

ÜBER DIE WIRKUNG DER AMINOSÄUREN AUF DEN SAUERSTOFFVERBRAUCH SUBMERSER GEWÄCHSE

Von GERHARD SCHWABE

(Aus dem Botanischen Institut der Universität Halle)

Mit 20 Textfiguren

Eingegangen am 24. Februar 1932

A. Einleitung

Die Aminosäuren wurden lange Zeit vornehmlich als Bausteine der Eiweiße betrachtet. Ihre Eigenbedeutung im Stoffwechsel blieb vernachlässigt oder unerkant. Erst durch bestimmte Erfahrungen der Tierphysiologie bahnte sich eine Änderung der Betrachtungsweise an. Der tierische Organismus vermag bekanntlich mit dem Ammoniak als Ausgangsstoff der Eiweissynthese nicht viel anzufangen, sondern er bedarf z. T. weitgehend fertiger Aminosäuren. Diese Tatsache regte zu Versuchen mit diesen Körpern an, und man entdeckte in deren Folge nicht allein die verschiedenen Umwandlungsprodukte der Aminosäuren sondern auch deren Beziehungen zu stark aktiven Substanzen, wie wir sie u. a. in einigen Hormonen vor uns haben (Adrenalin, Cholin usw.). Damit rückte die Physiologie der freien Aminosäuren immer stärker in den Vordergrund, und die Erfolge der nun einsetzenden Erforschung werden deutlich durch die Erinnerung an die neuen Untersuchungen über die Beteiligung von Kreatin, Arginin u. a. am Energiwechsel im Muskel oder an die Arbeiten Hopkins über die Rolle der eine Sulphydrilgruppe enthaltenden Aminosäuren im Atmungsstoffwechsel.

Die hier darzustellenden Versuche gehen auf Arbeiten von Mothes zurück, der darauf aufmerksam gemacht hat, daß im pflanzlichen Organismus ein auffälliger Parallelismus zwischen Anhäufung von Aminosäuren und Erhöhung der Atmungsintensität (sofern Sauerstoff verfügbar ist) besteht, so in welkenden Pflanzen, in deren alten Blättern eine Ausspaltung der Proteine, Auswanderung der Spaltprodukte und eine Erniedrigung der CO_2 -Produktion bemerkt wird, wogegen in den jungen Blättern ein Einströmen von Aminosäuren, eine Steigerung der Atmung und eine Synthese von Eiweißen stattfindet. Mothes äußert den Gedanken, daß die Aminosäuren direkt fördernd in die Oxydation eingreifen könnten, vielleicht indem sie das Oxydationspotential so erhöhen, daß die Verbrennung verfügbarer Kohlehydrate schneller abläuft. Er stützt diesen Gedanken durch den Befund, daß in alten Blättern bei Verhinderung der Auswanderung der Aminosäuren durch Abschneiden ebenfalls eine Erhöhung der CO_2 -Produktion einsetzt.

In diesem Zusammenhang haben auch die Untersuchungen von Fitting Bedeutung, der bei der systematischen Suche nach Stoffen, die für die Erregung bestimmter Reizzustände in Frage kommen, fand, daß Aminosäuren in außerordentlich verdünnten Lösungen auf die Plasmaströmung bedeutenden Einfluß haben, daß ferner *Mimosa pudica* durch Aminosäuren chemonastisch reizbar ist. Dabei zeigten die α -Aminosäuren in ihren natürlichen optischen Isomeren eine besondere Reaktionsfähigkeit. Doch konnten auch ganz andere Körper, z. B. Anthrachinonderivate, mit ähnlichen Eigenschaften gefunden werden, die z. T. im Organismus normalerweise nicht anzutreffen sind. Es erscheint bemerkenswert, daß ein großer Teil dieser Stoffe durch die Eigenschaft ausgezeichnet ist, Glied in einem Redoxsystem sein zu können.

Was die Aminosäuren betrifft, so hat bereits Knoop darauf aufmerksam gemacht, daß sie wegen ihrer leichten Oxydierbarkeit und ihrer Allgegenwart eine wichtige Rolle bei Oxydationsprozessen spielen könnten. Vornehmlich sollen die intermediären oxydativen Abbauprodukte der Aminosäuren, die Iminosäuren (Wieland, Knoop) oder die Oxyaminosäuren, die Fähigkeit haben, anderen, normalerweise nicht oder schwer oxydierbaren Körpern Wasserstoff zu entziehen, wobei diese oxydiert, die Iminosäuren reduziert werden.

Eine zunächst nur äußere Beziehung besteht zwischen dieser Auffassung und der atmungssteigernden Wirkung der Aminosäuren, wie sie im tierischen Organismus im Zusammenhang mit der Erforschung der spezifisch-dynamischen Wirkung der Eiweiße beobachtet worden ist. So zeigte Meyerhof, daß Lebergewebe durch Asparagin, schwächer durch Alanin Atmungssteigerung erfährt. Ähnliche Feststellungen machte auch Reinwein, der außerdem auch Glutaminsäure wirksam fand, während Glykokoll, Cystein, Asparaginsäure, Phenylalanin, Leucin und Histidin unwirksam erschienen. Auch Bornstein und Roese, Mansfeld und Horn fanden teils steigernde Wirkung, teils Indifferenz gegenüber dem Sauerstoffverbrauch, bis dann in neuerer Zeit Kisch darauf hinwies, daß die unterschiedliche Wirkung sehr stark von der Konzentration beeinflußt wird, so daß auch scheinbar unwirksame Aminosäuren unter bestimmten Bedingungen eine Steigerung der Atmung um das Vielfache des normalen Wertes hervorrufen können.

Auf pflanzenphysiologischem Gebiet arbeiteten über diesen Gegenstand Genevois, Spoehr und MacGee. Genevois fand, daß die Atmungsintensität von *Chlorella* in Glycocoll-, Alanin-, Leucin- und Cystinlösungen durchweg eine höhere ist als wie in Wasser. Genevois stellt diese Tatsache fest, ohne auf den Wirkungsmechanismus einzugehen.

Die Wirkung von Aminosäuren auf die Respiration abgeschnittener Blätter von *Helianthus annuus* und *Phaseolus* („Canada Wonder“) untersuchten Spoehr und MacGee. Aus ihren Versuchen ergab sich, daß Aminosäuren den Kohlehydratverbrauch beschleunigen. Außer Glycocoll haben sie die anderen zur Untersuchung gelangenden Aminosäuren — Asparagin und Alanin — nur in Verbindung mit verschiedenen Zuckern angewendet, so daß eine reine Aminosäurenwirkung aus ihren Versuchen nur schwer zu erkennen ist. Zudem schließt ihre Arbeitsmethode erhebliche Fehlerquellen ein: Blätter werden mit den Stielen in die entsprechenden Lösungen gestellt, und es bleibt unkontrollierbar, in welcher Konzentration die zu prüfenden Stoffe an die Zellen gelangen und inwieweit Sättigungsdefizite die Atmung beeinflußt haben.

Mir war von meinem Lehrer, Herrn Privatdozent Dr. K. Mothes, die Aufgabe gestellt, neues Material über die Wirkung der Aminosäuren auf den Sauerstoffverbrauch beizubringen, wobei mit submersen Pflanzen gearbeitet werden sollte. Ich erfreute mich bei meinen Untersuchungen der dauernden Förderung durch Herrn Dr. Mothes, durch die Direktoren des Botanischen Institutes Halle, Herrn Professor Dr. G. Karsten und Herrn Professor Dr. K. Noack, und durch die Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft, wofür ich auch an dieser Stelle meinen besten Dank sage.

B. Methodischer Teil

Die Wege, die zur Lösung der gestellten Aufgabe beschritten werden konnten, waren wesentlich bestimmt durch die zur Verfügung stehenden Apparate.

Daraus ergab sich eine Begrenzung, die am deutlichsten dort wird, wo einmal wegen der Kostbarkeit der zu prüfenden Substanzen eine noch feiner arbeitende Mikroapparatur am Platze gewesen wäre, wo andererseits zur völligen Klärung einzelner Fragen die Ermittlung des Atmungsquotienten nötig erschien. Wie unten gezeigt wird, übte ich in solchen Fällen ein kombiniertes Verfahren, das insofern Mängel in sich schließt, als die benutzten Methoden auf verschiedenen Prinzipien beruhen. Im allgemeinen aber beschränkte ich mich auf die Ermittlung des Sauerstoffumsatzes. Wenn an einzelnen Stellen des experimentellen Teils dieser Arbeit der Kürze halber von Atmung gesprochen wird, so ist damit der O_2 -Verbrauch gemeint.

Als Versuchsobjekte dienten *Elodea canadensis*, *Fontinalis antipyretica* und *Potamogeton lucens*. *Elodea* stammte aus Wassergräben der Passendorfer Aue bei Halle, *Fontinalis* aus einem Umflutgraben in der Mosigkauer Heide bei Dessau, *Potamogeton* wird in Freilandbecken des Botanischen Instituts zu Halle gezogen. Sämtliche Pflanzen wurden für die Versuche in halleschem Leitungswasser bzw. in $1/1000$ n Bicarbonatlösung vorkultiviert. Als Atmungskammern dienten flache, kreisförmige Flaschen von ca. 250 ccm Inhalt mit eingeschliffenen Glasstopfen. Sowohl Flaschenhals als Stopfen besaßen seitliche Durchbohrungen, so daß durch Einsetzen des Stopfens kein Überdruck in der Kammer entstehen konnte. Als Versuchsraum wurde eine Dunkelkammer des Instituts gewählt, in der sich ein Kühlbecken befindet, das — ständig von Wasser durchflossen — eine bestimmte Temperatur gut konstant hält. Die verwendeten Aminosäuren wurden teils von Schuchardt-Görlitz, teils von Hoffmann-La Roche-Basel bezogen. Von Leucin und Glutaminsäure mußten ständig neue Lösungen hergestellt werden, da sie leicht in Gärung übergehen. Die Lösungen durch Kochen und durch Vakuumfiltration mittels Chamberland-Kerzen zu sterilisieren war nicht möglich, ohne den Sauerstoff aus ihnen zu vertreiben. Es wurde deshalb davon abgesehen.

Der aufgenommene Sauerstoff wurde nach Winkler bestimmt nach der Formel

$$x = \frac{0,08 \cdot n \cdot y_i}{V-1} = \frac{0,08 y_i}{V-1} \cdot n.$$

x bedeutet die aufgenommene O_2 -Menge, n die verbrauchte Menge $1/100$ n Natriumthiosulfat in ccm, y das Volumen der Atmungskammern, V die Menge Wasser, mit der die Bestimmung durchgeführt wurde. Es wurden Pyknometer von 100 ccm Inhalt verwendet. Die Pflanzen wurden in die Atmungskammern gebracht, dann wurde die Lösung vorsichtig hineingehebert, die Flaschen wurden verschlossen und in

ein verdunkeltes Kühlbecken mit konstanter Temperatur gelegt. Gleichzeitig wurde ein Pyknometer mit dem gleichen Wasser gefüllt. Nach bestimmter Zeit wurde der O_2 -Gehalt des Wassers im Pyknometer (x_1) und in der Atmungskammer (x_2) bestimmt. Die Differenz $x_1 - x_2$ ergibt die aufgenommene O_2 -Menge.

Da bei den Versuchen mit wässrigen Aminosäurelösungen gearbeitet wurde, galt es zunächst festzustellen, ob die Aminosäuren als organische Substanzen die Winklermethode störend beeinflussen.

Die folgenden Tabellen 1—3 zeigen, daß die untersuchten Aminosäuren auf die Winklermethode nicht störend wirken. Auch bei Leucin, Isoleucin und l-Asparaginsäure usw. hat sich während der Versuche eine Sauerstoffzehrung nicht bemerkbar gemacht.

Tabelle 1
 O_2 -Gehalt bei Zusatz von Glycocoll

Nr.	Zusatz: Glycocoll in mg pro 100 ccm H_2O	$\frac{1}{100}$ n Thiosulfatlösung in ccm	O_2 in mg/l
1	—	12,3	9,94
2	—	12,3	9,94
3	10	12,25	9,90
4	10	12,25	9,90
5	25	12,3	9,94
6	25	12,3	9,94
7	50	12,25	9,90
8	50	12,3	9,94
9	75	12,25	9,90
10	75	12,25	9,90
11	100	12,25	9,90
12	100	12,25	9,90
13	125	12,2	9,86
14	125	12,2	9,86

Tabelle 2
 O_2 -Gehalt bei Zusatz von l-Asparagin

Nr.	Zusatz: l-Asparagin in mg pro 100 ccm H_2O	O_2 in mg/l
1	—	9,90
2	—	9,94
3	10	9,94
4	10	9,94
5	50	9,94
6	50	9,94
7	75	9,94
8	75	9,94
9	100	9,90
10	100	9,90

Tabelle 3
O₂-Gehalt bei Zusatz von d-Arginin

Nr.	Zusatz: d-Arginin in mg pro 100 cem H ₂ O	O ₂ in mg/l
1	—	10,29
2	—	10,32
3	10	10,30
4	10	10,30
5	100	10,30
6	100	10,26

Die O₂-Bestimmung nach Winkler wurde ebenfalls auf Urethan- und Cyankalilösungen angewendet und hat sich als brauchbar erwiesen. Sollte hier eine Sauerstoffzehrung vorliegen, so muß der Fehler konstant sein, wie sich aus den Werten in den Tabellen 4—6 ergibt. In der Differenz $x_1 - x_2$ hebt sich der als konstant gefundene eventuelle Fehler auf.

Tabelle 4
O₂-Gehalt bei Zusatz von 0,05 % Phenylurethan

Nr.	$\frac{1}{100}$ n verbrauchte Thiosulfatlösung in cem
1	10,5
2	10,5
3	10,5
4	10,5

Tabelle 5
O₂-Gehalt bei Zusatz von 0,03 Millimol Cyankali

Nr.	$\frac{1}{100}$ n verbrauchte Thiosulfatlösung in cem
1	12,25
2	12,25
3	12,25

Tabelle 6
O₂-Gehalt bei Zusatz von 5 Millimol Cyankali

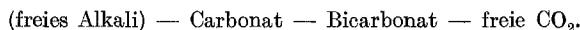
Nr.	$\frac{1}{100}$ n verbrauchte Thiosulfatlösung in cem
1	11,68
2	11,68
3	11,68

Zur Feststellung des Atmungsquotienten $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$ ist es nötig, die von den Pflanzen abgegebene Kohlensäure zu bestimmen. Da es sich dabei nur um kleine Mengen CO_2 handelt, die innerhalb der Fehlergrenze der bisher bekannten chemischen Methoden zur Bestimmung von CO_2 liegen, wurde nach einer physikalischen Methode gesucht. Wie sich aus den nachfolgenden Erörterungen ergibt, erwies sich die von Ruttner angegebene Leitfähigkeitsmethode als geeignet.

Der Absorptionskoeffizient des Wassers für CO_2 beträgt etwas über 1, so daß in reinem Wasser bei einem CO_2 Gehalt der Luft von 0,03 % etwas über 0,3 ccm pr/l gelöst werden. In Wirklichkeit ist der Gesamtgehalt an CO_2 in natürlichen Wässern um ein Vielfaches größer. Während O_2 einfach physikalisch gelöst ist, wird CO_2 in Form von neutralen und sauren Carbonaten chemisch gebunden.

Von Tornoe und Dittmar stammen exakte Untersuchungen über die CO_2 -Bindung im Wasser. Wurde bisher ein großer Gehalt des Meeres an freier CO_2 angenommen, so ergab sich aus Tornoes Untersuchungen, daß die vorhandene CO_2 -Menge wohl im Überschuß ist, um als neutrales Carbonat gebunden zu sein, daß sie aber nicht ausreicht, um alles überschüssige Alkali in Bicarbonat zu verwandeln. Tornoe kam auf Grund seiner Untersuchungen zu dem Schluß, daß das Seewasser ein Gemisch von neutralen und sauren Carbonaten enthalte, aber keine freie CO_2 .

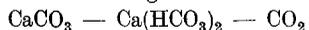
Hamberg fand erstens, daß die Gesamtmenge von CO_2 mit steigender Temperatur abnimmt, und zweitens, daß das Verhältnis von Gesamtkohlensäure zu der Alkalinität¹⁾ mit der Verdünnung ansteigt. Durch diese Beobachtungen kam er dazu, das Guldberg-Waagesche Massenwirkungsgesetz zur Erklärung heranzuziehen. Danach hätte man eine Mischung von 4 (bzw. 3, da freies Alkali praktisch zu vernachlässigen ist) Reaktionsprodukten anzunehmen:



In natürlichen Wässern handelt es sich um Calciumcarbonat bzw. -bicarbonat, das unter den gelösten Elektrolyten den größten Anteil hat.

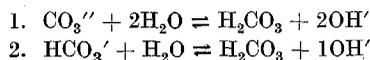
Bei längerem Stehen befinden sich Carbonat—Bicarbonat— CO_2 im Gleichgewicht.

CaCO_3 ist im Wasser nur gering löslich: 13 mg im l, während $\text{Ca(HCO}_3)_2$ in größeren Mengen gelöst werden kann. Diese Lösung ist aber nur dann stabil, wenn eine bestimmte „zugehörige“ Menge CO_2 in Wasser gleichzeitig gelöst ist. Wird diese dem Wasser entzogen, so wird das Gleichgewicht zwischen



zerstört und erst dann wieder hergestellt, wenn $\text{Ca(HCO}_3)_2$ soviel Kohlensäure abspaltet, als notwendig ist, um das restliche $\text{Ca(HCO}_3)_2$ in Lösung zu halten. Dabei entsteht also CaCO_3 und fällt wegen seiner Schwerlöslichkeit aus. Damit aber sinkt die Alkalinität, zugleich ist die Lösung ärmer an Elektrolyten geworden: das Leitvermögen sinkt. (In verdünnten Lösungen, wie sie die natürlichen Wässer darstellen, sinkt das Leitvermögen linear mit der Abnahme des Elektrolytgehaltes).

Das Verhältnis $\text{CaCO}_3 : \text{Ca(HCO}_3)_2$ ist zugunsten des CaCO_3 verschoben. Da aber eine Lösung von CaCO_3 relativ mehr OH-Ionen freimacht, wie aus dem folgenden Schema ersichtlich ist:



¹⁾ Die Alkalinität ist definiert als Säurebindungsvermögen, gemessen in ccm $\frac{1}{10}$ n HCl.

wird die Zahl der aktuellen Ionen also größer, d. h. das pH der Lösung steigt. Die umgekehrten Prozesse treten ein, wenn man in eine Carbonat-Bicarbonataufschwemmung CO_2 leitet.

Es bestehen also folgende gesetzmäßige Beziehungen: Steigt die Alkalinität, so steigt der Bicarbonatgehalt, mit ihm die Menge der „zugehörigen“ CO_2 und das Leitvermögen, das pH sinkt; sinkt die Alkalinität, so sinkt der Bicarbonatgehalt, mit ihm die Menge der „zugehörigen“ CO_2 und das Leitvermögen, das pH steigt. Als Ursache der beobachteten Alkalinitätsschwankung natürlicher Wässer erkannte Ruttner die Assimilation und die Atmung der submersen Pflanzen. Die Untersuchungen Ruttners haben gezeigt, daß die submersen Gewächse — insbesondere *Elodea* — befähigt sind, ihren CO_2 -Bedarf nach Erschöpfung der freien CO_2 aus dem $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ -Vorrat zu decken, indem sie dem Bicarbonat CO_2 entziehen. Es entsteht CaCO_3 , das ausfällt und zum Teil als Kalkkruste die Pflanze überzieht. Andererseits wird durch die Atmung dauernd CO_2 erzeugt, die sich im Wasser löst. Sie übersteigt die Menge der „zugehörigen“ CO_2 . Der Überschuß, die sogenannte „aggressive“ CO_2 , bringt CaCO_3 als $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ in Lösung.

Die durch den CO_2 -Stoffwechsel der submersen Pflanzen hervorgerufenen Änderungen des Leitvermögens von Wasser benutzte Ruttner, um den CO_2 -Stoffwechsel quantitativ zu verfolgen. — Zu den vorliegenden Untersuchungen wurde der von Ruttner verwendete „Pleissnersche Apparat für Wasseruntersuchungen“ mit Tauchelektrode gebraucht. Als Einheit liegt den Messungen das Ohm zugrunde. Das bei der Temperatur t gefundene Leitvermögen x_t wird mit Hilfe des Temperaturkoeffizienten 0,023 nach der Formel:

$$x_{18} = \frac{x_t}{1 + 0,023(t - 18)}$$

auf die Normaltemperatur 18°C umgerechnet.

In verdünnten Lösungen ist das Leitvermögen x_{18} eine lineare Funktion der Äquivalentkonzentration γ ; und zwar berechnet sich das Äquivalentleitvermögen Λ aus der Gleichung

$$\Lambda = \frac{x_{18}}{\gamma}$$

Steigt γ , so nimmt Λ wegen der Abnahme der Dissoziation ab. In verdünnten Lösungen ist Λ aber fast konstant. Aus Veränderungen von x_{18} kann man also eine Ab- oder Zunahme der Konzentration berechnen.

Stellt man sich durch Einleiten von CO_2 in eine CaCO_3 -Aufschwemmung mit bekannter CaCO_3 -Menge eine Bicarbonatlösung her, mißt ihre und die Leitfähigkeit der aus ihr bereiteten Verdünnungen, so kann man aus den bekannten CaCO_3 -Werten der Lösungen und den gefundenen eine Kurve zeichnen. Sind auf der Y-Achse die CaCO_3 -Werte aufgetragen, auf der X-Achse die x_{18} , so stellt die Kurve nahezu eine Gerade mit leichter Neigung gegen die Y-Achse dar. (Kurve siehe Seite 404). (Siehe Tabelle XIX im Anhang).

Aus der Kurve ersieht man, daß einer Änderung von $0,01 \cdot 10^{-4}$ in dem Bereich

0,0—0,5	} $\cdot 10^{-4}$	im Mittel 0,60 mg CaCO_3	
0,5—1,0		0,62 „ „	
1,0—1,5		0,63 „ „	
1,5—2,0		0,64 „ „	pro Liter entspricht.

Multipliziert man die ermittelten mg CaCO_3 mit 0,44, so erhält man die von der Pflanze aufgenommene bzw. abgegebene CO_2 -Menge.

Aus zahlreichen Versuchen ergab sich, daß x bis auf $0,002 \cdot 10^{-4}$ genau gemessen werden kann, was einer CaCO_3 -Menge von ungefähr 0,12 mg oder einer CO_2 -Menge von 0,05 mg/l entspricht.

Wie ausgeführt wurde, gehört zu einer bestimmten gelösten $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ -Menge eine „zugehörige“ Menge CO_2 . Tillmanns und Holbein haben nachgewiesen, daß die zugehörige Menge CO_2 mit der dritten Potenz steigt. Da Alkalinität und gelöstes $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ linear voneinander abhängig sind, kann man die zugehörige CO_2 -Menge in Beziehung zur Alkalinität setzen. Man erhält folgende Kurve (Fig. 2):

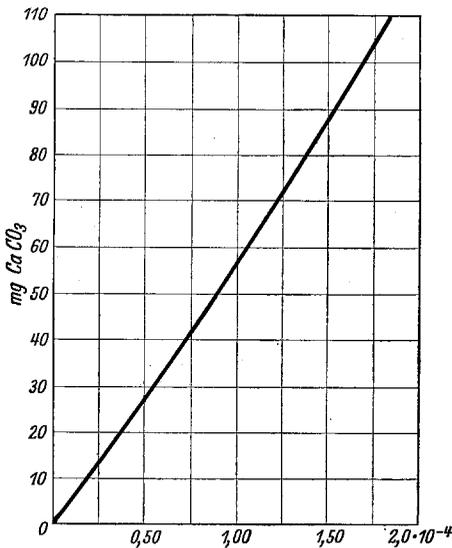


Fig. 1. Leitfähigkeit und CaCO_3 -Gehalt einer Bicarbonatlösung.

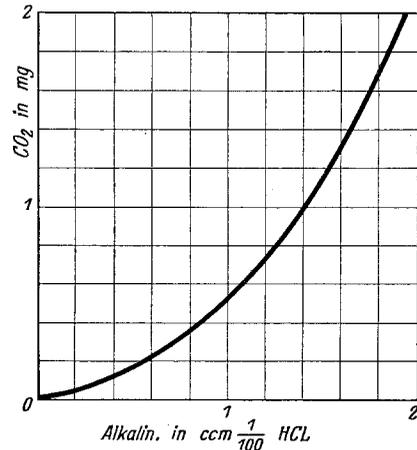
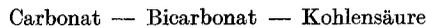


Fig. 2. Alkalinität und zugehörige CO_2 -Menge.

Aus der Kurve ersieht man, daß es sich empfiehlt, Lösungen geringer Alkalinität, d. h. geringer Konzentration für Atmungsversuche zu verwenden, so daß der Fehler in der CO_2 -Bestimmung, der sich durch den Anstieg der mit der Leitfähigkeitsmethode nicht erfaßbaren „zugehörigen“ CO_2 ergibt, möglichst klein wird.

Es wurde deshalb mit Lösungen von der Leitfähigkeit = $1,0 - 1,5 \cdot 10^{-4}$ gearbeitet. Die Alkalinität dieser Lösungen beträgt 1,20—1,40, gemessen in $\text{ccm } \frac{1}{100} \text{ n HCl}$, mit der nach Hinzufügen von drei Tropfen einer Methylorangefärbung titriert wurde.

Eine weitere Schwierigkeit entsteht durch die Langsamkeit, mit der sich das Gleichgewicht des Systems:



einstellt, wenn nicht genügend fein verteiltes CaCO_3 in der Lösung vorhanden ist. So stieg die Leitfähigkeit einer klaren Lösung (250 ccm), in der ein *Elodea*-Sproß 12 Stunden atmete, von 1,09 auf 1,148, die Alkalinität von 1,19 auf 1,22. Die Menge

der „zugehörigen“ CO_2 müßte danach um 0,01 mg pro 100 ccm steigen. Die nach Winkler mit Phenolphthalein und Na_2CO_3 durchgeführte CO_2 -Bestimmung ergab aber einen Anstieg von 0,12 mg. Diese Abweichung verschwindet, wenn man Lösungen verwendet, denen man eine Aufschwemmung von CaCO_3 bis zur leichten Trübung beimengt. Der von der Pflanze abgegebenen CO_2 steht nun genügend fein verteiltes CaCO_3 zur Verfügung. Die vor und nach den Versuchen vorgenommenen CO_2 -Bestimmungen ergaben nunmehr, daß die von den Pflanzen abgegebene CO_2 innerhalb der Gesetzmäßigkeiten von Alkalinität und „zugehöriger“ CO_2 dazu verwendet wurde, CaCO_3 als $\text{Ca}(\text{HCO}_3)_2$ in Lösung zu bringen.

Daß die Aminosäuren Glycocoll und Alanin in der verwendeten Konzentration von 0,1 % nur einen geringfügigen Leitfähigkeitsanstieg verursachen, ergab sich aus folgenden Versuchen:

1. a) $x_{18} = 0,38$, nach Zusatz von Alanin 0,386
b) $x_{18} = 0,38$, nach Zusatz von Glycocoll 0,392
2. a) $x_{18} = 0,71$, nach Zusatz von Alanin 0,72
b) $x_{18} = 0,71$, nach Zusatz von Glycocoll 0,726.

Ebenso verhält sich Asparagin.

Die praktische Durchführung der Atmungsversuche gestaltete sich folgendermaßen: Die in der Lösung vorkultivierten Sprosse wurden in die gut gereinigten Kammern gebracht, die Lösung hineingehebert, die Leitfähigkeit und die Temperatur wurden in der Kammer gemessen, dann wurden die Kammern geschlossen und in den Thermostaten gestellt. Nach dem Versuch wurden wiederum Leitfähigkeit und Temperatur in der Kammer gemessen. Aus den gefundenen Zahlen wurde nach der angegebenen Formel die CO_2 -Abgabe berechnet. Gleichzeitig wurde der Sauerstoffgehalt vor und nach dem Versuch bestimmt.

C. Experimenteller Teil

1. Allgemeine Reaktion des Materials

a) *Elodea canadensis*

Es wurden angesetzt 2 Flaschen ohne Pflanzen, 3 Flaschen (Nr. 1 bis 3) mit je 6 jungen Sprossen von 5 cm Länge und 3 Flaschen (Nr. 4 bis 6) mit je 6 alten Sprossen von 5 cm Länge. Die Temperatur betrug in den ersten 54 Stunden des Versuches $12\frac{1}{2}^\circ\text{C}$, in den folgenden 108 Stunden 13° und stieg im weiteren Verlauf des Versuches auf $13\frac{1}{2}^\circ\text{C}$. Während der ersten 42 Stunden wurde der Sauerstoff alle 6 Stunden, dann in Abständen von 12, 18 und 24 Stunden festgestellt. Der absolute Sauerstoffverbrauch, d. h. die veratmete Menge Sauerstoff in mg pro Assimilationskammer, ist in Tabelle 7 bzw. Fig. 3 zusammengestellt:

Tabelle 7

O₂-Verbrauch von *Elodea canadensis* bei andauernder Verdunklung in
 $\frac{1}{100}$ mg. t: 12¹/₂—13¹/₂°. 24. 6. 29.

Sprosse	Nr. der Kam- mern	den 25. 6.				den 26. 6.			den 27. 6.			den 28. 6.		den 29. 6.	
		0 ³⁰	6 ³⁰	12 ³⁰	18 ³⁰	0 ³⁰	6 ³⁰	12 ³⁰	0 ³⁰	12 ³⁰	18 ³⁰	12 ³⁰	18 ³⁰	10 ³⁰	
		Anzahl der Versuchsstunden													
		6	6	6	6	6	6	6	12	12	6	18	6	16	
jung	1	35	39	34	29	23	23	21	42	45	22	62	23	66	
	2	37	40	35	31	29	27	27	49	47	27	—	23	61	
	3	33	40	38	31	28	27	25	45	45	25	60	—	59	
alt	4	19	21	19	18	18	17	16	34	37	18	46	17	44	
	5	18	18	17	16	14	12	12	23	22	10	27	8	23	
	6	19	17	15	15	14	14	13	23	22	10	27	11	30	

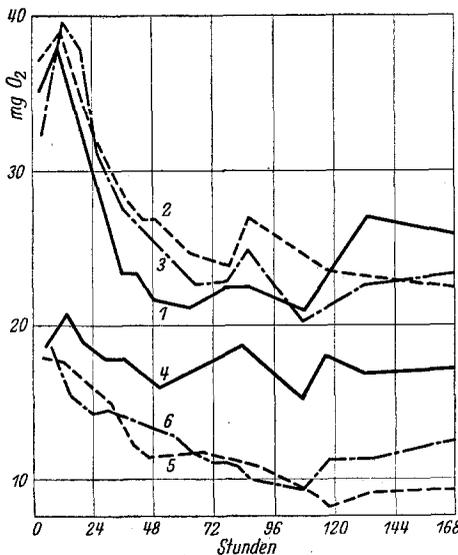


Fig. 3. Atmungskurven von *Elodea canadensis*. (1—3 junge, 4—6 alte Spr.)

ringe Anstieg ist auf die oben vermerkte Temperaturerhöhung zurückzuführen.

4. Der Abfall des O₂-Verbrauchs ist bei den jungen Sprossen absolut größer als bei den alten.

Aus den dargestellten Kurven (Fig. 3) ersieht man:

1. daß der O₂-Verbrauch der jungen Sprosse größer ist als der der alten (das Frischgewicht ist annähernd dasselbe, wie durch Wiegen der zwischen Fließpapier abgetrockneten Pflanzenteile festgestellt wurde),

2. daß der O₂-Verbrauch in den zweiten 6 Stunden zunächst ansteigt, dann aber stark fällt. Bei den alten Sprossen ist dieses Ansteigen nicht so ausgeprägt.

3. Nach diesem Ansteigen fällt der O₂-Verbrauch in den folgenden 50—60 Stunden dauernd, dann nimmt er einen fast konstanten Wert an. Der spätere geringe Anstieg ist auf die oben vermerkte Temperaturerhöhung zurückzuführen.

Die erwähnten Tatsachen treten besonders deutlich hervor, wenn man statt der „absoluten“ Werte „relative“ Werte einführt. Diese werden erhalten, wenn man den absoluten O₂-Wert der ersten 6 Stunden gleich 100 setzt und die O₂-Werte der folgenden 6 Stunden in Prozenten des Anfangswertes ausdrückt. Mit dieser Rechnung erreicht man gleichzeitig die Elimination der individuellen Schwankungen des Materials.

Im weiteren Verlauf der Untersuchungen wurden stets Parallelversuche angesetzt. Aus den Reihenversuchen wurden dann zunächst durch Addition der absoluten Werte und Division mit der Anzahl der Reihen Durchschnittswerte errechnet, die dann in relative Werte umgerechnet wurden. Durch dieses Rechenverfahren werden die Tabellen auf die Hälfte ihres Umfangs reduziert, die individuellen Schwankungen werden eliminiert, Abweichungen vom normalen Verlauf der Atmung drücken sich schärfer in Zahl und Kurve aus. Die auf diese Weise errechneten „relativen Durchschnittswerte“ der Tabelle 7 sind in Tabelle 8 zusammengestellt:

Tabelle 8

O₂-Verbrauch von *Elodea canadensis* in relativen Durchschnittswerten.
24. 6. 29.

Stunden	6	12	18	24	30	36	42	54	66	72	90	96	112
junge Sprosse . . .	100	112	100	86	76	73	70	65	65	70	63	60	65
alte Sprosse . . .	100	100	89	85	85	74	72	70	70	70	60	64	65

Die graphische Darstellung der Werte ergibt folgendes Bild:

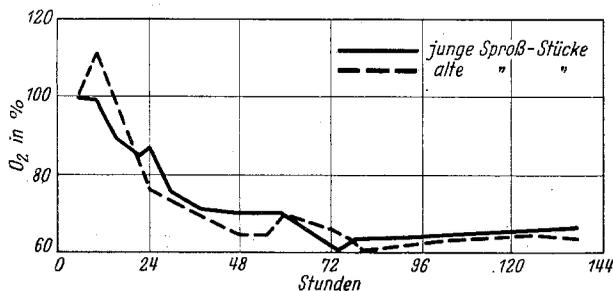


Fig. 4. Atmungskurven von *Elodea canadensis* ermittelt nach Durchschnittswerten.

Auch die Kurven der relativen Durchschnittswerte zeigen das Ansteigen des O₂-Verbrauchs der Sprosse in den zweiten 6 Stunden, das bei den Stammstücken nicht ausgeprägt ist. Von der 12. bis zur 30. Stunde ist der Abfall des O₂-Verbrauchs bei den jungen Sprossen wesentlich stärker als bei den alten. Von der 48. Stunde ab ist bei beiden ein (relativer) O₂-Verbrauch erreicht, der bei weiterer Verdunkelung fast konstant bleibt.

b) *Potamogeton lucens*.

In meinen Versuchen entspricht das Frischgewicht von 3 alten Blättern dem von 16 jungen Blättern. Zum Versuch wurden zwei Kammern mit je 16 jungen Blättern und 2 Kammern mit je 3 alten Blättern angesetzt. Der O₂-Verbrauch wurde alle 12 Stunden bestimmt. Tabelle 9 (bzw. Fig. 5) enthält die relativen Durchschnittswerte.

Tabelle 9

O₂-Verbrauch in relativen Durchschnittswerten von *Potamogeton lucens*¹⁾.
t: 15° C den 7. 7. 29. (Siehe Fig. 5).

	1—12	—24	—36	—48	—60	—72 Std.
junge Blätter . . .	100	71	52	51	46	47
alte Blätter. . . .	100	75	68	65	64	60

Die Kurven (Fig. 5) zeigen deutlich einen stärkeren Abfall des O₂-Verbrauchs der jungen Blätter im Vergleich zum Abfall des O₂-Verbrauchs der alten Blätter bei andauernder Verdunkelung.

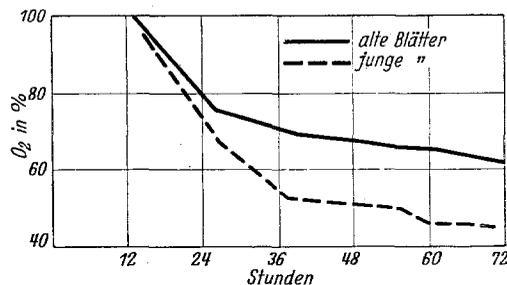


Fig. 5. Atmungskurven von *Potamogeton lucens* bei andauernder Verdunkelung.

¹⁾ An dieser Stelle möchte ich darauf hinweisen, daß die absoluten O₂-Werte, bzw. CO₂-Werte, die durch die Analysen gefunden wurden, sich im Anhang, Tabelle Ia bis XVIII befinden. Die absoluten Werte zu Tabelle 9 sind im Anhang in Tabelle 1 zu ersehen.

c) *Fontinalis antipyretica*.

Der Versuch wurde vom 16. 9. bis zum 19. 10. 29 bei 15° C durchgeführt. Trotz der langen Verdunkelung zeigten die Pflanzen keine Erschöpfung. In jeder Kammer befanden sich 8 Sprosse von 7—8 cm Länge. In Tabelle 9 sind die absoluten O₂-Werte in $\frac{1}{100}$ mg von 3 Versuchsreihen zusammengestellt. Die Kontrollen erfolgten alle 12 Stunden.

Tabelle 9

O₂-Verbrauch in $\frac{1}{100}$ mg von *Fontinalis antipyretica*. t: 15°; Beginn: den 16. 9. 29. Beendet: den 19. 10. 29. Messung von 12 zu 12 Stunden.

Nr.	d.17.9.	18. 9.	19. 9.	20. 9.	21. 9.	22. 9.	23. 9.	25. 9.	27. 9.	28. 9.	4. 10.	11. 10.	19. 10.
1	78 69	58 57	54 60	54 55	53 53	54 55	51	53 52	48	51	48	43	32
2	91 79	69 61	55 62	57 59	55 55	53 53	52	53 54	53	52	47	45	40
3	94 83	64 64	60 64	61 62	56 57	56 58	55	55 56	57	53	47	48	44

Der O₂-Verbrauch sinkt von der 12. bis zur 48. Stunde auf 70% des Anfangswertes, hält sich dann 10 Tage lang auf 60—50% und fällt dann langsam unter 50%. *Fontinalis* atmet zwar schwach, aber mit bemerkenswerter Konstanz längere Zeit. Diese Pflanze hat sich deshalb als Versuchsobjekt besonders bewährt.

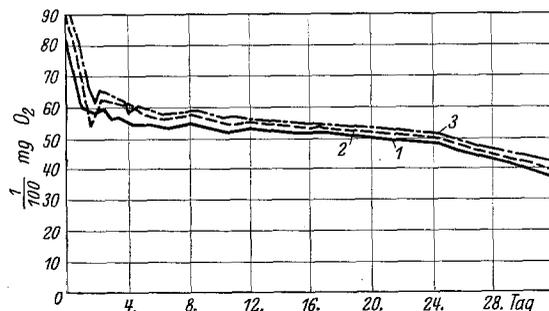


Fig. 6. Atmungskurven von *Fontinalis antipyretica* bei andauernder Verdunkelung.

2. O₂-Verbrauch unter dem Einfluß von Aminosäuren.

Diese für Dunkelpflanzen typischen Atmungskurven werden nun wesentlich durch die Einwirkung der Aminosäuren verändert. Zunächst sei die Wirkung einer einfachen Aminosäure, Glycocoll (in 0,05% Lösung = $\frac{1}{150}$ mol), auf *Fontinalis antipyretica*, *Potamogeton lucens* und

Elodea canadensis demonstriert, wobei der Sauerstoffverbrauch bei *Fontinalis* und *Elodea* 12 stündig, bei dem intensiver atmenden *Potamogeton* 4 stündig ermittelt wird. Die Ergebnisse sind in relativen Werten¹⁾ in Fig. 7 zur Darstellung gebracht, die zum Vergleich auch die Atmungskurven der Kontrollpflanze (bei Abwesenheit von Aminosäuren!) enthält. Natürlich sind alle Versuche im Dunkeln durchgeführt worden, was künftig nicht mehr betont werden soll.

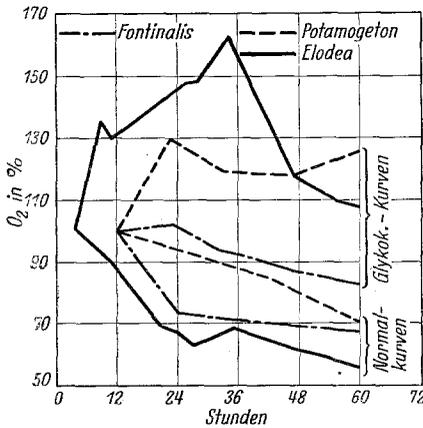


Fig. 7. O₂-Verbrauch verschiedener Pflanzen in 0,05% Glycocoll-Lösung.

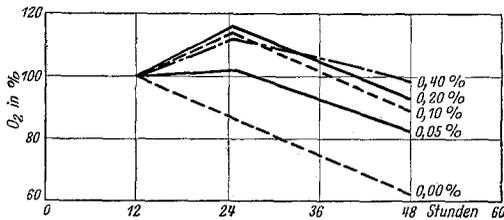


Fig. 8. O₂-Verbrauch von *Fontinalis anti-pyretica* unter dem Einfluß von 1-Asparagin, 0,05—0,40%. d. 19. 12. 29.

Konzentrationen 0,05 ($1/260$ mol), 0,10 ($1/130$ mol), 0,20 ($1/65$ mol) und 0,40% ($1/33$ mol). (Die absoluten Werte siehe Tabelle III im Anhang).

In allen Fällen liegen die Sauerstoffwerte über denen der Kontrollpflanzen, dabei wird offenbar durch Erhöhung der Asparaginkonzentration über 0,10% hinaus keine wesentliche Steigerung bewirkt. Die Kurven verlaufen nach Erreichung maximaler Wirkung (nach etwa 12 Stunden) sehr regelmäßig.

Das Glycocoll bewirkt also eine deutliche Erhöhung des Sauerstoffverbrauchs, und zwar in allen Fällen. Jedoch zeigt *Potamogeton*, das ohnehin größere Atmungsintensität besitzt, eine wesentlich größere Steigerung als *Elodea* und *Fontinalis*. Berechnet man die Sauerstoffwerte der Versuchspflanzen in Prozenten der der Kontrollpflanzen, so erhält man bei *Potamogeton* eine Atmungssteigerung um maximal etwa 200%. Auffällig ist, daß die Wirkung der Aminosäuren nach 12—24 Stunden ein ausgesprochenes Maximum zeigt, was noch deutlich aus folgendem Versuch hervorgeht.

Fig. 8 zeigt den Verlauf der Atmung von *Fontinalis anti-pyretica* bei Einwirkung von 1-Asparaginlösungen in den

¹⁾ Absolute Werte in Tabelle II, Anhang.

Die Wirkung der l-Asparaginsäure in ähnlichen Konzentrationen auf *Fontinalis* (Tab. 10, Fig. 9) ist aber von der des Glycocolls und des Asparagins wesentlich verschieden, was wohl auf das andere pH zurückzuführen ist. (Siehe Abschnitt C4).

Tabelle 10

O₂-Verbrauch von *Fontinalis antipyretica* unter dem Einfluß von l-Asparaginsäure.

(Die absoluten Werte siehe Tabelle IV im Anhang.)

Konzentr.	12	24	36	48	60	72	92 Std.
0,00 %	100	91	84	79	84	76	76
0,01 %	100	97	98	110	106	—	119
0,05 %	100	98	113	146	165	—	180
0,20 %	100	118	116	128	139	159	176

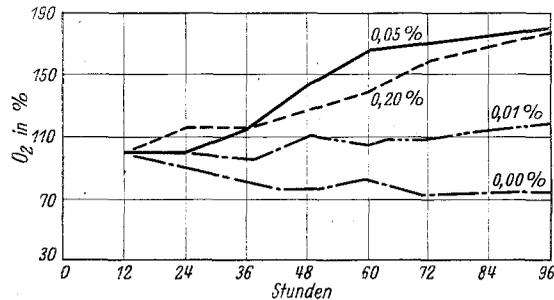


Fig. 9. Atmungskurven von *Fontinalis antipyretica* in l-Asparaginsäurelösung.

Bei *Fontinalis* wurde noch mit d-Alanin, d-Arginin, l-Leucin und d-Glutaminsäure gearbeitet. Einige Ergebnisse sind in Tabelle 11 niedergelegt. Die allgemeine intensivierende Wirkung der Aminosäuren auf den O₂-Verbrauch ist damit sehr deutlich erwiesen. Doch zeigt sich auch, daß die Reaktion durchaus nicht gleiche Stärke besitzt. Es ist schwer, aus nicht äquimolaren Lösungen bindende Schlüsse abzuleiten. Doch läßt sich mit großer Wahrscheinlichkeit folgende Wirkungsreihe aufstellen¹⁾: d-Glutaminsäure > l-Asparaginsäure > l-Leucin > d-Arginin

¹⁾ wobei die Vorrangstellung der d-Glutaminsäure und der l-Asparaginsäure wesentlich durch ihr niedriges pH bedingt sein wird.

Tabelle 11

O₂-Verbrauch von *Fontinalis* unter dem Einfluß verschiedener Aminosäuren.

0,05 % Aminosäure-Lösung	12	24	36	48	96	108 Std.
Kontrolle	100	88	86	80	74	70
d-Alanin	100	109	113	117	117	113
d-Arginin	100	139	111	112	98	102
l-Leucin	100	103	120	144	—	—
d-Glutaminsäure . . .	100	122	148	181	—	—

> l-Asparagin > d-Alanin > Glycocol. Daraus ist schon ersichtlich, daß für den Wirkungsgrad einfache chemische Merkmale nicht allgemein verantwortlich gemacht werden können. Das wird noch deutlicher durch die

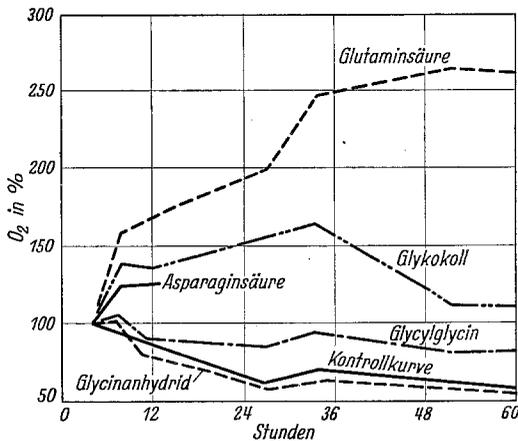


Fig. 10. Atmungskurven von *Potamogeton lucens* unter dem Einfluß verschiedener Aminosäuren. (0,05 %). d. 4. 7. 30.

folgenden Experimente, in denen gezeigt wird, daß die einzelnen Aminosäuren bei verschiedenen Pflanzen durchaus unterschiedliche Wirkung aufweisen. Festzuhalten ist aber der allgemeine Charakter dieser Reaktion, die von ausgesprochen basischen Körpern (Arginin) ebenso wie von sauren (Asparaginsäure) gleichermaßen hervorgerufen wird.

Es handelt sich nun darum, festzustellen, ob die bei *Fontinalis* beobachtete, durch Aminosäuren allgemein hervorgerufene Steigerung des O₂-Verbrauchs sich auch bei anderen Pflanzen zeigt. Als zweites Versuchsobjekt wurde

Potamogeton lucens gewählt. In jede Atmungskammer wurden 5 junge, abgetrennte Blätter gebracht. Die Kontrollen fanden alle vier Stunden statt. Es wurden je zwei Versuchsreihen mit d-Glutaminsäure, l-Asparaginsäure, Glycocol, Glycylglycin und Glycinanhydrid in einer Konzentration von 0,05 % angesetzt. Die Ergebnisse sind in Fig. 10 dargestellt. (Die absoluten Werte siehe Tabelle V im Anhang).

Ferner wurde die Wirkung von l-Histidin, d-l-Phenylalanin, l-Tyrosin, d-Alanin und d-Arginin untersucht. Während die beiden letztgenannten Aminosäuren in einer Konzentration von 0,05 % verwendet wurden, konnten von den übrigen wegen ihrer Schwerlöslichkeit nur 0,02 %ige Lösungen hergestellt werden. Die Kurven des O₂-Verbrauchs sind in Fig. 11 dargestellt worden. (Die absoluten Werte siehe Tabelle VI im Anhang).

Bei diesem Versuch war leider ein geringer Temperaturanstieg nicht zu vermeiden, der sich in der Erhöhung der Kontrollkurve auswirkt. In viel stärkerem Maße reagieren aber die Pflanzen, die mit

Aminosäuren behandelt werden. Das typische Wirkungsmaximum, das für Glycocol in Kurve 10 z. B. noch schön zum Ausdruck kommt, ist nicht mehr feststellbar. Innerhalb der zeitlichen Versuchsbegrenzung zeigen in Kurve 11 alle Aminosäure-Kulturen steigende Atmungswerte. Es werden so besonders beim Tyrosin und bei der Glutaminsäure Werte von erstaunlicher Größe erreicht, was bei dem ohnehin stark atmenden *Potamogeton* besonders auffällig ist.

Körper, deren α-Aminogruppen zum Teil oder völlig abgebunden und nur vermindert reaktionsfähig sind, wie beim Glycylglycin und Glycinanhydrid, zeigen auffällig geringe

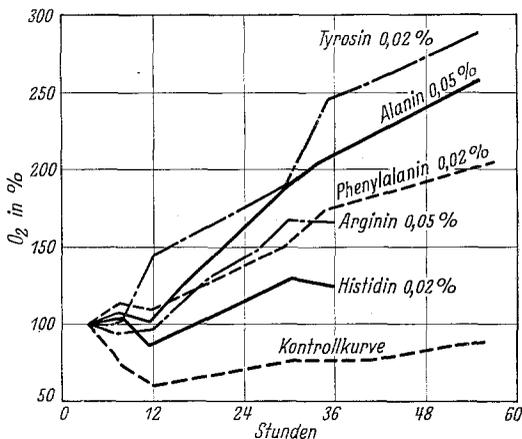
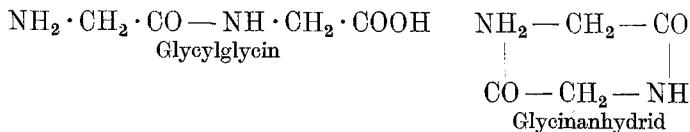


Fig. 11. Atmungskurven von *Potamogeton lucens* unter dem Einfluß verschiedener Aminosäuren. d. 26. 6. 30.



Wirkung auf den Atmungsprozeß.

Ziehen wir nun noch *Elodea* zum Vergleich heran, von der im vorigen Abschnitt schon gezeigt werden konnte, daß sie in ihrer Atmungsintensität zwischen *Potamogeton* und *Fontinalis* steht, so ergibt sich aus den folgenden

Abbildungen (Fig. 12 und 13), daß auch die atmungssteigernde Wirkung einiger Aminosäuren, so des Alanins der Glutaminsäure und des Glycocolls, schwächer ist als bei *Potamogeton*, aber stärker als bei *Fontinalis*.

Die Versuche wurden mit 2 Sprossen von 5 cm Länge je Kammer bei einer Temperatur von 17° C durchgeführt. Die Sauerstoffbestimmungen fanden alle 12 Stunden statt. Cystin wurde in einer Konzentration von

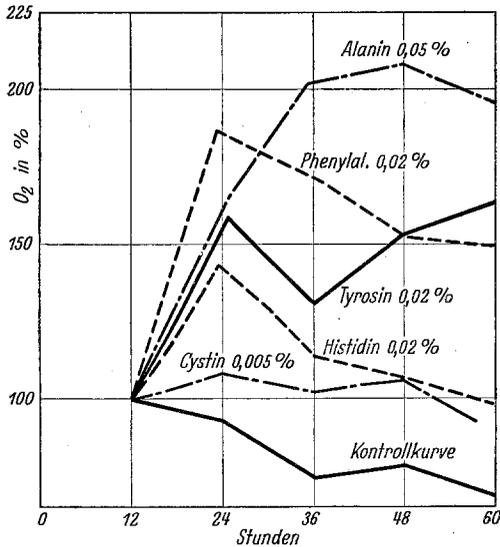


Fig. 12. Atmungskurven von *Elodea canadensis* in verschiedenen Aminosäurelösungen.

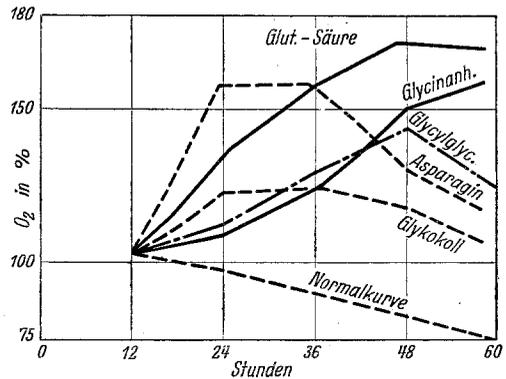


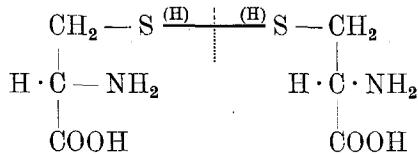
Fig. 13. Atmungskurven von *Elodea canadensis* in verschiedenen Aminosäurelösungen (0,05%).

0,005 %, Histidin, Tyrosin und Phenylalanin von 0,02 %, die übrigen in einer Konzentration von 0,05 % in Anwendung gebracht.

Die absoluten Werte aus diesen Versuchen siehe Tabelle VII und VIII im Anhang.

Die allgemeine Eigenschaft der Aminosäuren, den O₂-Verbrauch der Wasserpflanzen zum Teil stark zu erhöhen, kommt auch bei *Elodea* gut zum Ausdruck. Doch gibt es einige Unterschiede gegenüber *Potamogeton* und *Fontinalis*. So ist die relative Wirkungsstärke der Aminosäuren nicht bei allen Pflanzen dieselbe. Es verhalten sich *Potamogeton* und *Elodea* Alanin und Phenylalanin gegenüber verschieden. Verbindungen vom Charakter der Dipeptide (Glycylglycin) oder der Anhydride (Glycinanhydrid) entfalten bei *Elodea* im Gegensatz zu *Potamogeton* bemerkens-

werte Wirkung. Vielleicht vermag *Elodea* diese Körper schnell fermentativ aufzuspalten. Das Cystin, ein Oxydationsprodukt aus 2 Molekülen Cystein,



zeigt bereits bei 0,005 % eine deutliche Wirkung.

Eine allgemein verbindende chemische Eigenschaft, die für die Intensität der atmungssteigernden Wirkung verantwortlich gemacht werden könnte, ist aus den bisherigen Versuchen jedenfalls nicht ersichtlich. Offenbar spielt das spezifische Reaktionsvermögen des Artplasmas eine besondere Rolle, vielleicht schon in dem Sinne, daß die eine Amino-

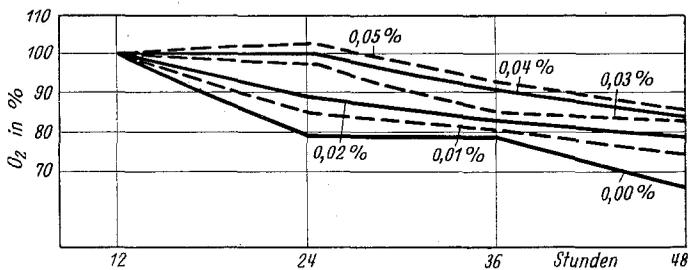


Fig. 14. Atmungskurven von *Fontinalis* in 0,01—0,05 %iger Glycocoll-Lösung.

säure schnell dem Stoffwechsel durch sekundäre Veränderung entzogen wird. Doch bewegen wir uns hier auf völlig hypothetischem Grund. Es kommt zunächst darauf an, weitere Erfahrungen zu sammeln.

Zur Untersuchung steht jetzt diese spezifische Reaktion der Aminosäuren. So wurden Versuche angestellt zur Feststellung einer unteren Wirkungsschwelle. Hier wird nur ein Beispiel gegeben, ähnliche werden in anderem Zusammenhang an verschiedenen Stellen der Arbeit mitgeteilt. *Fontinalis* wird der Einwirkung von Glycocoll in 0,01 bis 0,05 %iger Lösung unterworfen. ($1/750$ — $1/150$ mol). Das Ergebnis ist aus Fig. 14 ersichtlich. (Die absoluten Werte dieses Versuches siehe Tabelle IX im Anhang.)

In den niederen Konzentrationen ist die Wirkung der Konzentration weitgehend proportional. Eine untere Wirkungsschwelle ist nicht fest-

stellbar. Je konzentrierter die Lösung wird, desto relativ geringer ist die Reaktion. Das ist schon aus diesem Versuch ersichtlich. Es wird aber noch gezeigt werden, daß eine maximale Wirkung nicht durch maximale Konzentration erreicht wird. Vielmehr ist die einer optimalen Konzentration zugeordnete Wirkung noch erstaunlich gering. Es soll später noch gezeigt werden, daß eine „obere Wirkungsschwelle“ vorhanden ist.

Es ist anzunehmen, daß die Aminosäuren erst dann ihre Wirkung zeigen, wenn sie in das Zellinnere diffundiert sind. Deshalb war von

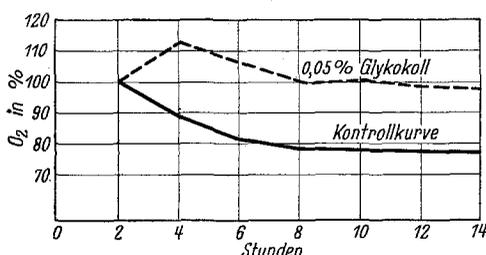


Fig. 15. Atmungskurve von *Fontinalis* unter dem Einfluß von 0,05%iger Glycocol-Lösung. Kontrolle von 2 zu 2 Std.

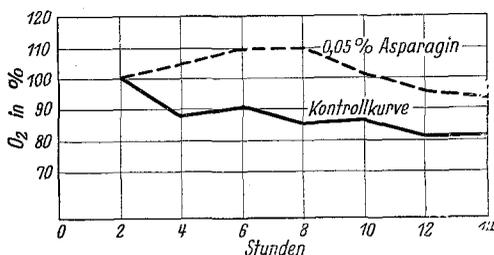


Fig. 16. Atmungskurve von *Fontinalis* unter dem Einfluß von 0,05% 1-Asparagin. Kontrolle von 2 zu 2 Stunden.

2 Stunden seinen Maximalwert erreicht. Die Diffusion des Glycocols in das Zellinnere muß also sehr schnell stattfinden.

Fig. 16 zeigt den O₂-Verbrauch unter dem Einfluß von 1-Asparagin. Der O₂-Verbrauch erreicht in Asparaginlösung seinen Maximalwert deutlich später als in Glycocollösung. Diese Tatsache könnte ihre Erklärung darin finden, daß 1-Asparagin infolge seines größeren Moleküls langsamer in die Zelle diffundiert als Glycocol. Eine steigernde Wirkung ist bei 1-Asparagin aber auch schon innerhalb der ersten zwei Stunden zu beobachten.

Interesse, den Zeitpunkt festzustellen, bei dem die Aminosäuren ihre Wirkung auf den O₂-Verbrauch entfalten. Um diesen Zeitpunkt möglichst genau erfassen zu können, waren alle zwei Stunden Kontrollen erforderlich. Kürzere Versuchsdauer empfahl sich nicht, da bei der Menge des zu verwendenden Materials die Fehlerquellen zu groß werden. Um gut meßbare, absolute Werte zu bekommen, mußten wegen der kurzen Kontrollzeiten in jede Kammer 10 *Fontinalis*-Sprosse von 8—10 cm Länge gebracht werden. Die Versuche wurden in 0,05%iger Glycocol-Lösung und 0,05%iger Asparaginlösung in je zwei Parallelreihen durchgeführt.

Aus Fig. 15 ersieht man, daß der O₂-Verbrauch in Glycocol-Lösung schon innerhalb der ersten

3. Einfluß des Ernährungszustandes der Pflanzen auf den Aminosäureneffekt

Wie einleitend schon bemerkt wurde, hat man den Aminosäuren die Rolle von Wasserstoffüberträgern zugeschrieben. Ihre Wirkung auf den Sauerstoffverbrauch wäre danach eine katalytische zu nennen. Sie könnte also nicht darauf beruhen, daß die Aminosäuren selbst verbrannt werden, vielmehr müßten sie eine ohnehin ablaufende Verbrennung anderer Stoffe stimulieren. Um dieser Frage näher zu kommen, wurden Versuche mit Pflanzen verschiedenen Ernährungszustandes angestellt. Oben konnte gezeigt werden, daß längere Zeit verdunkelte Pflanzen eine Abnahme der Atmungsintensität zeigen. Sie fällt besonders in die ersten Stunden der Verdunkelung. Bei *Fontinalis* erreicht sie dann einen sich nur langsam verringern den Wert, der auf Wochen fast konstant bleibt. Dies deutet darauf hin, daß die anfängliche schnelle Senkung der Atmung mit einem Verbrauch von leicht angreifbarem Atmungsmaterial oder einer nicht näher bekannten Regulation zusammenhängt. Jedenfalls kann das Gesamtatmungsmaterial nicht dermaßen geschwunden sein, daß daraus die niedere Atmungsintensität erklärt werden könnte. Es bliebe dann unverständlich, daß *Fontinalis* noch Wochen diese Atmungsgröße beibehalten kann. Für unsere Fragestellung ist ausschlaggebend, daß durch Verdunkelung Material recht unterschiedlichen Sauerstoffverbrauchs erhalten werden kann.

4 Kammern wurden mit je 4 *Fontinalis*-Sprossen beschiekt. Nach 12 Stunden wurde die aufgenommene O₂-Menge bestimmt. Danach assimilierten die Sprosse 20 Minuten bei einer Belichtung mit einer 200 Watt-Opallampe in einer Entfernung von 50 cm. Dann wurde der O₂-Verbrauch von 12 Stunden bestimmt. Die Pflanzen in den Kammern 3 und 4 wurden nach der Belichtung in eine 0,1%ige GlycocolLösung gebracht. Die absoluten O₂-Werte sind in Tabelle 12 zusammengestellt:

Tabelle 12

O₂-Verbrauch von *Fontinalis* unter dem Einfluß von 0,1% Glycocol bei Unterbrechung durch Assimilation. d. 8. 12. 29.

Nr.	O ₂ -Verbrauch 12 Std. Atmung	O ₂ -Abgabe 12 Std. Assimilation	Überführt in	O ₂ -Verbrauch 12 Std. Atmung
1	0,17 mg	0,24	H ₂ O	0,29
2	0,22	0,22	H ₂ O	0,32
3	0,20	0,24	0,1 % Glycocol	0,37
4	0,17	0,23	0,1 % Glycocol	0,39

Aus den Zahlen ergibt sich, daß der O₂-Verbrauch nach Belichtung größer ist als vorher, eine vielfach gemachte Beobachtung. In diesem Versuch steigt der O₂-Verbrauch (umgerechnet in relative Durchschnittswerte) von 100 auf 160 nach Belichtung. Bringt man aber die Pflanzen für die zweiten 12 Stunden in Glycocollösung, so steigt der O₂-Verbrauch von 100 auf 205, während man zuzüglich der bei *Fontinalis* bekannten Steigerung des O₂-Verbrauchs in Glycocollösung von 100 und 110 statt 205 nur etwa 180 erwarten sollte. Das deutet darauf hin, daß die atmungssteigernde Wirkung vom Ernährungszustand abhängig ist.

Ein weiterer Versuch wurde mit *Potamogeton* in 0,05 % Asparaginlösung angestellt. Dabei wurde eine Portion (A) 5 Tage verdunkelt, die andere (B) aber sofort — also ohne einen Hungerzustand erreicht zu haben — verwendet. Die Ergebnisse sind in Tab. 12a dargestellt. Die absoluten O₂-Verbrauchswerte sind durch 4stündige Atmung erhalten worden. In allen 8 Versuchen wurde eine gleiche Menge Pflanzenmaterial verwendet mit den Anfangswerten 0,30—0,35. Es zeigte sich, daß gut ernährte Pflanzen (B) stärkere Atmung als hungernde aufweisen. Die Atmungssteigerung durch Asparagin ist absolut genommen wesentlich geringer bei den Hungerpflanzen. Die relativen Veränderungen sind aber in beiden Pflanzenmaterialien etwa gleich groß und betragen 200 %. Dabei müssen wir für die guternährten Pflanzen B als Vergleichsgröße natürlich nicht den Ausgangswert (0,33), sondern den nach 48stündiger Verdunkelung ohne Asparaginzusatz zu erwartenden Wert (0,22 bzw. 0,19) wählen. Dieser ergibt sich aus dem Kontrollmaterial (5,6).

Tabelle 12a

O₂-Verbrauch von Hungerblättern und frischen Blättern von *Potamogeton* unter dem Einfluß von 0,05 % Asparagin

	Nr.	O ₂ -Verbr. zu Beginn	überführt in	O ₂ -Verbr. nach 48 Std.	absolute Zunahme	relative Zunahme
A Hunger- pflanzen	1	0,15	H ₂ O	0,14	— 0,01	+ 200 %
	2	0,09		0,08	— 0,01	
	3	0,12	Asparagin	0,36	+ 0,24	
	4	0,17		0,49	+ 0,32	
B frische Pflanzen	5	0,35	H ₂ O	0,22	— 0,13	+ 200 %
	6	0,30		0,16	— 0,14	
	7	0,34	Asparagin	0,64	+ 0,30 + 0,13	
	8	0,33		0,68	+ 0,35 + 0,14	

4. Reaktion des Mediums und Aminosäurenwirkung

Da die Atmung der Wasserpflanzen von der H-Jonen-Konzentration des Mediums abhängig ist und im allgemeinen durch schwach saure Reaktion gefördert wird, wurden Versuche zur Klärung der Frage angestellt, ob die Aminosäurenwirkung eine spezifische oder durch die Acidität dieser Stoffe bedingt ist. Die Aminosäuren sind amphotere Körper, die sowohl H als auch OH-Jonen dissoziieren. Je nach der Anzahl der in einem Molekül vorhandenen Carboxyl- oder Aminogruppen werden Aminosäuren saure oder basische Eigenschaften im Übermaß zeigen. Da nun — wie oben gezeigt werden konnte — sowohl basische Aminosäuren, wie das Arginin, als auch sauer reagierende, wie Asparaginsäure, den O₂-Verbrauch intensivieren, ist anzunehmen, daß diese Wirkung eine spezifische ist und nicht durch Veränderungen der H-Konzentration erklärbar ist. Doch wurden zur Prüfung dieser Auffassung einige Versuche angestellt. Zunächst wurde versucht, die Aminosäuren in Lösungen verschiedener Puffergemische zur Anwendung zu bringen. Organische Puffer schieden von vornherein aus. Aber auch anorganische erwiesen sich als kaum brauchbar, da durch sie die Atmung selbst schon verändert wird. Es liegen hier offenbar typische Jonenwirkungen vor, deren Mechanismus im einzelnen noch unklar ist. Ich verweise auf die Untersuchungen von Shibata.

So beschränke ich mich darauf, Aminosäuren mit ausgesprochen saurem Charakter in alkalischem Medium zur Reaktion zu bringen. Am besten eignen sich dafür jene Aminosäuren, die ohnehin große Wirkung zeigen, die Asparaginsäure und die Glutaminsäure. Da diese Körper in sehr geringer Konzentration zur Anwendung gelangten, genügte die Pufferung, die durch holländisches Leitungswasser oder schwache Bicarbonatlösung erreicht wird. Das pH des Lösungsmittels bei Anwendung von 0,01 % Asparaginsäure sinkt von 8,3 auf 8,1 bzw. 8,0. Solche geringe Schwankungen vermochten aber nicht die Steigerung des O₂-Verbrauchs zu bewirken, die durch Asparaginsäure erreicht wird (von 100 auf über 200). Ähnliche Fälle sind auch aus oben mitgeteilten Experimenten zu entnehmen (z. B. Tyrosin und Phenylalanin).

Obwohl also eine Beeinflussung der Atmung durch die Reaktion der verwendeten Aminosäuren besteht, ist der in vorstehenden Abschnitten dargestellte Effekt zum größten Teil auf eine spezifische Eigenschaft der Aminosäuren zurückzuführen.

5. Konzentrationsversuche

Zur weiteren Untersuchung steht nun die Frage nach der Ursache der „spezifischen Wirkung“.

Durch Rubner ist in die tierische Physiologie der Begriff „spezifisch-dynamische Wirkung“ eingeführt worden. Er versteht darunter die „wärme-

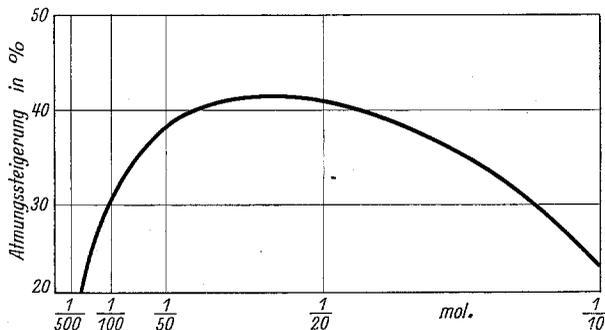


Fig. 17. Abhängigkeit der Atmungssteigerung von der Glycocollkonzentration nach 12-stündiger Einwirkung des Glycocolls.

mehrende Eigenschaft der Kost“. Die spezifisch-dynamische Wirkung läßt sich an einer Steigerung des Grundumsatzes, erhöhter Oxydation und erhöhter Wärmetönung erkennen. Besonderes Interesse im Rahmen

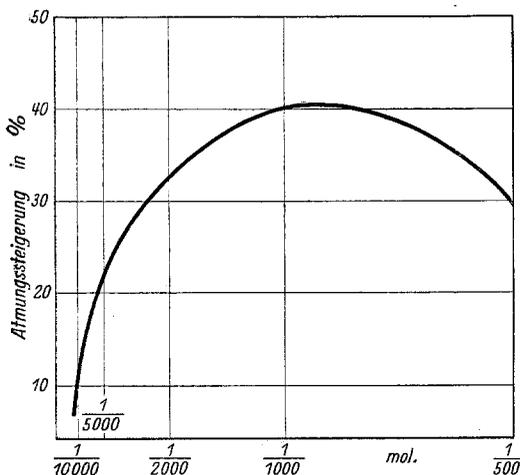


Fig. 18. Abhängigkeit der Atmungssteigerung von der Tyrosinkonzentration nach 12stündiger Einwirkung des Tyrosins.

dieser Arbeit beanspruchen die Untersuchungen von O. Meyerhof, K. Lohmann und R. Meier. Sie haben experimentell festgestellt, daß die Oxydation in der überlebenden Leber durch gewisse Aminosäuren gesteigert wird und daß der Mehrverbrauch an Sauerstoff mit einer Desaminierung gekoppelt ist. Fehlt die Desaminierung, so fehlt auch die Oxydationssteigerung. Dieser Befund läßt den Schluß zu, daß die Aminosäuren verbrannt werden, wobei intermediäre Umwandlung in Kohlehydrate angenommen wird. Die in dieser Hinsicht mit

Potamogeton vorgenommenen Untersuchungen, ob bei *Potamogeton* die durch Aminosäuren bewirkte Steigerung des O₂-Verbrauchs von einer Desaminierung, d. h. von einer NH₃-Anreicherung in der Pflanze begleitet ist, führte zu keinem Ergebnis, da es sich um zu geringe NH₃-Mengen handelt, die zudem sofort bei ihrem Entstehen zu Synthese Verwendung finden können.

Es wurde deshalb versucht, auf anderem Wege der Lösung des Problems nahe zu kommen.

Charakteristisch für die spezifisch-dynamische Wirkung ist eine strenge Proportionalität zwischen Umsatzsteigerung und Nahrungs-

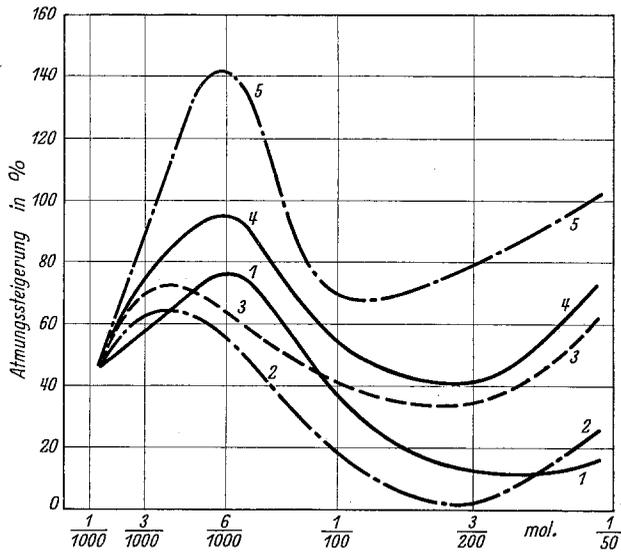


Fig. 19. Abhängigkeit der Atmungssteigerung von der Asparaginsäurekonzentration. 1 nach 12std., 2 nach 24std., 3 nach 36std., 4 nach 48std., 5 nach 60std. Einwirkung von Asparaginsäure.

konzentration. Es wurden Versuche mit *Elodea* angesetzt in Lösungen von Tyrosin, Glycocoll und l-Asparaginsäure in fortschreitenden Konzentrationen. Trägt man die Konzentrationen der Lösungen auf der Abszisse, die beobachteten Steigerungen des O₂-Verbrauchs in den verschiedenen Konzentrationen gegenüber dem Anfangswert auf der Ordinate ab, so ergeben die Versuche den in Fig. 17, 18 und 19 dargestellten Atmungsverlauf.

Die absoluten Werte aus diesen Versuchen siehe Tabelle X, XI und XII im Anhang.

Die Kurvenbilder zeigen nicht, daß eine solche Proportionalität besteht, sie besagen aber auch nicht, daß die Aminosäuren der Lösung überhaupt nicht als Nahrungsstoffe verwendet werden; denn man kann sich die Kurven aus mehreren linearen Komponenten zusammengesetzt denken, von denen eine sehr wohl einer Proportionalität von Nahrungskonzentration und Umsatzsteigerung gerecht werden kann, während die übrigen Komponenten andere Faktoren der atmungssteigernden Wirkung enthalten. Die Kurven besagen also nur soviel, daß die Hauptursache der durch die Aminosäuren bewirkten Atmungssteigerung nicht darin zu sehen ist, daß die Aminosäuren eventuell als Nahrungsstoffe dienen und als solche den Gesamtumsatz erhöhen.

Die Kurven zeigen aber eine bemerkenswerte andere Erscheinung. Sowohl Tyrosin als auch Glycocoll und l-Asparaginsäure haben eine „obere Wirkungsschwelle“, d. h.: bis zu einer bestimmten Konzentration wächst die Größe der atmungssteigernden Wirkung, sie nimmt wieder ab, wenn die Konzentration diese Schwelle überschreitet. Ähnliche Ergebnisse erhielt Kisch (1931) am Nierengewebe bei Glycocoll und Alanin. Die obere Wirkungsschwelle ist nicht die gleiche bei den untersuchten Aminosäuren, für Tyrosin beträgt sie ungefähr $\frac{1}{1000}$ mol, für Glycocoll liegt sie zwischen $\frac{1}{50}$ mol und $\frac{1}{20}$ mol. Worauf dieser Unterschied in der Konzentration zurückzuführen ist, bleibt noch ungeklärt. Einen besonders interessanten Verlauf zeigt die Atmung von *Elodea* in den Asparaginsäurelösungen verschiedener Konzentrationen. Außer einer oberen Wirkungsschwelle bei ungefähr $\frac{3}{1000}$ mol bis $\frac{6}{1000}$ mol hat man ein Minimum der atmungssteigernden Größe zwischen $\frac{1}{100}$ mol und $\frac{3}{200}$ mol, bei $\frac{1}{50}$ mol wächst die atmungssteigernde Größe wieder. Bekanntlich steigt die Atmung bei längerem Verweilen in Asparaginsäurelösung dauernd. Ich möchte noch besonders darauf hinweisen, daß alle Kurven (s. Kurve 19) einen fast parallelen Verlauf haben, und zwar liegen die Kurven, die man aus den Werten nach 24stündigem Verweilen in Asparaginsäurelösung erhält, über der Kurve nach 12stündigem Verweilen, die Kurve nach 36stündigem Verweilen liegt über der nach 24stündigem, die Kurve nach 48stündigem Verweilen über der nach 36stündigem usf.

6. Atmungsquotient und Aminosäurewirkung

Da man sich die Kurven 17, 18 und 19 — wie oben erwähnt — aus mehreren linearen Komponenten zusammengesetzt denken kann, von denen eine die Proportionalität von Nahrungskonzentration und

Umsatzsteigerung darstellen könnte, ermöglichen die Konzentrationsversuche keinen eindeutigen Schluß, ob die spezifische Aminosäurewirkung allein darauf zurückzuführen ist, daß sie als Nahrungsstoffe dienen und verbrannt werden. Es blieb mir jetzt die Möglichkeit, dem Problem dadurch näher zu kommen, daß ich den Atmungsquotienten $Q = \frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$ ermittelte. Da ergibt sich eine neue Schwierigkeit. Wenn der Mehrverbrauch an Sauerstoff mit einer Verbrennung der aufgenommenen Aminosäuren zusammenhängt, wissen wir nicht, ob die Aminosäuren vollständig — d. h. zu CO_2 , H_2O und NH_3 — verbrannt werden oder zu einer organischen Säure. In beiden Fällen gelangen wir zu ganz verschiedenen Atmungsquotienten. Wenn z. B. Asparagin vollständig verbrannt wird, so erhalten wir $Q = 1,33$; wird Asparagin zu einem Molekül Oxalsäure verbrannt — welche Möglichkeit aus Pilzversuchen hervorgeht (Kostytschew) —, so gelangen wir zu $Q = 0,8$; es sind aber theoretisch Oxydationen zu Säuren denkbar, ohne daß überhaupt CO_2 ausgeschieden wird; dann wäre $Q = 0$. Es ist also schwer, sich für eine Möglichkeit zu entscheiden, da die physiologische Chemie der Säuren noch sehr im Rückstand ist. Immerhin ist wahrscheinlicher, daß intermediäre Oxydationsprodukte vom Charakter sauerstoffreicher organischer Säuren weiter oxydiert werden; denn *Elodea* und *Fontinalis* sind beides keine Säurepflanzen, sondern sind dem Amidpflanzentyp zuzurechnen — wie ich durch eine persönliche Mitteilung von Herrn Dr. Mothes¹⁾ erfahren habe. Wir können also mit einiger Sicherheit annehmen, daß, wenn der Mehrverbrauch an Sauerstoff auf einer Verbrennung von Aminosäuren beruht, der Atmungsquotient Q sich in entsprechender Weise verändern muß, und zwar für Glycocoll und Asparagin auf 1,33, für Alanin auf 1,1 zu.

Die Versuche zur Bestimmung des Atmungsquotienten wurden an *Elodea* in der biologischen Station Lunz am See, Niederösterreich, durchgeführt²⁾. Der Sauerstoffverbrauch wurde in üblicher Weise nach Winkler bestimmt, die abgegebene Kohlensäure mit der Ruttnerschen

¹⁾ Im Hungerversuch mobilisieren *Elodea*, besonders aber *Fontinalis* nur sehr langsam Eiweiß. *Fontinalis* zeigte nach 45tägiger Verdunkelung bei 16—19 °C noch dunkelgrünes Aussehen. Der Eiweißgehalt war von 95% auf 76% (in % des Total-N) gesunken. Der lösliche Stickstoff (24%) bestand zum geringsten Teil aus Aminosäuren-N, zum größeren aus Amid-N und aus unbekanntem Verbindungen.

²⁾ Herrn Prof. Dr. Ruttner möchte ich bei dieser Gelegenheit meinen besten Dank für seine Unterstützung wiederholen.

Leitfähigkeitsmethode ermittelt. Als Medium diente verdünntes Seebachwasser, von dem 0,05 %ige Lösungen von Glycocoll, l-Asparagin und d-Alanin hergestellt wurden. Die Durchführung der Versuche gestaltete sich folgendermaßen: In die gereinigten Kammern wurden je zwei gesäuberte *Elodea*-Sprosse gebracht, darauf das Wasser bzw. die Lösungen hineingehebert, dann Temperatur und Leitfähigkeit gemessen, die Flaschen unter Vermeidung einer Bildung von Luftblasen verschlossen und in einen Thermostaten ($t = 21^{\circ} \text{C}$) gestellt. Nach 12 Stunden wurden Temperatur und Leitfähigkeit kontrolliert, dann der O_2 -Verbrauch bestimmt und die Lösungen erneuert. In Tabelle 13 folgen die ermittelten Atmungsquotienten $Q = \frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$. Der O_2 -Verbrauch ist in Tabelle XIII, die CO_2 -Produktion in Tabelle XIV im Anhang zusammengestellt.

Tabelle 13

Atmungsquotient von *Elodea* in 0,05 %igen Aminosäurelösungen.
d. 11. 10. 30.

Nr.	1—12	Übertragung in	—24	—36	—48 Std.
1	0,75	Wasser	0,77	0,76	0,78
2	0,77	Wasser	0,77	0,90	0,90
3	0,78	Glycocoll	0,84	0,74	0,78
4	0,76	Glycocoll	0,75	0,74	0,70
5	0,75	Asparagin	0,80	0,80	0,80
6	0,80	Asparagin	0,75	0,77	0,82
7	0,77	Alanin	0,80	0,77	0,78
8	0,84	Alanin	0,86	0,74	0,75

Aus dieser Tabelle geht hervor, daß die Aminosäuren auf den Atmungsquotienten keinen wesentlichen Einfluß ausüben. Aus den in Tabelle 13 angeführten Werten ist der Atmungsquotient für *Elodea* = 0,77—0,80. Nach den in diesem Abschnitt erörterten Voraussetzungen nämlich, daß die Aminosäuren bei dem verwendeten Amidpflanzentyp vollständig verbrannt werden müssen — wenn sie überhaupt als Nahrungstoff dienen — müßte Q im Verlauf des Versuches wachsen und zwar für die Sprosse in Glycocoll und Asparaginlösung auf 1,33 zu. Das ist aber, wie die Q -Werte in Tabelle 13 zeigen, nicht der Fall. Die Ursache der atmungssteigernden Wirkung der Aminosäuren kann also im wesentlichen nicht darin zu suchen sein, daß sie als Nahrungstoffe dienen. Daß eine teilweise Verbrennung der Aminosäuren möglich ist, bleibt damit nicht ausgeschlossen, ist sogar wahrscheinlich.

7. Alternationsversuche

Um die Ursache der spezifischen Wirkung der Aminosäuren aufzuhellen, wurden nun folgende Versuche unternommen: Zwei *Elodea*-Sproßstücke von 7—8 cm Länge atmeten 12 Stunden in Wasser, dann wurden sie für weitere 12 Stunden in Aminosäurelösungen übertragen, darauf wieder in Wasser gebracht usf. Der O₂-Verbrauch wurde alle 12 Stunden bestimmt. Zum Vergleich liefen Kontrollversuche in Wasser. Zur Untersuchung gelangte zunächst die Wirkung einer 0,05 %igen Glycocollösung. Die Ergebnisse sind in Tabelle 14 als relative Durchschnittswerte zusammengestellt.

Tabelle 14
O₂-Verbrauch von *Elodea* bei abwechselnder Übertragung in Wasser und 0,05 %ige Glycocollösung. d. 16. 8. 30.

Zeit	1—12	—24	—36	—48	—60	—72 Std.
Medium A	Wasser 100	Wasser 100	Wasser 87	Wasser 75	Wasser 62	Wasser 65
Medium B	Wasser 100	Glycocoll. 142	Wasser 106	Glycocoll. 138	Wasser 106	Glycocoll. 138
Medium C	Wasser 100	Glycocoll. 143	Glycocoll. 131	Glycocoll. 126	Glycocoll. 113	Glycocoll. 108

Die absoluten O₂-Werte aus diesem Versuch siehe Tabelle XV im Anhang.

Aus den in Tabelle 14 angegebenen Werten ersieht man:

1. Der O₂-Verbrauch steigt nach Übertragung der Sprosse aus Wasser in Glycocollösung von 100 auf 140.

2. Der O₂-Verbrauch sinkt nach Übertragung der Sprosse aus der Glycocollösung wieder in Wasser von 140 auf 106.

3. Läßt man aber die Sprosse in der Glycocollösung, so sinkt der O₂-Verbrauch von 140 nur auf 130.

4. Inzwischen ist aber der O₂-Verbrauch der Sprosse in Wasser von 100 auf 87 gesunken.

Aus diesen Werten ergibt sich, daß der O₂-Verbrauch nach Übertragung der Sprosse aus der Glycocollösung in Wasser gesteigert bleibt, wenn auch nicht so stark gesteigert, wie der O₂-Verbrauch der Sprosse,

die in der Glycocollösung verblieben. Überträgt man nun die Sprosse zum zweitenmal aus Wasser in die Glycocollösung, so findet eine erneute Erhöhung des O₂-Verbrauchs von 106 auf 138 statt, währenddessen sinkt der O₂-Verbrauch der Sprosse, die sich in Wasser befanden, von 87 auf 75; der O₂-Verbrauch der Sprosse, die in Glycocollösung atmeten, sinkt von 131 auf 126. Nach 72 Stunden hat man für die Sprosse, die dauernd in Wasser atmeten, den Wert 65, für die Sprosse, die abwechselnd in Wasser und Glycocollösung atmeten den Wert 138, für die Sprosse, die dauernd in Glycocoll verblieben, den Wert 106.

Zusammenfassend läßt sich sagen:

1. Mit jeder wiederholten Übertragung aus Wasser in Glycocollösung erhält die durch Glycocoll hervorgerufene Steigerung des O₂-Verbrauchs einen neuen Impuls.

2. Nach jeder Übertragung aus Glycocollösung in Wasser ist eine Nachwirkung der Glycocollreaktion festzustellen.

In gleicher Weise wie mit Glycocoll, wurden Versuche mit 0,05 %iger d-Alaninlösung durchgeführt.

Tabelle 15

O₂-Verbrauch von *Elodea* bei abwechselnder Übertragung in Wasser und 0,05 %ige d-Alaninlösung. d. 20. 8. 30.

Zeit	1—12	—24	—36	—48	—60 Std.
Medium A	Wasser 100	Wasser 100	Wasser 93	Wasser 77	Wasser 68
Medium B	Wasser 100	Alanin 127	Wasser 103	Alanin 120	Wasser 103
Medium C	Wasser 100	Alanin 115	Alanin 108	Alanin 103	Alanin 98

Die Ergebnisse, die in Tabelle 15 (die absoluten Werte siehe Tabelle XVI im Anhang) zusammengestellt sind, bestätigen die mit Glycocoll gemachten Beobachtungen.

Sie gestatten weitere Bemerkungen zu der Frage, ob die Aminosäuren als Atmungsstoffe oder als Aktivatoren der Atmung funktionieren. Daß die Aminosäuren im Laufe des Versuchs selbst verbraucht werden, geht aus dem starken Absinken der Wirkung beim Überführen der Pflanzen in Wasser hervor.

Die Nachwirkung der Aminosäuren beruht also auf einer nur langsam ablaufenden Zerstörung. Würde der Mehrverbrauch an O_2 dieser Zerstörung der Aminosäuren entsprechen, so müßte die Summe alles Mehrverbrauchs im Glycocollversuch C größer sein als im Alternationsversuch D. Das ist aber nicht der Fall. Die Summen verhalten sich $B:C = 120:121$. Damit erscheint ein neuer Beweis gegeben, daß die spezifische Wirkung der Aminosäuren nicht allein auf ihrer leichten Verbrennbarkeit beruhen kann, vielmehr spricht viel dafür, daß die Aminosäuren einen ohnehin ablaufenden Oxydationsvorgang aktivieren. Die Intensität des Oxydationsvorganges ist aber nicht so sehr durch den Aktivator als durch die Konzentration der zu oxydierenden Stoffe usw. bedingt. Es besteht also eine Übereinstimmung zwischen diesen Versuchen und denen an Pflanzen verschiedenen Ernährungszustandes (Kap. 3) und den Konzentrationsversuchen (Kap. 5).

8. Narkoseversuche mit Phenylurethan

Die Alternationsversuche haben gezeigt, daß bei jeder erneuten Einwirkung von Glycocoll auf *Elodea* die oxydativen Funktionen dieser Pflanze besonders verstärkt erscheinen. Es wäre von Interesse zu wissen, ob die Wirkung der Aminosäuren eine selbständige ist, oder ob sie an das normale Oxydationssystem der Pflanze gebunden ist. Um dieses Problem zu lösen, müßte man die oxydativen Funktionen der Pflanze aufheben, bzw. stark hemmen. Eine derartige Hemmung von Lebensprozessen kann man durch Narkotisierung erreichen.

Es wurde folgender Versuch gemacht: *Elodea*-Sprosse wurden in 0,1 %ige Phenylurethanlösung gebracht, gleichzeitig bzw. nach 12 Stunden, wurden der Phenylurethanlösung pro Liter 0,5 g Glycocoll zugegeben und alle 12 Stunden der O_2 -Verbrauch der Sprosse bestimmt. Die Ergebnisse dieses Versuchs sind als relative Durchschnittswerte in Tabelle 16 angegeben.

Die absoluten Werte finden sich in Tabelle XVII im Anhang.

Die Versuche ergaben (auch in den Parallelversuchen und in wiederholten Reihen) die merkwürdige Tatsache, daß der O_2 -Verbrauch der *Elodea*-Sprosse nach 12, auch noch nach 24stündigem Verweilen in Phenylurethanlösung stark erhöht ist. Erst nach 36—48stündiger Einwirkung von 0,1 % Phenylurethan tritt starke Hemmung des O_2 -Verbrauches ein.

Tabelle 16

O₂-Verbrauch von *Elodea* in 0,1 %iger Phenylurethanlösung unter gleichzeitiger Einwirkung von 0,05 %iger Glycocollösung. d. 16. 8. 30.

Zeit	1—12	—24	—36	—48	—60	—70 Std.
Medium A	Wasser 100	Wasser 100	Wasser 87	Wasser 75	Wasser 62	Wasser 65
Medium B	Wasser 100	Glycocoll. 143	Glycocoll. 131	Glycocoll. 126	Glycocoll. 112	Glycocoll. 108
Medium C	Wasser 100	Phenyl. 155	Phenyl. 122	Phenyl. 67	Phenyl. 40	Phenyl. 23
Medium D	Wasser 100	Phenyl. 155	Ph.+ Gl. 128	Ph.+ Gl. 57	Ph.+ Gl. 32	Ph.+ Gl. 13
Medium E	Wasser 100	Ph.+ Gl. 196	Ph.+ Gl. 90	Ph.+ Gl. 64	Ph.+ Gl. 34	Ph.+ Gl. 15
Medium F	Wasser 100	Glycocoll. 150	Ph.+ Gl. 159	Ph.+ Gl. 80	Ph.+ Gl. 53	Ph.+ Gl. 21

Läßt man auf die *Elodea*-Sprosse gleichzeitig Phenylurethan und Glycocoll wirken, so beobachtet man in den ersten 12 Stunden eine Additionswirkung von Phenylurethan und Glycocoll, d. h. die beobachtete Steigerung des O₂-Verbrauchs beträgt die Summe der erhaltenen Steigerungen in 0,1 %iger Phenylurethan und in 0,05 %iger Glycocollösung. Aber schon in den nächsten 12 Stunden beginnt eine spezifische Wirkung des Phenylurethans auf die Plasmastruktur der Zellen sich bemerkbar zu machen. Bei mikroskopischer Betrachtung sieht man, wie sich das Protoplasma in den Zellecken zusammenballt. Eine Erholung nach Übertragung in Wasser findet nicht statt. Der Vorgang der Plasmazusammenballung ist also irreversibel. Es handelt sich offenbar um eine Zerstörung der Plasmastruktur, die auf eine toxische Wirkung des Phenylurethans schließen läßt. Parallel mit dem Eintritt der Plasma-schädigung läuft eine Hemmung des O₂-Verbrauchs der Sprosse.

Sobald nun diese durch Zerstörung der Plasmastruktur hervorgerufene Atmungshemmung einsetzt, ist eine spezifische Wirkung des Glycocolls auf den O₂-Verbrauch nicht mehr festzustellen. Das besagt aber, daß die steigernde Wirkung der Aminosäuren auf den O₂-Verbrauch eng an die Plasmastruktur gebunden ist.

9. O₂-Verbrauch von *Elodea* unter dem Einfluß von Cyankali und Glycocoll.

Vornehmlich Warburg hat in zahlreichen Untersuchungen dargestellt, daß biologische Oxydationen Oberflächenreaktionen sind, und daß das Eisen dabei als Sauerstoffüberträger von besonderer Bedeutung ist. Wird das Eisen derart gebunden, daß es nicht mehr als Sauerstoffüberträger fungieren kann, z. B. durch Cyanwasserstoff, so tritt teilweise bzw. völlige Hemmung der Oxydationen ein.

Versuche, die mit *Elodea*-Sprossen in gleicher Weise wie mit Phenylurethan nun mit 2 millimolarer Cyankali- und 0,05 %iger Glycocollösung vorgenommen wurden, ergaben, daß der O₂-Verbrauch in 2 millimolarer Cyankalilösung von 100 auf 50 sinkt, während er in Wasser nur von 100 auf 85 fällt. Cyankali hemmt also deutlich den O₂-Verbrauch der *Elodea*-Sprosse.

Tabelle 17

O₂-Verbrauch von *Elodea* in 2 MM Cyankalilösung unter gleichzeitiger Einwirkung von 0,05 % Glycocoll. d. 29. 8. 30.

(Die absoluten Werte siehe Tabelle XVIII im Anhang.)

Zeit	1—12	12—24	24—36 Std.
Medium A	Wasser 100	Wasser 100	Wasser 85
Medium B	Wasser 100	Glycocoll 135	Glycocoll 124
Medium C	Wasser 100	Cyankali 59	Cyankali 50
Medium D	Wasser 100	Glycocoll 125	Cyank. + Glyc. 78
Medium E	Wasser 100	Cyankali 57	Cyank. + Glyc. 63
Medium F	Wasser 100	Cyank. + Glyc. 72	Cyank. + Glyc. 72

Läßt man auf die Pflanze gleichzeitig Cyankali und Glycocoll wirken, so sinkt der O₂-Verbrauch nicht wie in reiner Cyankalilösung auf 50, sondern nur auf 75, bringt man die Pflanzen aus reiner Cyankalilösung in eine mit 0,05 % Glycocollgehalt, so steigt der O₂-Verbrauch

von 57 auf 63. Cyankali hebt also die Glycocollwirkung nicht auf (Versuche mit Cyankali und Alanin ergaben dasselbe); sie ist aber stark gehemmt. Diese Hemmung kann man sich dadurch erklären, daß man annimmt, die Wirkung des Glycocolls ist von Oxydationsprozessen abhängig, bei denen Schwermetalle als Sauerstoffüberträger eine Rolle spielen. Die Oxydationen sind gehemmt, da die Schwermetalle durch Cyan komplex gebunden sind. Das Glycocoll kann in seiner Abhängigkeit von diesen Oxydationen nicht mehr seine volle Wirkung entfalten.

10. Die Wirkung der Aminosäuren auf die Peroxydase

Die Untersuchungen von Efront, Teroine, Burge, Herzfeld u. a. ergaben, daß sich die Wirkung von Enzymen, so der Takadiastase, Urease, Lipase und Katalase durch Aminosäuren beschleunigen läßt. Es lag nahe zu untersuchen, ob die steigernde Wirkung der Aminosäuren auf den O_2 -Verbrauch darauf beruht, daß die Aminosäuren die Atmungsfermente in ihrer Wirkung beschleunigen. Ich untersuchte in dieser Hinsicht die Wirkung der Aminosäuren auf die Oxydation des Guajacols zu Tetraguajacol durch Pflanzensaft in Gegenwart von H_2O_2 . Diese Oxydation gilt als typische Peroxydasereaktion. Als peroxydasehaltiges Präparat benutzte ich Pflanzensaft, den ich aus 10 g *Fontinalis*-Sprossen durch Zerreiben mit Quarzsand, 24 stündiges Wässern und darauf folgendes Zentrifugieren gewann. In der Versuchsanordnung hielt ich mich an die von Bansi und Ucko ausgearbeitete Methodik.

Zu 400 ccm Wasser werden:

1. 50 mg Guajacol
2. 1 ccm 1%ige H_2O_2 -Lösung
3. 2 ccm Pflanzensaft gegeben.

Das zunächst farblose Gemisch nimmt schon nach einigen Sekunden eine schwache rotbraune Färbung an, die sich aber im weiteren Verlaufe des Versuchs vertieft. Die Versuchszeit betrug 30 Minuten. Nach dieser Zeit wurde die Peroxydase durch Hinzufügen von 10 ccm 5%iger Sublimatlösung abgetötet und die erhaltenen Farbtiefen verglichen.

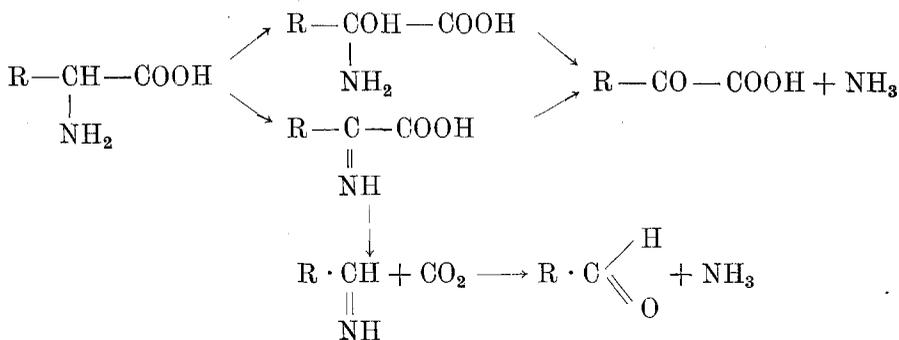
In reinem Wasser waren die Farbtiefen stets gleich. Nahm ich aber eine 0,05%ige Asparaginsäure- oder Glutaminsäurelösung, so erhielt ich einen bedeutend stärkeren Farbton, was einer Beschleunigung einer Peroxydasewirkung entspricht. Versuche mit Puffergemischen

aus sekundären und primären Phosphaten zeigten, daß das Optimum der Peroxydasewirkung bei einem pH = 5,9 liegt.

Zu einer gepufferten Lösung mit einem pH = 5,9 wurden nun Aminosäuren bis zu 0,1 % hinzugegeben, und zwar 1. Glycocol, 2. Asparaginsäure, 3. Glutaminsäure, 4. Alanin. Zur Kontrolle blieb ein Versuch mit Pufferlösung ohne Aminosäure. Nach Hinzufügen von 50 mg Guajacol, 1 ccm 1 %ige H₂O-Lösung und 2 ccm Pflanzensaft blieben die Gemische 30 Minuten stehen. Danach wurden die erhaltenen Farbtiefen verglichen. Ich fand völlige Übereinstimmung. Verwendet man also Pufferlösungen, so daß das pH durch Hinzugabe von Aminosäuren nicht verschoben werden kann, so ergibt sich, daß die Aminosäuren die Peroxydase in ihrer Wirkung nicht beschleunigen.

11. Die Aminosäuren als Redoxkörper

Nach den Untersuchungen von Neubauer, Knoop, Dakin einerseits, Wieland und Bergel andererseits, müssen wir die Oxydationen der Aminosäuren als Dehydrierung auffassen, bei der primär eine α -Iminosäure oder (nach einer Hydratation) eine α -Oxyaminosäure entsteht. Am Kohlemodell geht aus der Iminosäure unter CO₂-Abspaltung (vermutlich über das Imin) nach Desaminierung der nächst niedere Aldehyd hervor. Jedoch ist wahrscheinlich, daß im Organismus auch Ketosäuren entstehen.



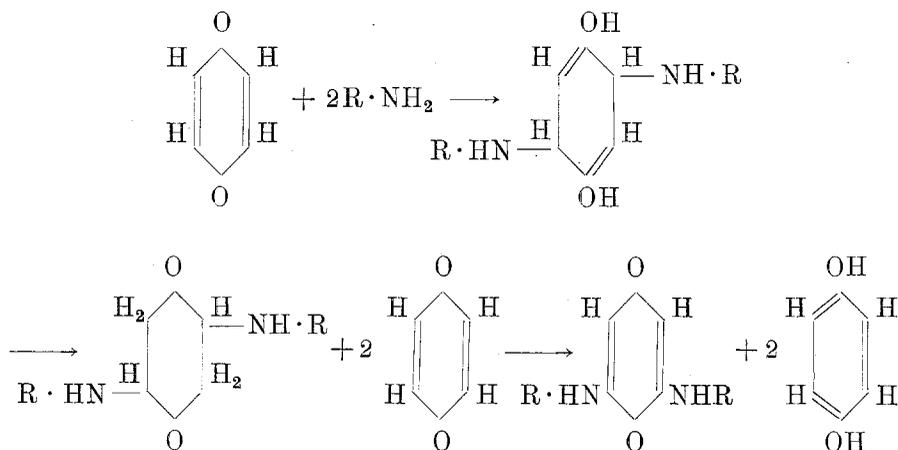
Als H₂-Akzeptoren können in vitro Palladiumschwarz, Alloxan, Chinon usw. fungieren. Knoop hat als erster den Gedanken ausgesprochen, daß die intermediären Dehydrierungsprodukte der Aminosäuren (die Imino- oder Oxyaminosäuren) ihrerseits als H₂-Akzeptoren fungieren können, indem sie sich zu den Aminosäuren erneut reduzieren. Er brachte dafür ein Beispiel: im tierischen Organismus entsteht bei

gleichzeitiger Verfütterung von Brenztraubensäure und Phenylaminobuttersäure Acetylphenylaminobuttersäure. Knoop nimmt an, daß die Aminosäure in ihrer ersten Abbauphase zu Iminosäure dehydriert wird, welche Brenztraubensäure zu Essigsäure oxydiert und dabei selbst wieder zu Aminosäure wird, die nun durch die Essigsäure acetyliert wird. Ähnlich liegen die Verhältnisse in einem Versuch von Bergmann und Enslin, den es zu zeigen gelang, daß Phenylalanin in seiner ersten Oxydationsstufe als Phenylbrenztraubensäure + Ammoniak den abgegebenen Wasserstoff von Asparaginsäure zu nehmen vermag, sich also wieder zu Phenylalanin reduziert, wobei die Asparaginsäure oxydiert wird. Solche Reaktionen verlaufen ohne Schwierigkeiten. Es erscheint nicht ausgeschlossen, daß Aminosäuren allgemein als solche Wasserstoffüberträger fungieren können. Sie würden damit eine bedeutende Rolle im Atmungsstoffwechsel ausüben. Zuckermandl und Messiner-Klebermaß wiesen darauf hin, daß Glukose, die normalerweise an Tierkohle nicht oxydiert wird, in Gegenwart von Aminosäure verschwindet, wobei offenbar ein Kondensationsprodukt entsteht. In einer weiteren Mitteilung zeigen sie, daß vornehmlich solche Aminosäuren wirksam sind, die stabile Imine zu bilden vermögen. Jedoch erscheint nicht ausgeschlossen, daß im Organismus auch Imine andere Aminosäuren durch besondere Aciditätsverhältnisse stabilisiert werden können. Die Wirkung der Imine auf die Glukoseaufspaltung führen sie auf ihre wasserentziehenden Eigenschaften zurück. Auf Barrenscheen zurückgreifend, vergleichen sie diese Wirkung der intermediär aus Aminosäure entstandenen Imine mit dem in der Co-Zymase enthaltenen „Adenylnucleotid besonderer Art“.

Wir haben versucht, die Frage einer Mitwirkung der Aminosäuren bei der Oxydation von Substanzen an einem Modell zu prüfen und knüpfen dabei an Versuche von Szent-Györgyi an, der aus der Kartoffel eine Substanz unbekannter chemischer Zusammensetzung isolierte, die er als Tyrin bezeichnete und wegen ihrer Eigenschaften zu den Palladinschen Atmungspigmenten zählte. Tyrin soll die Oxydation aktivierten Wasserstoffs vermitteln. Brachte er Brenzkatechin, Oxydase und Tyrin zusammen, so erhielt er ein rotes Pigment, das er für oxydiertes Tyrin (= Oxytyrin) hielt, während er die farblose, nicht oxydierte Form als Leukotyrim bezeichnete. Der ganze Prozeß soll nach folgendem Schema verlaufen:

1. $O_2 + \text{Brenzcatechin} (+ \text{Oxydase}) = o\text{-Chinon};$
2. $\text{Chinon} + \text{Leukotyrim} = \text{Brenzcatechin} + \text{Oxytyrim};$
3. $\text{Oxytyrim} + H_2 = \text{Leukotyrim}.$

Nach den Untersuchungen von Raciborski, Emil Fischer, Cooper u. a. ist der rote Farbstoff Oxytyrin als ein Kondensationsprodukt zwischen Chinon und Aminosäuren aufzufassen. Cooper nimmt folgende Reaktion an:



Bei diesem Prozeß wird also die Aminosäure-Chinonverbindung dehydriert und das Chinon hydriert. Das Tyrinschema von Szent-Györgyi wäre demnach zu schreiben:

1. $\text{O}_2 + \text{Brenzcatechin} (+ \text{Oxydase}) = o\text{-Chinon}$;
2. $o\text{-Chinon} + \text{Aminosäure} = (\text{Chinon-Aminosäure})$;
3. $(\text{Chinon-Aminosäure}) + \text{Chinon} = \text{rotes Oxydationsprodukt} (= \text{Oxytyrin}) + \text{Brenzcatechin}$.

Szent-Györgyi nimmt an, daß das rote Oxydationsprodukt wieder hydriert werden kann. Die Frage ist, ob es dabei den Wasserstoff oxydierbaren Substanzen der Zelle entzieht. Wir haben Versuche an Kohlemodellen angestellt, wobei wir Aminosäuren auf Hydrochinone wirken ließen. Alle unten beschriebenen Versuche sind in stark phosphatgepuffert wäßriger Lösung durchgeführt worden. Als optimales pH erwies sich 6,6. Dies wurde elektrometrisch kontrolliert. Höheres pH stört insofern, als durch schnelle Autoxydation des Hydrochinon braunrote Farbstoffe auftreten; niederes pH bewirkt zu langsame Reaktion. Die Versuche wurden teils in Thermostaten bei 40°C, teils auf einem Schüttelapparat bei 20°C ausgeführt. Sie lassen sich zusammenfassend darstellen:

1. Chinon und Aminosäure geben die oben beschriebenen bordeauxroten Oxydationsprodukte. Schnell reagieren Leucin und Phenylalanin, langsamer Alanin.

2. Hydrochinon reagiert mit Aminosäure nur langsam. Die Reaktion wird in Gegenwart von wenig Tierkohle (Merck, pro Analyse 0,5 g auf 100 g Lösung) beschleunigt.

3. Werden Hydrochinon und Aminosäure getrennt der Oxydation an Tierkohle für 3—24 Stunden ausgesetzt und dann die Lösungen filtriert, so ergeben diese untereinander bzw. im Kontrollversuch mit nicht oxydierten Substanzen folgende Reaktionen:

Hydrochinon	Aminosäure	Verfärbung	rel. Farbtiefe ¹⁾ nach 2 Stunden
kohlebehandelt rein	kohlebehandelt „	sehr schnell schnell	21 18
kohlebehandelt rein	rein „	langsamer langsam	13 12

Die Reaktion kann nur so ablaufen, daß zunächst das Hydrochinon dehydriert wird. Das entstehende Chinon reagiert dann mit Aminosäure oder direkt mit Iminosäure. Die Oxydation des Hydrochinons wird offenbar durch Aminosäure beschleunigt, dabei wirkt mit Kohle vorbehandelte Aminosäure besonders stark. Wir sind geneigt, anzunehmen, daß hierbei intermediäre Oxydationsprodukte der Aminosäuren eine Rolle spielen. Da Brenztraubensäure und Acetaldehyd (bei guter Pufferung) nicht beschleunigend wirken, ist es wahrscheinlich, daß noch nicht bekannte Produkte der Aminosäureoxydation wirksam sind. Narkotika verhindern die Bildung des roten Kondensationsproduktes nicht, heben aber die Beschleunigung durch Tierkohle auf. Diese Versuche wurden mit Hydrochinon und Brenzcatechin durchgeführt. Pyrogallol zeigte sich weniger geeignet. Als Aminosäuren wurden verwendet: Alanin, Leucin, Asparagin, Tyrosin, Phenylalanin. Der gebildete bordeauxrote Farbstoff verschwindet, wenn man in der Lösung Kartoffelscheiben unter anaeroben Bedingungen atmen läßt. Wir sind geneigt, anzunehmen, daß in diesem Modell die Aminosäuren nach der Knoopschen Auffassung zunächst dehydriert werden. Diese Oxydationsprodukte vermögen die Dehydrierung der Hydrochinone zu intensivieren. Die Aminosäuren würden demnach als H₂-Überträger fungieren. Sie sind mit dem Methylenblau (siehe Warburg und Kulbowitz, 1930) vergleichbar, das den Gaswechsel lebender Zellen stark erhöhen kann, nach dem Schema:

¹⁾ Mit Leitz-Kolorimeter gemessen.

1. Methylbl. + Hämoglobin + HO₂ = Leucomethylbl. + Methämoglobin;
2. Methämoglobin + Kohlehydrat = Hämoglobin + oxydiertes Kohlehydrat;
3. Leucomethylbl. + O₂ = Methylbl. + HO₂.

Ob oxydierte Intermediärkörper des Aminosäurenstoffwechsels auch gegenüber Kohlehydraten oder deren primäre Spaltprodukte als H₂-Akzeptoren zu fungieren vermögen, muß im einzelnen noch geklärt werden (vgl. Zuckerkandl).

V. Schlußbetrachtung

Die z. T. starke Erhöhung des Sauerstoffverbrauches bei Wasserpflanzen unter dem Einfluß von Aminosäuren kann, wie oben schon mehrfach betont wurde, zwei Ursachen haben: Entweder die Aminosäuren werden selbst sehr rasch verbrannt oder sie stimulieren in irgendeiner Weise den Atmungsvorgang. Zweifellos werden Aminosäuren im Gewebe oxydativ desaminiert. Ein Teil des Sauerstoffverbrauches wird immer auf diesen Vorgang zurückzuführen sein. Trotzdem erscheint es wenig wahrscheinlich, daß darin die alleinige Ursache zu suchen ist. Die Atmungssteigerungen sind viel zu groß (vgl. auch die Versuche von Kisch). Obwohl eine exakte Bilanz nicht anstellbar ist, da wir die Menge der verschwundenen Aminogruppen nicht mit annähernd derselben Genauigkeit zu bestimmen vermochten wie die des Sauerstoffs, besteht ein Mißverhältnis zwischen der erreichten Wirkung und der Geringfügigkeit der gewählten Konzentrationen der Aminosäuren. Auch ist nicht anzunehmen, daß unsere Versuchspflanzen Mangel an Atmungsmaterial leiden, so daß jede Zufuhr verbrennbarer Körper eine anormal niedrige Atmung anschwellen ließe. Solche Verbrennungen gehen wohl allgemein über intermediär entstehende Kohlehydrate (vgl. Meyerhof) und es müßten solche Aminosäuren hohe Effekte erzielen, die zu den Kohlehydraten genetisch besondere Beziehungen haben. Eine solche Gesetzmäßigkeit ist aber nicht zu ermitteln. Vielmehr sind die Reaktionsunterschiede zwischen den einzelnen Pflanzen wesentlich größer als die zwischen den angewandten Substanzen. Auch die weitgehende Konstanz des Atmungsquotienten macht es unwahrscheinlich, daß der Mehrverbrauch an Sauerstoff einem wesentlich anderen Oxydationsprozeß entspringt als dem normal ablaufenden. Dazu kommt noch die auffällige

Beziehung zwischen Konzentration der Aminosäuren und Sauerstoffverbrauch. Es besteht keine Proportionalität. Bei steigender Konzentration erreicht die Wirkung bald ein Maximum und fällt dann wieder ab (vgl. Kisch). Auch zeigen schlecht ernährte Pflanzen mit geringer Atmung eine (absolut genommen) kleinere Steigerung des Sauerstoffverbrauchs als gut ernährte Pflanzen. Fungieren die Aminosäuren allein als Nährstoffe, sollte man umgekehrte Verhältnisse erwarten. Wir haben zur Prüfung dieser Frage auch andere Substanzen in ihrem Einfluß auf den O₂-Verbrauch studiert, um einen Vergleich mit den Aminosäuren anstellen zu können. Dabei waren wir methodisch sehr behindert, da Kohlehydrate u. a. eine Anwendung der Winkler-Methode nicht gestatten. Einige mit Glycerin gewonnene Versuchsergebnisse seien hier mitgeteilt (Tab. 18—21 und Fig. 20).

Tabelle 18

Einfluß des Glycerins auf den O₂-Verbrauch bei *Elodea can.* (je 6 Sproßstücke zu 5—6 cm; t: 15,5° C; 6. Aug. 1930; zweistündlicher O₂-Verbrauch in $\frac{1}{100}$ mg

Nr.	2 Stunden Vorbehandlung in H ₂ O	überführt in Glycerin	zweistündl. O ₂ -Verbrauch nach Stunden					
			4	6	8	10	12	14
1	43	0,00	30	28	27	27	24	22
2	38		30	25	23	24	22	20
3	38	0,04 Vol.-%	31	29	29	29	27	25
4	35	= ca. $\frac{1}{150}$ mol	31	29	28	27	26	25
5	34	1,16 Vol.-%	31	28	26	26	25	22
6	36	= $\frac{1}{5}$ mol	32	29	24	27	24	21

Tabelle 19

Glycerinwirkung wie Tabelle 18, aber O₂-Verbrauch als Durchschnittswerte in % des Kontrollwertes (=100)

Stunden	—2	—4	—6	—8	—10	—12	—14
H ₂ O	100	74	65,4	61,7	63	56,8	52
$\frac{1}{150}$ mol	100	85	80	78	76,7	72,6	68,5
$\frac{1}{5}$ mol	100	90	81,4	71,4	75,9	70	61

Tabelle 20

Einfluß des Glycerins auf den O₂-Verbrauch von *Elodea c.* (je 3 Sproßstücke zu 5—6 cm; t: 15° C; 15. Aug. 1930; vierständlicher O₂-Verbrauch in $\frac{1}{100}$ mg)

Nr.	Kontrollwert der ersten 4 Stunden (in Wasser)	überführt in Glycerin mol	vierständl. O ₂ -Verbrauch in den Stunden		
			5—8	9—12	30—34
1	23	} 0,00 {	19	17	16
2	28		23	20	18
3	22	} 0,01 {	20	17	18
4	22		17	17	16
5	21	} 0,2 {	17	17	15
6	20		16	16	12
7	17	} 0,3 {	11	14	10
8	24		16	17	14
9	23	} 0,4 {	15	17	12
10	19		10	13	10
11	19	} 0,5 {	9	13	11
12	17		6	12	9

Tabelle 21

Wie Tabelle 20, aber Durchschnittswerte in % des Kontrollwertes (= 100)

Glycerinkonzentration in mol	relativer O ₂ -Verbrauch in den Stunden			
	1—4	5—8	9—12	30—34
0,00	100	82	72	67
0,01	100	84	77	77
0,2	100	80	80	66
0,3	100	66	75	58
0,4	100	60	70	52
0,5	100	42	69	55

In diesen Versuchen wird der Sauerstoffverbrauch zunächst in Wasser ermittelt. Sodann werden die Pflanzen in die entsprechenden Glycerinlösungen überführt. Dabei ergibt sich, daß Glycerin in niederen Konzentrationen die Atmung nur unbedeutend steigert, in höheren Kon-

zentrationen sie zunächst senkt. Mikroskopische Betrachtung zeigt, daß in diesen Fällen Plasmolyse eingetreten ist. Nach wenigen Stunden zeigt sich eine gewisse Erholung. Jedoch erreichen die plasmolysiert gewesenen Pflanzen auch nach 30 Stunden nicht die Atmungswerte der in Wasser oder in schwachen Glycerinlösungen kultivierten Exemplare. Glycerin unterscheidet sich wesentlich von den Aminosäuren. Der Effekt

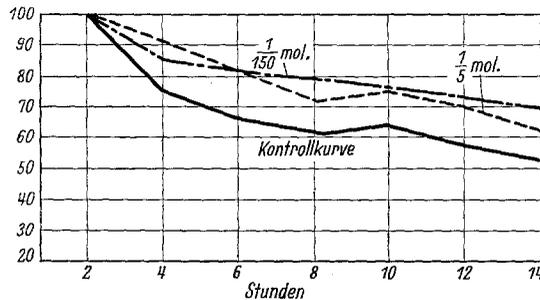


Fig. 20. O₂-Verbrauch von *Elodea canadensis* unter dem Einfluß von Glycerin (entsprechend Tab. 18 und 19)

der Aminosäuren dürfte demnach anderer Natur sein als er für das Glycerin angenommen werden muß, das als ein guter Nährstoff auch für höhere Pflanzen bekannt ist.

Es ist sehr wahrscheinlich, daß die Aminosäuren in einer ganz anderen Weise in den Oxydationsprozeß eingreifen. Die Hydrochinon-Kohle-Modellversuche, die Untersuchungen von Bergmann, Knoop und Szent-Györgyi, die theoretischen Vorstellungen von Knoop und Wieland legen es nahe, in den Aminosäuren oder in ihren primären Dehydrierungsprodukten Aktivatoren von Wasserstoff zu sehen. Danach würde ihnen eine katalytische Funktion (im weitesten Sinne) im Atmungsstoffwechsel zufallen. Wie weit Aminosäuren im Organismus ebenso wirken wie im Modellversuch, muß im einzelnen noch geklärt werden. Die Versuche von Zuckerkandl erfordern in diesem Zusammenhang ein besonderes Interesse. Zuckerkandl neigt dazu, die Rolle der Aminosäuren nicht in der Aktivierung des Wasserstoffes zu sehen, sondern in einer Wasserabspaltung aus Glycose, womit deren Aufspaltung in 3-C-Körper eingeleitet werden würde. Hier müssen weitere Untersuchungen ansetzen. Da in allen bisher geäußerten Auffassungen die dehydrierte Aminosäure (Iminosäure) der eigentlich reagierende Körper ist, müßte dabei diese Dehydrierung und ihre Abhängigkeit vom pH besonders studiert werden. In welcher Weise auch eine theoretische

Klärung dieser Versuche gelingen mag, kann doch gesagt werden, daß die oxydativen Vorgänge durch Aminosäuren stark beeinflußt werden, was überall da von Bedeutung sein muß, wo sie sich im Organismus anreichern.

E. Zusammenfassung

Die vorliegenden Untersuchungen über den Einfluß biogener Aminosäuren auf die Atmung submerser Pflanzen haben folgende Ergebnisse:

1. Winklersche O_2 -Bestimmungsmethode und die Ruttnersche Leitfähigkeitsmethode können trotz Gegenwart der verwendeten organischen Substanzen angewendet werden, soweit nicht Sulphydril- oder stark dissoziierende Verbindungen (Chlorhydrate) vorliegen.

2. Die verwendeten natürlichen optischen Isomeren der Aminosäuren zeigen übereinstimmend eine stimulierende Wirkung auf den O_2 -Verbrauch.

3. Zwischen Chemismus und Wirkung hat eine für alle Versuchspflanzen geltende Beziehung nicht gefunden werden können.

4. Diese Wirkung der Aminosäuren ist um so größer, je stärker die normale Atmung ist und je besser die Pflanzen ernährt sind.

5. Der Aminosäureneffekt beruht nicht auf Veränderungen der H-Ionen-Konzentration, vielmehr handelt es sich um eine spezifische Wirkung der Aminosäuren.

6. Konzentrationsversuche haben ergeben, daß eine untere Wirkungsschwelle nicht feststellbar ist, daß schon außerordentlich geringe Konzentrationen (z. B. 0,0002—0,001 m) erhebliche Wirkungen hervorrufen können. Der Effekt stellt sich nicht als eine lineare Funktion der Konzentration dar. Eine obere Wirkungsschwelle ist für jede Aminosäure (jedoch in verschiedener Höhe) feststellbar.

7. Die Zufuhr der Aminosäuren bewirkt keine Veränderung des Atmungsquotienten.

8. Die hemmende Wirkung des Phenylurethans nach anfänglicher Stimulierung macht sich bei der Aminosäurenwirkung ebenso geltend wie bei der normalen Atmung.

9. Blausäure hemmt die Aminosäurenwirkung in ähnlichem Maße, wie die normale Atmung durch sie gehemmt wird.

10. Auf Peroxydase-Präparate haben Aminosäuren keine spezifische Wirkung.

11. Aminosäuren stimulieren die Oxydation von Hydrochinon zu Chinon am Kohlemodell.

12. Es wird auf Grund der vorliegenden Ergebnisse die Auffassung ausgesprochen, daß die atmungsstimulierende Wirkung der Aminosäuren nur zu einem Teil auf ihrer eigenen Verbrennung beruhen kann, daß die Aminosäuren vielmehr eine allgemeine Oxydation stimulieren, vielleicht indem sie im Sinne Knoop's als Redoxkörper wirken und — selbst oxydiert — Sauerstoff auf leicht oxydable Substanzen übertragen bzw. deren Wasserstoff akzeptieren.

Literaturverzeichnis

- Abelin, J. u. Kabori, *Biochem. Zeitschr.* **186**, 3, 1927.
 Alsterberg, G., *Biochem. Zeitschr.* **170**, 30, 1926.
 Bach, A. u. Chodat, R., *Ber. d. Dt. Chem. Ges.* **37**, 1342, 1904.
 — *Ber. d. Dt. Chem. Ges.* **36**, 600, 1903.
 Bansi, H. u. Ucko, H., *Zeitschr. f. phys. Chem.* **157/58**, 192, 1926.
 Benecke u. Jost, *Pflanzenphysiologie* **1**, 1924.
 Bode, H., *Jahrb. f. wiss. Bot.* **65**, 352, 1926.
 Bornstein, A. u. Roese, *Pflügers Archiv* **223**, 498, 1929.
 Czerny, R., *Zeitschr. f. Fischerei*, 1926.
 Czyhlarz, E. V. u. Fürth, O. v., *Beitr. z. chem. Phys. u. Path.* **10**, 358, 1907.
 Dahm, P., *Jahrb. f. wiss. Bot.* **65**, 314, 1926.
 Dawson, E. R., *Biochem. Journal* **21**, 396, 1927.
 Edlbacher, S., *Die Strukturchemie der Aminosäuren und Eiweißkörper*. Leipzig 1927.
 Fitting, H., *Zeitschr. f. Bot.* **23**, 328, 1930.
 — *Jahrb. f. wiss. Bot.* **72**, 700, 1930.
 Genevois, *Biochem. Zeitschr.* **186**, 461, 1927.
 Hafenrichter, A., *Bot. Gaz. V.* **85**, 271, 1928.
 Hansteen, B., *Jahrb. f. wiss. Bot.* **33**, 417, 1899.
 Harder, R., *Ber. Bot. Ges.* **41**, 194, 1923.
 Henze, M., *Biochem. Zeitschr.* **26**, 255, 1910.
 Hopkins vergl. Thunberg, *Hdb. d. Bioch., Ergbd.* 1930, S. 274.
 Horn, Z., *Biochem. Zeitschr.* **266**, 297 u. **308**, 1929.
 — u. Onody, *Biochem. Zeitschr.* **227**, 286, 1929.
 Jakobi, M., *Chem. Zeitschr.* **74**.
 Kisch, B., *Biochem. Zeitschr.* **238**, 351, 1931.
 Kolthoff, J. M., *Zeitschr. f. Unters. v. Nahrungsmitt. u. Genußmitteln* **41**, 1921.
 Knoop, F., *Zeitschr. f. phys. Chem.* **89**, 141, 1914.
 — daselbst, **67**, 489, 1910.
 — *Naturwiss.* **18**, 224, 1930.
 — *Biochem. Zeitschr.* **127**, 206, 1921.
 Loew, O., *U. S. Agric. Dep. Report* **65**, **70**, 1900/01.
 Lundegårdh, H., *Der Kreislauf der Kohlensäure in der Natur*. 1924.
 Meyerhof, O., *Naturw.* **17**, 283, 1929.
 — *Biochem. Zeitschr.* **157**, 429, 1925.
 Minder, L., *Verhdlg. f. theor. u. angew. Limnol.* **22**.

- Minoru Arai, *Biochem. Zeitschr.* **227**, 1930.
 Mothes, K., *Planta* **12**, 685, 1931.
 Neuberg, C. u. Kobel, *Biochem. Zeitschr.* **162**, 502, 1925.
 Overton, E., *Studien über die Narkose*. Jena 1901.
 Pleißner, M., *Wasser u. Abwasser*, **2**, 1910.
 Platt, B., Stanley u. Wormall, A., *Biochem. Journ.* **21**, 26, 1927.
 Raciborski, M., *Chem. Zentralbl.* **78**, 1595, 1907.
 Reinwein, D., *Archiv f. klin. Med.* **160**, 278, 1928.
 Ruhland u. Wetzel, *Planta* **1**, 558, 1926; **3**, 765, 1927; **7**, 503, 1929.
 Ruppin, E., *Wiss. Meeresunters.*, N. F. **8**, 1905; N. F. **11**, 1910.
 Ruttner, F., *Planta* **2**, 588, 1926.
 — *Intern. Rev. d. ges. Hydrol. u. Hydrogeogr.* **15**, 1, 1926.
 — *Sitzgsber. d. Akad. d. Wiss. in Wien, Abt. 1*, **130**, 1921.
 Seth and Lusk, *Biochem. Journ.* **19**, 375, 1925.
 Shibata, Mannen, *Rep. of the Tohoku Imp. Univ. 4. Ser., Biol.* **IV**, 1929.
 Spoer, H. u. McGee, *Studies in Plant Resp. and Phot.* *Publ. Carneg. Inst. Wash.*,
 Nr. 325, 1923.
 Szent-Györgyi, A. v., *Biochem. Zeitschr.* **162**, 399, 1925.
 Takahata, Tets., *Biochem. Zeitschr.* **140**, 168, 1923.
 Tillmanns, J., *Zeitschr. f. Unters. d. Nahrungs- u. Genußmittel* **38**, 1, 1919.
 Ulehl, Ber. d. Dt. Bot. Ges. **41**, 20, 1923.
 Warburg, O., *Zeitschr. f. Phys. Chem.* **70**, 413, 1910.
 — *Die Naturwiss.* **XIII**, 985, 1925.
 — *Biochem. Zeitschr.* **152**, 479, 1924.
 — *Biochem. Zeitschr.* **119**, 134, 1919.
 — *Zeitschr. f. Phys. Chem.* **76**, 331, 1911.
 Warburg, O. u. Kubowitz, *Biochem. Zeitschr.* **227**, 245, 1930.
 Wieland, H. u. Bergel, A., *Liebigs Annal.* **439**, 116, 1924.
 Wilmott, A. J., *Proc. of the Roy. Soc. of London, Ser. B*, **92**, 1921.
 Winkler, L. W., *Ber. d. Dt. Chem. Ges.* 1888, S. 2843.
 — *Zeitschr. f. anal. Chem.* **53**, 1914.
 Zuckerkandl, F. u. Messiner-Klebermaß, *Biochem. Zeitschr.* **226**, 395, 1930;
 ebenda, **239**, 172, 1931.

Anhang

Tabelle I

O₂-Verbrauch in $\frac{1}{100}$ mg von *Potamogeton lucens*, t: 15° C, Beginn: 7. 7. 29

Nr.	Material	12	24	36	48	60	72 Std.
1	junge Blätter	132	91	67	70	63	65
2	„ „	125	91	67	64	56	57
3	alte Blätter	127	97	89	85	82	81
4	„ „	140	102	92	89	—	84

Tabelle II

O₂-Verbrauch unter dem Einfluß von 0,05% Glycocoll ($\frac{1}{100}$ mg)*Fontinalis antipyretica* (je 8 Sprosse, Kontr. 12stündig, t: 16° C, 29. 11. 29)

Nr.	1—12	Übertragung in	—24	—36	—48	—60 Std.
1	87	} Wasser {	66	62	62	60
2	79		60	57	52	47
3	57	} Glycocollösung {	64	62	58	55
4	77		79	73	69	66

Elodea canadensis (je 2 Sprosse, Kontr. 12 stündig, t: 14 $\frac{1}{2}$ ° C 16. 8. 30)

1	34	} Wasser {	36	31	26	21
2	35		34	29	26	22
3	37	} Glycocollösung {	57	52	50	44
4	58		78	73	70	63

Potamogeton lucens (je 5 junge Blätter, Kontr. 4 stündig, t: 17° C, 4. 7. 30)

Nr.	1—4	Übertragen in	5—8	9—12	24—28	39—34	48—52	56—60 Std.
1	32	} Wasser {	28	28	20	21	19	19
2	31		30	26	19	21	20	17
3	24	} Glycocollsg. {	36	35	42	43	31	31
4	31		40	40	42	48	31	30

Tabelle III

O₂-Verbrauch in $\frac{1}{100}$ mg von *Fontinalis* unter dem Einfluß von l-Asparagin (0,05—0,4%, t: 13° C, 19. 12. 24)

Nr.	12	Asparagin konz. in %	—24	—48 Std.
1	46	0,00	40	61
2	45	0,00	40	55
3	58	0,05	60	97
4	47	0,05	47	74
5	53	0,10	59	96
6	45	0,10	52	83
7	—	0,20	—	—
8	52	0,20	59	97
9	51	0,40	55	98
10	52	0,40	59	102

Tabelle IV

O₂-Verbrauch in $\frac{1}{100}$ mg von *Fontinalis* unter dem Einfluß von
l-Aspararaginsäure (t: 15⁰, 15. 1. 30)

Nr.	12	Asparaginsäure konz. in %	-24	-36	-48	-60	-72	-92 Std.
1	42	0,00	38	37	35	36	33	—
2	50	0,00	46	41	38	42	37	37
3	55	0,01	52	52	58	56	—	57
4	35	0,01	35	36	41	39	44	50
5	43	0,05	42	49	61	67	70	71
6	52	0,05	51	58	79	90	—	99
7	40	0,20	48	48	53	58	63	70
8	40	0,20	46	45	49	53	64	61

Tabelle V

O₂-Verbrauch in $\frac{1}{100}$ mg von *Potamogeton lucens* unter dem Einfluß
verschiedener Aminosäuren (0,05%, t: 17⁰ C, Beginn: 4. 7. 30)

Nr.	1—4	Medium	5—8	9—12	24—28	30—34	48—52	56—60 Std.
1	32	Wasser	28	28	20	21	19	19
2	31		30	26	19	21	20	17
3	33	Asparaginsäure	36	38	—	—	—	—
4	22		32	32	—	—	—	—
5	27	Glutaminsäure	43	46	59	73	78	75
6	33		52	56	60	75	80	82
7	24	Glycocoll	36	35	42	43	31	31
8	31		40	40	42	48	31	30
9	28	Glycyl- Glycin	29	24	25	26	23	23
10	27		28	24	23	26	23	22
11	27	Glycin- Anhydr.	25	20	14	15	14	14
12	20		20	18	12	15	13	13

Tabelle VI

O₂-Verbrauch in $\frac{1}{100}$ mg von *Potamogeton lucens* unter dem Einfluß verschiedener Aminosäuren (t: 17° C, Beginn: 26. 6. 30)

Nr.	1—4	Medium	5—8	9—12	26—30	31—35	55—59	82—86	102—106 Std.
1	24	Wasser	17	13	—	17	23	23	21
2	24		19	17	18	19	20	24	23
3	22	l-Histidin 0,02 %	25	20	28	28	—	—	—
4	23		23	19	—	30	—	—	—
5	24	d-l-Phenylalanin 0,02 %	27	27	41	45	54	64	—
6	25		28	27	34	40	53	61	56
7	18	l-Tyrosin 0,02 %	20	30	37	46	59	70	85
8	22		21	29	40	50	60	74	82
9	23	d-Alanin 0,05 %	24	23	44	49	59	80	84
10	21		22	22	40	46	58	78	76
11	20	d-Arginin 0,05 %	19	20	33	34	32	36	—
12	20		19	19	33	33	45	53	—

Tabelle VII

O₂-Verbrauch in $\frac{1}{100}$ mg von *Elodea canadensis* in verschiedenen Aminosäurelösungen (t: 17° C, Beginn: 8. 7. 30)

Nr.	1—12	Medium	—24	—36	—48	—60 Std.
1	52	Cystin 0,005 %	57	56	58	48
2	44		48	44	45	39
3	52	Histidin 0,02 %	73	58	51	46
4	46		69	55	52	47
5	43	Phen.-Al. 0,02 %	77	71	63	63
6	55		108	99	88	85
7	40	Tyrosin 0,02 %	71	58	69	74
8	44		63	53	61	64
9	44	Alanin 0,05 %	70	89	94	90
10	48		79	99	97	92

Tabelle VIII
Wie Tabelle VII (Beginn: 15. 7. 30)

Nr.	1—12	Medium	—24	—36	—48	—60 Std.
1	51	} Asparagin 0,05 % {	79	78	64	55
2	49		77	77	64	55
3	65	} Glutaminsäure 0,05 % {	85	97	104	93
4	50		79	89	101	98
5	62	} Glycocoll 0,05 % {	73	73	68	60
6	68		83	85	82	69
7	47	} Glycyl-Glycin 0,05 % {	53	61	70	63
8	63		68	79	83	70
9	51	} Glycin-Anhydr. 0,05 % {	58	70	87	86
10	64		67	71	82	92

Tabelle IX
O₂-Verbrauch in $\frac{1}{100}$ mg von *Fontinalis* in 0,01—0,05 % iger Glycocoll-
lösung (Beginn: 14. 12. 29)

Nr.	1—12	Glycocollkonzentration in %	—24	—36	—48 Std.
1	41	0,00	30	32	27
2	51	0,00	40	39	33
3	42	0,01	36	34	31
4	43	0,01	38	35	32
5	47	0,02	42	39	37
6	43	0,02	38	35	34
7	35	0,03	33	30	30
8	41	0,03	40	34	32
9	46	0,04	45	39	37
10	41	0,04	41	36	35
11	39	0,05	39	34	34
12	42	0,05	43	37	34

Tabelle X

Abhängigkeit der Atmungssteigerung von der Glycocoillkonzentration
(O_2 -Verbrauch in $\frac{1}{100}$ mg je 2 Sprosse, t: $15\frac{1}{2}^{\circ}C$, Beginn: 21. 7. 30)

Nr.	1—12	Glycocoillkonzentration in mol	—24	—36	—48	—60 Std.
1	33	0,00	34	27	29	24
2	40		37	29	32	29
3	48	0,001	46	40	44	46
4	33		39	35	39	36
5	40	0,002	36	33	35	37
6	41		45	46	51	54
7	37	0,01	50	46	47	52
8	38		48	43	43	45
9	46	0,02	60	49	51	53
10	30		46	41	40	43
11	35	0,05	51	43	49	53
12	49		69	59	63	62
13	35	0,1	41	34	42	41
14	34		43	36	43	44

Tabelle XI

Abhängigkeit der Atmungssteigerung von der Tyrosinkonzentration
(je 2 Sprosse, t: $15\frac{1}{2}^{\circ}C$, Beginn: 18. 7. 30)

Nr.	1—12	Tyrosinkonzentration in mol	—24	—36	—48	—60 Std.
1	44	0,00	45	36	37	31
2	43		41	32	32	27
3	39	0,0001	40	39	43	38
4	39		40	41	42	36
5	37	0,0002	39	41	42	38
6	28		33	43	37	34
7	43	0,0005	41	42	57	48
8	40		38	41	53	42
9	42	0,001	44	49	64	51
10	43		36	45	55	42
11	42	0,002	45	52	59	57
12	41		40	42	48	51

Tabelle XII

Abhängigkeit der Atmungssteigerung von der Asparaginsäurekonzentration
(je 2 Sprosse, t: 16° C, Beginn: 30. 7. 30)

Nr.	1—12	Asparaginsäure- konzentration in mol	—24	—36	—48	—60	—72 Std.
1	45	0,00	40	33	33	32	34
2	56		50	39	40	37	37
3	52	0,001	77	77	76	77	76
4	44		64	60	63	62	61
5	31	0,003	49	51	56	58	63
6	41		63	66	66	64	70
7	32	0,006	57	49	51	65	86
8	41		72	64	68	77	89
9	40	0,01	53	47	56	62	67
10	56		76	66	78	84	93
11	46	0,015	50	45	59	61	—
12	29		33	31	42	43	52
13	50	0,02	58	66	82	89	104
14	50		61	63	85	88	99

Tabelle XIII

O₂-Verbrauch in $\frac{1}{100}$ mg von *Elodea* in 0,05 %igen Aminosäure-
lösungen (je 2 Sprosse, 11. 10. 30)

Nr.	1—12	Medium	12—24	24—36	36—48 Std.
1	72	H ₂ O	62	47	48
2	63		53	37	38
3	69	Glycocoll	99	82	72
4	71		103	100	97
5	90	Asparagin	114	113	120
6	68		105	99	101
7	91	Alanin	120	120	132
8	79		106	108	119

Tabelle XIV

CO₂-Produktion in $\frac{1}{100}$ mg von *Elodea* in 0,05 %igen Aminosäurelösungen (je 2 Sprosse, 11. 10. 30)

Nr.	1—12	Medium	12—24	24—36	36—48 Std.
1	ohne $\left\{ \begin{array}{l} 73 \\ 68 \end{array} \right\}$	H ₂ O	65	50	53
2			56	47	51
3	72	Glycocoll	118	80	78
4	74		107	99	89
5	94	Asparagin	149	125	132
6	77		108	106	118
7	96	Alanin	135	126	144
8	94		126	102	123

Tabelle XV

O₂-Verbrauch in $\frac{1}{100}$ mg von *Elodea* bei abwechselnder Übertragung in Wasser und 0,05 % Glycocollösung (je 2 Sprosse, t 14 $\frac{1}{2}$ ° C, Beginn: 16. 8. 30)

Stunden:	1—12	—24	—36	—48	—60	—72
Medium:	Wasser	Wasser	Wasser	Wasser	Wasser	Wasser
A 1	34	36	31	26	21	22
A 2	35	34	29	26	22	23
Medium:	Wasser	Glyc.	Wasser	Glyc.	Wasser	Glyc.
B 3	40	59	45	56	45	56
B 4	39	53	39	50	39	50
Medium:	Wasser	Glyc.	Glyc.	Glyc.	Glyc.	Glyc.
C 5	37	57	52	50	44	43
C 6	58	78	73	70	63	60

Tabelle XVI

O₂-Verbrauch in $\frac{1}{100}$ mg von *Elodea* bei abwechselnder Übertragung in Wasser und 0,05 %ige Alaninlösung (je 2 Sprosse, t: 15° C, Beginn: 20. 8. 30)

Stunden:	1—12	—24	—36	—48	—60
Medium:	Wasser	Wasser	Wasser	Wasser	Wasser
A 1	38	38	38	30	28
A 2	41	41	36	31	26
Medium:	Wasser	Alanin	Wasser	Alanin	Wasser
B 3	47	58	48	58	50
B 4	39	51	41	45	39
Medium:	Wasser	Alanin	Alanin	Alanin	Alanin
C 5	49	55	53	50	47
C 6	42	48	45	44	42

Tabelle XVII

O₂-Verbrauch in $\frac{1}{100}$ mg von *Elodea* in 0,01 % Phenylurethanlösung unter gleichzeitiger Einwirkung von 0,05 Glyc. (je 2 Sprosse, t: 14 $\frac{1}{2}$ ° C, Beginn: 16. 8. 30)

Stunden:	1—12	24	36	48	60	72
Medium:	Wasser	Wasser	Wasser	Wasser	Wasser	Wasser
A 1	34	36	31	26	21	22
A 2	35	34	29	26	22	23
Medium:	Wasser	Glyc.	Glyc.	Glyc.	Glyc.	Glyc.
B 3	37	57	52	50	44	43
B 4	58	78	73	70	63	60
Medium:	Wasser	Ph.	Ph.	Ph.	Ph.	Ph.
C 5	45	68	55	30	16	11
C 6	37	59	45	25	16	8
Medium:	Wasser	Ph.	Ph. + Gl.	Ph. + Gl.	Ph. + Gl.	Ph. + Gl.
D 7	29	48	45	22	13	5
D 8	39	58	42	17	9	4
Medium:	Wasser	Ph. + Gl.				
E 9	31	62	29	22	13	5
E 10	36	69	37	21	10	5
Medium:	Wasser	Glyc.	Ph. + Gl.	Ph. + Gl.	Ph. + Gl.	Ph. + Gl.
F 11	27	55	57	31	21	9
F 12	29	47	48	22	14	5

Tabelle XVIII

O₂-Verbrauch in $\frac{1}{100}$ mg von *Elodea* in 2 Mol Cyankalilösung unter gleichzeitiger Einwirkung von 0,05 % Glyc.
(je 2 Sprosse, t: 14 ° C, Beginn: 29. 8. 30)

Zeit:	1—12	12—24	24—36 Std.
Medium:	Wasser	Wasser	Wasser
A 1	39	39	36
2	61	61	49
Medium:	Wasser	Glyc.	Glyc.
B 3	51	69	65
4	44	59	53
Medium:	Wasser	Cyan	Cyan
C 5	52	31	27
6	52	30	26
Medium:	Wasser	Glyc.	Cyan + Glyc.
D 7	45	62	40
8	42	58	36
Medium:	Wasser	Cyan	Cyan + Glyc.
E 9	33	18	20
10	49	29	32
Medium:	Wasser	Cyan + Glyc.	Cyan + Glyc.
F 11	32	24	24
12	40	28	28

Tabelle XIX

Das Leitvermögen einer Bicarbonatlösung und ihr
Gehalt an CaCO_3 (23. 10. 1929)

Nr.	mol	Gehalt an CaCO_3 in mg	$x_{18} \cdot 10^4$
1	0	0	0,06
2	0,00005	5	0,116
3	0,00010	10	0,204
4	0,00015	15	0,291
5	0,00020	20	0,378
6	0,00025	25	0,463
7	0,00030	30	0,548
8	0,00035	35	0,631
9	0,00040	40	0,715
10	0,00045	45	0,807
11	0,00050	50	0,876
12	0,00055	55	0,96
13	0,00060	60	1,04
14	0,00065	65	1,125
15	0,00070	70	1,207
16	0,00075	75	1,281
17	0,00080	88	1,37
18	0,00085	85	1,471
19	0,00090	90	1,522
20	0,00095	95	1,604
21	0,00100	100	1,694
22	0,00105	105	1,773
23	0,00110	110	1,836
24	0,00120	120	2,004