

**AEROBE UND ANAEROBE  
ATMUNG BEI KEIMLINGEN VON  
PISUM SATIVUM**

**D. S. FERNANDES**

AEROBE UND ANAEROBE  
ATMUNG BEI KEIMLINGEN VON  
PISUM SATIVUM

---

PROEFSCHRIFT

TER VERKRIJGING VAN DEN GRAAD VAN  
DOCTOR IN DE WIS- EN NATUURKUNDE  
AAN DE RIJKSUNIVERSITEIT TE UTRECHT,  
OP GEZAG VAN DEN RECTOR MAGNIFICUS  
Dr. A. J. P. VAN DEN BROEK, HOOGLEERAAR  
IN DE FACULTEIT DER GENEESKUNDE,  
VOLGENS BESLUIT VAN DEN SENAAT DER  
UNIVERSITEIT TEGEN DE BEDENKINGEN  
VAN DE FACULTEIT DER WIS- EN NATUUR-  
KUNDE TE VERDEDIGEN OP MAANDAG  
3 DECEMBER 1923 DES NAM. TE HALF VIJF  
DOOR

DANIEL SALOMON FERNANDES  
GEBOREN TE PARAMARIBO (N. W. I.)



RECEPTIE NA AFLOOP DER PROMOTIE  
IN HET BOTANISCH LABORATORIUM,  
LANGE NIEUWSTRAAT 106

*Aan de nagedachtenis van mijn Vader.  
Aan mijne Moeder.  
Aan mijne Vrouw.*

## VOORWOORD.

---

Niet om aan een formaliteit te voldoen, maar uit oprechte gevoelens van dankbaarheid, wil ik van deze gelegenheid gebruik maken, om tot allen, die bijgedragen hebben tot mijn wetenschappelijke vorming, eenige woorden te richten.

Hooggeleerde Went, Pulle, Nierstrasz en Jordan, ik beschouw het als een voorrecht, mij Uw leerling te mogen noemen.

Uw onderwijs, Hooggeleerde Jordan, heb ik door bijzondere omstandigheden slechts kort kunnen volgen. Grooten indruk hebben evenwel Uwe beschouwingen op mij gemaakt en de eerste inleiding in physiologische vraagstukken heb ik zeker van U gekregen.

Hooggeleerde Nierstrasz, Uw colleges en capita selecta blijven mij onvergetelijk. Gij bezit in buitengewone mate de gave, Uw hoorders critisch te leeren denken. Ik dank U, niet alleen voor Uw voortreffelijk onderricht, maar ook voor de persoonlijke belangstelling, die, zoowel mijn vrouw als ik, gedurende den geheelen studietijd, van U en Uwe echtgenoot mochten ondervinden. De maanden, gedurende welke ik op Uw laboratorium assistent ben geweest, blijven voor mij een prettige herinnering.

Van U, Hooggeleerde Pulle, heb ik geleerd, wat men onder Systematiek der planten moet verstaan en in welken vorm onderwijs hierin dient gegeven te worden. Een blijvende beteekenis heeft het voor mij onder Uw leiding eenige Surinaamsche plantenfamilies te hebben kunnen bestudeeren. Uw kennis van en belangstelling voor de Surinaamsche Flora hebben mij steeds getroffen.

Zeergeleerde Sirks, niet alleen voor Uwe theoretische uiteenzettingen op het gebied der genetica, maar vooral

voor de practische oefeningen onder Uw leiding verricht, ben ik U zeer dankbaar.

Hooggeleerde Went, Hooggeachte Promotor, het gaat mij als die zoovelen, die onder Uw leiding botanicus werden. Ook mij is het niet mogelijk, in enkele zinnen weer te geven, wat Gij voor Uw leerlingen en voor de wetenschap beteekent. Gij vormt onderzoekers, niet alleen door Uw onderwijs, maar bovendien door Uw persoonlijkheid. Uw aanwezigheid is voor den leerling een gevoel van veiligheid en steun. Uw critiek en raadgevingen voeren tot verbeteringen.

Van het oogenblik, dat ik Uw laboratorium binnentrad, hebt Gij mij met belangstelling gadeslagen en met alle bereidwilligheid den weg gewezen. Dit onderzoek heeft mij U nog het meest leeren waardeeren. Niets was U te veel, als het betrof het welslagen der proeven en vaak hebt Gij mij tot laat in den avond terzijde gestaan. Voor dit alles en ook voor de hartelijkheid van Uwe familie ondervonden, dank ik U ook namens mijn vrouw.

Tenslotte zij het mij vergund, ook aan hen mijn dank uit te spreken, die mij zoowel bij het onderzoek als bij de voltooiing van dit proefschrift hulp verleenden.

U, Hooggeleerde Schoorl hebt mij groote diensten bewezen, door mij, waar het chemische vraagstukken betrof, de juiste oplossing aan te geven.

U, Zeergeleerde Koningsberger, ben ik veel verplicht voor Uwe onmisbare adviezen en aanwijzingen.

Uwe technische en practische verbeteringen, waarde De Bouter, hebben zeker het meeste bijgedragen, het apparaat tot stand te doen komen.

Zeer geachte Radermacher, Uw steun was mij bij de samenstelling van dit proefschrift onontbeerlijk.

Ook van U, zeer geachte Hille Ris Lambers, heb ik vaak bij mijn waarnemingen nuttige wenken en hulp gehad.

---

AEROBE UND ANAEROBE ATMUNG BEI  
KEIMLINGEN VON PISUM SATIVUM

von

D. S. FERNANDES.

---

ERSTER ABSCHNITT.

Einleitung und Fragestellung.

---

Schon Adolf Mayer <sup>1)</sup> hat darauf hingewiesen, dass es bei jedem Atmungsversuch sehr erwünscht ist, die beiden Phasen des Atmungsgaswechsels gleichzeitig zu bestimmen. Er äussert sich hierüber folgendermassen:

„Trotzdem besitzt natürlich die Frage grosses Interesse, ob Kohlensäureausscheidung und Sauerstoffaufnahme unter den verschiedensten äusseren Verhältnissen mit einander parallel gehen, d. h. speziell auf den uns gerade beschäftigenden Fall angewendet, ob nicht durch gewisse Temperaturen der Gasaustausch in einem Sinne, durch gewisse andere in einem anderen Sinne abgeändert werde.

Es ist ja ganz auf der Hand liegend, dass, falls eine Abhängigkeit in dieser Richtung tatsächlich bestehen sollte, hierdurch ein deutliches Licht auf die chemische Natur derjenigen Stoffklassen geworfen werden würde, welche unter diesen oder jenen Verhältnissen überwiegend dem Oxydationsprozesse anheim fielen.“

Auch Detmer <sup>2)</sup> betont die grosse Bedeutung einer

---

<sup>1)</sup> Mayer. Adolf. Die Abhängigkeit der Pflanzenatmung von der Temperatur. Landw. Versuchst. Bd. 19, 1876. S. 346.

<sup>2)</sup> Detmer. W. Vergleichende Physiologie des Keimungsprozesses der Samen. Gustav Fischer. Jena, 1880. S. 269.

gleichzeitigen Bestimmung der  $\text{CO}_2$ -Ausscheidung und  $\text{O}_2$ -Aufnahme bei der Atmung und macht dabei folgende Betrachtung:

„Selbstverständlich würde es grosses Interesse besitzen, die Beziehungen zwischen Temperatur und der Intensität der Kohlensäureproduktion seitens der Keimpflanzen genauer festzustellen, und zumal dürfte es wichtig sein, derartige Untersuchungen mit Beobachtungen über die Energie der Sauerstoffabsorption zu verbinden. Würde man z. B. für bestimmte Keimpflanzen eine directe Proportionalität zwischen der Sauerstoffaufnahme und verschiedenen Temperaturen ermitteln, aber feststellen können, dass die Kohlensäureabgabe bei höherer Temperatur relativ bedeutender als bei niedriger wäre, so hätte man damit das Auftreten innerer Atmung bei höherer Temperatur für die in Untersuchung genommenen Keimpflanzen constatiert etc.“

Im Jahre 1910 veröffentlichte Kuyper <sup>1)</sup> eine eingehende Untersuchung über den Einfluss der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen, wobei nur die  $\text{CO}_2$ -Ausscheidung gemessen wurde.

Die Ergebnisse, welche besonders Versuche mit Keimlingen von *Pisum sativum* ergaben, waren folgende:

Bei  $15^\circ$  und auch bei  $20^\circ$  C. zeigte sich in den aufeinanderfolgenden Stunden eine Zunahme der ausgeschiedenen  $\text{CO}_2$ -Mengen, welche bei  $25^\circ$  und  $30^\circ$  C. nicht mehr festgestellt werden konnte. Hier zeigte die Atmung einen schwankenden Verlauf. Bei höheren Temperaturen trat dagegen ein deutlicher Rückgang im Atmungsverlauf ein.

Da bei  $25^\circ$  und auch bei  $30^\circ$  C. die Keimlinge ein starkes Wachstum zeigten, meinte Kuyper daraus folgern zu können, dass schon bei  $25^\circ$  C. zwei Tendenzen wirksam sind, die bis  $30^\circ$  C. einander noch die Wage halten können.

<sup>1)</sup> Kuyper. J. Über den Einfluss der Temperatur auf die Atmung der höheren Pflanzen. Recueil des trav. bot. néerl. Vol. VII, 1910. S. 131.

und dass diese Bedingungen seien: „starkes Wachstum und Beschädigung durch höhere Temperatur“ Die erhaltenen Kurven des Atmungsverlaufs bei Temperaturen von  $30^{\circ}$ — $40^{\circ}$  C. wurden nun von ihm folgenderweise erklärt:

„Meiner Ansicht nach haben wir es zu tun mit zwei über einander greifenden Prozessen, welche zusammen die  $\text{CO}_2$ -Abgabe bei normaler Atmung verursachen. Einer wird von der höheren Temperatur beeinträchtigt und zwar sofort sehr stark, der andere jedoch nimmt ziemlich gleichmässig zu während der Einwirkung der höheren Temperatur.“ Die Kurve für  $32,6^{\circ}$  „zeigt noch dasselbe Bild, welches man bei  $30^{\circ}$  beobachtet, aber mit viel stärkeren Schwankungen, und die erste Stunde hat einen bedeutenden Rückgang zur Folge. Bei  $34^{\circ}$  ist der anfängliche Rückgang noch bedeutender, allein nach der ersten Stunde tritt ein heftiger Kampf zwischen Steigung und Fall ein. Bei  $35^{\circ}$  dauert der Fall schon in der Regel zwei Stunden, bisweilen dauert er fort, bisweilen hält die Neigung in die entgegengesetzte Richtung ihm die Wage. Bei  $37,4^{\circ}$  nimmt die ungünstige Wirkung der Temperatur zu, und ist schon ungefähr während 3 Stunden überwiegend; darauf tritt eine Periode auf, während welcher die beiden Tendenzen einander gewachsen sind.

Dieser Moment trifft noch später ein bei  $39^{\circ}$ , bei welcher Temperatur die Kurve fast logarithmisch verläuft. Bei  $40^{\circ}$  zeigt sich wie aus allen bis jetzt besprochenen Versuchen hervorgeht, der regelmässige logarithmische Rückgang. Ich habe jedoch diese Versuche noch länger fortgesetzt und daraus ersehen, dass nach 7 Stunden eine Steigung wahrnehmbar war, welche bis an das Ende der 9<sup>ten</sup> Stunde anhielt. Bei  $43^{\circ}$  dauerte der Rückgang während 10 Stunden regelmässig fort. Es ist ausserdem nötig in meine Hypothese aufzunehmen, dass die Steigung des zweiten Prozesses, welche eine Funktion der Zeit ist, von der Temperatur beein-

flusst wird und zwar bei höherer Temperatur geringer wird."

Einige Zeilen weiter gibt K u y p e r auch eine andere Erklärungsmöglichkeit an, welche ich hier noch zitieren möchte:

„In Bezug auf meine Ausführungen über die Atmung bei  $30^{\circ}$ — $43^{\circ}$ , wo ich zwei einander entgegengesetzte Prozesse annahm, oder wenigstens zwei Prozesse, welche einzeln beeinflusst werden, weise ich auf Ausführungen von P a l l a d i n <sup>1)</sup> hin. Palladin setzt zwei Prozesse voraus; einer wirkt besonders bei intramolecularer Atmung, während er das Enzym welches hierin hauptsächlich wirkt, *Carbonase* nennt; der zweite, den er auf *Oxydase*n <sup>2)</sup> zurückführt, verbraucht besonders die bei dem ersteren gebildeten Zwischenprodukte. Der eine Prozess konnte nun z. B. viel stärker von der Temperatur beeinflusst werden als der andere, wodurch ein Rückgang bis auf einen bestimmten Punkt erklärt werden kann; die Sache wird noch komplizierter, indem Palladin voraussetzt, dass die beiden Enzyme einander beeinflussen". „Vielleicht ist [auch etwas Ähnliches hier möglich. Die Steigerung, welche nach dem ersten Rückgang bei den Temperaturen von  $35^{\circ}$ — $40^{\circ}$  eintritt, würde also darauf zurückzuführen sein, dass ein Enzym nicht länger oder weniger von dem andern beeinflusst würde, dadurch dass z. B. das beschädigende Enzym eben am stärksten von der Temperatur beeinflusst wird."

Aus obigen Betrachtungen und Hypothesen geht ohne weiteres folgende Fragestellung hervor:

1. Wie werden  $O_2$ -Aufnahme und  $CO_2$ -Abgabe bei der Atmung keimender Samen von der Temperatur beeinflusst.

2. Welchen Einfluss hat bei keimenden Samen die Temperatur auf die  $CO_2$ -Produktion im

<sup>1)</sup> Palladin. W. Zeitschr. f. physiol. Chemie. Bd. 47, 1906. S. 407.

„ „ Bioch. Zeitschr. Bd. 18, 1909. S. 151.

sauerstofffreien Medium (also auf die s. g. intramoleculare Atmung.)

3. Inwiefern treffen die Kuyperschen Hypothesen zu.

Im Folgenden werden die Ergebnisse der Versuche besprochen, welche den Zweck hatten, eine Antwort auf diese Fragen zu geben.

---

## ZWEITER ABSCHNITT.

### Apparate.

---

#### A. Normale Atmung.

##### 1. Allgemeines.

Zur gleichzeitigen Bestimmung der ausgeschiedenen Kohlensäure und des absorbierten Sauerstoffs bei der Pflanzenatmung sind nur wenige Apparate beschrieben worden.

Eine volumetrische Bestimmung des aufgenommenen O<sub>2</sub> gestattet der Apparat von Wolkoff und Mayer<sup>1)</sup>, doch ist der einfachere Apparat von Godlewski<sup>2)</sup> besser dazu geeignet und ermöglicht derselbe zugleich Bestimmungen der produzierten CO<sub>2</sub> Menge.

Genauere Resultate sollten die gasometrischen Methoden geben, welche von Bonnier und Mangin<sup>3)</sup> und Polowzow-Richter<sup>4)</sup> ausgearbeitet wurden.

Keiner von diesen Apparaten eignet sich aber bequem für längere Versuche mit einer grossen Zahl von Objekten.

Im Apparat von Godlewski werden die Keimlinge nämlich in einen verschlossenen Raum eingesperrt und

---

1) Wolkoff, A. und Mayer, A. Beiträge zur Lehre über die Atmung der Pflanzen. Landw. Jahrb. Bd. 3, 1874. S. 481.

2) Godlewski, E. Beiträge zur Kenntnis der Pflanzenatmung. Jahrb. f. wiss. Bot. Bd. 13, 1882. S. 491.

3) Bonnier G. und Mangin L. Recherches sur la respiration etc. Ann. d. Sc. nat. Bot. 4e sér. T. 17, 1884. S. 210.

4) Polowzow-Richter. In Abderhaldens Handb. der biol. Arbeitsm. Bd. 3, 1910. S. 490.

es ist während eines Versuchs nicht möglich, die Luft im Apparat zu erneuern. Demzufolge muss innerhalb weniger Stunden Sauerstoffmangel im Apparat eintreten.

Bonnier und Mangin bestimmten den Atmungs-gas-wechsel, indem sie nach jedem Versuch dem Apparat eine Gasprobe entnahmen, welche danach analysiert wurde. Im Atmungsgefäß bekommt man dadurch nicht nur eine Verminderung des  $O_2$ -Gehaltes, sondern auch eine  $CO_2$ -Anhäufung. Es wurde darum für unsern Zweck ein neuer Apparat konstruiert unter Benutzung eines Prinzips, das

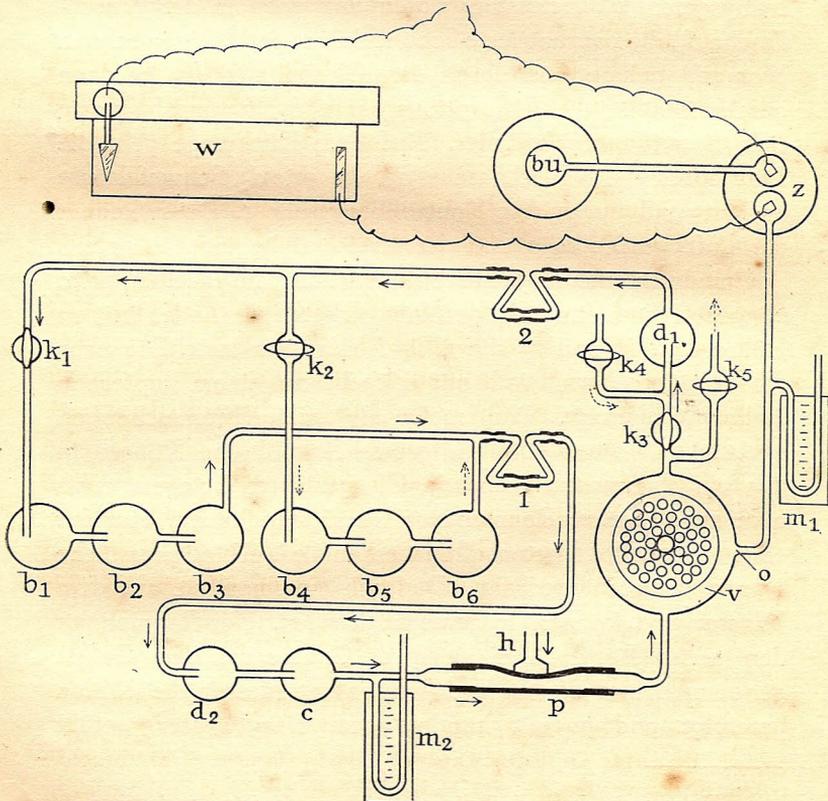


Fig. 1.

Auch die Vacuumschläuche 1 müssen luftdicht schliessen. Wie die Pumpe wirkt, wenn der Hammer h daraufschlägt, ergibt sich sofort aus der Figur.

b. Das Atmungsgefäß. (Fig. 3).

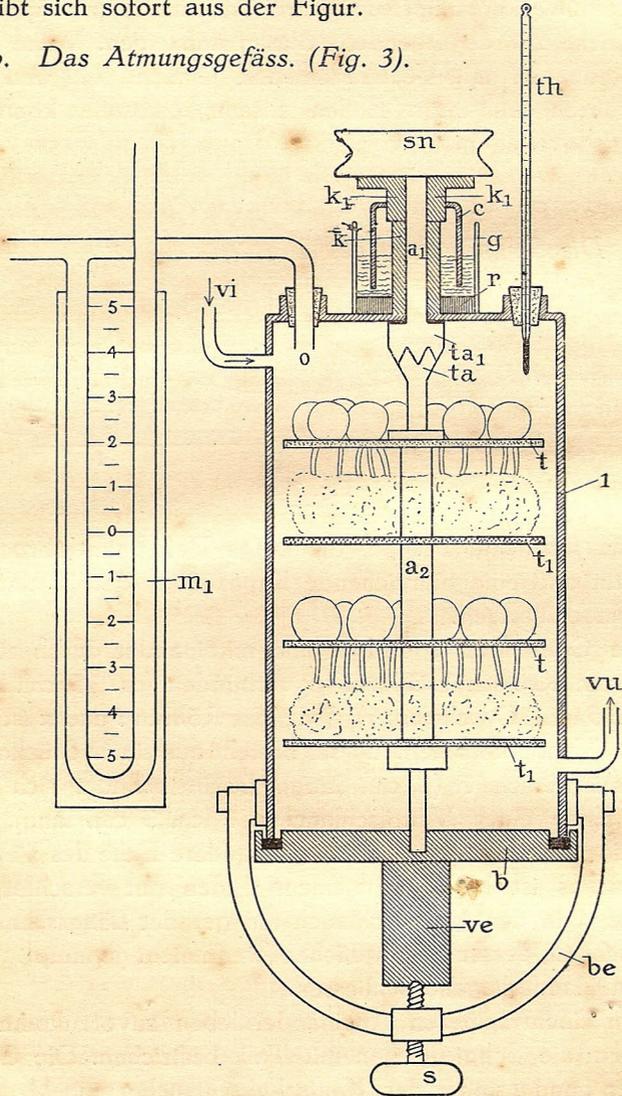


Fig. 3.

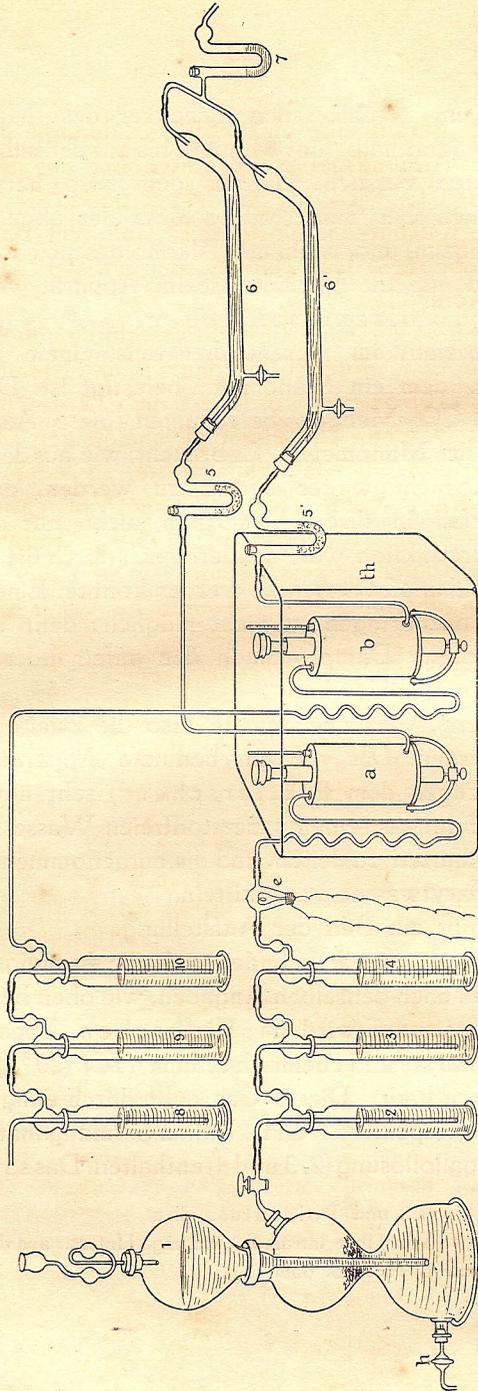


Fig. 9.

## DRITTER ABSCHNITT.

### Material und Vorbehandlung.

---

Da von den meisten Forschern zum Studium des Atmungsprozesses u. a. auch keimende Samen von *Pisum sativum* gebraucht wurden und besonders auch um einen direkten Vergleich mit den Kuyperschen<sup>1)</sup> Resultaten machen zu können, habe ich für alle meine Versuche eine selbe Partie Erbsen genommen von der Varietät „Kaapsche groenen“.

Kuyper gebrauchte Keimpflanzen, die er dadurch erhielt, dass er die Samen erst 24 Stunden in Wasser legte und sie dann zwei Tage in feuchten Sägespänen keimen liess, bei einer Temperatur die zwischen 19° und 23° C. schwankte.

Ich dagegen habe von einer vier und zwanzigstündigen Quellung bald absehen müssen, da hierdurch unerwünschte Bedingungen gegeben wurden. Oft war deutlich zu riechen, dass Samen, die 24 Stunden in Wasser gelegen hatten, bereits zur Alkoholbildung übergegangen waren. Auch war dann zu bemerken, dass das Wasser sich getrübt hatte.

Ich habe erfahren, dass bei normaler Temperatur bereits innerhalb zwei Stunden nach der Wasseraufnahme, die Samen auch messbare O<sub>2</sub>-Mengen aufnehmen. Es ist sehr wahrscheinlich, dass Samen, die man 24 Stunden in Wasser lässt (und mögen sie auch z. B. in einer weiten Glasschale

---

<sup>1)</sup> Kuyper. l. c.

Atmung keimender Samen, nach einer Behandlung während einer halben Stunde mit einer 1<sup>0</sup>/<sub>100</sub> Brom-oder Sublimatlösung, längere Zeit stimuliert wurde.

TABELLE I.

Datum.	Zeit.	Std.	Temp.	ccm. CO <sub>2</sub> aus- gesch. 1	ccm. CO <sub>2</sub> aus- gesch. 2	ccm CO <sub>2</sub> ausgesch. pro Std. 1	ccm CO ausgesch. pro Std. 2
Juni 7.	11 Vorm.—9 Nachm.	10	25.0° C.	13.8	9.6	1.3	0.9
„ 7/8.	9 Nachm.—11 Vorm.	14	„	34.2	24.	2.4	1.7
„ 8.	11 Vorm.—10 Nachm.	11	„	55.2	24.	5.	2.1
„ 8/9.	10 Nachm.—8 Vorm.	10	„	63.6	26.4	6.3	2.6
„ 9.	8—9 Vorm.	1	„	8.2	2.8	8.2	2.8
	9—10	1	50.0° C.	—	—	—	—
	10—11	1	„	18.	10.2	18.	10.2
	11—12	1	„	9.6	6.6	9.6	6.6
	12—1 Nachm.	1	„	8.4	—	8.4	—
	1—2	1	„	6.	5.4	6.	5.4
	2—3	1	„	5.4	5.4	5.4	5.4
	3—4	1	„	3.8	4.2	3.8*	4.2
	4—6	2	„	7.8	9.	3.9	4.5
	6—7	1	„	6.6	4.8	6.6	4.8
	7—8	1	„	10.8	4.8	10.8	4.8
	8—9 <sup>30</sup>	1½	„	27.6	9.	18.4	6.
„ 9/10.	9.30 Nachm.—8 Vorm.	10½	25.0° C.	—	—	—	—
„ 10.	8—9	1	„	18.2	13.2	18.2	13.2
	9—10	1	„	19.2	13.2	19.2	13.2
	10—11	1	„	20.4	14.4	20.4	14.4
	11—12	1	55.0° C.	—	—	—	—
	12—1 Nachm.	1	„	49.2	34.8	49.2	34.8
	1—2	1	„	44.4	32.4	44.4	32.4
	2—4	2	„	82.2	64.8	41.1	32.4

## VIERTER ABSCHNITT.

### Übersicht der Literatur.

---

Im Folgenden wird hauptsächlich diejenige Literatur berücksichtigt, die sich bezieht auf Untersuchungen, bei denen nur Keimlinge als Versuchsobjekte dienten.

Die Beobachtungen, an abgeschnittenen Blättern, Stengeln u.s.w. gemacht, sind meines Erachtens nicht ohne Weiteres mit denjenigen vergleichbar, wobei die Forscher mit keimenden Samen experimentiert haben.

#### A. Normale Atmung.

##### a. *Der Atmungsverlauf beim Keimen.*

1. Versuche, die sich auf die  $\text{CO}_2$ -Ausscheidung beziehen.

Schon Huber<sup>1)</sup> und de Saussure<sup>2)</sup> wiesen darauf hin, dass bei der Keimung die ausgeatmete  $\text{CO}_2$ -Menge mit der Entwicklung zunimmt. Verschiedene andere Forscher, die sich mit dem Thema der Atmung während des Keimens beiläufig befassten, kamen zu demselben Ergebnis. (Fleury,<sup>3)</sup>

---

1) Huber. Mémoir. s. l'influence de l'air dans la germination, 1801. S. 101.

2) de Saussure. Mémoir. d. l. Soc. phys. d. Genève, Bd. 6, 1833. S. 551.

3) Fleury. Ann. chim. et. phys. Bd. 4, 1865, S. 44.

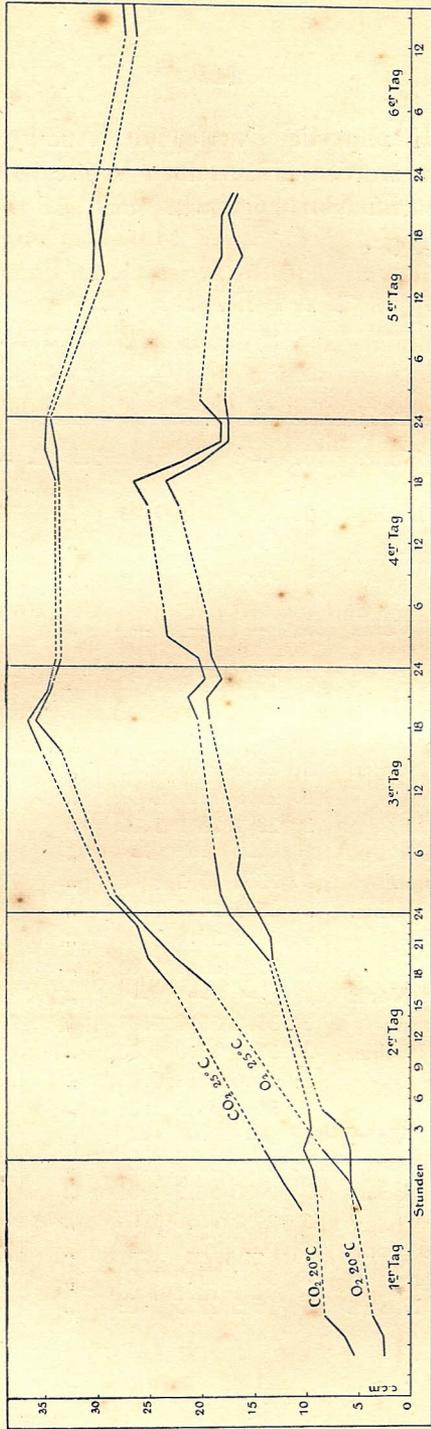


Fig. 11.

Aus der graphischen Darstellung (Fig. 11) ist nun so- gleich abzuleiten, dass die Atmung in beiden Fällen, eine Kurve mit einem Maximum zeigt.

Während bei 20° C, dieses Maximum ungefähr in der Mitte des vierten Tages liegt, ist dieser Punkt bei 25° C. schon am dritten Tage erreicht.

Hiermit stimmen die Ergebnisse Borodins (Seite 151) vollständig überein.

Weiter ergab sich, dass bei 25° C. bereits innerhalb 24 Stunden, sowohl die CO<sub>2</sub>-Abgabe als die O<sub>2</sub>-Aufnahme einen grösseren Wert erreicht haben als bei 20° C., und dass bei 25° C. der gesamte Prozess mit grösserer Intensität verläuft als bei 20° C.

Bemerkenswert ist, dass sowohl bei 25° als bei 20° C., nach dem Erreichen des Maximums, die Atmung Schwankungen aufweist.

Von einem bestimmten Punkt an gehen sowohl die CO<sub>2</sub>-Abgabe als auch die O<sub>2</sub>-Aufnahme ziemlich parallel. Bei 20° und 25° C. kann also nicht gesagt werden, dass der eine Prozess stärker von der Temperatur beeinflusst wird als der andere, wie in der zweiten Hypothese von Kuyper vermutet wird (Seite 110).

Betrachten wir die Darlegungen Kuypers zu seiner 1<sup>ten</sup> Hypothese, wobei vorausgesetzt wird, dass die Schwankungen wahrscheinlich durch verstärktes Wachstum einerseits und Beschädigung des Atmungsprozesses durch die Temperatur andererseits, hervorgerufen werden sollten.

Bei 20° C. meint Kuyper annehmen zu müssen, dass am vierten Keimungstag die Atmung in den ersten fünf Stunden immer eine steigende ist. Seine längeren Versuche bei 20° und 21° C. ergaben alle eine Kurve mit einem Maximum. Da ein schädlicher Einfluss des Apparates nicht festgestellt werden konnte, so meint Kuyper, dass dieser Verlauf vielleicht zu erklären wäre mit der Hypothese „dass nämlich die Erscheinung zurückzuführen sei auf einen

Tabelle XX lässt sich sehr gut gebrauchen, um den vermutlichen Gang des wahren Atmungsverlaufes der Erbsen zu konstruieren.

Die Figuren 12 (O<sub>2</sub>-Aufnahme) und 13 (CO<sub>2</sub>-Abgabe) geben an, wie dies auszuführen ist.

Die gezogene Linie I gibt die tatsächlich gefundenen Werte an. Setzt man voraus, dass von der fünften Stunde an, die abgeschiedenen CO<sub>2</sub>-Mengen, allein von Bakterien verursacht wurden, — was natürlich etwas übertrieben ist, — so gibt die punktierte Linie II den vermutlichen (extrapolierten) Gang der Bakterienatmung an. Aus I und II lässt sich nun die punktierte Linie III konstruieren, die ungefähr den reinen Atmungsverlauf der Erbsenkeimlinge darstellt. In Fig. 12 und 13 (Linien III) zeigt dann die Atmung einen jähen Abfall bei einer Temperatur von 50° C.

Tabelle XXII lässt den Verlauf der Atmung bei 55° C. erkennen.

TABELLE XXII.

Datum.	Zeit.	Std.	ccm O <sub>2</sub> aufgen.	ccm CO <sub>2</sub> ausgesch.	$\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$	Temp.	Bar.	Bemerkungen.
Mai 17/18.	10 Nachm.-8 Vorm.	10.	—	—	—	25.0° C.	—	
„ 18.	8-10	2	25.6	26.4	1.03	„	758	
	10-11	1.	—	—	—	55.0° C.		Vorerwärmung.
	11-12	1.	16.4	21.6	1.22	„		
	12-1 Nachm.	1.	4.4	7.8	1.77	„		
	1 <sup>15</sup> -2 <sup>15</sup>	1.	0.8	1.7	2.12	„		
	2 <sup>15</sup> -3 <sup>15</sup>	1.	ca.0.1	0.6	6.	„		

Nach 5 Stunden hörte der Gasaustausch vollständig auf. Bakterienentwicklung wurde hier nicht wahrgenommen, woraus sich ergibt, dass diese Temperatur für die hier auftretenden Bakterien schädlich sein muss, eine Tatsache, die sich auch später bestätigte.

Eine Übersicht der Tabellenergebnisse V, VI, VII, VIII, IX, XIII, XVI, XIX, XX und XXII wird graphisch dargestellt in den Figuren 14 ( $\text{CO}_2$ -Abgabe) und 15 ( $\text{O}_2$ -Aufnahme).

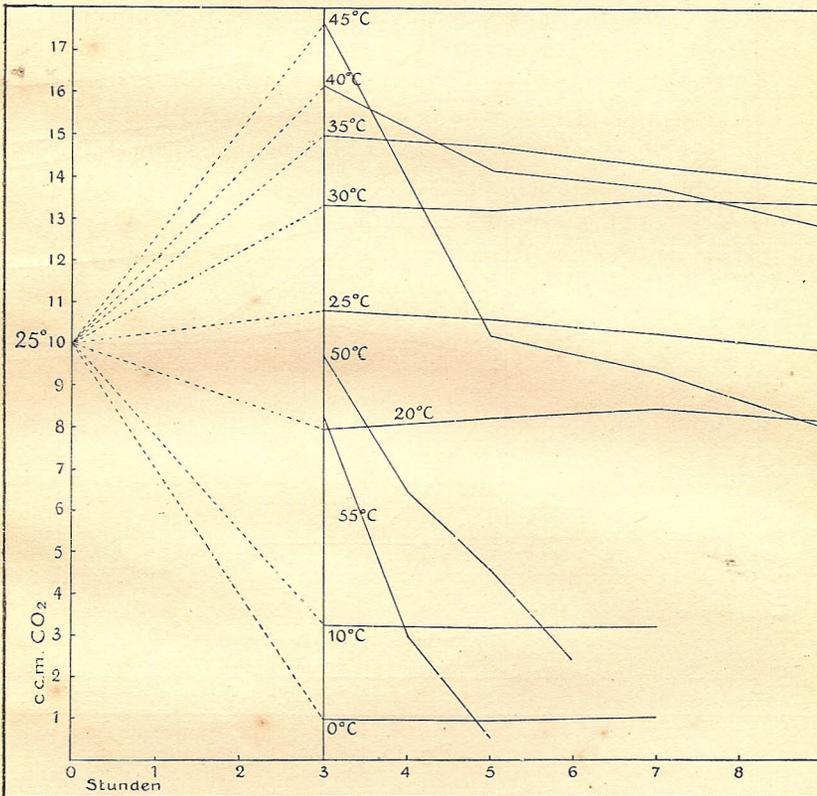


Fig. 14.

Zur Vereinfachung sind die gefundenen Anfangswerte von  $25^\circ \text{C}$ . alle auf 10ccm eingestellt. Nach diesem Massstabe sind die anderen Werte umgerechnet worden. Hier-

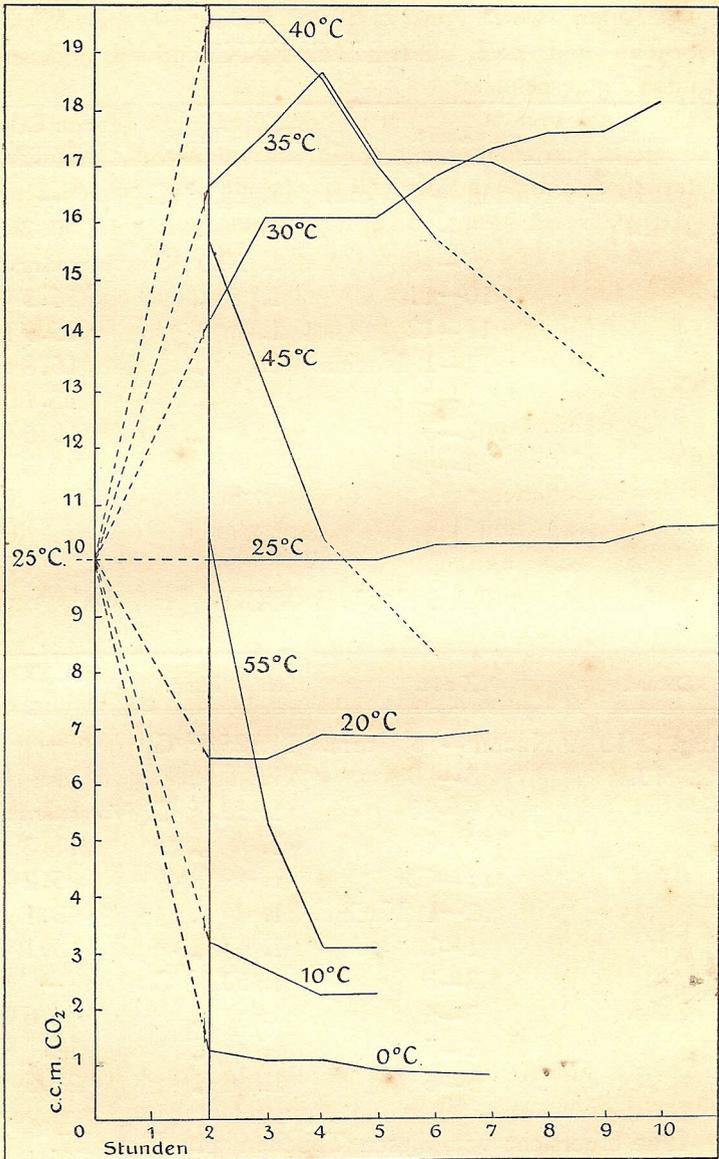


Fig. 17.

## B. Anaerobe Atmung.

1. Nach einem viertägigen Verweilen im Wasserstoffstrom bei einer Temperatur von  $25^{\circ}$  C. besaßen die gequollenen Samen von *Pisum sativum* noch die Fähigkeit, sich später in Luft normal weiter zu entwickeln.

2. Im Wasserstoffstrom trat keine vollständige Keimung auf. Zwar brachen die Würzelchen nach der Wasseraufnahme durch die Samenhaut, aber von einem bestimmten Punkte an wurde das Wachstum völlig eingestellt.

3. Dass bei  $O_2$ -Abwesenheit das Wachstum nicht lange mehr fort dauert liegt wohl hauptsächlich im Mangel an der dazu erforderlichen Energie.

Der anaerobe Atmungsprozess entwickelt bei *Pisum sativum* ca.  $\frac{1}{10}$  der Energie, welche bei der normalen Atmung freikommt.

4. Die Länge der Vorperiode, welche die Keimlinge in Luft verbracht haben, beeinflusst den Verlauf des anaeroben Prozesses.

Die folgende Übersicht zeigt dies deutlich:

Temp.	Keimlinge, die 60 Stunden in Luft keimten.	Keimlinge, die 9 St. in Wasser zur Quellung gelegen hatten.	Keimlinge, die von der Wasseraufnahme an im Wasserstoffstrom waren.
$0^{\circ}$ C.	—	konstant	—
$10^{\circ}$ „	—	konstant	—
$20^{\circ}$ „	—	konstant	—
$25^{\circ}$ „	—	konstant	—
$30^{\circ}$ „	schwankend u. sinkend	steigend	—
$35^{\circ}$ „	schwankend u. sinkend	steigend u. dann sinkend	—
$40^{\circ}$ „	sinkend	konstant u. dann sinkend	konstant während mehr als 46 St.
$45^{\circ}$ „	—	schnell sinkend	konstant während 21 St.
$50^{\circ}$ „	—	schnell sinkend	konstant während 3 St.
$55^{\circ}$ „	—	schnell sinkend	—

5. Das Konstantbleiben des anaeroben Prozesses bei Temperaturen von 40°, 45°, und 50° C., während längerer oder kürzerer Zeiten weist darauf hin, dass der Prozess hier eigentlich ein steigender ist. Infolge der schädlichen hohen Temperatur und der O<sub>2</sub>-Abwesenheit musste die CO<sub>2</sub>-Abgabe vom Anfang an sinken. Das Konstantbleiben wird also durch einen dritten Faktor hervorgerufen, welcher die anaerobe CO<sub>2</sub>-Produktion steigert. Und dieser Faktor ist wahrscheinlich gebunden an der Länge der Vorperiode, welche die Keimlinge in Luft verbrachten.

Bei allen anaeroben Versuchen mit *Pisum sativum* muss hierauf Rücksicht genommen werden.

6. Wenn die Samen keine Vorperiode in Luft haben (wenn man also von trocknen Samen ausgeht), so ist selbstverständlich die Steigung in den ersten Stunden auch eine Folge der Wasseraufnahme. Bei 40° C. konnte festgestellt werden, dass die Wasseraufnahme nach 10 Stunden beendet ist. In den Atmungsversuchen zeigte sich aber, dass der anaerobe Prozess bei 40°, 45° und 50° C. schon nach der vierten oder fünften Stunde einen maximalen Wert erreicht hatte. Die Wasseraufnahme hatte also nach der fünften Stunde auf den Verlauf der CO<sub>2</sub>-Abgabe keinen weiteren Einfluss gehabt. Hieraus konnte berechnet werden, dass es für ein vollständiges Auftreten des anaeroben Prozesses schon genügt, wenn die Samen 70% der maximalen Wassermenge aufgenommen haben.

7. In seiner zweiten Hypothese weist Kuyper darauf hin, dass vielleicht die Schwankungen im Verlauf der normalen Atmung erklärt werden können, durch die Annahme Palladins, dass die Oxydasen die Carbonasen angreifen können.

In unseren Versuchen zeigte sich, dass bei der anaeroben CO<sub>2</sub>-Abgabe eine derartige Relation möglich ist. Dass etwas Ähnliches auch bei der aeroben Atmung der

Fall sein muss, geht hieraus nicht hervor, es sei denn, dass man zeigen könnte, dass derselbe Prozess der anaeroben  $\text{CO}_2$ -Abgabe auch bei der aeroben Atmung vorhanden ist. Und wenn dies der Fall wäre, und die Schwankungen der aeroben  $\text{CO}_2$ -Ausscheidung wirklich dadurch verursacht würden, so bliebe noch unerklärt, dass 1. die  $\text{O}_2$ -Aufnahme dieselben Schwankungen zeigt und 2. die anaerobe Atmung sie ebenfalls aufweist.

8. Die anaerobe  $\text{CO}_2$ -Abgabe ist entweder an der Struktur des Keimlings oder an der des Plasmas gebunden. Sobald man diese Struktur zerstört, hört die anaerobe  $\text{CO}_2$ -Bildung auf.

9. Während bei der aeroben Atmung eine grosse Periode der Atmung und normale Weiterentwicklung auftreten, wird beim anaeroben Prozess das Wachstum bald eingestellt, und ist der Verlauf der  $\text{CO}_2$ -Abgabe von der Vorperiode in Luft abhängig. Bei der Bestimmung des Quotienten  $\frac{I}{N}$  darf man also die ausgeschiedenen  $\text{CO}_2$ -Mengen der anaeroben Atmung nicht ohne weiteres durch die der normalen Atmung dividieren.

Diese Arbeit wurde angefertigt im botanischen Laboratorium der Reichsuniversität Utrecht.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. F. A. F. C. Went, auch an dieser Stelle den geziemenden Dank auszusprechen, nicht nur für die Anregung zu dieser Arbeit, sondern auch für seine dauernde und wohlwollende Kritik.

Bei dieser Gelegenheit möchte ich auch Herrn Dr. V. J. Koningsberger, Assistenten am hiesigen Institut, für seine Unterstützung aufrichtig danken.

## INHALTSVERZEICHNIS.

---

	Seite.
I. Einleitung und Fragestellung . . . . .	107
II. Apparate . . . . .	112
A. Normale Atmung . . . . .	112
1. Allgemeines . . . . .	112
2. Beschreibung der Unterteile . . . . .	119
B. Anaerobe Atmung . . . . .	131
III. Material und Vorbehandlung . . . . .	139
IV. Übersicht der Literatur. . . . .	150
A. Normale Atmung . . . . .	150
B. Anaerobe Atmung . . . . .	159
V. Experimenteller Teil . . . . .	165
A. Normale Atmung . . . . .	165
a. Der Atmungsverlauf während des Keimens	165
1. Die CO <sub>2</sub> -Abgabe und O <sub>2</sub> -Aufnahme .	165
2. Die Relation $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$ . . . . .	172
b. Der Einfluss der Temperatur auf die Atmung	175
1. Die CO <sub>2</sub> -Abgabe und O <sub>2</sub> -Aufnahme .	175
2. Die Theorie von Blackman. . . . .	206
3. Die Relation $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$ . . . . .	209
4. Der Temperaturkoeffizient Q <sub>10</sub> . . . . .	210

	Seite.
B. Anaerobe Atmung . . . . .	211
a. Der Verlauf der anaeroben Atmung bei einer nicht schädlichen Temperatur . . .	211
b. Der Einfluss der Temperatur auf die anaerobe Atmung . . . . .	217
c. Der Quotient $\frac{I}{N}$ . . . . .	243
VI. Zusammenfassung und Schluss . . . . .	246

---