen die Samen in Dextrose oder Rohrzuckerlösung sich befanden, waren darauf gerichtet zu beantworten, ob die Erbsensamen den ihnen von aufsen zugeführten Zucker vergären können. Die Antwort auf diese Frage ist bejahend ausgefallen; schon der Gang der Kohlensäure-

bildung wies darauf hin, dafs die Dextrose, wie auch der Rohrzucker der Lösung, in welcher die Samen während des Versuches weilten, keineswegs gleichgiltig für die intramolekulare Atmung waren. Nun zeigen die Zahlen, dafs namentlich während der ersten Woche des Versuches die Samen in der Dextroselösung mehr Kohlensäure entwickeln als die in destilliertem Wasser. Aufserdem dauert die Kohlensäureentwicklung bei den Samen in Dextrose wie in Rohrzuckerlösung etwas länger als bei denen in Wasser, die Begünstigung der intramolekularen Atmung der Erbsensamen durch die Rohrzuckerlösung äufsert sich etwas anders als die durch Dextroselösung hervorgerufene. Nicht in der ersten, sondern in der dritten Woche des Versuches äufsert sich dieser günstige Einflufs am deutlichsten. Die Ursache dieser Verschiedenheit der Wirkung des Rohrzuckers und der Dextrose ist nicht schwer zu begreifen; sie liegt einfach darin, dafs ebenso wie durch den Hefepilz auch durch die Erbsensamen die Dextrose direkt und die Rohrzuckerlösung erst nach der Inversion vergoren wird. Dafs der Rohrzucker durch die in seiner Lösung liegenden Erbsensamen invertiert wurde, davon überzeugte man sich durch direkte Analyse dieser Lösung nach dem Versuche.

Eine weitere Beeinflussung der Intensität der intramolekularen Atmung zeigt Godlewsky, wenn er erwähnt, dafs sich dieselbe in den verschiedenen Samen mit sehr ungleicher Energie abspielt; von den vier vom Verfasser benützten Pflanzensamen zeichnen sich die Erbsensamen durch die allerstärkste intramolekulare Atmung aus. Die Fähigkeit der Erbsensamen zur intramolekularen Atmung ist so grofs, dafs sie unter Luftabschlufs wochenlang ebensoviel Kohlensäure produzieren, wie bei ungehindertem Luftzutritt. Nur wenig schwächer als bei den Erbsensamen ist sie bei den Samen der Pferdebohnen, viel schwächer ist sie bei den Gerstesamen und ganz schwach bei den Rizinussamen.

Man könnte nun erwarten, meint der Verfasser, dafs Samen, welche sich durch höhere Befähigung zur intramolekularen Atmung auszeichnen, in gequollenem Zustande bei Sauerstoffabschlufs länger ihre Keimfähigkeit behalten werden als solche, welche nur wenig zur intramolekularen Atmung befähigt sind, und doch bestätigt sich diese Erwartung durchaus nicht. Die Erbsensamen atmeten im luftleeren Raume viel stärker als die Gerstensamen, und doch fanden schon Lechartier und Bellamy, dafs ein Teil der Gerstensamen, welcher vier Monate lang in teilweise gequollenem Zustande bei Luftabschlufs verweilte, noch keimfähig war. Godlewsky fand, dafs Erbsen-

samen, welche drei Wochen im Wasser im Apparate lagen, noch keimten; doch entwickelten sich bei ihnen nur die Stengelchen normal, die Würzelchen waren abgestorben. Durch diese Beobachtungen wird erwiesen, dafs die Samen, welche aufserordentlich schwach zur intramolekularen Atmung befähigt sind, ebenso lange, wenn nicht länger im sauerstoffreien Medium im gequollenen Zustande ihre Keimfähigkeit behalten, gleichwie diejenigen, welche sich durch eine besonders starke Befähigung zur intramolekularen Atmung auszeichnen. Die Erklärung dieser letztgenannten Tatsachen findet Godlewsky, indem er die Möglichkeit der Beeinflussung der Lebensdauer pflanzlicher Organismen im sauerstoffreien Raume durch die mehr oder weniger, je nach den gegebenen Umständen stark auftretende Alkoholgärung nicht ausschliefst.

Es ist höchst wahrscheinlich, so führt er aus, dafs der Tod der Pflanzenorgane durch Erstickung auf der Vergiftung des Protoplasmas ihrer Zellen durch manche Produkte beruht. Unter diesen Voraussetzungen ist es leicht verständlich, dafs, je lebhafter die Atmung der Pflanzenorgane zur Zeit der Entziehung des Sauerstoffs war, desto energischer sich nach dieser Entziehung diejenigen chemischen Prozesse abspielen, welche durch Vergiftung des Protoplasmas dessen Tod bewirken. Bei einem solchen Sachverhalte wäre es vielleicht nicht gewagt, anzunehmen, dafs die intramolekulare Atmung im Sinne der alkoholischen Gärung bei Sauerstoffmangel der Pflanze dadurch nützlich wird, dafs sie auf eine allerdings unbekannte Weise denjenigen chemischen Prozessen, die die Vergiftung des Protoplasmas verursachen, entgegenwirkt. Bei einer solchen Voraussetzung wird es erklärlich, dafs die An- oder Abwesenheit eines für die alkoholische Gärung geeigneten Materiales, d. i. Glykose oder zur Glykose hydrolysierbare Kohlehydrate, von grofsem Einflusse auf die Lebensdauer einer Pflanze im sauerstoffreien Medium sein kann. War die Atmung des diesbezüglichen Pflanzenobjektes im Momente der Sauerstoffentziehung nur schwach, so werden nach derselben auch die für das Protoplasma gefährlichen Prozesse schwach sein, und die schützende Wirkung der alkoholischen Gärung wird dann entbehrlich sein. Für diesen Fall ist es gleichgiltig, ob viel oder wenig gärungsfähiges Material denselben zugebote steht. Die Pflanzenorgane werden dann ebenso lange bei einer sehr schwachen, wie bei einer sehr starken intramolekularen Atmung am Leben erhalten. Dadurch wird erklärt, dafs, obgleich die in sauerstoffreies Wasser gebrachten Rizinussamen aufserordentlich schwach intramolekular atmeten, sie dennoch unter

Wasser wenigstens ebenso lange keimfähig blieben, wie die Erbsensamen, die unter diesen Bedingungen eine aufserordentlich starke intramolekulare Atmung äufserten.

Die vorstehenden Angaben über die Nachwirkungen, welche der zeitweilige Aufenthalt im sauerstoffreien Wasserstoffraume auf pflanzliche Organismen ausübt, und über diejenigen Faktoren, welche von Einflufs auf diese Nachwirkungen sind, erweisen sich zum Teil als widersprechend, zum Teil als lückenhaft. Zum ersten Punkte sagt Pfeffer (Pflanzenphysiologie 2. Aufl. Bd. 1 pag. 544): Die Angaben Brefelds, nach denen sich Keimpflanzen wochen- und monatelang am Leben erhalten, bedürfen der Nachprüfung. Dasselbe würde auch auf einen Teil der sonst in jeder Weise exakt ausgeführten Versuche von Chudiakow Anwendung finden, da der Genannte einesteils auf den Ausschlufs von Mikroorganismen nicht genügend Wert gelegt hat, andernteils aber seine Versuche auf zu kurze Zeit beschränkt. Zum zweiten Punkte sei bemerkt, dafs das in Pfeffers Physiologie z. B. über die Lebensdauer der Mycelien von Schimmelpilzen bei Sauerstoffentzug Angegebene sich auf die Mitteilung beschränken mufs, dafs bei Ernährung mit Chinasäure nach einstündiger Entziehung eine Schädigung oder der Tod eintritt, dafs aber das Leben etwas länger gefristet wird, wenn Zucker zur Verfügung steht.

Ganz abgesehen von Fehler- und Lückenhaftem sind Studien über den Einflufs des zeitweiligen Sauerstoffentzuges auf Pilzsporen oder z. B. auf die Weiterentwicklung der durch längeren Sauerstoffentzug gelittenen Samen meines Wissens nach überhaupt noch nicht gemacht worden.

Es schien aus den genannten Gründen deshalb geboten, eine erneuerte Untersuchung des Einflusses, welchen der zeitweilige Aufenthalt im sauerstoffreien Wasserstoffraume auf pflanzliche Organismen ausübt, vorzunehmen, und ich habe, um die unmittelbaren und mittelbaren Einflüsse kennen zu lernen, folgende Fragen zu lösen versucht:

1. Wie wirkt der zeitweilige Sauerstoffentzug bei Schimmelpilzen
   a) auf die Keimung der Sporen und
   b) auf das Wachstum der Hyphen;
2. bei höheren Pflanzen
   a) auf die Samen, und zwar unmittelbar auf die Keimfähigkeit und mittelbar auf die Weiterentwicklung derselben,
   b) auf entwickelte Pflanzen in verschiedenen Lebensstadien?

Bei den zur Beantwortung der zweiten Frage angestellten Versuchen wurde die Abhängigkeit von der umgebenden Temperatur als besonders einflufsreich erkannt und deswegen mit in Betracht gezogen.

II. Beschreibung des Apparates.

Um die Einflüsse des Sauerstoffentzuges bei Anwesenheit von Wasserstoff zu verfolgen, bediente ich mich eines Apparates, der im grofsen und ganzen darauf hinauslief, den Sauerstoff mittels einer Luftpumpe dem Rezipienten zu entziehen und durch einen Strom von reinem Wasserstoff zu ersetzen. Der Apparat, der seinen Zweck in jeder Hinsicht erfüllte, bestand aus einem Quecksilberbarometer *A*, hinter welchem eine Millimeterskala auf Papier angebracht war. Der untere Teil des Manometerrohres tauchte in ein Gefäfs mit Quecksilber, das mit einer Wasserschicht bedeckt war, so dafs bei der Evakuation über der Quecksilbersäule eine Wassersäule von einigen Millimetern sich befand, die verhinderte, dafs Quecksilberdämpfe mit den Objekten in Berührung kamen. Mit dem Manometer war durch einen dicken Gummischlauch eine **T**-Röhre verbunden, deren einer Schenkel einen Glashahn *B* trug und zu der Wasserstrahlluftpumpe führte, und deren anderer Schenkel ein zweites **T**-Rohr mit dem Dreiweghahn *C* aufnahm. Der eine Arm dieses Rohres führte zum Rezipienten *D*, der andere zum Wasserstoffapparate *E*. Durch Drehung dieses Dreiweghahnes konnte man bewerkstelligen, dafs entweder die Luftpumpe abgeschlossen war, oder dafs dieselbe nur mit dem Rezipienten *D* kommunizierte oder endlich, dafs sie mit dem Rezipienten und dem Wasserstoffapparate *E* zugleich in Verbindung stand. Der Wasserstoff wurde in einem nach dem Döbereiner'schen Prinzipe konstruierten Apparate *E* aus chemisch reinem Zink und verdünnter Schwefelsäure dargestellt und hatte zunächst die mit Kaliumpermanganat *F* und die mit Kalilauge *G* getränkten, in **U**-Röhren befindlichen Bimssteinstückchen zu passieren. Dadurch, dafs auf dem Boden der **U**-Röhre eine kleine Menge der betreffenden Flüssigkeit sich angesammelt hatte, diente dieselbe nicht nur zum Waschen des Gases, sondern verband auch den Nebenzweck, an der Folge der durchschlagenden Gasblasen die Schnelligkeit des Gasstromes zu erkennen. Auf kleine Verunreinigungen des Wasserstoffes mit Kohlenwasserstoffen oder Kohlenoxyd brauchte keine Rücksicht genommen zu werden, da sie in selbst erheblichen Mengen den Pflanzen nicht schaden; vielleicht vorhandener Arsenwasserstoff wurde durch Kaliumpermanganat zerstört. Zur Vervollständigung des Apparates endlich

hing an einem Stativ ein Thermometer, das die Temperaturablesung noch für $^1/_{10}$ Grade gestattete.

III. Methode der Benutzung des Apparates.

Die Handhabung des Apparates war nun höchst einfach. Die Flasche *D* oder allgemeiner das Gefäfs, welches beschickt werden sollte, wurde mittels Gummischlauches an dem **T**-Rohrschenkel des Dreiweghahnes *C* angeschlossen. Nachdem dieser in die Stellung gebracht war, dafs die Luftpumpe mit dem Rezipienten kommunizierte, setzte man die Luftpumpe in Bewegung und liefs sie so lange wirken, bis möglichst aller Sauerstoff evakuiert war. Bei Feststellung dieses Punktes mufsten verschiedene Faktoren beachtet werden, nämlich der Barometerstand, die Temperatur, die Wasserdampftension, da die Experimente stets in Gegenwart von Wasser ausgeführt wurden, der Druck der Wassersäule auf das Quecksilber im Manometerrohr und die Kapillarität des letzteren. Die Korrektion des Barometerstandes würde sein: Der Barometerstand bei einer bestimmten Temperatur minus der Summe aller anderen genannten Faktoren bei derselben Temperatur.

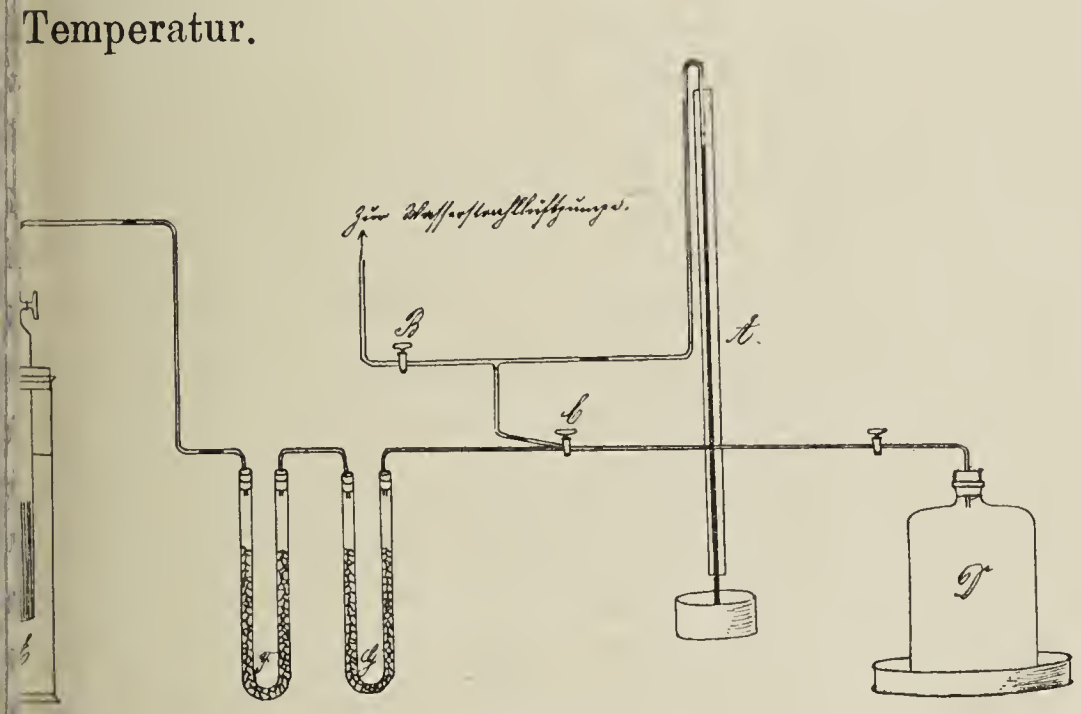

Fig. 1.

Fig. 2.

Mit der Wasserluftpumpe vermochte man, wenn alle Verbindungen luftdicht schlossen, bis auf wenige Millimeter auszupumpen. Nach der Evakuation wurde durch Schliefsen des Hahnes *B* die Luftpumpe aufser Funktion gesetzt und der Hahn *C* so gedreht, dafs das Manometerrohr mit dem Rezipienten und dem Wasserstoffapparate, der nun seinerseits langsam in Gang gesetzt wurde, kommunizierte. Das allmähliche Fallen der Quecksilbersäule zeigte zugleich an, wie weit der Rezipient mit Wasserstoff gefüllt war. Das Gefäfs blieb dann

einige Minuten in diesem Zustande, damit durch Diffussion die letzten Reste des etwa im Kulturmedium (Sägespäne, Fliefspapier) gebliebenen Sauerstoffes sich mit dem Wasserstoff vermengten. Nach Wieler (Untersuchungen aus dem Botanischen Institut zu Tübingen, Bd. I pag. 223) fanden sich dann im ganzen Apparate je nach zwei- bis fünfmaliger Evakuation noch ungefähr 0,00464 bis 0,000000000301 ccm aus der Luft stammender Sauerstoff, der sich in den meisten Fällen auf ein Volumen von 1400—1700 ccm verteilte, eine Menge, die, nachdem sie durch Beigabe von Pyrogallol in Kalilauge noch mehr reduziert worden war, ohne Fehler gleich Null gesetzt werden konnte. In den meisten Fällen wurde ein drei- bis viermaliges Auspumpen für vollständig genügend erachtet, nur bei entwickelten Pflanzen von Helianthus annuus liefsen es die Erfahrungen, die Wieler mit der Empfindlichkeit gerade dieser Pflanze selbst gegen ganz geringe Mengen von Sauerstoff (Untersuchungen aus dem Botanischen Institut Tübingen Bd. I pag. 223) machte, geboten erscheinen, ein fünftes Mal zu evakuieren und Wasserstoff einzuleiten, ein Prozefs, der dann ungefähr $2^1/_2$ Stunden in Anspruch nahm.

IV. Pilze.

a) Einflufs des Sauerstoffentzuges auf Pilzsporen und ihre Entwicklung in Flaschenkulturen.

Die Experimente über den Einflufs des Sauerstoffentzuges auf die Sporen der Schimmelpilze wurden folgendermafsen angestellt:

Starkwandige Flaschen von 200 ccm Inhalt wurden mit 20 ccm Nährlösung gefüllt und mit einem doppelt durchbohrten, gut sitzenden Gummistopfen geschlossen. Die eine Öffnung desselben diente zur Aufnahme einer Glasröhre, die bis in die Mitte der Flasche reichte, in die andere wurde eine rechtwinklig gebogene und vor dem Ende etwas ausgezogene Röhre gegeben und mit einem Stück starken Gummischlauch versehen, mit dessen Hilfe dann die Flasche an den Apparat angeschlossen werden konnte (s. Fig. 2).

Die in dem Gefäfse befindliche Nährlösung hatte folgende Zusammensetzung:

KNO_3	0,1 %	NH_4NO_3	0,5 %
KH_2PO_4	0,1	Zucker	3,00
$MgSO_4$	0,1	$FeSO_4$	Spur.

Dazu wurde noch 0,002 % $ZuSO_4$ zugesetzt, da wie Richards (Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik Bd. 30, 1897, pag. 665)

gezeigt hat, der Zusatz von etwas Zinksulfat das Wachstum der Pilze sehr günstig beeinflufst. Die so vorbereiteten Kulturgefäfse kamen jetzt in den Dampfsterilisator und wurden eine halbe Stunde lang bei 100° C. sterilisiert, um dann im Dampfkasten langsam auszukühlen.

Das in einem Gummischlauch auslaufende Ende wurde sofort nach der Entnahme aus dem Sterilisator durch einen Quetschhahn geschlossen, die Öffnung des anderen Rohres aber mit einem Wattebausch versehen und die Kultur so vor Infektion geschützt. Dieser Watteverschlufs wurde nach der Abkühlung der Nährlösung entfernt, die Kultur mittels einer langen Platinnadel mit den Aspergillussporen geimpft und die Röhre rasch zugeschmolzen. Jetzt wurde die mit dem Gummischlauche versehene Röhre an den Apparat angeschlossen und die Kultur dabei in ein Wasserbad von 31° C. gebracht, eine Temperatur, die genügte, die Nährlösung zum Sieden zu bringen, wenn die Luftpumpe das Vakuum hergestellt hatte. Es war so die Garantie gegeben, dafs selbst aus der Kulturflüssigkeit auch die letzten Reste von Sauerstoff entfernt waren, während die Temperatur den Aspergillussporen keinesfalls schadet, im Gegenteil für ihr Wachstum gerade das Optimum bedeutete.

Um eine weitere Gewähr für den vollständigen Sauerstoffausschlufs zu haben, hätte man ja können aerobe Bakterien der Nährlösung beigeben (ein Verfahren, das schon Pasteur empfahl), weil deren energische Atmung die letzten Reste des Sauerstoffes entfernte, doch der Einwand, dafs Nebeneinflüsse eben auch Einflüsse sind, würde dann schwer zurückgewiesen werden können. Das genannte Kulturgefäfs wurde im ganzen fünf- bis sechsmal vollständig evakuiert, mit Wasserstoff gefüllt und die Röhre, die vorerst ja ausgezogen worden war, an dieser Stelle abgeschmolzen, wodurch der endgiltige Abschlufs des Kulturinhaltes nach aufsen bewerkstelligt wurde. Um jede Garantie zu haben und gleichzeitig die Temperatur konstant zu halten, wurden die so luftdicht geschlossenen Flaschen mit einem Ringe von Bleirohr beschwert und im Wärmezimmer unter Wasser gesetzt. Von Zeit zu Zeit wurde nun eine Flasche geöffnet und damit der Wasserstoff wieder durch Luft ersetzt. Zu diesem Zwecke verband man, nachdem durch Abbrechen der Rohrenden die Kultur geöffnet war, mit sterilisierten Gummischlauchstücken die eine Röhre des Kulturgefäfses mit einer mit Baumwolle gefüllten und vorher sterilisierten U-Röhre, während das andere Rohr an die Luftpumpe angeschlossen wurde; durch langsames Saugen ging damit ein sterilisierter Luftstrom durch die Kultur, der, nachdem sie von der Luftpumpe entfernt worden war,

dadurch steril erhalten wurde, dafs man die beiden Enden der Eingangsstellen durch Wattepfropfen schlofs. Die Flaschen stellte ich dann wiederum ins Wärmezimmer, um die Entwicklung der Sporen zu beobachten und von Tag zu Tag zu registrieren. Neben jede Kultur wurden zu gleicher Zeit, zu der sie geöffnet worden war, zwei Kontrollkulturen angesetzt, von denen die eine einfach mit einem Wattebausch, die andere in der oben erwähnten Weise geschlossen war. Experimentiert wurde mit Aspergillus niger bei 31° C., der Optimaltemperatur für diesen Pilz (cf. Pfeffer, Pflanzenphysiologie 2. Bd. 1. Hälfte pag. 87.)

Die Untersuchungen der Beziehung der Pilzsporen zum Sauerstoffentzuge hatten die Aufgabe festzustellen:

1. die Wirkung auf die Keimung der Sporen und das Wachstum der Mycelien nach der Keimung;

2. die Wirkung auf die Produktion der Sporen bezüglich der Zeit ihrer Entwicklung und der Menge derselben.

Die Kontrollkulturen zeigten keine Unterschiede, einerlei ob die Flaschen mit der freien Luft kommunizierten oder auf dieselbe Weise wie in den Experimenten verschlossen waren.

Was die erste Frage betrifft, so zeigte sich zunächst betreffs der Zeit, nach welcher die Sporen keimten, eine deutliche Nachwirkung. Während in den Kontrollkulturen eine sichtbare Entwicklung entweder in der Nährflüssigkeit schwimmend oder als kleine makroskopische Inseln auftretend in $^3/_4$—1 Tag zu erkennen war, vermochte der Erscheinung bei den Kulturen, deren Sporen auf einige Zeit der Sauerstoff entzogen worden war, erst in $1^1/_2$—2 Tagen aufzutreten. Es war dabei gleich, ob der Sauerstoffentzug 6 Stunden oder 25 Tage gedauert hatte.

Ich will aber hier nicht unerwähnt lassen, dafs diese Keimung vielleicht noch später eintritt, wenn der Sauerstoff länger als von mir angenommen wirken kann, wenigstens habe ich aus der Zeit meiner Vorversuche eine Beobachtung, nach welcher bei 36tägigem Sauerstoffentzuge erst nach 6 Tagen eine sichtbare Entwicklung eintrat. Ob aber diese Verzögerung nicht etwa auf Kosten welcher Nebeneinflüsse (das Durchsaugen der Luft war hier unterlassen worden) zu setzen ist, oder ob sie vielleicht eine Ausnahmeerscheinung bildet, vermag ich nicht zu sagen. Ich habe ihn deshalb auch nicht in die Reihe meiner in Tabelle 1 angegebenen exakten Versuche aufgenommen.

Auch bezüglich der Entwicklung der Mycelien zeigte sich eine Nachwirkung bei kürzerem oder längerem Sauerstoffentzuge. Während

die Kontrollkultur in 3—3½ Tagen vollendet war, d. h. die Nährlösung sich mit einer vollständigen Decke überzogen hatte, die an allen Stellen fruktifizierte, dauerte diese Deckenbildung bei den Versuchskulturen desto länger, je länger der Sauerstoff abwesend gewesen war, was wohl darauf zurückzuführen ist, dafs die Lebenskraft[1]) der Sporen und die der aus diesen entwickelten Mycelien mit individuellen Unterschieden immer mehr abnimmt, so dafs, während in der Kontrollkultur alle Sporen auf einmal sich entwickelten und so rasch die ganze Nährlösung überzogen, bei den Versuchskulturen nur ein Teil, der mit längerem Entzuge prozentualiter abnahm, bei der Bildung der Decke in Frage kam. War nun der Sauerstoff nicht zu lange abwesend, so wurde das Fehlende bald nachgeholt, während bei längerem Mangel eine dauernde Schädigung zu konstatieren war.

Diese Behauptung findet ihren Beweis in der Tatsache, dafs die Decke, während sie sich, wenn der Sauerstoffentzug ¼, 1 oder auch 2 Tage dauerte, so stark entwickelte, dafs sie sich wellenförmig kräuselte, bei längerem Sauerstoffentzug immer schwächer und schwächer wurde und zuletzt gar nicht mehr fähig war, die ganze Fläche der Nährlösung zu bedecken. (Siehe Tabelle I Colonne 1, 2 und 4.)

Tabelle I.

Aspergillus niger. — Temperatur = 31° C.

Im zerstreuten Tageslichte.

Zeit des Sauerstoffentzuges	Zeit, nach welcher die Sporen keimten	Zeit, nach welcher die Sporen gebildet wurden	Bildung der Myceldecke und Produktion der Sporen	Normal entwickelte Kulturen nach
0 Tage	¾—1 Tage	2 Tage	Die Decke wird immer dünner und die Zahl der gebildeten Sporen immer geringer	3 Tage
¼ „	1¾ „	3½ „		6 „
1 „	2 „	3 „		6 „
3 „	1½ „	2½ „		6 „
5 „	1½ „	2½ „		6 „
7 „	2 „	3 „		Von hier ab fruktifiziert nur ein Teil der gebildeten Myceldecke.
9 „	1½ „	6 „		
13 „	2 „	10 „		
18 „	2 „	13 „		
25 „	2 „	16 „		

1) (Wenn ich hier kurz von Lebenskraft rede, so verstehe ich darunter alle jene ursprünglichen Eigenschaften, die in der Entwicklungsfähigkeit, in der Fähigkeit des Wachstums und in der der Fortpflanzung bestehen.)

Was die zweite Frage anlangt, welchen Einflufs der Sauerstoffentzug auf die Produktion der Sporen bezüglich der Zeit ihrer Entwicklung und die Menge derselben hat, so war wieder eine deutliche Nachwirkung derselben zu erkennen.

Während in der Kontrollkultur sich am 2. Tage nach der Infektion Sporen zeigten, begann die Fruktifikation in allen anderen Versuchskulturen später. Diese Verzögerung wuchs mit dem längeren Sauerstoffentzuge. Bei 6stündiger vorangegangener Abwesenheit von Sauerstoff dauerte sie $3^1/_2$ Tage; bei 1—7tägiger Sauerstoffreiheit schwankte sie zwischen $2^1/_2$ und 3 Tagen. Schon bei dem letztgenannten Versuche, also bei 7tägigem Sauerstoffentzuge, beobachtete ich, dafs die Mycelien meist ganz kurze Konodienträger bildeten, so dafs die Sporen gleichsam sitzend angebracht waren. Diese morphologische Veränderung bildete das Übergangsstadium zum nächsten Versuche. Wenn es der Versuchskultur nämlich 9 Tage an Sauerstoff gefehlt hatte, bildeten sich am 3. und 4. Tage Konodienträger, die zunächst keine Sporen trugen und diesen Mangel erst am 6. Tage ausglichen. Von da ab hatte nun die Lebenskraft der Sporen durch den Sauerstoffentzug zusehends gelitten. So dauerte es nach 13tägigem Abschlufs 10 Tage, bei 18tägigem 13 Tage und bei 25tägigem gar 16 Tage, ehe Sporen gebildet wurden. Bemerkenswert ist vielleicht noch die Tatsache, dafs nach 6stündigem Sauerstoffentzuge die Verzögerung der Sporenbildung gröfser war als bei 2—7 Tagen, ein Umstand, der vielleicht damit zu erklären ist, dafs die nach Tätigkeit strebende Lebenskraft zunächst beträchtlich gehemmt ist, dafs sie aber später sich den unerwartet eingetretenen Verhältnissen anzupassen versucht.

Die schon zur Beantwortung der ersten Frage gemachten Beobachtungen, nämlich dafs die Lebenskraft der Sporen nach der Abwesenheit von Sauerstoff eine Zeit zwar unverändert bleibt, dann aber rapid abnimmt, zeigen, dafs in der Wirkung auf die gebildeten Mycelien die Lebenskraft schon nach 2 Tagen geschwächt ist, bezüglich der Bildung neuer Sporen hält sie sich etwas länger; sie äufsert sich erst nach 7tägigem Sauerstoffentzuge.

Anschliefsend an die zweite Frage: „Wann treten die neuen Sporen auf?“ war zugleich darauf hingewiesen, dafs auch die Menge der produzierten Sporen von dem mehr oder weniger langen Sauerstoffmangel abhängig ist. Schon nach 6stündigem Entzuge zeigte sich eine Abnahme in der Sporenbildung und zwar um so auffälliger, je länger vorher die Kultur ungünstig beeinflufst war. Die Sporen

lagen immer verstreuter auf den Myceldecken, sie waren immer weiter von einander gerückt und der kräftig fruktifizierenden Kontrollkultur immer unähnlicher, jedoch so, dafs bei 6stündigem und 1tägigem Entzuge dieser Mangel sofort nachgeholt wurde, indem die Kultur sich ziemlich schnell vervollkommnete, während dies bei den übrigen Kulturen in sehr langsamen Schritten vorwärts ging. Auf diese Weise kam eine vollständige und in allen Teilen fruktifizierende Decke, die allerdings den Charakter einer Kultur erhielt, die sich mit ungünstigen Lebensbedingungen hat begnügen müssen, zustande, wenn auch nicht in 3 Tagen, wie bei der Kontrollkultur, so doch wenigstens in sechs Tagen, allerdings auch nur dann, wenn der Sauerstoffentzug nicht länger als 7 Tage gedauert hatte. Von da ab kam es nie mehr zur vollendeten Kultur im obengenannten Sinne, ja selbst nach Wochen, wenn der gröfste Teil der Kultur fruktifizierte, zeigten sich noch grofse weifse Flecke, ein Beweis, dafs, wenn der Sauerstoffentzug zu lange dauerte, nicht alle Mycelien fähig waren, neue Sporen zu bilden.

So äufsert sich der Sauerstoffentzug auf Pilzsporen unmittelbar, indem er die Keimung verzögert und die Sporenbildung hinausschiebt, und mittelbar, indem durch die geschwächte Lebenskraft dieser Sporen die Mycelbildung sich abschwächt und verlangsamt und nicht mehr in allen Fällen fähig ist, kräftig oder überhaupt zu fruktifizieren; mit anderen Worten:

Es ist ein Einflufs auf den ganzen Organismus zu verzeichnen, der einesteils zeitlich wirkte und andernteils formativ.

b) Einflufs des Sauerstoffentzuges auf Mycelfäden in der feuchten Kammer.

Das Prinzip, nach welchem die Versuche angestellt wurden, beruhte darauf, dafs durch einen kontinuierlichen Strom von reinem Wasserstoff, der durch eine Gaskammer geleitet wurde, aller Sauerstoff und etwa durch intramolekulare Atmung entstandene Kohlensäure beseitigt wurden. Die zur Verwendung gelangenden Pilzfäden waren im hängenden Tropfen angebracht.

Um die Sporen auf die Deckgläschen zu befestigen, machte ich von einer Methode Gebrauch, die im hiesigen botanischen Institute schon mehrfach erprobt worden ist: Auf grofse Deckgläser wurden mittels Schellack durch Auskochen sterilisierte Zwirnfäden derart befestigt, dafs nur ihre Enden mit dem Deckgläschen fest verbunden waren. Würde nun die Aussaat der Sporen direkt in der Nährlösung

erfolgt sein, so würden sie bei jeder Störung ihren Ruhezustand ändern und für die Beobachtungen Schwierigkeiten bieten. Um diesem Übelstande abzuhelfen, war es nötig, die ausgesäten Sporen in ihrer Lage zu fixieren. Zu diesem Zwecke erfolgte die Aussaat der Sporen in eine dünne Schicht verflüssigter Nährgelatine, mit der die Deckgläser überzogen wurden und die selbstverständlich steril gehalten wurde. Beim Erstarren dieser Schicht erhielt so jede Spore eine ganz bestimmte Lage am Faden, die sich nur selten im Laufe der Beobachtungen etwas änderte. Das Sporenmaterial wurde nicht aus der Reinkultur direkt in diese Gelatinschicht übertragen, sondern erst in ein gewisses Quantum von Nährlösung. In derselben wurde durch Schütteln eine Verteilung der Sporen bewirkt, und dann erst erfolgte die Aussaat in das zur Beobachtung bestimmte Präparat. Ein solches enthielt durchschnittlich 5—6 Sporen. Derart vorbereitete Deckgläschen wurden auf sterilisierte Papptäfelchen als Kultur im hängenden Tropfen in der feuchten Kammer aufbewahrt und kamen nach 15—20 Stunden zur Verwendung.

Dies geschah, indem zunächst die Gaskammer mit $^1/_2$proz. Lösung von Formaldehyd sterilisiert und nachher mit sterilisiertem Wasser sorgfältig ausgewaschen war. Auch machte es sich nötig, in die Kammer feuchte Stückchen von Fliefspapier zu geben, um ein Austrocknen des Tropfens durch den Gasstrom oder eine Veränderung in der Konzentration der Nährlösung, die ja von Einflufs auf die Objekte gewesen sein würde, zu verhüten. (Puriewitsch, Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik Bd. 35 Nr. IV.) Das Deckglas wurde nun, nachdem eine Zeichnung des mikroskopischen Bildes mit Angabe der betreffenden Mafse entworfen war, mittels Vaseline auf die Öffnung der Gaskammer aufgepafst und der Wasserstoffstrom, der wie in Fig. 1 gewaschen war, durchgeleitet und unter Quecksilber wieder abgeleitet. Nachdem ich so den Gasstrom die bestimmte Zeit hatte passieren lassen, wurde das Deckglas vorsichtig abgehoben, auf das sterilisierte Papptäfelchen gebracht und in die feuchte Kammer gegeben, von wo es nun zur Beobachtung jederzeit herausgenommen werden konnte.

Die Messungen der Mycelfäden wurden in der Weise vorgenommen, dafs zunächst das normale Wachstum aller halben Stunden gemessen wurde (während des Durchleitens von Wasserstoff war nie ein Zuwachs zu beobachten), und dafs dann der Wiedereintritt des Wachstums nach Einbringung in Sauerstoff beobachtet und wieder alle halben Stunden registriert wurde. Als Messungsmarken dienten für die Objekte in der Regel das Ende des Pilzfadens einerseits und

die Sporen andrerseits. War das Objekt gröfser, so traten an Stelle der Sporen Knickungen, Ansatzstellen von Seitenästen, den Objekten zufällig anhaftende Staubpartikelchen als Marken. Um die Messungen vermitteln zu können, wurde ein Mikroskop und ein drehbares Okularmikrometer von C. Zeiss, Jena, zu Hilfe genommen. Bei eingeschobenem Tubus waren 186 Teilstriche des Mikrometers = 1 mm.

Das durchschnittliche normale Wachstum in 1 Minute war 8,9 μ, ein Wert, der ungefähr dem von Büchner (Zuwachsgröfsen und Wachstumsgeschwindigkeiten bei Pflanzen, Leipzig 1901, pag. 19) gefundenen entspricht.

Die schon in der Einleitung erwähnten Beobachtungen Diakonows (Berichte der Botanischen Gesellschaft 1887 pag. 115, 1886 pag. 1—5), aus denen hervorgeht, dafs die Lebensdauer niederer Pilze (ohne Glykose $1^1/_2$ Stunden, mit Glykose längere Zeit) durch den Gehalt des dargebotenen Nährmateriales beeinflufst wird, veranlafsten mich, auf diese Erscheinungen bei meinen Versuchen besonderen Wert zu legen. Ich tat dies, indem ich den zur Verwendung kommenden Pilz auf folgende Nährlösungen, deren Zusammensetzungen den von Diakonow benutzten teilweise entsprechen, brachte:

1. 7proz. Rohrzucker,
2. 7proz. Traubenzucker,
3. 6proz. Glycerin,
4. 5proz. freie Weinsäure.

Um dem Pilze die nötigen Mineralnährstoffe zu bieten, wurden die soeben aufgezählten organischen Nährstoffe stets in folgender Lösung aufgelöst:

Destilliertes Wasser	1000 g,
Phosphorsaures Kali	1,5 g,
Salpetersaures Ammon	1,0 g,
Schwefelsaures Magnesium	0,5 g,
Chlorcalcium	0,1 g.

In methodischer Beziehung bemerke ich noch, dafs die Nährstofflösungen, welche nicht die organische Säure enthielten, stets mit etwas Phosphorsäure angesäuert wurden. Die Temperatur endlich, bei der alle Versuche sowohl in ihren vorbereitenden wie nachfolgenden Beobachtungen angestellt wurden, war im Wärmezimmer stets konstant und betrug 26° C. — Da über die Lebensdauer der vegetativen Zustände von Schimmelpilzen bei Abschlufs von Sauerstoff nichts weiter bekannt war, als dafs die Lebensdauer derselben mit der dargebotenen Nahrung im engsten Zusammenhange steht, so

mufsten zunächst eine Reihe von Versuchen vorgenommen werden, die über diese Lebensdauer bei den verschiedenen Nährstoffen Aufschlufs gaben. In welchem Sinne z. B. die in Pfeffers Physiologie 2. Aufl. Bd. I pag. 543 über diesen Punkt gemachten Angaben: „Sie fristen, wenn ihnen Zucker zur Verfügung steht, ihr Leben etwas länger als eine Stunde", zu deuten sind. Es war dabei interessant zu erfahren, ob die Wahl der Zuckerart von grofsem Einflusse ist. Weiter konnte es möglich sein, dafs die viel sauerstoffreichere Weinsäure oder Glycerin als Nahrung einen bestimmten günstigen Einflufs ausübten und so imstande waren, die Zeit des Todes hinauszuschieben.

Die Berechtigung dieser Annahme wurde in dem einen Falle von der Zusammensetzung der Weinsäure hergeleitet, die relativ mehr Sauerstoff enthält als Zucker und in dem zweiten Falle von der bekannten Tatsache, dafs Glycerin in alle Protoplasten sehr schnell eindringt. (Über den isoton. Koëffizienten des Glycerins. De Vries, Botanische Zeitung 1888 Nr. 15.)

Endlich war bei den angestellten Versuchen auf allerlei Absterbeerscheinungen und auf die verschiedenen Wirkungen des Sauerstoffentzuges zu achten. So war es von vornherein anzunehmen, dafs jüngere in der Bildung begriffene Teile vom Sauerstoffmangel mehr beeinflufst sein würden als solche Zellen, die in einen Dauerzustand übergegangen waren. Dagegen war es fraglich, ob die eben erst gekeimten Sporen, vollständig ausgebildeten und vielfach verzweigten Mycelien gegenüber sich in Bezug auf die Lebensdauer anders verhalten würden. Zur Entscheidung dieser Fragen mufsten deshalb Kulturen zur Verwendung kommen, die Vegetativzustände in den verschiedensten Entwicklungsstadien zeigten.

Demgemäfs drängten sich so zur Beantwortung folgende Fragen auf:

Ist das Nährsubstrat von Einflufs auf die Lebensdauer? Und zwar:

1. Wie lange leben die Mycelien von Aspergillus niger, wenn ihnen Zucker zur Verfügung steht?
2. Ist ein Unterschied vorhanden, ob die Ernährung von Rohr- oder Traubenzucker besorgt wird?
3. Wird die Lebensdauer der Mycelien durch die sauerstoffreiche Weinsäure oder durch Glycerin günstig beeinflufst?
4. Wann wird für den Fall, dafs die Mycelien nicht tot sind, das Wachstum wieder aufgenommen?
5. Ist es bei den verschieden gebotenen Nährstoffen bezüglich der Lebensdauer gleich, in welchem Entwicklungsstadium sich das Mycel befindet?

6. Sind gewisse Teile der Vegetativzustände besonders empfindlich gegen den Sauerstoffentzug, und welche Absterbeerscheinungen sind überhaupt zu beobachten?

Zur Beantwortung gebe ich am besten die zu diesem Zwecke angestellten Versuche in der Reihenfolge an, wie ich sie ausgeführt habe; die Erledigung der gestellten Fragen geht dann klar daraus hervor.

Tabelle II.

Wachstum der Mycelfäden von Aspergillus niger nach Entzug von Sauerstoff bei Ernährung durch Rohrzucker. (Temperatur 26 ⁰ C.)

+ = ja. — = nein (auch in den folgenden Tabellen)

Dauer des Sauerstoffentzuges	2 St.	$2^1/_2$ St	3 St.	$3^1/_2$ St.	4 St.	$4^1/_2$ St.
Eben gekeimte Sporen . .	+	—				
Mycelium, $^1/_4$ mm lang . .	+	+	+ Die Endzellen teilen sich	+	+ Seitliche Verzweigungen; an den Endzellen Kontraktion des Plasmas	— Kontraktion des Plasmas am ganzen Faden
Mycelum, über 1 mm lang	+	+	+	+	+ Abschnürung der Endzellen	—

Tabelle III.

Wachstum der Mycelfäden von Aspergillus niger nach Entzug von Sauerstoff bei Ernährung durch Traubenzucker. (Temperatur 26 ⁰ C.)

Dauer des Sauerstoffentzuges	4 St.	$4^1/_2$ St.	5 St.
Mycelium, $^1/_4$ mm lang . .	+ Die Endzellen sind tot; es bilden sich seitliche Verzweigungen	+ Die Endzellen schnüren sich ab und zeigen Kontraktion des Plasmas	—
Mycelium, über 1 mm lang	+	+ — In einem Falle war das Mycel tot	—

Tabelle IV.

Wachstum der Mycelfäden von Aspergillus niger nach Entzug von Sauerstoff bei Ernährung durch Glycerin. (Temperatur 26° C.)

Dauer des Sauerstoffentzuges	30 Min.	45 Min.	60 Min.	75 Min.	90 Min.
Mycelium, $^1/_4$ mm lang . .	+	+ Verzweigung an den Endzellen	+ Die Endzellen sind tot; es bilden sich seitliche Verzweigungen	—	—
Mycelium, über 1 mm lang	+	+	+	—	—

Tabelle V.

Wachstum der Mycelfäden von Aspergillus niger nach Entzug von Sauerstoff bei Ernährung durch Weinsäure.[1]) (Temperatur 26° C.)

Dauer des Sauerstoffentzuges	10 Min.	30 Min.	35 Min.	40 Min.	60 Min.
Eben gekeimte Sporen . .	—	—	—	—	—
Mycelium, über 1 mm lang	+	+	+ Die Endzellen sind tot	+ Nach zwei Stunden bilden sich seitliche Verzweigungen	—

Tabelle VI.

Wachstum der Mycelfäden von Aspergillus niger und Lebensdauer derselben bei verschieden gebotenem Nährmaterial nach Entzug von Sauerstoff. (Temperatur 26° C.)

Zeit des Sauerstoffentzuges	10 Min.	30 Min.	40 Min.	45 Min.	60 Min.	$1^1/_4$ St.	2 St.	$2^1/_2$ St.	3 St.	$3^1/_2$ St.	4 St.	$4^1/_2$ St.	5 St.
Rohrzucker; eben gekeimte Sporen	+	+	+	+	+	+	+	—					
Rohrzucker; Mycelfäden 1 mm lang	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—	
Traubenzucker	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	—
Glycerin	+	+	+	+	+	—							
Weinsäure; Mycelfäden, 1 mm lang	+	+	+	—									
Weinsäure; eben gekeimte Sporen	—												

1) Diakonow fand für Weinsäure 1—$1^1/_2$ Stunde bezüglich der Lebensdauer, gibt jedoch keine Temperatur an. (Berichte der Botanischen Gesellschaft 1886 pag. 4.)

Die erste und zweite Frage, die den Einflufs des Sauerstoffentzuges auf die Lebensdauer der Mycelien von Aspergillus niger bei Ernährung mit Zucker zeigen, ist nach den vorliegenden Tabellen leicht zu beantworten. Bei Traubenzuckerlösung tritt der Tod nach $4^1/_2$ Stunde ein, ist aber Rohrzucker da, schon nach 4 Stunden; doch wurde in einem Falle die Zeitangabe für Traubenzucker auch mit 4 Stunden präzisiert, so dafs, da man einen Unterschied von $^1/_2$ Stunde schliefslich noch in das Bereich des Einflusses der Individualität weisen kann, die gefundenen Werte, Zucker überhaupt, mit ungefähr 4 Stunden anzugeben sind. Dafs ein Unterschied in der Wirkung stattfinden mufste durch Anwendung der verschiedenen Zuckerarten, war vielleicht darauf zurückzuführen, dafs in dem einen Falle die Zuckerlösung sofort zur Verarbeitung kommen und zur Erhaltung des Lebens ohne Sauerstoff beitragen konnte, während der Rohrzucker erst nach einiger Zeit, nämlich nachdem er invertiert war, an seine organismuserhaltende Aufgabe herantrat.

Über die dritte Frage, ob die sehr sauerstoffreiche Weinsäure oder Glycerin die Lebensdauer des Pilzes bei Abwesenheit von Sauerstoff sehr günstig beeinflufsten, geben Tabelle IV und V Aufschlufs. Nach früheren Erfahrungen (Diakonow gibt die Lebensdauer bei Weinsäure mit 1—$1^1/_2$ St. an) (Bestimmung der ausgeschiedenen Kohlensäure mit der Ernährung durch Weinsäure oder Glycerin) konnte man die Lebensdauer zwischen der mit Chinasäure und Zucker, also zwischen 1 und 4 Stunden stellen. Das Resultat war aber ganz anders. Beide sind noch weniger geeignet wie Chinasäure, die intramolekulare Atmung zu unterhalten, da mit Glycerin, das bei aerobiatischen Leben eine ziemlich gute Nahrung abgibt, der Pilz nur 1 Stunde ohne Sauerstoff lebt und bei Ernährung mit der sehr sauerstoffreichen Weinsäure der Organismus selbst in älteren Teilen zugrunde geht, wenn ihm nur 40 Minuten der Sauerstoff mangelt.

Nährmaterial, welches bei Anwesenheit von Sauerstoff eine gute Nahrung bedeutet oder durch seinen Sauerstoffreichtum günstig beeinflussen könnte, spielt hier keine Rolle. Die Pilze vermögen nicht auf Kosten derselben ihr Leben zu verlängern.

Was die Zeit anbetrifft, innerhalb welcher, falls die Zellen nicht tot sind, das Wachstum wieder aufgenommen wird, so beträgt dieselbe im Durchschnitt 2 Stunden. Bei Ernährung mit Weinsäure zeigte sich in einem Falle schon nach 1 Stunde Zuwachs; dasselbe wurde auch bei einer Rohrzuckerlösung beobachtet, während andererseits eine solche mit Glycerinlösung in einem Falle 3 Stunden auf Zu-

wachs warten liefs. Es scheint demnach die Zusammensetzung der Nährlösung nicht von Einflufs auf die Dauer des unterbrochenen Wachstums zu sein; vielmehr ist der mehr oder weniger lange Sauerstoffentzug an der verschiedenen Länge dieser Zeit schuld. Wenn nämlich der Sauerstoff nicht zu lange gefehlt hatte (bei Zucker 1—1$^1/_2$ Stunden), so trat in der 2. Stunde nach Einbringung in Luft zwar nicht normales Wachstum ein, es wurde aber wenigstens die Hälfte derselben erreicht, und nach 2 Stunden wuchs der Pilz dann wie vor der Unterbrechung, gleichviel ob die Endzellen, oder wenn diese abgestorben, neu gebildete Seitenzweige das Weiterwachstum übernahmen. Hatte man mit dem Sauerstoffentzuge aber bald die Grenze erreicht, die den Organismus zum Leben nicht mehr zurückkehren läfst, so trat vor 2 Stunden nie Zuwachs ein, sondern erst nach 2$^1/_4$ oder 2$^1/_2$ Stunden. Dafs die Dauer der Wachstumsunterbrechung durch längeren Sauerstoffmangel immer gröfser werden mufs, ist leicht verständlich, wenn man die Ursache der ganzen Erscheinung in dem pathologischen Zustande sucht, in welchen der Organismus übergegangen ist und der es mit sich bringt, dafs der früher normale Zustand desto später eintritt, je weiter die Zersetzung vor sich gegangen ist und je mehr sich die Zersetzungsprodukte gehäuft haben.

Es ist also die Dauer des Sauerstoffentzuges von Einflufs auf die Zeit des Wiedereintritts des Wachstums.

Es sei des Vergleichs wegen hier ein Versuch Diakonows erwähnt, der dieselben Einflüsse, also die des Sauerstoffentzuges auf die Kohlensäureproduktion zeigt. (Diakonow, Berichte der Botanischen Gesellschaft 1886 pag. 3 und 4.)

Penicillium mit Zucker und Pepton ernährt.

Luftperiode,	1	Stunde,	24,8 mg	Kohlensäure
Wasserstoffperiode,	1	„	6,4 „	„
Luftperiode,	1	„	16,2 „	„
Luftperiode,	1	„	23,2 „	„

Nachdem der Kultur 1 Stunde, also verhältnismäfsig kurze Zeit, der Sauerstoff gefehlt hat, steigt die Atmungskurve nicht sofort wieder auf die alte Höhe, sondern erreicht dieselbe erst in der zweiten Stunde annähernd. Es scheint demnach einige Wahrscheinlichkeit die Annahme zu gewinnen, dafs die Wachstums- und Atmungskurven nach Einbringung in Luft und vorhergegangenem Sauerstoffabschlufs gleich verliefen, dafs also die Energie der Atmung in engster Beziehung zur Wachstumsenergie steht. Versuche, bei denen der Sauer-

stoff längere Zeit entzogen war, liegen von Diakonow leider nicht vor, so dafs ein weiterer Vergleich nicht vorgenommen werden konnte.

Zur fünften Frage sei auf die ersten Kolonnen der Tabellen II—V hingewiesen. Dieselben geben als Länge der Mycelfäden an, eben gekeimte Sporen, $^1/_4$ mm und über 1 mm. Ein Unterschied zwischen den letzten beiden wurde in der Lebensdauer oder in sonstigen Folgen des Sauerstoffentzuges nie beobachtetet. Dagegen war es von Interesse, die Frage entschieden zu sehen, wie sich eben gekeimte Sporen verhielten. Die noch nicht entwickelten Sporen hielten den Sauerstoffmangel mehrere Wochen aus, ja es ist anzunehmen, dafs sie den Sauerstoff zur Erhaltung ihrer Lebenskraft überhaupt nicht gebrauchen. Demnach müfsten, um in der Reihe fortzufahren, eben gekeimte Sporen unter denselben Bedingungen weniger lange leben, aber doch länger als $^1/_4$ mm und 1 mm lange Mycelfäden. So würde die Konsequenz auch sein, wenn man an höhere Pflanzen in den entsprechenden Stadien denken würde, also an gequollene Samen, an eben gekeimte und an eben entwickelte Pflanzen. Die Versuche zu Tabelle II und V fallen aber ganz anders aus. In ersteren, also bei Ernährung mit Rohrzucker, leben die eben gekeimten Sporen nur 2 Stunden, die Hälfte der Zeit gegenüber von entwickeltem Mycelium, die 4 Stunden den Sauerstoff missen können. Bei Weinsäure (Tabelle V) ist der Unterschied insofern noch augenfälliger, als ein Zuwachs überhaupt nicht beobachtet wurde, selbst wenn die Zeit des Sauerstoffentzuges auf 10 Minuten reduziert wurde. Es zeigt sich also, was man oft auch bei der Verfolgung von anderen Vorgängen beobachten kann, dafs, je lebenskräftiger die Zellen sind, je gröfser ihre Anzahl und Masse ist, desto intensiver sich die Einflüsse äufsern müssen, dafs ganz junge Vegetativzustände weit empfindlicher sind gegen Sauerstoffentzug als ältere und in den meisten Teilen wohlausgebildete, die in einen gewissen Dauerzustand übergegangen sind.

Hinsichtlich der letzten Frage, ob gewisse Teile von Mycelien besonders empfindlich und welche Absterbeerscheinungen dann zu beobachten sind, ist die erste Hälfte mit ja zu beantworten, wie schon zum Teil aus der Erledigung des vorigen Punktes hervorgeht. Abgesehen von der Zeit, welche zu kurz ist, um irgend eine äufsere Veränderung des Mycelfadens hervorzurufen, tritt bei etwas längerem Entzuge (z. B. Rohrzucker 3 Stunden) eine Gabelung an den Enden auf, die das Aussehen hat, als habe sich die jüngste Zelle geteilt und wachse nun in zwei Enden weiter. Wird der Sauerstoff aber noch länger entzogen, so stirbt ein ganzer Zellenkomplex ab, und

zwar die jüngsten Zellen zuerst. Ein Beweis dafür, dafs sie tot sind, ist die auftretende Kontraktion des Plasmas in denselben und die Beobachtung, dafs sie nicht weiter wachsen, eine Notwendigkeit, die sich schon aus dem allgemeinen physiologischen Gesetze ergibt, dafs nur turgescente Zellen wachstumsfähig sind.

Der Grund, weshalb die jüngsten Teile schneller zugrunde gehen, ist möglicherweise nur darin zu suchen, dafs einesteils die Atmung bei gleichen Aufsenbedingungen am ausgiebigsten in energisch tätigen Pflanzenteilen ist, dafs embryonale Zellen reicher an Protoplasma sind wie ältere, zum Wachstum mehr Sauerstoff gebrauchen und so den Sauerstoffmangel stärker empfinden.

An Stelle der abgestorbenen Zellen, die sich oft ganz vom übrigen Faden abschnürten, wurden nun nach 2 Stunden an den älteren Teilen nach einer, meist aber nach verschiedenen Richtungen, seitliche Verzweigungen getrieben (es wurden in dem einen Falle an einem 0,2 mm langen Stücke 6 Ausstülpungen beobachtet), die dann sofort das normale Wachstum aufnahmen.

Erreichte der Sauerstoffentzug diejenige Grenze, welche zum Absterben des Myceliums notwendig war, so wurde die Kontraktion des Plasmas an allen Teilen desselben wahrgenommen, meist aber erst nach Verlauf einiger Stunden. Dabei zeigte sich in einigen Fällen, in denen der Sauerstoff 7 und 8 Stunden gefehlt hatte, dafs die Mycelien ganz merkwürdige Involutionsformen bildeten, die an Hefezellen erinnerten, eine Beobachtung, die übrigens schon Diakonow gemacht hatte. (Berichte der Botanischen Gesellschaft 1886 Bd. 4 pag. 4.)

Zusammenfassung.

Die zeitweilige Abwesenheit von Sauerstoff beeinflufst:

a) indem die Keimfähigkeit der Sporen sich lange Zeit unverändert erhält, die Lebensfähigkeit der Sporen von Aspergillus niger so, dafs je nach längerem oder kürzerem Sauerstoffentzuge
   1. die Auskeimung derselben verzögert,
   2. die Mycelbildung entweder anfänglich verlangsamt oder dauernd abgeschwächt wird,
   3. die Sporenbildung hinausgeschoben und die Produktion derselben eingeschränkt wird;

b) Vegetativzustände in Abhängigkeit von dem gegebenen Nährmateriale so, dafs
   1. die Lebensdauer bei Traubenzucker $4^1/_2$ Stunden, bei Rohrzucker 4 Stunden beträgt,

2. Sauerstoffreichtum des Nährmaterials keine Rolle bei der Verlängerung des Lebens spielt, da Glycerin 60 Minuten und Weinsäure 40 Minuten das Leben nur zu erhalten vermögen,
3. das unterbrochene Wachstum, falls das Mycel nicht abgestorben ist, nicht sogleich wieder aufgenommen wird, sondern je nach der Länge des Sauerstoffentzuges nach ungefähr 1—2½ Stunden,
4. eben gekeimte Sporen weniger lange den Sauerstoffmangel vertragen als ältere Mycelien,
5. die jüngsten Zellen zuerst absterben, indem sie kontrahiertes Protoplasma zeigen und das Weiterwachstum von seitlichen Verzweigungen aufgenommen wird.

V. Höhere Pflanzen.

Für die Versuche mit höheren Pflanzen gelangte folgender Apparat zur Anwendung. Eine tubulierte Glasglocke von ungefähr 2 l Rauminhalt wurde mittels eines luftdicht eingeschliffenen Glasstopfens geschlossen, der sich in eine rechtwinklig gebogene, einen einfachen Glashahn tragende Röhre fortsetzte. Die Glocke konnte dann mittels einer Mischung, die aus 5 Teilen Colophon und 5 Teilen Vaseline bestand, luftdicht auf eine matt geschliffene Glasplatte aufgesetzt und diese auf eine flache Porzellanschale gestellt werden. Wurde dieselbe dann mit Wasser gefüllt, so war ein vollkommen dichter Abschlufs erreicht. (Vgl. Fig. 66 in Pfeffers Pflanzenphysiologie, 2. Aufl. Bd. I pag. 542.)

Das Evakuieren geschah nun, wie im Abschnitt III angegeben, verschiedene Male, nur dafs zwischen den sich wiederholenden Operationen der Wasserstoff längere Zeit im Rezipienten belassen wurde, damit den letzten Sauerstoffresten durch Diffusion die Möglichkeit geboten war, sich mit dem Wasserstoff in innigen Kontakt zu begeben und bei der nächsten Evakuation mit entfernt zu werden. Wenn auf diese Weise durch 3—5maliges Auspumpen der Sauerstoffgehalt des Wasserstoffraumes, wenn man noch die Gröfse der Gefäfse in Betracht zieht, ohne Schaden gleich Null gesetzt werden kann, so machten sich doch bei den Experimenten, namentlich mit schon kräftig entwickelten Pflanzen, besondere Einrichtungen nötig, die mit dem Umstande rechneten, dafs die Objekte durch Atmung und Assimilation, die nicht ganz zu unterdrücken waren, eine Änderung der Luftzusammensetzung im Kulturgefäfse bewirken können.

Es wurde aus besagtem Grunde unter die Glocke noch ein Kristallisiergläschen gebracht, das eine 10proz. KOH-Lösung enthielt

und das, am Boden stehend, die etwa ausgehauchte und sich dort ansammelnde Kohlensäure absorbieren sollte. In der Schale standen aufserdem noch zwei kleinere Röhrchen, die mit ihrem unteren Ende in die Kalilauge eintauchten und mit Pyrogallol gefüllt waren, das sich auf diese Weise allmählich löste und so seine sauerstoffabsorbierende Tätigkeit erst begann, wenn die Evakuation schon erfolgt war. So war die Pyrogallol-Kalilauge einesteils Absorptionsmittel, andernteils zeigte sie aber durch ihre unveränderte Farbe auch an, dafs der Wasserstoffraum frei von Sauerstoff trotz der Länge mancher Versuche geblieben war; sie war also zugleich der Indikator.

Bei der Verwendung chlorophyllhaltiger Pflanzen wurde die Glocke überdies mit einem schwarzen Tuche eingehüllt, so dafs die Assimilation vollständig unterdrückt war.

Sollte trotz aller dieser Vorsichtsmafsregeln noch Kohlensäure (die Atmung konnte natürlich nicht vermieden werden) oder Sauerstoff sich im Kulturraume entwickeln, so brauchte man bei der Gröfse der Gefäfse (2000 ccm) und bei der beschränkten Zahl von Pflanzen, die zur Verwendung kamen, mit diesen beiden unabwendbaren Einflüssen ihrer Geringfügigkeit wegen nicht zu rechnen.

Weit schwieriger gestaltete sich die Lösung einer zweiten Frage, der Ausschlufs von Mikroorganismen. Bezüglich der Anwesenheit derselben braucht wohl nicht besonders erwähnt zu werden und ist von früheren Forschern (vgl. Godlewsky) zu sehr aufseracht gelassen worden, dafs „bei Anwesenheit von Mikroorganismen alle Schlüsse nur mit einer gewissen Vorsicht zu ziehen sind, und dafs das endliche Resultat durch die unerwünschte Einwirkung des genannten Faktors so modifiziert wird, dafs der wahre Sachverhalt in jedem Falle verdunkelt werden mufs“. Als Beispiel, wie grofs der Einflufs ist, sei zunächst die Mitteilung gemacht, dafs gut sterilisierte Samen im sterilen Raume den Sauerstoffentzug mehrere Wochen aushalten (16,5 ° C.), während andere, bei denen man diese Vorsicht unterliefs, in 6—7 Tagen zugrunde gingen. Es ist darum selbstverständlich, dafs bei derartigen Experimenten ein vollständiges Sterilbleiben des Versuchsmateriales während der ganzen Versuchszeit von gröfster Bedeutung für die Zuverlässigkeit der Resultate ist.

Zur Sterilisation der Samen stellte ich Versuche mit 1. Kupfersulfat, 2. Formaldehydlösung und 3. Quecksilberchlorid an. Um die praktische Verwendbarkeit dieser Körper festzustellen, war zunächst die Frage zu beantworten, ob ein vollständiges Sterilisieren erreicht wurde, und weiter, ob die Konzentration der angewendeten Lösung

ie Keimkraft der Objekte nicht beeinträchtigte. Kupfersulfat erwies ich dabei in allen Fällen als zu schwach zur Sterilisation. Formldehydlösung, in der Praxis zum Abtöten der Brandpilze auf Saatetreide mit Erfolg angewandt (Kinzel, Justs Botan. Jahrbücher, eipzig 1900, 25. Jhrg., I. Abtlg. pag. 125) wurde höchstens in öheren Konzentrationen (3—5proz. Lösungen) als geeignet für meine wecke befunden, hatte dann aber wieder die Nebenwirkung, dafs s nicht ohne Einflufs auf die Keimfähigkeit war. So blieb als allen nforderungen entsprechend: Sublimatlösung 1 : 1000. Das Sterilieren, und ich folge hier einer Anregung von Godlewsky, geschah olgendermafsen:

Die trockenen und zum Versuche besonders auserlesenen Samen urden mittels einer Zahnbürste mit Sublimatlösung 1 : 1000 sorgältig abgerieben und dann in der Lösung ungefähr $^1/_2$ Stunde liegen elassen. Inzwischen waren im Dampfkasten eine Reihe halb mit Vasser gefüllter, gut sterilisierter Erlenmayer'scher Kölbchen aufestellt worden. Durch 3—4maliges Umschütten von einem in das ndere dieser Gefäfse wurden die Objekte von Sublimat befreit und onnten so im letzten Gefäfse, in dem dann nur wenig Wasser den oden bedeckte, zum Quellen gebracht werden. Ob die Versuchsbjekte wirklich steril geblieben waren, liefs sich nach dem Klarleiben oder Trübwerden des Wassers, in welchem die Samen sich efanden, beurteilen. Alle sonst zum Apparat gehörigen Gefäfse, die durchgehends aus Glas bestanden, zu sterilisieren, war dann nicht chwer; es geschah ebenfalls mit Sublimatlösung 1 : 1000, während ie für die Aufnahme der Objekte bestimmten, mit Fliefspapier auselegten Petrischalen, resp. Blumentöpfe, die Sägemehl als Kulturedium enthielten, im Dampfsterilisator sterilisiert wurden.

Auf diese Weise gelang es bei einiger Übung ohne grofse chwierigkeiten, gleichviel bei welcher Temperatur und für welche eit alle Nebeneinflüsse, wie sie sich entweder in der Veränderung er Luft durch Kohlensäure oder Sauerstoff oder in der schädlichen Virkung von Mikroorganismen zeigen konnten, auszuschliefsen.

) Einflufs des Sauerstoffentzuges auf die Keimfähigeit der Samen und die Weiterentwicklung derselben.

Zur Verwendung kamen Samen von: 1. Pisum sativum, 2. Heanthus annuus, 3. Vicia sativa, 4. Secale cereale, 5. Sinapis alba.

Es wurden absichtlich recht verschiedene Pflanzenarten ausgeählt, da einesteils stärke- und ölhaltige Samen in Bezug auf den

Verbrauch von Sauerstoff sich verschieden verhalten, andernteils aber erwiesen ist, dafs die Intensität der intramolekularen Atmung überhaupt bei den verschiedenen Pflanzenarten sehr verschieden ist.

Von Pisum und Helianthus brauchte ich zu jedem Versuche 50 Exemplare, von allen übrigen Arten je 100 Stück. Es wurden dabei nur auserlesen gute Samen verwendet, so dafs ein vorheriges Prüfen auf die Keimfähigkeit in dem Sinne ein befriedigendes Resultat ergab, als 98—100 % auskeimten. Nach dem Sterilisieren und nach 24stündigem (Pisum, Helianthus) oder 12stündigem (Vicia, Secale, Sinapis) Quellen wurden die Samen in die mit Fliefspapier ausgelegten Petrischalen gebracht. Hinsichtlich der Feuchtigkeit des Keimbettes war noch zu berücksichtigen, dafs ein Übermafs nicht nur entbehrlich sondern sogar schädlich gewesen wäre.

Waren die Samen so zum Versuche fertig, so wurden sie unter die Glocke gegeben, 4—5mal evakuiert und der ganze Apparat bei der beabsichtigten konstanten Temperatur aufbewahrt. Von Zeit zu Zeit wurde nun eine Glocke geöffnet und die Petrischalen in Luft gebracht, doch so, dafs sie sich unter einer tubulierten Glasglocke, die, mit einem Wattebausch verschlossen, nur einen möglichst sterilen Luftdurchzug gestattete, befanden. Nun wurden die ausgekeimten Samen gezählt, die Resultate zu Tabelle VII vereinigt und so die Prozentzahl der gekeimten Samen nach dem verschieden langen Sauerstoffentzuge bei 16,5° C. in Form einer fortlaufenden Reihe gewonnen.

Es sei hier gestattet, noch einiges über den Zustand der aus der Glocke entnommenen Samen zu berichten. In den meisten Fällen sah man es den Samen, wenigstens den heller gefärbten, sofort an, ob sie tot oder lebendig waren. Die abgestorbenen hatten in ihrem Ansehen verloren. So waren die Erbsensamen heller geworden, die Sonnenrosensamen nahmen eine dunkelbraune Farbe an. Bei den Getreidesamen zeigte sich oft, dafs die Schale gesprengt war und der Inhalt zum Teil heraustrat. Es ist nicht ausgeschlossen, dafs hier vielleicht eine heftige Gasentwicklung die Ursache war. Sehr oft jedoch wurde man über die Zahl der lebensfähigen Samen zunächst getäuscht; denn aus dem Apparate herausgenommen, zeigten sie keine Veränderung, und erst jetzt an der Luft nahmen sie eine andere Färbung an, die sich von aufsen nach innen fortsetzte, zuletzt sahen sie aus, als wenn sie verfault wären.

Es traten also zwei Fälle ein, entweder änderte sich das Aussehen bereits unter Abschlufs von Sauerstoff, dann war hier jedenfalls

der Tod schon eingetreten, oder die Änderung fand statt bei Einbringung in die atmosphärische Luft. Dann wurden die letzten Reste des Lebens, wie sie sich in der Exhalation von Kohlensäure noch zeigen, vielleicht durch den Wechsel der Umgebung vernichtet, und es fand so ein allmähliches Zugrundegehen statt. (Godlewsky findet in der Tat für die Dauer der Kohlensäureausscheidung eine, wenn auch nur wenig längere Zeit, als ich für die Erhaltung der Keimfähigkeit beobachtete.)

Eine andere Erklärung für die Farbenänderung der Samen wäre auch dadurch gegeben, dafs man an autoxydable Stoffe dächte, die bei Zutritt von Sauerstoff ihre Farbe erst wechseln, nachdem schon vorher der Tod der Samen eingetreten ist.

α) Widerstandsfähigkeit der Samen gegen Sauerstoffentzug.

Zunächst fand ich durch meine Versuche die Angaben Chuliakows bestätigt, dafs sich die Entziehung von Sauerstoff einesteils darin zeigt, dafs der Keimungsprozefs, nachdem die Samen in normale Bedingungen gebracht wurden, viel langsamer vor sich ging, als in einer Kontrollkultur, dafs andernteils aber bei längerem Fehlen von Sauerstoff die Wirkung auch in der Abnahme der Prozente der gekeimten Samen zu beobachten war und endlich nach noch längerer Entziehung von Sauerstoff gewöhnlich bei allen Samen der Tod eingetreten ist.

Für mich war es nun interessant, für die verschiedenen Samenarten zu beobachten:

1. In welcher Abstufung die Verminderung der Keimungsprozente vor sich geht;
2. welche Zeit nötig ist, um die Keimkraft aller Samen zu vernichten;
3. welches die Reihenfolge der Widerstandsfähigkeit gegen Sauerstoffabwesenheit ist.

Zur Erledigung der Fragen sei auf Tabelle VII verwiesen. Bei Verfolgung jeder einzelnen Querreihe, die die Keimungsprozente der Samenarten für verschieden lange Abwesenheit von Sauerstoff angibt, beobachtet man, dafs sich im grofsen und ganzen eine Übereinstimmung zunächst darin zeigt, dafs im Anfange eine gröfsere Abnahme sich bemerkbar macht, die in der Mitte dann etwas gleichmäfsiger verläuft und zum Schlufs erst wieder stärker wird.

Doch ist genau betrachtet die Abstufung der Keimungsprozente bei gleichen Zeitintervallen recht verschieden. Bei manchen Samen-

arten, so bei Pisum oder Secale, zeigt sich eine ganz allmählich und durchaus regelmäfsig bis zum Schlufs verlaufende Abnahme, bei anderen hingegen, z. B. Vicia, ist bei 20tägigem Sauerstoffentzuge fast alles tot; es sind nur noch ungefähr 13 % aller Samen keimungsfähig. Hier ist also verhältnismäfsig ein sehr grofser Abfall gegenüber den anderen Arten zu verzeichnen. Die wenigen noch erhaltenen Exemplare sind aber dann durch irgend welche individuellen Eigenschaften besonders befähigt, den Sauerstoff zu entbehren und behalten ungefähr noch das Doppelte der vorangegangenen Zeit ihrer Keimfähigkeit.

Tabelle VII.

Prozente der gekeimten Samen nach verschieden langer Abwesenheit von Sauerstoff. (Temperatur 16,5 ° C.)

	Zeit des Sauerstoffentzuges															
	2 Tage	5 Tage	10 Tage	15 Tage		20 Tage	25 Tage	30 Tage	33 Tage	35 Tage	37 Tage	40 Tage	43 Tage	45 Tage	47 Tage	50 Tage
	%	%	%	%		%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%
Pisum sativum .	92	81	67	51		33	37	32	27	22	17	13	0			
Helianthus annuus . . .	86	73	66	55		60	38	20	22	18	12	0				
Vicia sativa . .	96	87	59	32		13	15	11	5	0						
Secale cereale .	95	73	63	51		47	33	38	34	31	17	12	14	6	2	0
				12Tg.	15Tg.											
Sinapis alba .	74	56	25	4 %	0 %											

Noch auffälliger wird die Erscheinung, dafs bei verschiedenen Samenarten die Abnahme der Keimungsprozente verschieden verläuft, durch Vergleich der Längsreihen, also derjenigen Zahlen, die bei gleich langer Sauerstoffabwesenheit die Zahl der noch keimungsfähigen Exemplare nennen. So zeigt sich bei 20tägigem Sauerstoffentzuge folgendes Bild:

1. Helianthus 60 % keimfähige Samen
2. Secale 47 % „ „
3. Pisum 33 % „ „
4. Vicia 13 % „ „

Diese Reihe wird fortdauernd verändert, so dafs sie sich z. B. am 33. Tage folgendermafsen ordnet:

1. Secale	34 %	keimfähige	Samen
2. Pisum	27 %	„	„
3. Helianthus	22 %	„	„
4. Vicia	5 %	„	„

So geht als Resultat hervor, dafs bei immer längerem Sauerstoffentzuge im allgemeinen die Abnahme der Keimungsprozente am Anfang und am Ende der Reihe am stärksten ist, dafs sie aber in der Mitte gleichmäfsiger verläuft. Bezüglich der einzelnen Samenarten ist jede derselben verschieden; bald geht die Abnahme stetiger, bald mehr sprungweise vor sich.

Zur Beantwortung der zweiten Frage, welche Zeit nötig ist, um bei den verschiedenen Pflanzenarten die Keimkraft aller Samen zu vernichten, sind vorstehende Zahlen ebenfalls der Tabelle VII entnommen.

Temperatur 16,5 ° C.

1. Secale cereale	50	Tage
2. Pisum sativum	43	„
3. Helianthus annuus	40	„
4. Vicia sativa	35	„
5. Sinapis alba	15	„

Das Resultat fällt also, wie das der vorigen Frage, wieder recht verschieden aus. Es ist auffällig und kein besonderer Grund ersichtlich, weshalb gerade Secale die erste Stelle einnimmt, also vom Sauerstoffmangel am wenigsten betroffen wird, während dagegen Sinapis im gleichen Alter auffällig stark den Sauerstoff benötigt; Pisum, Helianthus und Vicia nehmen dabei eine mittlere Stelle ein und zeigen sich, ausgenommen Vicia, das schon etwas zurückbleibt, der Zeit nach ungefähr gleich widerstandsfähig.

Die Aufstellung der dritten Frage: Welches ist für die angewandten Samenarten die Reihenfolge der Widerstandsfähigkeit gegen Sauerstoffabwesenheit, machte sich nötig durch die Eigentümlichkeit der Arten, bei gleich langer Abwesenheit von Sauerstoff mehr oder weniger lebensfähige Exemplare aufzuweisen. Es kam bei dieser Betrachtung also darauf an, einmal nicht nur die Zeit in Betracht zu ziehen, die durch die Abwesenheit von Sauerstoff imstande ist, alle Keimfähigkeit zu vernichten und die oft durch wenige, aber besonders kräftige Individuen auf ungewöhnlich lange Zeit hinausgeschoben wird (Vicia, Tabelle VII), sondern eben auch mit dem Faktor zu rechnen, dafs eine Pflanzenart bei gleich langem Sauerstoffmangel mehr lebenskräftige Exemplare aufweist, als eine andere. Nach dem ersten Ge-

sichtspunkte würde die Reihenfolge sein, wie sie das Ergebnis der zweiten Frage sich dort verzeichnet findet, also:

Secale,
Pisum,
Helianthus,
Vicia,
Sinapis.

Nach dem zweiten Gesichtspunkte würde, wenn man nach den ersten 35 Tagen der Tabelle VII die Zahl der noch lebensfähigen Samen für die verschiedenen Zeiten des Sauerstoffentzuges in Betracht zieht und diejenige Art, die am öftesten die meisten Exemplare aufweist, als am günstigsten an die Spitze stellt, die Reihe sich folgendermafsen ordnen:

Secale,
Helianthus,
Pisum,
Vicia,
Sinapis.

In jedem Falle bleibt also Secale an erster Stelle, während Pisum und Helianthus, zwei Samen mit ganz verschiedenen Reservestoffen, ihren Platz in der Reihe vertauschen können, je nachdem, ob man die Widerstandsfähigkeit an der möglichst langen Dauer derselben oder an der Menge der noch keimfähigen Exemplare beurteilen will. Vicia und Sinapis bleiben wieder in beiden Fällen an derselben Stelle.

Worauf die bei der Beantwortung aller drei Fragen gefundene Verschiedenheit der angewandten Samenarten gegenüber dem Sauerstoffentzuge beruht, ist schwer zu sagen. Man könnte an die Intensität der intramolekularen Atmung denken. Sie kann aber kaum von Einflufs sein, sonst würde der Abfall der Keimungsprozente am Anfange nicht gröfser, sondern müfste im Gegenteil am kleinsten sein, da die Kohlensäureausscheidung während der ersten 5 Tage im Steigen begriffen, also schwächer als zu der Zeit ist, in der die Keimungsprozente eine geringere Abnahme zeigen. Weiter müfsten, da die Befähigung zur intramolekularen Atmung bei den Leguminosen am stärksten, schwächer bei den Getreidesamen und am schwächsten bei den ölhaltigen Samen ist, die Reihenfolge der Widerstandsfähigkeit vom günstigsten an gerechnet sein: Helianthus, Secale, Pisum, aber nicht Secale, Pisum, Helianthus.

Man könnte weiter an einen Einflufs der Reservestoffe denken. Doch schon der Umstand, dafs zwei ölführende Samen wie Helianthus

ınd Sinapis in ihrer Widerstandsfähigkeit sich sehr abweichend verıalten, läſst der Vermutung, an die Reservestoffe allein zu denken, ıicht recht Raum.

So bleibt zum Schluſs noch ein Hinweis auf zwei Forscher, die lie Vernichtung des Organismus durch Abschluſs von Sauerstoff zu ırklären versucht haben und dabei zu gleichen Resultaten gekommen ind, auf Chudiakow und Godlewsky (l. c. Chudiakow, ıag. 263 ff.; Godlewsky, pag. 241). So meint der erstere, daſs der Tod in der Beschleunigung der Spaltungsprozesse oder in der schädigenlen Anhäufung anderer auſser der Kohlensäure bei der intramolekularen Atmung entstehenden Produkte besteht oder endlich, daſs beide Faktoren vereint den Tod herbeiführen können. In demselben Sinne ıält auch Godlewsky es für wahrscheinlich, daſs der Tod der Organismen auf Vergiftung des Protoplasma durch Anhäufung von Zersetzungsprodukten beruht und damit findet er gleich einen Grund ür das verschiedene Verhalten der einzelnen Samenarten gegenüber ler Sauerstoffabwesenheit, nämlich daſs die Alkoholgärung bei Sauertoffmangel der Pflanze dadurch nützlich wird, daſs sie auf allerdings ınbekannte Weise denjenigen Prozessen, die die Vergiftung des Plasma verursachen, entgegen wirkt.

Welche von den Vermutungen nun die rechte ist und ob bei hrem engen kausalen Zusammenhange nicht vielleicht alle genannten Faktoren bei der Widerstandsfähigkeit gegen Sauerstoffabwesenheit n Betracht kommen, läſst sich nach dem heutigen Stand der Frage ıicht endgiltig entscheiden.

β) Weiterentwicklung der Samen.

Weiter hatte ich es mir zur Aufgabe gemacht, die mittelbare Wirkung des Sauerstoffentzuges auf keimende Samen zu beobachten, lso zu erforschen, inwiefern der vorangegangene verschieden lange Sauerstoffentzug imstande war, die Weiterentwicklung derjenigen Samen, deren Lebenskraft noch erhalten war, zu beeinflussen.

Ich benutzte zu diesem Zwecke einen Teil der Samen, die schon ur Beobachtung der Keimfähigkeit gedient hatten. Nach dem Voranegangenen konnte man bei Öffnung des Apparates immer zweierlei Samen unterscheiden, solche, die ihre Keimkraft bereits eingebüſst atten und solche, die imstande waren, in atmosphärischer Luft sich veiter zu entwickeln. Diese letzteren werden sich nun je nach Inividualität auch wieder nicht gleich verhalten, was schon daraus herorgeht, daſs ihr Auskeimen zu recht verschiedenen Zeiten erfolgt.

Ich rechnete mit diesem Faktor in der Weise, dafs ich, wenn die Auskeimung aller Samen beispielsweise 5 Tage lang, vom 7. bis zum 11. Tage dauerte, 4 Exemplare von denen nahm, die am 7. Tage ausgekeimt waren, 4 vom 9. Tage und 4 vom 18. Tage zu meinen Messungen. Dann pflanzte ich dieselben, nachdem sie einige Tage im nicht zu feuchten Keimbett gelassen worden waren, in Sägemehl, das zuvor mit seinen Behältern sorgfältig im Dampfsterilisator sterilisiert worden war, hielt die Kulturen unter gleichmäfsiger Temperatur und mafs nun den Zuwachs täglich, bis das Wachstum erloschen war. Die in Tabelle VIII zusammengestellten Zahlen geben in Centimeter die jeweilige Gröfse und zwar als Durchschnittszahl aller Exemplare an.

Aufser anderen Forschern hat besonders Chudiakow nachgewiesen, dafs die Auskeimung der Samen je nach kürzerer oder längerer Dauer des Sauerstoffentzuges immer mehr verzögert wird. Das gleiche Resultat geht aus meinen Versuchen hervor. Doch galt es, diese Verzögerung in der Keimung nun einmal weiter zu verfolgen und zu beobachten, ob in jedem Falle das Versäumte bei der späteren Entwicklung nachgeholt wird oder ob sich vielleicht hier ein gleiches Verhalten wie bei den Pilzsporen erkennen läfst, d. h. ob bei längerem Sauerstoffentzuge die Samen so geschädigt sind, dafs es zur Entwicklung eines normalen Organismus nicht mehr kommt.

Was die Erledigung der Frage anbetrifft, sei auf Tabelle VIII verwiesen. Das hypocotyle Glied von Helianthus zeigt da nach zweitägigem Sauerstoffentzuge am 9. Tage der Entwicklung eine Gröfse von $^1/_2$ cm gegenüber $3^1/_2$ cm bei der Kontrollpflanze; hatte der Sauerstoff 4 Tage gefehlt, so war dieselbe Länge $^1/_2$ cm schon am 7. Tage erreicht, bei 5- und 7tägiger Sauerstoffabwesenheit nach 8 Tagen, während dann bis zum 17. Tage eine noch längere Verzögerung im Auskeimen nicht mehr stattfand.

Dieselben Verhältnisse, nämlich dafs die Verzögerung in der Auskeimung in den ersten Tagen am gröfsten ist, dafs sie sich am 4. und 5. Tage weniger beträchtlich zeigt und dann eine lange Reihe von Tagen immer regelmäfsig verläuft, finden wir mehr oder weniger, am stärksten bei Vicia, am schwächsten bei Secale und Pisum, bei allen angewandten Samenarten ausgeprägt, sie scheint also eine Eigentümlichkeit aller pflanzlichen Organismen im gleichen Stadium und unter gleichen Bedingungen zu sein. (Auf dasselbe eigentümliche Verhalten konnte ich übrigens schon bei den Pilzsporen hinweisen, cf. pag. 222). Mit der Verlangsamung am 2. Tage geht natürlich auch ein langsamerer Zuwachs für den Anfang Hand in Hand, so dafs

6,5 ° C.)

Zahl der Tage nach Einbringung in Luft	um				Vicia sativa						
	Normales Wachstum	auerstoff-ges			Normales Wachstum	Zeit des Sauerstoffentzuges					
		7 Tage	12 Tage	17 Tage		2 Tage	4 Tage	5 Tage	7 Tage	12 Tage	17 Tage
4. Tag					$^1/_2$						
5. Tag	$^1/$				1						
6. Tag	1				$1^1/_2$						
7. Tag	$1^1/$			$^1/_2$	$2^1/_2$		$^1/_2$				
8. Tag	3			1	4		$1^1/_4$	$^1/_2$	$^1/_2$	$^1/_2$	$^1/_2$
9. Tag	$3^1/$			1	$6^1/_2$	$^1/_2$	$2^1/_2$	$^3/_4$	$^3/_4$	1	$^3/_4$
10. Tag	$5^1/$	$^1/_2$	$^1/_2$	$1^1/_2$	8	1	3	1	$1^1/_2$	$1^1/_2$	1
11. Tag	7	$^3/_4$	$^1/_2$	2	10	2	$3^1/_2$	2	2	2	$1^1/_2$
12. Tag	9	1	1	2	11	$3^1/_4$	$5^1/_2$	4	$2^1/_2$	$2^1/_2$	2
13. Tag	$10^1/$	$1^1/_2$	$1^1/_2$	$2^1/_2$	$12^1/_2$	$4^1/_2$	$7^1/_2$	6	3	3	2
14. Tag	12	2	2	$2^1/_2$	$13^1/_2$	$6^1/_2$	$9^1/_2$	8	$3^1/_4$	$3^1/_4$	$2^1/_4$
15. Tag	$13^1/$	3	$2^1/_2$		$14^1/_3$	$7^1/_2$	11	$9^1/_2$	$3^1/_2$	4	$2^1/_4$
16. Tag	$14^1/$	$3^1/_2$	3		16	$9^1/_2$	$13^1/_2$	$10^1/_2$	4	$4^1/_2$	
17. Tag	$15^1/$	$5^1/_2$	$3^1/_2$		$16^1/_2$	$11^1/_2$	$15^1/_2$	11	$5^1/_2$	5	
18. Tag	16	7	$3^1/_2$		$16^1/_2$	$14^1/_2$	$17^1/_2$	$11^1/_2$	7	$5^1/_2$	
19. Tag	$16^1/$	$7^1/_2$			17	$16^1/_2$	19	12	$8^1/_2$		
20. Tag	17	8			$17^1/_2$	$17^1/_2$	20	$13^1/_2$	10		
21. Tag	$17^1/$				$18^1/_2$	$18^1/_2$	$20^1/_2$	$14^1/_2$	$11^1/_2$		
22. Tag	$17^3/$				19	$19^1/_2$	$20^1/_2$	$15^1/_2$	$12^1/_2$		
23. Tag	$18^1/$				20	$20^1/_2$	21	$17^1/_2$			
24. Tag	$19^1/$				$20^1/_2$	21	$21^1/_2$	$18^1/_2$			
25. Tag	$19^1/$				21	22	22	$19^1/_2$			
26. Tag					22	$22^1/_2$	22	21			
27. Tag					$22^1/_2$	$22^1/_2$	$22^1/_2$	$21^1/_2$			
28. Tag					$22^1/_2$	23	$22^1/_2$	$22^1/_2$			
29. Tag					23	23	$22^3/_4$	24			

Tabelle VIII.

Zeit der Keimung und Wachstum der Keimlinge in Centimetern. (Temperatur 16,5 ° C.)

Zahl der Tage nach Einbringung in Luft	Helianthus annuus							Sinapis alba							Secale cereale							Pisum sativum							Vicia sativa						
	Normales Wachstum	Zeit des Sauerstoffentzuges						Normales Wachstum	Zeit des Sauerstoffentzuges						Normales Wachstum	Zeit des Sauerstoffentzuges						Normales Wachstum	Zeit des Sauerstoffentzuges						Normales Wachstum	Zeit des Sauerstoffentzuges					
		2 Tage	4 Tage	5 Tage	7 Tage	12 Tage	17 Tage		2 Tage	4 Tage	5 Tage	7 Tage	12 Tage	17 Tage		2 Tage	4 Tage	5 Tage	7 Tage	12 Tage	17 Tage		2 Tage	4 Tage	5 Tage	7 Tage	12 Tage	17 Tage		2 Tage	4 Tage	5 Tage	7 Tage	12 Tage	17 Tage
4. Tag															3Tg 1/2 4Tg. 1							1/2							1/2						
5. Tag	1/2														2 1/2		1/2	1/2				1							1						
6. Tag	1							1/4							4 1/2	1/2	1	1	3/4	1/4		1 2/2							1 1/2						
7. Tag	1 1/2		1/2					1							7 1/2	1	2	2	1 1/2	1	1/2	2						1/2	2 1/2		1/2				
8. Tag	3		1/2	1/2	1/2			1 1/2		1/4					10	3 1/2	3 1/2	3	3 1/2	2	1	3		1/2	1/2			1	4		1 1/4	1/2	1/2	1/2	1/2
9. Tag	3 1/2	1/2	1/2	1/2	1	1/2	1/2	2	1/4	2	1/4				12 1/2	5 1/2	6	5	5	2 1/2	2	4 1/2	1/2	3/4	1			1	6 1/2	1/2	2 1/2	3/4	3/4	1	3/4
10. Tag	5 1/2	2	2 1/2	1	2 1/2	1 1/2	1 1/2	2 1/2	1 1/2	2 3/4	1	1/4			14 1/2	7 1/2	7 1/2	7 1/2	6 1/2	3 1/2	4	6	1	1	1 1/2	1/2	1/2	1 1/2	8	1	3	1	1 1/2	1 1/2	1
11. Tag	7	3 1/2	4 1/2	2	3 1/2	1 1/2	2	3 1/2	2 1/4	4	1 1/2	3/4			16 1/2	9 1/2	9	9	7	5	6	8	1 1/2	1 1/2	3	3/4	1/2	2	10	2	3 1/2	2	2	2	1 1/2
12. Tag	9	4 1/2	6	3 1/2	5 1/2	2	2	4 1/2	3 3/4	5	2	1 1/2			18	11	10 1/2	11	8	6 1/2	8 1/2	10	2	2	3 1/2	1	1	2	11	3 1/4	5 1/2	4	2 1/2	2 1/2	2
13. Tag	10 1/2	6 1/2	8	6 1/2	7	2 1/4	2 1/4	5 1/2	5	6 1/2	3	2			18 1/2	13 1/2	11 1/2	12 1/2	9 1/2	8	11	13 1/2	2 1/2	3	4 1/2	1 1/2	1 1/2	2 1/2	12 1/2	4 1/2	7 1/2	6	3	3	2
14. Tag	12	9 1/2	10 1/2	8	8 1/2	2 1/2	3	6 1/2	6 1/4	7 1/4	4 1/2	2 1/2			19	15	12 1/2	13 1/2	11	9 1/2	13 1/2	15	3 1/2	4	5 1/2	2	2	2 1/2	13 1/2	6 1/2	9 1/2	8	3 1/4	3 1/4	2 1/4
15. Tag	13 1/2	12	13	9 1/2	9	2 1/2	3 1/2	7 1/4	7 1/2	8	6	3 1/2			19 1/2	16	14	14 1/2	12 1/2	11	13 1/2	16	4	5 1/2	6	3	2 1/2		14 1/3	7 1/2	11	9 1/2	3 1/2	4	2 1/4
16. Tag	14 1/2	13	14	11	9 1/2	2 3/4	4	8 1/2	8 1/2	9	7 1/4	5			20	17 1/2	15 1/2	16	13 1/4	11 1/2		17 1/2	6	7	6 1/2	3 1/2	3		16	9 1/2	13 1/2	10 1/2	4	4 1/2	
17. Tag	15 1/4	14 1/2	14 1/2	13	10 1/2	3	4	9	9 1/2	9	8	6 1/2				18 1/4	17	17	14 1/2	11 3/4		19	8	8 1/2	7	5 1/2	3 1/2		16 1/2	11 1/2	15 1/2	11	5 1/2	5	
18. Tag	16	15	15 1/2	13 1/2	11	3		9	9 1/2		8 3/4	7				19 1/2	18	18	16	12		21	9 1/2	9 1/2	7 1/2	7	3 1/2		16 1/2	14 1/2	17 1/2	11 1/2	7	5 1/2	
19. Tag	16 1/2	16	16	14	12	3 1/2					9 1/2	7 1/2			20 1/2	19 1/2	18 1/2	18 1/2	17	12 1/2		22 1/2	11 1/2	11	8	7 1/2			17	16 1/2	19	12	8 1/2		
20. Tag	17	16 1/2	16 1/2	14 1/2	13	4 1/4						8 1/2				20	19	19	17 1/2	13		24 1/2	13 1/2	12 1/2	8 1/2	8			17 1/2	17 1/2	20	13 1/2	10		
21. Tag	17 1/4	17	17	15 1/2	13 1/2	4 1/2						9			20 1/2	20	20	19 1/2	18 1/2	13 1/2		26 1/2	16	14 1/2					18 1/2	18 1/2	20 1/2	14 1/2	11 1/2		
22. Tag	17 3/4	18	18	16	14	4 3/4										20 1/2	20 1/2	20				28	17 1/2	16 1/2					19	19 1/2	20 1/2	15 1/2	12 1/2		
23. Tag	18 1/2	18 1/2	18 1/2	16		5 1/2									21	21	21	21 1/2				29 1/2	19	18 1/2					20	20 1/2	21	17 1/2			
24. Tag	19 1/2	19	19	16 1/2		6																30 1/2	21	20					20 1/2	21	21 1/2	18 1/2			
25. Tag	19 1/2	19	20	17		6 1/2									21	21	21					31	23	22 1/2					21	22	22	19 1/2			
26. Tag				17 1/2		6 1/2																31 1/2	25	25					22	22 1/2	22	21			
27. Tag				18																		32	27	26 1/2					22 1/2	22 1/2	22 1/2	21 1/2			
28. Tag																						32	27						22 1/2	23	22 1/2	22 1/2			
29. Tag																													23	23	22 3/4	24			

Helianthus beispielsweise nach 4tägigem Sauerstoffentzuge am 9. Tage eine Länge von $1^1/_2$ cm erreicht hat, während unter günstigen Verhältnissen, nämlich, wenn der Sauerstoff nur 2 Tage gefehlt hatte, die Durchschnittszahl des Wachstums nur $^1/_2$ cm betrug. Später findet dann natürlich mehr oder weniger schnell ein Ausgleich dieser Wachstumsdifferenz statt.

Dafür, dafs der 2tägige Sauerstoffentzug ungünstiger wirkt als der 4tägige, könnte man zwei Erklärungen annehmen; entweder trifft das zu, was ich schon für die Pilzsporen als Grund angab, nämlich dafs der Organismus am Anfange am meisten von der ungünstigen Veränderung seiner Lebensbedingungen betroffen wird, dafs aber später mehr oder weniger ein Anbequemen stattfindet und die schützende Wirkung der intramolekularen Atmung mehr und mehr zur Geltung kommt.

Bei der zweiten Erklärung würde das Umgekehrte insofern eintreten, als die ungünstigen Verhältnisse des 2tägigen Sauerstoffentzuges als normal gelten und die günstigeren der 4tägigen Sauerstoffabwesenheit die Ausnahme bilden. Ich denke dabei an eine Beobachtung Pfeffers: „Bei Konstanz der allgemeinen normalen Bedingungen scheint es, dafs als Reaktion auf mechanische oder chemische Eingriffe, die nicht bis zur bleibenden Schädigung getrieben werden, nicht selten eine transitorische oder permanente Steigerung der Atmung zuweilen im Verbande mit einer Beschleunigung der Wachstumsfähigkeit hervorgerufen wird.“

Verfolgen wir nun die Entwicklung der durch den Sauerstoffentzug mehr oder weniger in ihrer Lebenskraft beeinträchtigten Samen bis zum Ende (Tabelle VIII), so finden wir, dafs, wenn der Sauerstoff nicht länger als 5 Tage abwesend war (die einzige Ausnahme bildet Pisum, bei dem die Grenze schon am 4. Tage erreicht ist), in jedem Falle und bei allen Samenarten eine Schädigung nicht wahrzunehmen ist. Es war also bezüglich der Weiterentwicklung der Samen von einer Schwächung der Lebenskraft innerhalb der bezeichneten 5 Tage keine Rede, vorausgesetzt, dafs man das etwas spätere Auskeimen nicht herücksichtigt. Der Organismus gebraucht bis er die Gröfse der erwachsenen Pflanze erreicht einige Tage länger, was ja schon in Anbetracht dessen, dafs er seine Entwicklung später beginnt, ganz erklärlich ist. Zugleich aber wird uns der Beweis geliefert, dafs durch das Fehlen des Sauerstoffes nicht etwa Schädigungen in dem Sinne stattgefunden haben, dafs ein Teil der Reservestoffe zur Erhaltung des Lebens im sauerstoffreien Raume aufgebraucht

worden ist. Auf Rechnung dieses Grundes glaube ich aber nun diejenigen Erscheinungen setzen zu müssen, auf die ich jetzt hinweisen will. Mit Ausnahme von Sinapis, dessen Samen auch einen siebentägigen Sauerstoffentzug vertragen, waren in ihrer Weiterentwicklung Nachwirkungen ungünstiger Art bei allen anderen Samen zu bemerken, die sich darin äufserten, dafs das Wachstum schon früher eingestellt wird, so, angenommen bei 7tägigem Sauerstoffentzuge, bei Helianthus am 22. statt am 25. Tage der Entwicklung, oder bei 17tägiger Sauerstoffabwesenheit gar schon am 17. statt am 25. Tage, wie bei der Kontrollpflanze. Dabei ist es erklärlich, dafs die Gröfse dieser Kontrollpflanze in dieser kürzeren Zeit natürlich auch nicht erreicht wird. Schon deshalb eben, weil einesteils ein Teil der Reservestoffe durch die intramolekulare Atmung eine Umwandlung erfahren hat, so dafs er zum Aufbau der Pflanze nicht mehr Verwendung finden kann, andernteils aber auch, und diese Erklärung ist wohl im Gegenteil zur ersten von gröfserer Bedeutung, weil durch Schwächung der Lebenskraft zum Teil die Möglichkeit genommen ist, etwa vorhandene Stoffe zu verarbeiten. Diese Behauptungen finden ihre Bestätigung in der Tatsache, dafs nach längerem Sauerstoffentzuge die Entwicklung der Pflanze immer mehr zurückbleibt.

Art der Samen	Erreichte Gröfse bei Sauerstoffabwesenheit von		
	7 Tagen	12 Tagen	17 Tagen
Helianthus . . .	14 cm	$6^1/_2$ cm	4 cm
Pisum	8 cm	$3^1/_2$ cm	$2^1/_2$ cm
Secale	$18^1/_2$ cm	$13^1/_2$ cm	$13^1/_2$ cm

Am auffälligsten verhalten sich dabei die Samen von Secale einesteils dadurch, dafs ihre Entwicklung trotz einer nicht in Abrede zu stellenden Schädigung durch den Sauerstoffentzug sich sehr weit der Kontrollpflanze in ihrer Entwicklung nähern, dann aber auch dadurch, dafs kein Unterschied zu erkennen ist bei 12- oder 17tägiger Sauerstoffabwesenheit. Die Lebenskraft scheint also sehr wenig rasch abzunehmen. Es ist also auch dadurch wieder bewiesen, dafs Secale zu den widerstandsfähigsten Samen gegenüber dem Sauerstoffmangel gehört.

Im allgemeinen werden wir also sagen, die längere oder kürzere Abwesenheit des Sauerstoffes äufsert ihren Einflufs auf keimende Samen

a) unmittelbar, indem mit längerem Sauerstoffentzuge die Keimungsprozente in dem Sinne vermindert werden, dafs

1. im Anfange eine gröfsere Abnahme sich bemerkbar macht, die in der Mitte dann etwas gleichmäfsiger verläuft und zum Schlufs erst wieder stärker wird, dafs
2. folgende Zeit nötig ist, um die Keimkraft aller Samen zu vernichten: Secale 50 Tage, Pisum 43 Tage, Helianthus 40 Tage, Vicia 35 Tage und Sinapis 15 Tage, dafs
3. wenn man die Widerstandsfähigkeit der Samenarten an der Zeit und an der Zahl der erhaltenen Exemplare beurteilt, die eben genannte Reihe bestehen bleibt und nur Pisum und Helianthus ihren Platz vertauschen, sich also gleich widerstandsfähig erweisen;

b) mittelbar, indem die Weiterentwicklung derjenigen Samen, deren Lebenskraft noch erhalten war, gestört wird, sodafs

1. mit der verzögerten Auskeimung ein Zurückbleiben in der Entwicklung für den Anfang eintritt, das am 2. Tage gröfser ist als am 4. und 5. Tage, das aber später in all diesen Fällen nachgeholt wird, und es so zur Entwicklung der normalen Pflanze kommt;
2. diese Entwicklung im Sinne der Kontrollpflanze nicht mehr stattfindet, wenn der Sauerstoff ungefähr 7 Tage abwesend war und dafs der Organismus immer mehr im Wachstum zurückbleibt und dasselbe immer zeitiger einstellt, je länger der Sauerstoffentzug gedauert hatte. Der Grund ist dabei vielleicht in einem Mangel an Reservestoffen, die zum Teil zur intramolekularen Atmung Verwendung gefunden haben, mehr aber noch in der geschwächten Lebenskraft, die die Stoffe zu verarbeiten nicht mehr die vollständige Fähigkeit besafs, zu suchen.

b) Der Einflufs des Sauerstoffentzuges auf entwickelte Pflanzen in verschiedenen Lebensstadien.

Zu den Experimenten fanden Keimlinge im Alter von 3 und 5 Tagen Verwendung. Zur Gewinnung derselben wurden die sterilen Samen wieder 24 Stunden in destilliertes Wasser eingebracht und darauf in ebenfalls zuvor sterilisierte, feuchte, lockere Sägespäne gebettet. Die Entwicklung ging dann bei der in Aussicht genommenen Temperatur (16,5° C. und 26° C.) unter einer Glasglocke zum möglichsten Schutze gegen Infektionen im zerstreuten Tageslichte vor sich. Hatten die Pflänzchen die gewünschte Länge erreicht, so wurden fünf möglichst gleich lange Exemplare ausgewählt, deren Länge gemessen, die Kultur dann unter den Rezipienten gegeben und der

Sauerstoff durch Wasserstoff ersetzt. Da die Pflanzen angefeuchtet in das Gefäfs kamen, so befanden sie sich fortwährend im dampfgesättigten Raume. Diese Feuchtigkeit genügte vollauf, während andererseits eine Injektion der Spaltöffnungen durch zu viel Wasser einen hemmenden Einflufs ausüben konnte oder irgend welchen Fäulnisprozessen Vorschub geleistet worden wäre. Zum Schlufs wurden die Versuchsobjekte durch Umwickeln des Apparates mit einem schwarzen Tuche verdunkelt, um bei chlorophyllführenden Pflanzenteilen die Assimilation auszuschalten. Nach der gewünschten Zeit wurden dann die Pflanzen aus dem Apparate herausgenommen und nun beobachtet, ob der Tod erfolgt war oder ob nur gewisse Teile abgestorben waren, und wie nun die Weiterentwicklung der geschädigten Pflanze erfolgte.

In Anbetracht dessen, dafs die Erfahrung mit Samen schon zeigt, dafs sich die verschiedenen Pflanzenarten in Bezug auf die Frage der Sauerstoffentziehung verschieden verhalten, veranlafste mich, auch hier wieder zu verschiedenen Arten zu greifen. Ich stellte meine Versuche mit Pisum sativum, Vicia sativa und Secale cereale an.

Es war ganz natürlich und ist von Chudiakow näher gezeigt worden, dafs ein Unterschied in Bezug auf das Vertragen des Sauerstoffmangels zwischen den gequollenen oder bereits entwickelten Samen besteht, der darin seinen Grund hat, dafs im Momente der Entziehung des Sauerstoffes die ersteren nur sehr schwach, die letzteren energisch tätig waren. Dieser Unterschied veranlafste mich, bei der Wahl der Versuchsobjekte auf die Entwicklungsstadien mit Rücksicht zu nehmen. So waren unter Berücksichtigung der Temperatur und des Entwicklungsstadiums die Fragen zu erledigen:

Welche Absterbeerscheinungen sind zu beobachten? und
Wann treten dieselben ein?

Wenn die Objekte, nachdem ihnen die beabsichtigte Zeit der Sauerstoff gefehlt hatte, aus dem Apparate herausgenommen wurden, so verhielten sie sich fast immer gleich, d. h. sie nahmen entweder

1. nach einigen Stunden das Weiterwachstum wieder auf, hatten also keinen Schaden gelitten, oder es waren

2. ein Teil des Sprosses oder selbst der ganze Sprofs abgestorben, dann wurden die vernichteten Teile ergänzt, wozu es allerdings mehrere Tage an Zeit gebrauchte, oder endlich

3. der Organismus war tot, was gewöhnlich daran erkannt wurde, dafs eine Entwicklung nicht mehr stattfand.

Zur näheren Erklärung der drei verschiedenen Stadien sei auf Tabelle IX—XI verwiesen. Die erste Stufe, dafs die Pflanzen im Kontakt mit Wasserstoff, also auch während der intramolekularen Atmung, ihre volle Lebensenergie bewahrten, fällt bei allen Arten in die Zeit von 6—8 Stunden bei 26° C. und 10—12 Stunden bei 16,5° C. Eine Ausnahme bildet Pisum bei 16° C., das innerhalb der

Tabelle IX. — Pisum sativum.

Gröfse d. Exemplare und Versuchstemperatur	Nach Abwesenheit von Sauerstoff während:					
	1 Tag	2 Tagen	3 Tagen	4 Tagen	5 Tagen	$5^1/_2$ Tagen
2—$2^1/_2$ cm 16,5° C.	—	Die Spitze des Sprosses ist tot. Es bilden sich Achselsprosse.	Der Sprofs ist bis zur Mitte abgestorben. Es bilden sich Achselsprosse.	Der ganze Sprofs ist tot. Cotyledonarsprosse. Die Nebenwurzeln sind tot.	Cotyledonarsprosse.	—
8—10 cm 16,5° C.	—	Der Spross ist bis zur Mitte abgestorben. Achselsprosse.	$^2/_3$ des Sprosses sind tot. Achsel und Cotyledonarsprosse.	$^1/_3$ des Sprosses ist noch erhalten. Cotyledonarsprosse.	Der Sprofs ist tot. Cotyledonarsprosse.	Der Sprofs ist tot. Cotyledonarsprosse.
2—$2^1/_2$ cm 26° C.	—	Der Sprofs ist tot. Cotyledonarsprosse.	—	—	—	—
8—10 cm 26° C.	—	Der Sprofs ist tot. Cotyledonarsprosse.	Der Sprofs ist tot. Cotyledonarsprosse.	—	—	—

gegebenen Temperatur die Sauerstoffabwesenheit von 24 Stunden vertrug. Bei Zutritt von Sauerstoff wurde von allen Pflanzen das Weiterwachstum schon nach einigen Stunden, nachdem sie nämlich den Zustand der Starre überwunden hatten, wieder aufgenommen und die reizbaren Organe in den Stand gesetzt, ihre Krümmungen wieder auszuführen.

Hatte der Versuch nun länger gedauert, so bestand der Einflufs nicht nur in einer kurzen Unterbrechung des Wachstums, sondern es machten sich Schädigungen am Organismus selbst bemerkbar. So fand bei den Dicotylen Pisum und Vicia das Absterben des Sprosses in

der Folge statt, dafs die jüngsten Spitzen, die Träger der Weiterentwicklung nach 1—2tägigem Sauerstoffentzuge tot waren, hatte der Sauerstoff länger gefehlt, so war der halbe Sprofs abgestorben; es handelte sich dabei also schon um ältere im Ruhezustande befindliche Gewebe, bis endlich nach 4—5tägigem Sauerstoffentzuge der ganze Sprofs vernichtet war.

Tabelle X. — Secale cereale.

Gröfse d. Exemplare und Versuchstemperatur	Nach Abwesenheit von Sauerstoff während:			
	1 Tag	$1^1/_2$ Tagen	2 Tagen	3 Tagen
2 cm 16,5° C.	Das älteste Blatt stirbt ab; es schiebt sich das nächste nach.	Die Pflanzen sind scheinbar tot, auch die Wurzeln sind zum Teile abgestorben.	Die Pflanzen gehen allmählich zugrunde.	—
8—10 cm 16,5° C.	Das älteste Blatt ist an der Wachstumszone geschädigt und stirbt ab, das nächste Blatt schiebt sich nach.	Die Wurzeln sind geschädigt.	Cotyledonarsprosse Ein kleiner Teil der Hauptwurzel ist noch erhalten.	—
2 cm 26° C.	Das älteste Blatt stirbt ab, das nächste schiebt sich nach.	—		
8—10 cm 26° C.	Das älteste Blatt stirbt ab, das nächste schiebt sich nach.	Alle Exemplare gehen allmählich zugrunde.		

Das Chlorophyll der abgestorbenen Teile war dann zersetzt, der Turgor geschwunden und das Aussehen glasig und welk. Die Färbung spielte ins Gelbliche und ins Bräunliche, bis der Fäulnisprozefs beendet war. cf. Einleitung, Angaben von Brefeld.

Die Ergänzung der abgestorbenen Teile fand nun in der Weise statt, dafs, wenn ein Teil des Sprosses noch vorhanden war, sich an den Blattwinkeln Achselsprosse entwickelten, die bald das normale Wachstum aufnahmen und geeignet waren, den fehlenden Sprofsteil zu ersetzen. War dagegen der ganze Sprofs tot, so bildeten sich sowohl bei Pisum als auch bei Vicia Cotyledonarsprosse, die sich von der Basis der Cotyledonen aus, wo noch meristematische Teile ge-

bildet werden konnten, entwickelten. Dauerte dann der Sauerstoffentzug nur wenige Zeit länger, so war auch die letztgenannte Ergänzung des fehlenden Sprosses ausgeschlossen und es fand eine Entwicklung nicht mehr statt. Bezüglich des Eintrittes aller Absterbe- und Ergänzungserscheinungen sei auf die Tabellen IX—XI verwiesen,

Tabelle XI. — Vicia sativa.

Gröfse d. Exemplare und Versuchstemperatur	Nach Abwesenheit von Sauerstoff während:				
	1 Tag	2 Tagen	3 Tagen	4 Tagen	5 Tagen
$^1/_2$—1 cm 16,5° C.	Scheitelvegetationspunkt tot. Bildung von Achselsprossen.	Scheitelvegetationspunkt tot. Bildung von Achselsprossen.	Der Sprofs, scheinbar gesund, stirbt allmählich ab Nach 12 Tagen Cotyledonarsprosse.	Die jüngsten Teile scheinen nur tot, trotzdem gehen die Pflanzen allmählich zugrunde.	—
3 cm 16,5° C.	Scheitelvegetationspunkt tot. Bildung von Achselsprossen.	Scheitelvegetationspunkt tot. Bildung von Achselsprossen, oft 2.	Die oberste Hälfte des Sprosses ist tot. Bildung von Achselsprossen. Wurzelspitze tot. Bildung von Nebenwurzeln.	Die obere Hälfte des Sprosses ist tot. Bildung von Cotyledonarsprossen. An Stelle der Hauptwurzel bilden sich Nebenwurzeln.	Die Pflanzen gehen allmählich zugrunde.
$^1/_2$—1 cm 26° C.	Die oberste Hälfte des Sprosses ist tot. Es bilden sich Achselsprosse.	Der Sprofs ist tot. Bildung von Cotyledonarsprossen.	Die Pflanzen sind tot.	—	—
3 cm 26° C	Die Spitze ist tot. Es bilden sich Achselsprosse.	Die oberste Hälfte des Sprosses ist tot. Achsel- und Cotyledonarsprosse.	Der Sprofs ist tot. Bildung von Cotyledonarsprossen.	Die Pflanzen sind tot.	—

die zugleich zeigen, dafs ebenso die niedere Temperatur das Absterben des Sprosses verlangsamt und das Zugrundegehen des Organismus länger hinausschiebt, wie auch das Entwicklungsstadium, in dem sich der Organismus zur Zeit des Sauerstoffentzuges befand, von Einflufs auf die Feststellung dieser Zeiten ist.

Bei Monocotylen- (Secale) Pflanzen starb sehr bald, schon nach 1tägiger Abwesenheit von Sauerstoff dasjenige Blatt ab, das am weitesten vorgeschoben war. Die Blattspreite war anfangs noch vollständig gesund, verlor jedoch, da die Wachstumszone zerstört war, bald seinen Halt und ging zugrunde. Nun schob sich das zweite Blatt nach, so dafs eine direkte Schädigung des Organismus nicht weiter zu verzeichnen war. Hatte dagegen der Sauerstoffentzug länger gedauert, so war auch hier der ganze Sprofs tot und die Ergänzung geschah in der Weise, dafs aus den Achseln der Bestockungsknoten wieder Cotyledonarfortsätze das Weiterwachstum übernahmen, indem sie einen oder meist mehrere Sprosse bildeten. Auch hier zeigt Tabelle X wieder, dafs die Temperatur und das Entwicklungsstadium von Einflufs sind auf die Zeit des Eintrittes der Absterbeerscheinungen, wie des Todes der Organismen überhaupt.

Indessen war mit dem Absterben des Sprosses das Zugrundegehen der Wurzel Hand in Hand gegangen und zwar so, wie aus den Tabellen IX—XI ersichtlich ist, dafs das Absterben der Wurzelspitzen nur wenig später beginnt, als das Absterben des Sprosses. Bei Pisum z. B. sind nach 3tägigem Sauerstoffentzuge die Wurzelspitzen tot und es setzen sich Nebenwurzeln an. Später, wenn der ganze Sprofs schon abgestorben ist, wird zunächst die Wurzel ergänzt, indem der Wurzelstumpf eine Menge von Nebenwurzeln treibt; dann erst kommen die Cotyledonarsprossungen zum Vorscheine.

Den Mitteilungen Brefelds (l. c. pag. 740), nach dessen Angaben Keimpflanzen den Sauerstoffentzug wochenlang vertragen, entgegentretend, sei schliefslich hier noch darauf hingewiesen, dafs bei allen Exemplaren der Tod infolge des Sauerstoffentzuges je nach Temperatur und Entwicklungsstadium in 3—5 Tagen eintrat.

Wir können also zusammenfassend sagen, dafs durch den Sauerstoffentzug am meisten die in der Entwicklung befindlichen Teile geschädigt werden; bei Pflanzen, die sich acropetal entwickeln, ist es die Spitze, die zuerst abstirbt, entwickeln sie sich jedoch basopetal, wie die Blätter der Monocotylen, so ist es der basale Teil, der zuerst geschädigt wird. Je länger der Sauerstoffentzug dauert, desto ältere Teile werden unter der Sauerstoffabwesenheit leiden, bis zuletzt nach wenigen Tagen der ganze Organismus abgestorben ist, ein Zustand, dessen früheres oder späteres Eintreten ebenso wie das der Absterbeerscheinungen abhängig ist von der jeweiligen Temperatur und vom Entwicklungsstadium, in dem sich die Pflanze befand.

Die Ergänzung der abgestorbenen Teile ist genau dieselbe wie in anderen Fällen, wo ein Verlust stattgefunden hat, d. h. es bilden sich bei den Dicotylen entweder in den Blattwinkeln Achselsprosse, wenn der Sprofs tot ist, oder Cotyledonarfortsätze und bei den Monocotylen Ergänzungen des Sprosses, die von den Bestockungsknoten ausgehen.

VI. Zusammenfassung der Resultate.

1. Die Ruhezustände pflanzlicher Organismen, sowohl Pilzsporen als Samen höherer Pflanzen, vertragen die Abwesenheit des Sauerstoffes lange Zeit, ohne Schaden zu nehmen, jedoch so, dafs mit längerem Sauerstoffentzuge immer mehr Exemplare zugrunde gehen.

2. Die Abnahme findet bei den Samen in dem Sinne statt, dafs sie am Anfange des Aufenthaltes im sauerstoffreien Raume am gröfsten ist, darauf eine Zeit lang allmählich und am Ende erst wieder stärker abnimmt.

3. Um ein Bild von der Widerstandsfähigkeit zu geben, seien folgende Zeiten genannt, die nötig waren, um die Keimkraft aller Samen zu vernichten: Secale cereale 50 Tage, Pisum sativum 43 Tage, Helianthus annuus 40 Tage, Vicia sativa 35 Tage und Sinapis alba 15 Tage (16,5° C.).

4. Die Auskeimung sowohl der Sporen wie der Samen wird je nach längerem oder kürzerem Sauerstoffentzuge verzögert. Dauert die Sauerstoffabwesenheit nicht länger als 4—5 Tage, so wird das Versäumte bald nachgeholt, dauert sie länger, so äufsert sie sich darin, dafs es bei den höheren Pflanzen nicht mehr zur Entwicklung eines vollständigen Organismus kommt, bei den Sporen der Schimmelpilze aber so, dafs die Bildung der nächsten Generationen mit längerem Sauerstoffentzuge immer weiter hinausgeschoben und die Produktion der neuen Sporen immer mehr eingeschränkt wird.

5. Durch den Sauerstoffentzug werden irreparable Nachwirkungen hervorgerufen, die den Organismus aufserstand setzen, die gebotenen Nährstoffe zu verarbeiten.

6. Die Vegetativzustände der Schimmelpilze werden durch den Sauerstoffentzug mehr oder weniger beeinflufst, wobei eine bestimmte Abhängigkeit von den Nährmaterialien zu beobachten ist.

7. So beträgt z. B. bei Ernährung mit Zucker die Zeit bis zum Erlöschen des Lebens ungefähr 4 Stunden.

8. Eine unmittelbare Abhängigkeit von dem prozentischen Sauerstoff des Nährmateriales ist nicht zu erkennen, da Glycerin 60 Mi-

nuten und Weinsäure 40 Minuten das Leben nur zu erhalten vermögen.

9. Die meisten Gewebe im Vegetativzustande befindlicher höherer Pflanzen vertragen die Sauerstoffabwesenheit, ohne geschädigt zu werden, nur einige Stunden; es bleibt jedoch, wenn Gewebe vorhanden sind, die zu einer Wiederaufnahme meristematischer Tätigkeit befähigt sind, in diesen die Lebensfähigkeit selbst 3—5 Tage erhalten, was je nach Temperatur, Entwicklungsstadium und Pflanzenart verschieden ist.

10. Auch dann, wenn der Organismus nicht dauernd geschädigt ist, wird sowohl bei höheren als bei niederen Pflanzen das Wachstum nach einer oder mehreren Stunden wieder aufgenommen, um so später, je länger der Sauerstoffentzug gedauert hatte.

11. Jüngere Lebensstadien vertragen die Sauerstoffabwesenheit weniger lange als ältere.

12. Der Sauerstoffmangel macht sich am fühlbarsten an jungen, in der Entwicklung befindlichen Teilen, sodafs das Absterben bei Sauerstoffabwesenheit dort zuerst beginnt und je nach der Länge des Sauerstoffentzuges immer ältere Teile vernichtet.

13. Sind die vorhandenen Vegetationspunkte abgestorben, so kommt es dann zu Ergänzungen aus älteren Teilen. Die Ergänzung geschieht in derselben Weise, in der sonst Verluste ergänzt werden, nämlich bei Schimmelpilzen durch seitliche Verzweigungen, bei höheren Pflanzen durch Achsel- oder auch Cotyledonarsprosse.

14. Das Absterben der Wurzel beginnt wenig später als das des Sprosses, und es erfolgt die Ergänzung der abgestorbenen Teile auch durch Bildung von Adventivauszweigungen.

15. Auf alle Erscheinungen, die durch den Sauerstoffentzug hervorgerufen werden, wirkt die höhere Temperatur beschleunigend ein.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung

Jahr/Year: 1903

Band/Volume: 92

Autor(en)/Author(s): Dude Max

Artikel/Article: Über den Einfluss des Sauerstoffentzuges auf pflanzliche Organismen. 205-252