

Das Wesen und die Bedeutung der Athmung in der Pflanze.

Von

Dr. W. Pfeffer,
Professor in Tübingen.

Wenn in lebendige Zellen einer Pflanze Sauerstoff seinen Weg findet, wird er in diesen zu Oxydationsprozessen verwandt, welche in allen Fällen Kohlensäure liefern. Diese langsame Verbrennung, welche wir Sauerstoffathmung oder auch schlechthin Athmung nennen, vollzieht sich ausnahmslos in lebenden Zellen aller Pflanzen, sofern nur Sauerstoff zugegen ist und die Verhältnisse, in welchen die Pflanze sich befindet, der Lebensthätigkeit keine Schranken setzen. Als Ausdruck dieser Athmung wird Sauerstoff aus der Luft, oder bei Wasserpflanzen aus dem Wasser, in die Pflanze aufgenommen und Kohlensäure dafür an die Umgebung zurückgegeben und dieser Austausch tritt auch ungetrübt uns entgegen, wo nicht andere gleichzeitige Prozesse ihn verdecken. So nehmen chlorophyllführende Pflanzen, wenn sie beleuchtet werden, umgekehrt Kohlensäure aus ihrer Umgebung auf und geben Sauerstoff an diese zurück, aber die Sauerstoffathmung besteht dennoch ungeschwächt fort, nur wird gleichzeitig im Chlorophyllapparat der Pflanze weit mehr Kohlensäure zersetzt, als durch Athmung gebildet und so kommt natürlich obiges Resultat zu Wege, welches ja nur die Resultante aus dem gesammten Gasaustausch ist. Sobald aber die Beleuchtung entzogen wird tritt an grünen Pflanzen die Athmung ungetrübt hervor und dieses ist bei nicht grünen auch am Licht der Fall, weil bekanntlich nur chlorophyllhaltige Pflanzentheile Kohlensäure zu zersetzen vermögen.

Wird lebensthätigen Zellen jede Zufuhr von Sauerstoff abgeschnitten, so wird dennoch Kohlensäure aus der Pflanze ausgegeben, die ein Produkt von tiefgreifenden Zersetzungen ist, welche ohne Zuthun von freiem Sauerstoff in der lebenden Zelle thätig sind und die wir als „intramoleculare Athmung“ bezeichnen werden.¹⁾ So viel wir wissen fehlt bei dieser Kohlensäure nie, welche indess nicht immer das einzige gasförmige Produkt ist. Ausserdem entstehen immer noch andere, nicht gasförmige Körper in auffallender Weise, doch ist ja

1) Es ist diese von Botanikern wohl auch „innere Athmung“ genannt worden. Da hiermit aber in der Thierphysiologie der Gasaustausch im Innern, zwischen Blut und den Organen, bezeichnet wird, so ist die im Text gebrauchte Benennung vorzuziehen.

auch bei Sauerstoffathmung nie Kohlensäure das einzige, wenn auch das einzige gasförmige Produkt.

Genetisch steht nun, wie weiterhin gezeigt werden soll, die Sauerstoffathmung in enger Beziehung und Abhängigkeit zur intramolecularen Athmung. Die molecularen Umlagerungen, welche dieser zu Grunde liegen, stehen nämlich nicht still, wenn Sauerstoff in die Zelle dringt, nur kommen jetzt andere Endprodukt heraus, weil Sauerstoff mit seinen Affinitäten eintritt oder richtiger gesagt, durch die molecularen Umlagerungen Affinitäten zum Sauerstoff geltend gemacht werden, welche dieses Element in den ohnehin vor sich gehenden Zusammenbruch der bisherigen Anordnung hereinreissen. Aber es lassen sich auch intramoleculare Athmung und Sauerstoffathmung als zeitlich getrennte Prozesse verfolgen. Wenn man nämlich Pflanzen in sauerstofffreiem Raume hält, entstehen in den Zellen, ausser Kohlensäure, Alkohol und noch andere nicht gasförmige Körper. Diese Produkte der intramolecularen Athmung werden aber weiter oxydirt, sicher wenigstens in Schimmelpilzen, Hefe u. a., so dass, wenn man Sauerstoff hinzutreten lässt, wenigstens von Alkohol nach einiger Zeit nichts mehr in der Pflanze zu finden ist. — Diesem Zusammenhange nach haben wir also die intramoleculare Athmung als eine primäre Ursache der Sauerstoffathmung anzusprechen.

Aus den tiefgreifenden molecularen Umlagerungen, welche sich bei Athmung abspielen, werden Betriebskräfte gewonnen, die zum Fortkommen der Organismen nothwendig sind. Die Sauerstoffathmung ermöglicht allen Pflanzen ihre volle Thätigkeit zu entfalten, mit Entziehung des Sauerstoffs steht aber das Wachstum sogleich stille, ausser bei Spaltpilzen und Sprosspilzen, welchen intramoleculare Athmung in mehr oder weniger hohem Grade Wachstum und Vermehrung gestattet. Die Athmung im weiteren Sinne aber bleibt in allen Fällen unerlässlich für ein Fortkommen von Organismen.

Mit Rücksicht auf die in Obigem ausgesprochenen allgemeinen Gesichtspunkte und wechselseitigen Beziehungen soll nun in folgendem die Athmung in der Pflanze beleuchtet werden, wobei ich indess keineswegs alles über die Athmung thatsächlich Bekannte zusammentragen will.

Wo in lebenden Zellen sich die Sauerstoffathmung ungetrübt abspielt, wird, wie schon gesagt, Sauerstoff aus der Umgebung in die Pflanze aufgenommen und Kohlensäure dafür abgegeben. Andre gasförmige Körper sind als Produkte des Athmungsprozesses, insofern Sauerstoff in ausreichendem Maasse zugeführt wird, nicht sicher gestellt. Allerdings wurden wiederholt von Forschern andere Gase, wie Wasserstoff, Kohlenoxyd, Schwefelwasserstoff, Stickstoff, Ammoniak als beobachtet angegeben, indess muss das Entstehen dieser auf ungenügende Sauerstoffzufuhr oder auf Verwesung abgestorbener Theile oder irgend andere Fehlerquellen geschoben werden, da kritische Untersuchungen ein Auftreten eines anderen Gases als der Kohlensäure nicht zu entdecken vermochten.

In keinem Falle aber ist die Kohlensäure das einzige Produkt der Athmung und wenn wir auch nur sehr unvollkommene Kenntniss davon haben, was unmittelbar bei der Verbrennung im Organismus entsteht, so kann doch über die Bildung von Wasser kein Zweifel sein. Wenn man in der That das Trockengewicht eines ungekeimten Samens mit der im Dunklen daraus erwachsenen Pflanze vergleicht, so ergibt sich ein erheblicher Substanzverlust, welcher,

wenn die Cultur lang genug fortgesetzt wurde, 50 Procent des Anfangsgewichtes erreichen oder selbst überschreiten kann. Die Elementaranalyse zeigt dann, dass ausser Kohlenstoff auch immer eine kleine Gewichtsmenge Wasserstoff verloren ging, auch der absolute Sauerstoffgehalt ist immer vermindert, wenn der angewandte Samen Stärke als Reservematerial führte, während ölhaltige Samen, indem sie eine erhebliche Menge von Sauerstoff in sich binden, wenigstens in gewissen früheren Keimungsphasen, auch wohl eine Zunahme des Sauerstoffgehaltes ergeben können. Der absolute Stickstoffgehalt bleibt durchgehends unverändert, wenn eine Zufuhr von Stickstoffverbindungen in die Pflanze vermieden war.

Die elementare Zusammensetzung lehrt natürlich nichts näheres über den mit der Athmung verbundenen Stoffwechsel und wenn die Erfahrung zeigt, dass Stärke und Oel verschwinden, während die Pflanze athmet, so bleiben uns dann doch noch die molecularen Umlagerungen unbekannt, welche sich faktisch abspielen, wie es auch dieserhalb noch ungewiss bleibt, ob Kohlensäure und Wasser die einzigen Produkte der Sauerstoffathmung sind. Wenn nun thatsächlich in der athmenden Pflanze andere Stoffe ihren Ursprung genommen, so ist es doch zunächst ganz ungewiss, ob diese bei dem Athmungsprozess selbst entstanden, oder ob sie Produkte eines Stoffwechsels sind, welcher neben der Athmung, wenn auch vielleicht vollkommen abhängig von dieser, verläuft. Zur Zeit aber ist es thatsächlich noch nicht gelungen scharf auseinander zu halten, was Produkt des Athmungsprozesses selbst ist und was daneben bestehenden Stoffwechselprozessen entstammt.

Da wo Stärke oder andere Kohlehydrate bei der Sauerstoffathmung consumirt werden, ist freilich die Wahrscheinlichkeit ziemlich gross, dass Stärkemolecüle vollkommen zu Kohlensäure und Wasser endlich oxydirt werden, weil wenigstens annähernd in vielen Fällen für verbrauchten Sauerstoff ein gleiches Volumen Kohlensäure entsteht, d. h. so viel als die vollkommene Verbrennung eines Kohlehydrates zu Kohlensäure und Wasser erfordert. Aber auch diese vollkommene Verbrennung zugegeben, können die Kohlenstoff-, Wasserstoff- und Sauerstoffatome des Stärkemolecüles zuvor alle möglichen Umlagerungen erfahren haben, können sie mittlerweile auch in den Aufbau eines Eiweissmolecüls getreten sein, dessen mit Sauerstoffaufnahme erfolgende Zertrümmerung erst Kohlensäure und Wasser lieferten. Und wenn dann die anderen Spaltungsprodukte dieses zertrümmerten Eiweissmolecüles von neuem wieder mit dem in einem Stärkemolecül vereinten Atomen ein Molecül eines eiweissartigen Körpers bildeten, wenn Zertrümmerung und Neubildung sich immer wiederholten, so würden auch dann die Kohlehydrate zu Kohlensäure und Wasser oxydirt werden.

Die Athmung in der Pflanze ist abhängig von dem lebenden und lebensthätigen Zustand des Protoplasmas, in diesem vollzieht sich jedenfalls, vielleicht ganz ausschliesslich, die Oxydation, welche wir Sauerstoffathmung nennen. Aber Stärkekörner, Zuckermolecüle verbrennen nicht, wenn einfach Sauerstoffmolecüle an sie heranfliegen, verbrennen auch nicht im Protoplasma, wenn das Leben vernichtet wird. Die Oxydation jener wird erst möglichst durch moleculare Wechselwirkungen, welchen sie im Protoplasma unterworfen wurden, die Athmung ist in jedem Falle eine Folge dieser, das ist eine logische Folgerung, über deren Wahrheit kein Zweifel bestehen kann, wenn auch von jeder Vorstellung über den Modus jener vorausgehenden Wechselwirkungen abgesehen wird. Wir können aber in der That behaupten, dass tiefgreifende moleculare Umlagerungen

die Dispositionen zur Sauerstoffathmung schaffen, wenn wir beachten, dass jene auch bei Ausschluss des Sauerstoffs thätig sind und die Zertrümmerung die so uns angezeigt wird, zugleich die Affinitäten schafft, welche den Sauerstoff, wo er vorhanden, mit in den Zusammenbruch hineinzieht.¹⁾ Wir werden erspäter auf diese Punkte näher eingehen, wenn wir die Beziehungen zwischen intramolecularer und Sauerstoff-Athmung darlegen, hier aber war ein solches Vorausgreifen geboten, um namentlich schärfer hervortreten zu lassen, wie allerdings mit vollem Rechte von einer Verathmung von Kohlehydraten, Fetten oder anderen Stoffen gesprochen werden kann, wie aber mit solcher Kenntniss es ganz und gar unbekannt bleibt, in welcher Weise sich der Athmungsprozess selbst abspielt. Auch mit chemischen Mitteln könnte man mit Stärke die mannigfachsten Umwandlungen vornehmen, um endlich nur Kohlensäure und Wasser zu gewinnen und wenn ein Mensch nur diese Endprodukte und die Stärke, von welcher ausgegangen wurde, zu sehen bekäme, würde er aus diesem niemals erschliessen können, wie inzwischen die Elemente unter sich oder mit denen anderer Körper verkettet waren.

Freilich müssen wir es dahin gestellt sein lassen, ob während der Sauerstoffathmung fortwährend Eiweissmoleküle zertrümmert werden oder ob Prozesse sich abspielen, bei denen Proteinstoffe nicht oder in anderer Weise eingreifen. Wenn ein dauerndes Spiel von Entbildung und Neubildung stattfände, brauchte niemals eine Anhäufung von Zersetzungsprodukten der Proteinstoffe einzutreten und wo thatsächlich solche Zersetzungsprodukte sich einmal reichlich finden, ist uns wieder unbekannt, was die Sauerstoffathmung direkt mit solchem Stoffwechsel zu thun hat. Mag nun auch immerhin der Sauerstoff mit in die Prozesse wirklich eingreifen, die z. B. beim Keimen der Samen der Leguminosen massenhaft Asparagin aus Proteinstoffen erzeugen, oder sonst eine Rolle in der Zerspaltung der Eiweisstoffe spielen, immer wird auch hier sein Eingreifen von vorausgehenden Stoffwechselprozessen abhängen, werden diese, nicht der Sauerstoff, die primäre Ursache sein, wenn auch der hereinbrechende Sauerstoff die Zersetzung in ganz andere Bahnen lenkt oder erst die weitere Umwandlung möglich macht. Indifferent liegt — um ein annähernd analoges Beispiel zu wählen — der rothe Phosphor an der Luft, in der der gelbe Phosphor raucht und in Flammen aufgehen kann, und die Umwandlung in diese gelbe Modifikation musste vorausgehen, um das Verbrennen des Phosphors in gewöhnlicher Temperatur zu bewirken.

Nicht immer wird beim Keimen stärkehaltiger Samen für den verbrauchten Sauerstoff ein ganz gleiches Volumen Kohlensäure producirt, vielmehr finden, wie es zuerst Saussure²⁾ ermittelte und wie es spätere Forscher bestätigten, Abweichungen statt, welche zu gross sind, um in Fehlern der Methode begründet zu sein und auf Prozesse bestimmt hinweisen, welche gegenüber dem verbrauchten Sauerstoff eine Vermehrung oder Verminderung des Kohlensäurevolumens herbeiführen. Gleiches trifft nicht bei keimenden Samen allein zu, sondern wird auch ebenso gefunden, wenn die Athmung von ausgewachsenen Blättern oder anderen Pflanzentheilen untersucht wird.

Bei Keimung ölhaltiger Samen besteht aber jene angenäherte Volumgleichheit

1) Dass die Thätigkeit der Zelle die Ursache der Sauerstoffathmung sein muss, wurde von Pflüger scharf hervorgehoben. Dessen Archiv für Physiologie 1875, Bd. 10, S. 251.

2) Mémoires d. l. soc. d. phys. et d. sc. natur. de Genève 1833, Bd. 6, S. 547.

nicht, vielmehr übertrifft, wie auch wieder Saussure (1842)¹⁾ zuerst fand, das Volumen des aufgenommenen Sauerstoffs erheblich das der ausgegebenen Kohlensäure. So beobachtete z. B. der genannte Autor, dass ein Gramm trockener Hanfsamen, nachdem dieser zuvor 24 Stunden lang eingequell war, innerhalb 43 Stunden 19,7 *ccm* Sauerstoff verzehrte und nur 13,3 *ccm* Kohlensäure bildete. Diese Bindung von Sauerstoff fällt aber hier zusammen mit der Umwandlung von Oel in Kohlehydrate, einem Stoffwechselprozesse, der Sauerstoff bindet, ohne eine entsprechende Menge Kohlensäure, ja vielleicht ohne überhaupt Kohlensäure zu liefern. Es darf in der That hier angenommen werden, dass der eigentliche Prozess der Athmung wesentlich wie bei stärkehaltigen Samen im Protoplasma sich abspielt und die neben dieser Athmung sich gleichzeitig vollziehende Entstehung von Kohlehydraten aus Fett, (durch Bindung von Sauerstoff) das in den gasometrischen Verhältnissen beobachtete Resultat herbeiführt, welches also der Resultante zweier gleichzeitiger Prozesse entspricht. In der That gestalten sich die Volumverhältnisse beider Gase, so weit die vorliegenden Untersuchungen ein Urtheil gestatten, wie bei Athmung stärkeführender Samen, sobald der Uebergang von Oel in Kohlehydrate vollendet ist und wir haben absolut keinen Grund anzunehmen, dass hiermit in dem Athmungsprozess selbst, welchem für das Fortkommen nothwendige Betriebskraft entspringt, eine Aenderung Platz greift, um so weniger als ja die Entstehung der Kohlehydrate, die bei manchen ölhaltigen Samen sehr schnell von statten geht, uns zeigt, wie es auf einen das Oel umwandelnden Stoffwechsel abgesehen ist. Allerdings kann man von einer Verbrennung des fetten Oeles bei der Athmung mit demselben Rechte reden, wie von einer Verbrennung der Kohlehydrate, nur muss man daran denken, dass beide erst zur Oxydation kommen, nachdem sie im Protoplasma in geeignete Verbindungen übergeführt sind und diese können in beiden Fällen die gleichen sein, ja dürften dieses nach obigen Bemerkungen sein.

Das strenge Auseinanderhalten von dem eigentlichen Akte der Athmung und den diesen begleitenden oder ihm vorausgehenden Prozessen ist für richtige Auffassung des Athmungsvorganges und für tieferes Eindringen in diesen durch fernere Forschungen ebenso unerlässlich, wie die scharfe Trennung von Athmung und Kohlensäurezersetzung (Assimilation), welche letztere in beleuchteten chlorophyllführenden Pflanzen neben der Athmung thätig ist. Schon einleitend wurde in allgemeinen Zügen das Verhältniss beider Prozesse dargelegt und ist es auch nicht meine Absicht auf weitere Details einzugehen, so will ich doch nicht versäumen hervorzuheben, wie beide in ihrer Bedeutung für die Pflanze ganz und gar nichts gemein haben. Wie für das Thier ist auch für die Pflanze Athmung für Wachsen und Fortbestehen unerlässlich; animalische, wie vegetabilische Organismen gewinnen durch Athmung für ihr Fortkommen unentbehrliche Betriebskraft. Pflanzen wie Thiere müssen zu dem Ende verbrennliche organische Stoffe, mit diesen die nöthige Spannkraft (potentielle Energie) in ihren Körper einführen und die zahlreichen nicht chlorophyllführenden Pflanzen erhalten ihren Vorrath an Spannkraften mit den organischen Stoffen, welche sie von Aussen annehmen; in principieller Hinsicht besteht hier, auch hinsichtlich der Quelle der Nahrung, kein Unterschied gegenüber dem Thiere.

1) Bes tätigende Arbeiten liegen u. A. vor von Fleury, Hellriegel, Detmer, Laszkovsky, Debérain et Landiin.

Die chlorophyllhaltige Pflanze kann aber ihren ganzen Bedarf an organischen Stoffen gewinnen, indem in dem Chlorophyllapparat aus Kohlensäure und Wasser organische Substanz durch Arbeitsleistung der Sonnenstrahlen erzeugt wird. Diese Produktion organischer Substanz ist für die grüne Pflanze ein Akt der Nahrungszufuhr, welche für diese denselben Werth, wie die Aufnahme organischer Stoffe von Aussen in die nicht grüne Pflanze und somit auch in das Thier hat; es ist eben in jener Produktion eine Gewinnung organischer Nahrung auf eine besondere, nur der chlorophyllhaltigen Pflanze eigenthümliche Weise gegeben. Ob nun so oder von Aussen her die organische Nahrung in die Pflanze zugeführt wurde, dem Wesen nach bleibt die Verarbeitung jener und der Werth dieser Verarbeitung für Bestehen und Leistungen des Organismus derselbe in der Pflanze, wie in dem Thiere. Würde keine Athmung in den Zellen des Blattes thätig sein, während das grüne Blatt organische Substanz aus Kohlensäure und Wasser producirt, so würde auch diese Produktion, wie überhaupt die Lebensthätigkeit des Blattes stille stehen.

Es ist ein unerfreuliches Bild, wie in der Pflanzenphysiologie Assimilation und Athmung vielfach immer und immer wieder und oft in grösster Weise confundirt und in ihrer wahren Bedeutung für die Pflanze nicht erkannt wurden, obgleich Meyen¹⁾ das Verhältniss beider Prozesse zu einander und ihre Rolle im Leben der Pflanzen in den Hauptzügen richtig aussprach. Einem unglücklichen Sprachgebrauch, zugleich ein Zeugniß jener Confundirung, der die Assimilation als Tagesathmung, die Sauerstoffathmung als Nachtathmung bezeichnete, begegnet man vereinzelt selbst noch in botanischen Schriften unserer Zeit, trotz den klaren von Sachs²⁾ gegebenen Darlegungen des wahren Sachverhaltes. In manchen nicht speziell botanischen Schriften, selbst in manchen Lehrbüchern der Thier-Physiologie aus jüngster Zeit, wird immer noch, mit Rücksicht auf die Kohlensäurezersetzung, der Ernährungs- und Lebensprozess der Pflanze als ein dem im thierischen Organismus thätigen gerade entgegengesetzter bezeichnet. Welcher gründliche Irrthum hiermit ausgesprochen wird, bedarf nach Obigem keiner Erklärung mehr.

Als intramoleculare Athmung bezeichneten wir bereits die nach vollkommenem Abschluss von freiem Sauerstoff fortschreitende moleculare Umlagerung. Bei dieser ist bis jetzt immer Kohlensäure beobachtet, neben der öfters auch noch andere gasförmige und ausserdem verschiedene Produkte auftreten, unter welchen sich, von manchen durch Spaltpilze erzeugten Umlagerungen abgesehen, immer Aethylalkohol findet. Die intramoleculare Athmung kommt überall zum Ausdruck, sobald irgend welchen Pflanzentheilen Sauerstoff abgeschnitten wird, während sich dieselben in einem lebensthätigen Zustand befinden; sie ist dann sowohl bei Blütenpflanzen, wie bei beliebigen Pilzen thätig, wenn dieselben oder wenn einzelne Theile derselben, wie Blätter, Blüten oder Früchte in einem sauerstofffreien Raume abgesperrt werden. Die Kohlensäurebildung, welche wir als Zeichen dieser intramolecularen Athmung benutzen können, wird freilich mit fortdauernder Entziehung des Sauerstoffs im allgemeinen allmählig verlangsamt und hört endlich ganz auf oder sinkt wenigstens auf eine minimale Grösse herab,

1) Pflanzenphysiologie 1838, Bd. II, S. 162.

2) Experimentalphysiologie 1865, S. 287.

wenn der Organismus todt ist, doch ehe dieses erreicht wird, verstreichen selbst bei Blütenpflanzen Tage, Wochen und selbst Monate. Immer aber ist die intramoleculare Athmung, wie die Sauerstoffathmung, von dem lebenden Zustand der Zelle abhängig, mit dem Tode dieser erlischt auch die intramoleculare Athmung. Dass diese ein Symptom des noch bestehenden Lebens ist, zeigt eben der Umstand, dass die Kohlensäureproduktion sogleich ganz aufhört oder auf ein Minimum herabsinkt, sobald der Organismus in irgend einer Weise getödtet wird und wenn auch nach dem Tode, insbesondre bei Zutritt von Sauerstoff, noch etwas Kohlensäure gebildet wird, als eine Folge von Oxydationen denen organische Stoffe an der Luft unterworfen sind, so beeinträchtigt dieses natürlich nicht die Beweiskraft des obigen Experimentes.

An das Leben gekettet, spielt sich auch die intramoleculare Athmung nur in den Zellen ab. In diesen entstehen, neben noch anderen Produkten, Kohlensäure und Alkohol, wenn Blätter, Früchte, Wurzeln oder andere Theile von Blütenpflanzen in sauerstofffreie Räume kommen und die gleichen Produkte bilden sich auch in Hefezellen (Sprosspilzen), die eben vermöge dessen die bekannte Alkoholgährung in zuckerhaltigen Flüssigkeiten bewirken. Im wesentlichen stimmt diese intramoleculare Athmung der Hefezelle mit der in Blütenpflanzen thätigen in den Produkten überein und wie in der Hefe, vermögen auch bei Phanerogamen Kohlenhydrate das zu verarbeitende Material zu liefern, wie u. a. für Früchte durch noch zu nennende Arbeiten von Lechartier und Bellamy, sowie durch Pasteur constatirt wurde. Nur in quantitativer Hinsicht leistet die Hefezelle mehr und hiermit, sowie mit ihrem Leben in zuckerhaltigen Lösungen, hängt es zusammen, dass allmählig in der umgebenden Flüssigkeit Zucker verschwindet, während Alkohol und Kohlensäure entstehen, indem immer neue Zuckertheilchen ihren Weg in die Zellen finden und die in diesen durch intramoleculare Athmung entstehenden Produkte, insbesondere Alkohol und Kohlensäure, in die umgebende Flüssigkeit diosmiren. Ein Stoffaustausch dieser Art mit der Umgebung, d. h. mit den umgebenden Zellen, ist für die intramoleculare athmenden Zellen phanerogamer Pflanzentheile zwar nicht direkt bis dahin erwiesen, doch wird ein solcher unter geeigneten Umständen sicherlich ebensowohl stattfinden, wie auch sonst bei Stoffmetamorphosen Stoffwanderung eine gewöhnliche Erscheinung ist.

In den in Luft befindlichen Pflanzen und Pflanzentheilen ist der Prozess der intramolecularen Athmung ohnehin nur in den lebenden, geeigneten Inhalt führenden Zellen möglich, und dass auch die Bildung von Alkohol und Kohlensäure innerhalb der Hefezellen sich abspielt, ist in jüngster Zeit wohl niemals ernstlich in Frage gezogen worden. Hier will ich nicht alle beweisenden Experimente anführen und nur darauf hinweisen, wie die Gährung in der Hefezelle auch noch fort dauert, wenn sie aus Gährflüssigkeit in reines Wasser gebracht wird, wo nunmehr allein das in der Zelle bereits vorhandene Material zur Verarbeitung kommen kann. Durch solche und andere Experimente kann nun auch die Thätigkeit der intramolecularen Athmung innerhalb der Zelle für die Spaltpilze (Bakterien) nachgewiesen werden, aber ebenso schlagend und zweifellos verweist eine andere Erfahrung die intramoleculare Athmung in die Zelle. Spaltpilze und Sprosspilze (Hefarten) vermögen, wie wir noch darthuen werden, auch ohne Sauerstoff zu wachsen, aber nur, wenn durch geeignete Zersetzungen von Stoffen Betriebskraft gewonnen wird und dieser Gewinn ist

eben nur möglich, wenn die Zersetzung im Innern der Zelle vor sich geht, wenn eben intramoleculare Athmung in unserem Sinne thätig ist.

In und durch die thätige Pflanze gehen ausser der Athmung immer noch andere Stoffwechselprozesse vor sich, welche nur in einem indirekten, vielleicht auch in gar keinem Zusammenhang mit der Athmung stehen. Wie nun bei der Sauerstoffathmung nicht immer sogleich entschieden werden kann, welche der in der Pflanze entstehenden Produkte dem Akte der Athmung selbst und welche nebenher verlaufenden Stoffwechselprozessen entspringen, ebenso ist auch die Sachlage bei der intramolecularen Athmung, gleichviel ob man höhere Pflanzen oder gährungserrregende Spross- oder Spaltpilze in's Auge fasst. Thatsächlich spielen sich ja immer Stoffmetamorphosen ab, welche sicher direkt unabhängig von der Athmung sind und insbesondere gilt dieses von vornherein für alle die Prozesse, welche ausserhalb der lebenden Zelle, wenn auch durch Secrete dieser vermittelt, vor sich gehen. Prozesse dieser Art sind im Pflanzenreich sehr verbreitet und sind auch für die Wirkung der Gährungspilze von Bedeutung, wie denn z. B. die Hefezelle ein den Rohrzucker invertirendes Ferment ausscheidet und Spaltpilze ausserdem noch Fermente secerniren, welche lösend und zersetzend auf Proteinstoffe und noch andere Körper wirken.

Als „Athmung“ oder als „Betriebsstoffwechsel“ sollte aber allein der Stoffwechsel bezeichnet werden, dessen Zweck es ist, durch moleculare Umsetzungen Betriebskraft zu liefern, die für Bestehen und Leistungen der Pflanze nothwendig ist. Auch die intramoleculare Athmung fällt unter diesen Begriff und wenn durch sie allein in höheren Pflanzen Wachsthum nicht vermittelt werden kann, so ist doch durch diese intramoleculare Thätigkeit nicht nur die Sauerstoffathmung bedingt, sondern sie bringt auch dann Leistungen hervor, wenn diese nur in Erzeugung von Wärme bestehen.

Wie in dem gesammten Stoffwechsel der Pflanzen überhaupt neben den durch Athmung erzeugten Umwandlungen stets auch noch andere Stoffmetamorphosen inbegriffen sind, ebenso ist dieses der Fall in den durch niedere Pilze vermittelten Gährungserscheinungen. Von der Existenz der Organismen sind diese ebenso gut abhängig, wie es der Stoffwechsel in der höheren Pflanze ist, in welcher, so gut wie bei der Gährung, intracellulare und extracellulare Stoffmetamorphosen sich abspielen, die in letzter Instanz aber alle abhängig sind von der Existenz eines lebenden Organismus, auch wenn sie mittelst eines secernirten und isolirbaren Stoffes sich ausserhalb des Organismus abwickeln.

Um chemische Umsetzungen handelt es sich bei allen Stoffmetamorphosen und eine Aufgabe der Physiologie ist es eben, diese Umwandlungen nach ihrem Verlauf und nach ihren Ursachen zu ermitteln, mögen sie innerhalb oder ausserhalb der Zelle sich abspielen. Gelingt es die Ursache von Stoffmetamorphosen in Körpern (Fermenten) zu finden, die auch ausserhalb des Organismus Umwandlungen, wie im Organismus vollbringen, so ist damit eine zunächst wirklich befriedigende causale Erklärung gewonnen. Solches ist aber für gar viele Stoffmetamorphosen, insbesondere auch für die Athmung nicht gelungen, welche mit dem Tode des Organismus ihre eigene Grenze finden. Und hier ist es nun ganz verfehlt behaupten zu wollen — wie das wohl geschehen — dass auch solchen Prozessen ein Ferment zu Grunde liegen müsse.

Wie wir bei der Sauerstoffathmung von einer Verbrennung der Kohlenhydrate sprachen, während thatsächlich eine Reihe aufeinanderfolgender Vor-

gänge zwischen den Ausgangsgliedern und den Endprodukten liegt, so sind sicher auch viele andere Stoffmetamorphosen im Organismus nur den Anfangs- und Endgliedern nach bekannt und eine solche Kette von Prozessen wird eben nicht mehr von einem einzelnen wirkenden Stoffe abhängen, und deshalb auch niemals mit einem einzelnen Fermente ausserhalb des Organismus zu erzielen sein. Ferner aber kann ein Stoff innerhalb der Zelle recht wohl zu Wirkungen befähigt sein, die er in einem Reagensglase nicht ohne weiteres zu vollbringen vermag, weil diosmatische Eigenschaften, Druckzustände und noch gar vielfache Verhältnisse in der Zelle mitwirkende Faktoren in Prozessen des Stoffwechsels abgeben. 1) Die Gesamtheit aller dieser zusammengreifenden Faktoren will eben berücksichtigt sein, wenn es sich um Aufklärung eines an das Leben der Zelle geketteten Prozesses handelt.

Wie schon gesagt, umfasst der gesammte Stoffwechsel mannigfache, im allgemeinen sowohl extracellular, wie intracellular verlaufende Prozesse und beide greifen sehr gewöhnlich auch da zusammen, wo niedere Organismen Gährung erzeugen. Als Gährung wollen wir nach altem Sprachgebrauche die durch niedere Organismen vermittelten chemischen Umwandlungen von organischen Stoffen bezeichnen, gleichviel ob Spalt- oder Sprosspilze dabei thätig sind und welche Produkte entstehen; es ist ja auch ganz üblich, von verschiedenen Gährungen, von Alkohol-, Milchsäure-, Buttersäure-Gährung u. s. w. zu reden. Die Gährung in diesem Sinne umfasst also die Gesamtheit aller Prozesse, welche bei der chemischen Umwandlung gegebener Stoffe thätig sind, sowohl die, welche sich innerhalb wie ausserhalb der Zellen vollziehen. Inbegriffen sind also auch die Produkte der intramolecularen Athmung, welche, wie z. B. bei der Alkoholgährung, wohl die vorherrschenden, vielleicht aber niemals die einzigen Stoffe sind, die bei einer Gährung erzeugt werden.

Wenn auch die Gährungsprodukte nicht alle direkt der intramolecularen Athmung entspringen — was übrigens auch für die in höheren Pflanzen bei Sauerstoffabschluss gebildeten Produkte gilt — so sind doch die Gährungsvorgänge für Einsicht in die intramoleculare Athmung in jeder Hinsicht von ganz besonderer Wichtigkeit. Das Wesen der intramolecularen Athmung bleibt aber, wie die Erfahrung lehrt, bei den höheren Pflanzen dasselbe und thatsächlich sind auch die Gährungspilze durch Bindeglieder vollständig mit den Pflanzen verknüpft, welche wohl auf Kosten der in ihnen vorhandenen Stoffe intramoleculare Athmung ausführen, in der sie umgebenden Lösung indess keine Gährung zu bewirken vermögen. Nach Brefeld 2) ist schon bei den verschiedenen Arten des Genus *Mucor* die Gährwirkung graduell verschieden, bei *Oidium* wird auch noch Alkohol in der umgebenden Zuckerlösung gebildet, wenn Sauerstoff abgeschlossen wird, während bei *Penicillium* und *Mycoderma*, anderen Schimmelpilzen, die Alkoholgährung auf Stoffe beschränkt zu bleiben scheint, welche bereits in den Zellen vorhanden waren, als der fernere Zutritt von Sauerstoff verhindert wurde. Wie schon mitgetheilt, erzeugen ebensowohl höhere Pilze, wie blühende Pflanzen Alkohol und Kohlensäure, wenn sie in sauerstofffreien Raum gebracht werden.

Bei der durch Sprosspilze vermittelten Alkoholgährung entsteht neben Alkohol immer eine gewisse Menge anderer Körper, von denen Glycerin, organische Säuren,

1) Vergl. hierüber meine Osmotische Untersuchungen 1877, S. 163 ff.

2) Diese Jahrbücher 1876, Bd. V, S. 324.

Aetherarten und andere Alkoholarten hier genannt sein mögen. Die Menge dieser Nebenprodukte ist nach Brefeld ansehnlicher bei der durch minder wirksame Schimmelpilze erzeugten Gährung und auch in Früchten und anderen Theilen von Phanerogamen bilden sich neben Alkohol ähnliche Produkte ziemlich reichlich bei intramolecularer Athmung. Aethylalkohol ist aber bisher stets beobachtet und nur Spaltpilze erzeugen sehr gewöhnlich Gährungsvorgänge, bei denen jener nicht entsteht. Doch ist in dieser Hinsicht keine absolute Schranke zwischen der Wirkung der Spaltpilze und Sprosspilze gezogen, denn in geringer Menge fand Fitz¹⁾ Aethylalkohol bei der durch einen Spaltpilz vermittelten Gährung des Glycerins, wobei ein anderer Alkohol, der Butylalkohol, in erheblicher Menge auftritt, welcher in minimaler Menge auch in der gewöhnlichen Alkoholgährung Entstehung nimmt.²⁾

Die durch Spaltpilze gelieferten Gährprodukte sind mannigfacher Art, wie schon die nach ihrem Hauptprodukte verschieden benannten Gährungen aussagen, welche sämmtlich, ausser der Alkoholgährung, durch Spaltpilze vermittelt werden. Die Produkte fallen hier nicht nur nach specifisch differenter Wirkung dieser Organismen, und nach Natur des zu vergärenden Stoffes verschieden aus, sondern es kommen auch noch andere Umstände für das erzielte Resultat in Betracht. Insbesondere spielen hier sicher oft Prozesse eine Rolle, welche ausser der intramolecularen Athmung vor sich gehen, sei es, dass sie von dieser ganz unabhängig sind, ihr vorausgehen oder auf dem Fusse folgen. Es kann hier nicht in meiner Absicht liegen auf diese Verhältnisse einzugehen und es mag der Hinweis genügen, wie u. a. secernirte Fermente öfters eine hervorragende Rolle spielen, wie aber auch Produkte der Gährung weitere Stoffmetamorphosen erzeugen können. In dieser Hinsicht sei nur auf die Entstehung von Wasserstoff in manchen Gährungsvorgängen hingewiesen, der in status nascens energisch reducirend wirksam ist. Neben Kohlensäure kommen unter den gasförmigen Produkten verschiedener Gährungsvorgänge Wasserstoff, Kohlenoxyd, Schwefelwasserstoff, Kohlenwasserstoffe u. a. vor.³⁾ Die nicht flüssigen Hauptprodukte sind noch manigfaltiger und nicht nur organische Säuren, sondern auch Kohlenhydrate, Alkohole u. a. können gebildet werden.

Wie die Natur des zu verarbeitenden Stoffes für die Produkte massgebend ist, lehren nicht nur vielfache Thatsachen, welche über Spaltpilz-Gährung bekannt sind, sondern auch die von Müntz⁴⁾ mit Hutpilzen gewonnenen Resultate. Unter diesen finden sich solche, welche von Zuckerarten nur Trehalose enthalten, die wie Rohrzucker zusammengesetzt ist, während andere Mannit führen, der reicher an Wasserstoff ist, als ein Kohlenhydrat. Nach Abschluss des Sauerstoffs entsteht in sämmtlichem Alkohol in nicht unerheblicher Menge, während aber die nur Trehalose enthaltenden Hutpilze, z. B. *Agaricus sulfureus*, von Gasen allein Kohlensäure bilden, entsteht neben dieser Wasserstoff, wenn Mannit, wie z. B. bei *Agaricus campestris* das Material für die intramoleculare Athmung liefert. Nimmt man hier an, dass die Alkoholbildung selbst in beiden Fällen

1) Berichte der chem. Gesellschaft 1876, Bd. 9, S. 1348.

2) Vergl. Schützenberger, Die Gährungserscheinungen 1876, S. 27.

3) Nach L. Bourtoix (Comptes rendus 1878, Bd. 86, S. 607) entsteht bei Milchsäuregährung keine Kohlensäure. Doch handelt es sich hier auch nach diesem Forscher um einen Stoffumsatz, durch den Wachsthum der wirkenden Spaltpilze nicht vermittelt werden kann, wenn Sauerstoff abgeschlossen ist.

4) Annal. de chim. et de physique 1876, V ser., Bd. 8, S. 67.

übereinstimmend verläuft und Alkohol und Kohlensäure Ursprung giebt, so würde die Wasserstoffentwicklung daher rühren, dass der Mannit zunächst zu einem Kohlenhydrat wurde. Mit dieser Andeutung will ich es hier bewenden lassen und zugleich schon an dieser Stelle darauf hinweisen, dass mit Zutritt von Sauerstoff nicht nur die Alkoholbildung, sondern auch die Entwicklung von Wasserstoff unterbleibt. In den Beobachtungen von Müntz finden übrigens auch ältere sich widersprechende Angaben über Wasserstoffentwicklung aus Hutzpilzen eine vermittelnde Erklärung.

Wenn wir nun die Thatsache beachten, dass die Entstehung von Alkohol und ebenso von anderen Produkten der intramolecularen Athmung unterbleibt, wenn Sauerstoff in genügendem Maasse Zutritt findet, so bieten sich nur zwei principiell verschiedene Möglichkeiten. Entweder müssen erst in Folge des Sauerstoffmangels die molecularen Umlagerungen in's Leben treten, welchen die Produkte der intramolecularen Athmung ihre Entstehung verdanken, oder jene molecularen Umlagerungen dauern auch während der Sauerstoffathmung fort, nur kommen die bisherigen Produkte intramolecularer Athmung nicht mehr zum Vorschein, weil sie, wie sie entstehen wollen, schon weiter oxydirt werden. Im ersten Falle ist die intramoleculare Athmung eine vicarirende Thätigkeit und so ist die Sache bisher immer, namentlich mit Rücksicht auf Gährungspilze angesehen worden, nach unserer Auffassung aber, welche schon eingangs ausgesprochen wurde, wird jene intramoleculare Thätigkeit die Ursache der Sauerstoffathmung.

Orientiren wir uns jetzt zunächst über den thatsächlichen Erfolg des Sauerstoffzutrittes. Abgesehen von den Gährungspilzen unterbleibt die Bildung von Alkohol überhaupt, wenn nicht der Sauerstoffzutritt ganz oder wenigstens sehr weitgehend gehemmt ist. Auch Hefe reisst den Sauerstoff, wo er ihr geboten ist, sehr energisch an sich, doch geht die Alkoholgährung auch bei Luftzutritt und selbst dann noch weiter, wenn Luft oder Sauerstoff durch die Gährflüssigkeit geleitet wird.¹⁾ Dennoch gelang es Brefeld²⁾ in einer gährungsfähigen Flüssigkeit eine erhebliche Hefemenge zu erzielen, ohne dass Alkohol entstand, indem er Sorge trug, dass in einem mit Bierwürze gefüllten Kolben immer nur eine kleine Hefemenge vorhanden war und so der in der Flüssigkeit gelöste Sauerstoff das Bedürfniss nach diesem Gase in einer jeden einzelnen Hefezelle befriedigen konnte. Aus der feststehenden Thatsache, dass Hefe, wie übrigens auch andere Schimmelpilze, mit Aethylalkohol als Nährmaterial bei Luftzutritt zu wachsen und folglich diesen auch mit Sauerstoff zu verathmen mag, ergibt sich als nothwendige Folge, dass Hefe keinen Alkohol bei Luftzutritt bilden kann, wenn durch mangelnden Vorrath an vergärbarem Materiale oder durch

1) Solche Experimente wurden u. A. angestellt von A. Mayer, Müntz.

2) Diese Jahrbücher 1874, Bd. III, S. 32. — Schon Saussure (*Mémoires d. l. soc. d. phys. et d'histoire nat. de Genève* 1833, Bd. 6, S. 567) machte, von einem ganz richtigen Gedankengange geleitet, einen Versuch, um Luftzutritt zu den Hefezellen zu befördern, indem er mit Zuckerköcher, in der Hefe sich befand, Bimsstein tränkte. Nach unserem Autor wurde jetzt, wie er es erwartet hatte, für den aufgenommenen Sauerstoff ein gleiches Volumen Kohlensäure producirt und Saussure meint, dass Alkohol dabei nicht entstanden sein dürfte, wofür freilich ein sicherer Beweis nicht erbracht wird. Die erwähnte Volumgleichheit spricht freilich sehr zu Gunsten dieser Ansicht.

sonstige Umstände die Gährthätigkeit herabgedrückt wird, während die Sauerstoffathmung in genügendem Maasse fortbesteht. Ebenso ist es durch Pasteur's Arbeiten bekannt, dass Spaltpilze die eigenen Gährungsprodukte verarbeiten, indem sie von denselben unter Mitwirkung der Sauerstoffathmung leben und demgemäss müssen auch hier nothwendig Bedingungen herstellbar sein, unter denen die Sauerstoffathmung die Gährthätigkeit überwiegt und eine Gährung, soweit sie von intramolecularer Athmung direkt oder indirekt abhängig ist, gar nicht beobachtet wird. Thatsächlich hat denn auch Pasteur¹⁾ gefunden, dass z. B. die Buttersäuregährung mit genügender Luftzufuhr unterdrückt werden kann. Aus gleichem Grunde hört mit ausreichender Luftzufuhr die Entwicklung anderer Gase als der Kohlensäure auf, falls solche bei einer Gährthätigkeit entstehen, und es ist auch schon mitgetheilt, wie die Mannit führenden Hutzpilze Wasserstoff nur dann bilden, wenn die Sauerstoffathmung aufgehoben ist.

Wird also die durch Hefe oder durch Spaltpilze erzeugte Gährung bei Luftzutritt nicht ganz unterdrückt, so ist dieses nur eine Folge des Verhältnisses in welchem hier die besonders energisch thätige intramoleculare Athmung zu der faktisch stattfindenden Sauerstoff-Athmung steht²⁾ Dem entsprechend gelingt es leicht in den weniger intensive Alkohol-Gährung erzeugenden Arten des Genus *Mucor* durch Luftzufuhr die Gährung aufzuheben und um solche in zuckerhaltiger Flüssigkeit bei dem auch nur schwächer wirksamen *Oidium lactis* zu erzeugen, bedarf es schon eines künstlich gehemmten Luftzutrittes.³⁾ Demnach unterdrückt genügende Sauerstoffzufuhr in allen Pflanzen die merkbare Entstehung gewisser Produkte, welche ausser Kohlensäure durch intramoleculare Athmung gebildet werden, sei es dass sie unmittelbar, oder als eine Folge dieser entstehen. Für den uns zunächst interessirenden Zusammenhang zwischen der intramolecularen und der Sauerstoffathmung ist es, so weit es das Wesen der Sache anbelangt, von ganz untergeordneter Bedeutung, ob nur die Kohlensäure in beiden Athmungsvorgängen gemeinsames Produkt ist, oder ob auch sonst noch Körper in beiden Fällen entstehen. Eine Entscheidung dieser subtileren Frage erfordert eine genaue Kenntniss sämmtlicher in den Athmungsvorgängen gebildeter Stoffe, wie sie uns zur Zeit nicht zu Gebote steht.

Aus den über Gährung mitgetheilten Thatsachen folgt sicher, dass Sauerstoffathmung und intramoleculare Athmung nebeneinander verlaufen, dass auch in derselben Zelle beide gleichzeitig in Thätigkeit sein können. Denn wenn ein Luftstrom durch eine gährende Flüssigkeit getrieben wird, welcher die in nicht einmal zu grosser Menge vorhandenen Hefezellen herumwirbelt, findet jede sicher auch eine gewisse Menge von Sauerstoff, deren sie sich vermöge der energischen Anziehungen zu diesem bemächtigt. Was hier bei noch reichlicher Sauerstoffzufuhr und übrigens auch erheblicher Sauerstoffathmung vor sich geht, ist für andere Pflanzen in analoger Weise zu erreichen, wenn der Zutritt von Sauerstoff in genügendem Maasse herabgedrückt wird. Auch dieses ist eine Folgerung, welche durch das schon mitgetheilte auf sicheren Füssen steht, die aber auch durch die Erfahrung vollkommen bestätigt wird. Wenn man die zahlreichen gasometrischen Belege durchmustert, welche seit Saussure's bah-

1) Comptes rendus 1863, Bd. 56, S. 1192; Etude sur la bière 1876, S. 292.

2) Beweise für die neben der Gährung energische Sauerstoffathmung erbrachte Pasteur, Comptes rendus 1861, Bd. 52, S. 1262; Etude sur la bière 1876, S. 242, sowie andere Forscher.

3) Vgl. Brefeld's Arbeiten in diesen Jahrbüchern 1876, Bd. V, S. 323.

brechenden Arbeiten über Athmung namentlich von Phanerogamen und deren Theile vorliegen, so ergeben diese ganz gewöhnlich eine Zunahme des Gasvolumens, wenn der Sauerstoffgehalt in der umgebenden Luft auf ein geringes Maass gesunken war, auch für solche Objekte bei denen eine solche Volumänderung nicht eintrat, solange die umgebende Luft reich an Sauerstoff war. Mehrfach zeigen denn auch analytische Belege, wie die Volumvergrösserung davon herrührt, dass die ausgehauchte Kohlensäure einen grösseren Raum einnimmt, als der aufgenommene Sauerstoff und eben in diesen Resultaten, deren Richtigkeit ich selbst bestätigen kann, liegt der Beweis, dass die intramoleculare Athmung neben der Sauerstoffathmung thätig war. Denn die intramoleculare Athmung für sich bildet ja Kohlensäure, die nach Aussen tretend das Volumen vergrössert und gleichzeitig geht Sauerstoffathmung von statten, welche es in abgesperrter Luft endlich dahin bringt, dass jede nachweisbare Spur von Sauerstoff in dieser verschwunden ist. Thatsächlich hat auch Pasteur in einem Apfel, der zuvor an Luft gelegen hatte, Alkohol in geringer Menge nachweisen können welcher hier offenbar in inneren Zellen seine Entstehung nahm, zu welchen Sauerstoff nur sehr beschränkten Zutritt fand. Nach den Erfahrungen über die Kohlensäureentwicklung können wir ruhig voraussagen, dass auch sonst noch in Pflanzen Alkohol zu finden sein muss, wenn die Sauerstoffathmung stark eingeschränkt wurde. Für Pflanzentheile von Phanerogamen ist dieses noch nicht weiter experimentell verfolgt, für Hefe ist die Thatsache der Alkoholbildung neben Sauerstoffathmung schon mitgetheilt und auch *Mucor*-Arten ergeben das Gleiche, wie aus den Experimenten mit diesen Organismen hervorgeht, die von Fitz, Pasteur und Brefeld vorliegen, in denen zum Theil Luftzutritt nicht ganz abgeschlossen war.

Die Erfahrung lehrt also, dass Produkte der intramolecularen Athmung neben der Sauerstoffathmung aber in um so beschränkterer Menge entstehen, je mehr Sauerstoff zugeführt wird, bis endlich mit genügender Sauerstoffzufuhr von jenen Produkten nichts mehr zu finden ist. Dabei werden dieselben Stoffe, wie z. B. Stärke oder Zucker verbraucht, gleichviel ob der Sauerstoff ganz fehlt oder im reichsten Maasse vorhanden ist. Solch ein Verhalten kann aber keinen Zweifel lassen, dass die Stoffwechselprozesse, welche bei Fehlen des Sauerstoffs zu den Produkten der intramolecularen Athmung führen, auch während der Sauerstoffathmung fort dauern, ja dass sie eine und zwar eine ganz wesentliche Ursache der Sauerstoffathmung sind. Im vorausgehenden Stoffwechsel liegt ja in jedem Falle die primäre Ursache der Sauerstoffathmung, wie das auch schon früher als eine einfache logische Consequenz dargestellt wurde, denn durch den Stoffwechsel, durch moleculare Umlagerungen müssen die Dispositionen geschaffen werden, um Stärke oder anderes zu verarbeitendes Material dem Angriff des Sauerstoffs zugänglich zu machen und die intramoleculare Athmung, wie sie bei Ausschluss des Sauerstoffs zum Ausdruck kommt, kennzeichnet eben solch einen Stoffwechsel, durch welchen die Sauerstoffathmung veranlasst wird. Ob nun, wenn diese thätig, der ganze Stoffwechsel sich so abwickelt, wie bei Ausschluss von Sauerstoff, ob beispielsweise Alkohol entsteht, aber wie er sich bildet verbrannt wird, oder ob es so weit nicht kommt, weil eine Kette von Prozessen vorliegt, in welche schon in früheren Phasen der Sauerstoff eingreift ist nicht sicher zu entscheiden, doch sind es in jedem Falle gleiche Ursachen, aus welchen sowohl die intramoleculare Athmung, wie auch die Sauerstoffathmung hervorgeht, und um diesen genetischen Zusammenhang

zu kennzeichnen, ist es erlaubt zu sagen: die intramoleculare Athmung ist die Ursache der Sauerstoffathmung.

Dieser den genetischen Zusammenhang zwischen intramolecularer Athmung und Sauerstoffathmung bezeichnende Ausspruch bleibt vollgültig bestehen, wenn ein mit Abspaltung von Kohlensäure vor sich gehender Prozess nicht der einzige ist, welcher Bedingungen für die Sauerstoffathmung schafft, wie wir ja auch nicht wissen, ob die intramoleculare Athmung einen einzelnen oder einigen nebeneinander verlaufenden Prozessen entspringt. Auch ist es völlig verträglich mit obigem Ausspruch, wenn ein Sauerstoffüberträger mitwirkt. Sobald wir nach dem näheren Verlauf dieser Athmungsprozesse fragen, dann stossen wir überhaupt auf Fragen, die bei der derzeitigen Kenntniss der Sache nicht zu beantworten sind. So müssen wir es noch unentschieden lassen, ob die molecularen Umlagerungen an sich so energische Affinitäten zum neutralen Sauerstoff entwickeln, dass dieserhalb die Verbrennung eingeleitet wird, so wie der flüssige Phosphorwasserstoff, wie er entsteht, auch an der Luft in Flammen aufgeht, oder ob ein Sauerstoffüberträger in irgend einer Weise mitwirken muss, in jenem Sinne etwa wie der Platinschwamm in der Zündmaschine das entwickelte Wasserstoffgas in Flammen setzt, oder ob beide Umstände bei der Sauerstoffathmung zusammenwirken. Thatsache ist freilich, dass es ausreicht, wenn der lebensthätigen Zelle nur neutrale Sauerstoffmolecüle geboten werden, aber ob nicht im Protoplasma der Sauerstoff in einem analogen Sinne wie im Blute gebunden wird, ob nicht ausserdem Sauerstoffüberträger, gleichviel in welcher Weise, in der Sauerstoffathmung mitspielen, das folgt aus jener Thatsache nicht.

Kommen wir jetzt noch einmal auf das schon erwähnte Faktum zurück, dass Sprosspilze und Schimmelpilze bei Sauerstoffzufuhr Aethylalkohol zu verarbeiten und zu verathmen vermögen. Hält man nun solche Pilze zunächst in sauerstofffreiem Raume, um sie dann der Luft auszusetzen, so ist die Möglichkeit gegeben, dass ein Zuckertheilchen zuerst durch intramoleculare Athmung zu Kohlensäure und Alkohol gespalten und später dann dieser durch Sauerstoffathmung zu Kohlensäure und Wasser verbrannt wurde. Intramoleculare Athmung und Sauerstoffathmung folgen jetzt zeitlich getrennt aufeinander, ohne dass übrigens der Alkohol den Ort seiner Entstehung in der Zelle notwendig verlassen haben muss. Ob in den Zellen höherer Pflanzen gleiches zu erzielen ist, wurde bis jetzt nicht geprüft, doch muss es sehr wahrscheinlich scheinen. Jedenfalls aber ist bei Spaltpilzen intramoleculare Athmung und Sauerstoffathmung in ganz analoger Weise in zwei aufeinanderfolgende Akte zerlegbar, da jene bei Sauerstoffzutritt ihre eigenen Gährprodukte weiter verarbeiten und verathmen.

Hiernach ist es nun in der That möglich, dass auch bei Anwesenheit von Sauerstoff die intramoleculare Athmung bis zur Bildung von Alkohol oder allgemein bis zur Bildung der Endprodukte durchlaufen wird, welche dann, wie sie entstehen, weiter oxydirt werden. Dann wäre aber durch das Experiment zeitlich trennbar, was unmittelbar aneinandergekettet, während der Sauerstoffathmung in der Pflanze verläuft. Dass es wirklich so sein muss, wird freilich durch die angeführten Experimente nicht streng bewiesen, doch muss ein solcher Verlauf allerdings wahrscheinlich erscheinen und es ist jedenfalls zulässig und für das Verständniss am einfachsten, wenn wir fernerhin den genetischen Zusammenhang zwischen intramolecularer und Sauerstoffathmung in der besagten Weise auffassen. Dann entstammt beispielsweise bei Verathmung eines Zucker-

theilchens ein Theil der entstehenden Kohlensäure der bei der intramolecularen Athmung vor sich gehenden Umlagerung und nur der übrige Theil entsteht durch die vom Eingriff des Sauerstoffgases abhängige Oxydation.

Die Fähigkeit der lebendigen Zelle fertig gebildeten Alkohol weiter zu verbrennen, führt noch auf eine andere Vermuthung hin. Es muss nämlich wahrscheinlich erscheinen, dass nicht mit der intramolecularen Umlagerung selbst zugleich die Ursache der Oxydation der entstehenden verbrennlichen Produkte gegeben ist, sondern dass diese Oxydation durch eine besondere Thätigkeit vermittelt wird. Hier liegt es denn nahe, an einen als Sauerstoffüberträger thätigen Körper zu denken.

Nothwendig müssen durch die molecularen Umlagerungen Affinitäten zum Sauerstoff entwickelt werden, weil jene ja die Ursache der Sauerstoffathmung sind. Solche geben sich auch kund durch die energischen Reduktionen, welche die Produkte der intramolecularen Athmung bei Abschluss von Sauerstoff da anzeigen, wo die Natur der verarbeiteten Stoffe, sowie der Modus der Zerspaltung solches zulassen. In jedem Falle müssen ja Verwandtschaftskräfte zum Sauerstoff bei den intramolecularen Umlagerungen wirksam sein, um Wasserstoff in Freiheit zu setzen oder auch um Nitrate zu Nitriten, schwefelsaure Salze zu Schwefelmetallen zu reduciren. Aber aus solchen Resultaten erfahren wir eben nur, dass thatsächlich solche energische Verwandtschaften zum gebundenen Sauerstoff zur Geltung kommen, ob aber der Wasserstoff bei dem Akte der intramolecularen Umlagerungen selbst abgespalten wird, oder ob derselbe etwa entsteht, weil durch die intramoleculare Athmung Sauerstoff-Affinitäten erzeugt werden, welche einem anderen Körper den Sauerstoff, sei es direkt oder durch Vermittelung eines Ueberträgers, entreissen, darüber sagt uns die Thatsache der Wasserstoffentwicklung nichts. Dass aber in letzterer Weise Reductionen vorkommen, bezeugt die Reduction von Nitraten zu Nitriten, welche durch Spaltpilze sehr energisch bewirkt wird und wohl, nach unvollkommenen Beobachtungen, eine allgemeine Eigenschaft des lebensthätigen Protoplasmas ist, wenn die Sauerstoffathmung unterdrückt wurde. Und wenn mit Zutritt von Sauerstoff die Entwicklung von Wasserstoff unterbleibt, so liegt dann hier die Möglichkeit vor, dass dieser im status nascens oxydirt wurde oder dass der Wasserstoff aus seiner Verkettung mit anderen Atomen gar nicht herausgerissen wird, weil die Affinitäten, die solches herbeiführten, jetzt durch den hinzukommenden Sauerstoff befriedigt werden.

Weiter will ich diese und ähnliche Fragen nicht verfolgen, da ich in obiger Discussion ohnehin nur andeuten wollte, wie bei richtiger Fragestellung sich auch die Aussichten eröffnen, den wirklichen Verlauf des in der Athmung sich abspielenden Stoffwechsels näher erschliessen zu können. Wenn dabei Reduktionen und Oxydationen gleichzeitig und nebeneinander in der Zelle verlaufen, so liegt hierin durchaus kein Widerspruch, denn zahlreiche chemische Reaktionen bieten analoge Verhältnisse und bekannt ist es ja, wie gebundener Sauerstoff vermöge wechselseitiger Wirkungen von einem Körper an sich gerissen werden kann, welcher nicht im Stande ist, das neutrale Sauerstoffmolecul zu zerreißen.

Betrachten wir die lebendige Zelle, während ihr Sauerstoff zu Gebote steht, als ein einheitliches Ganzes, so erscheint sie uns in Rücksicht auf den verarbeiteten Stoff als ein Mittel, Stärke, Zucker oder andere Körper zu oxydiren, nöthigenfalls zu Kohlensäure und Wasser zu verbrennen. So vollständig ist freilich die Oxydation nicht immer, und unter Anderem bietet die Essiggährung

ein Beispiel partieller Oxydation in ausgedehnterem Maasse dar. Aus Aethylalkohol entsteht hier durch partielle Oxydation Essigsäure, welche indess dieselben Spaltpilze weiter zu Kohlensäure und Wasser verbrennen können, wenn Sauerstoff in ausreichendem Maasse zugeführt wird und sonst keine hemmenden Faktoren eingreifen. Auch diese Umwandlung, welche durch Spaltpilze vermittelt wird, sehen wir als eine Gährung, gemäss der früher gegebenen Definition an, und weil freier Sauerstoff hier mit eingreifen muss, wollen wir dieselbe mit Schützenberger „Oxydationsgährung“ nennen.

Die Essigsäure ist eben so gut ein Produkt des Stoffwechsels von Spaltpilzen, wie es der Alkohol bei der durch Hefe vermittelten Gährung ist. Demgemäss erlischt auch, wie es Pasteur (1861) vollkommen sicher stellte, die Fähigkeit Essigsäure zu bilden mit dem Leben der Spaltpilze¹⁾. Urtheilen wir nur nach der Wirkung, so erscheinen uns die Spaltpilze als Sauerstoffüberträger gerade so gut, wie Platinmohr, durch welchen Alkohol gleichfalls zu Essigsäure oxydirt werden kann. Wie es Aufgabe des Chemikers ist, zu erforschen, in welcher Weise Platinmohr bei jener Oxydation funktionirt, so ist es Aufgabe des Physiologen, zu erforschen, in welcher Weise die Spaltpilze bei dem in den Ausgangs- und Endprodukten übereinstimmenden Prozess funktioniren und eben die sichere Erfahrung, dass mit dem Leben den Spaltpilzen auch die Fähigkeit der Essigsäurebildung verloren geht, zeigt, dass es sich hier um eine streng physiologische Frage handelt. Die Einwendungen, welche namentlich von Liebig gegen die Essigsäurebildung durch Spaltpilze gemacht wurden, treffen, vom physiologischen Standpunkte angesehen, gar nicht den Kern der Sache. Denn die nächste Frage ist doch nur, ob auch Spaltpilze die Fähigkeit haben, Essigsäure zu bilden, und ist einmal dieses sicher gestellt, so ist damit die Frage, wie die Spaltpilze dabei funktioniren, in allen Fällen aufgeworfen, gleichviel, ob dem Chemiker einige oder hunderte von Wegen zu Gebote stehen, um Alkohol in Essigsäure zu verwandeln. Auch Stärke kann man leicht zu Kohlensäure und Wasser verbrennen, und doch ist damit nicht im Geringsten aufgeklärt, wie die gleiche Endprodukte liefernde Oxydation im Organismus verläuft, in dem die Sauerstoffathmung an das Leben gekettet ist.

Wird die Sauerstoffathmung von der intramolekularen Athmung bedingt, so macht jene doch auch Rückwirkungen auf diese geltend. Denn von der Sauerstoffathmung ist die Thätigkeit und der Zustand der Pflanze, von diesen Verhältnissen aber wieder die intramolekulare Athmung abhängig, und wenn mit anhaltender Entziehung von Sauerstoff das Leben einer Pflanze erlischt, so ist unter allen Umständen auch die intramolekulare Athmung vernichtet, welche nur im lebenden Organismus thätig ist. Bei solchen wechselseitigen Beziehungen ist es selbstverständlich, dass auf Grund der einerseits bei Sauerstoffabschluss, andererseits bei Sauerstoffzutritt gewonnenen Beobachtungen nicht etwa quantitative Vergleiche hinsichtlich des in der Athmung verbrauchten Materials oder der gebildeten Kohlensäure angestellt werden können, welche bestimmte Schlüsse über das Verhältniss und den Zusammenhang der intramolekularen Athmung und der Sauerstoffathmung ermöglichen würden. Für höhere Pflanzen können wir mit Sicherheit voraussagen, dass nach Sauerstoffentziehung unter sonst gleichen Verhältnissen weniger Material durch Athmung verarbeitet wird, als es

1) Bestätigung lieferten W. v. Knierim und A. Mayer. Die landwirthschaftlichen Versuchsstationen 1873, Bd. 16, S. 305.

bei Zutritt von Sauerstoff der Fall ist, und gleiches wird endlich überall eintreffen, wo mit Sauerstoffmangel der Organismus seinem Tode entgegen geht. Dass dieses auch durch die Erfahrungen bestätigt wird, will ich nicht weiter darthun. Wie ferner secundäre Processe es mit sich bringen können, dass die Aktionen während der intramolecularen Athmung im Vergleiche mit denen in der Sauerstoffathmung sich weiter von einander unterscheiden, als es durch den Eingriff des Sauerstoffs allein bedingt würde, ist schon aus früher Mitgetheiltem zu entnehmen.

Die Athmung mit und ohne Sauerstoff ist natürlich auch abhängig von äusseren Verhältnissen, welche, wie Temperatur u. a. hemmend oder fördernd wirken. Doch will ich auf solche Beziehungen zur Aussenwelt hier nicht eingehen und nur die Bedeutung der partiären Pressung des Sauerstoffs für die Athmung kurz beleuchten.

Die Sauerstoffathmung ist in ziemlich weiten Grenzen von dem Sauerstoffgehalt der Umgebung unabhängig, eben weil die in der Pflanze thätigen Prozesse die Ursache der Athmung sind, weil durch die entwickelten Affinitäten die Sauerstoffmoleculë hineingerissen werden. Natürlich kann der Bedarf an Sauerstoff nicht mehr gedeckt werden, wenn der Sauerstoffgehalt der Umgebung allzu gering wird, doch scheint eine Landpflanze noch wesentlich wie in gewöhnlicher Luft zu athmen, wenn der Sauerstoffgehalt auf etwa 12 pCt. herabgedrückt wird, und anderseits hat eine Steigerung des Sauerstoffgehaltes zunächst einen jedenfalls nur geringen Einfluss auf die Intensität der Athmung. Rischavi¹⁾ fand sogar in reinem Sauerstoff die Athmung von Keimpflanzen nicht stärker als in gewöhnlicher Luft, doch dürften in dieser Hinsicht sich nicht alle Pflanzen gleich erhalten, da Saussure, wie auch Grischow eine etwas gesteigerte Athmung in Sauerstoffgas fanden und nach de Vrolik und de Vries wird die von der Sauerstoffathmung abhängige Temperatur der Keule von *Colocasia odora* (Aroidee) in reinem Sauerstoffgas merklich gesteigert.

Wird aber Sauerstoff oder Luft comprimirt, um so eine noch höhere partiäre Pressung des Sauerstoffs zu erzielen, als sie reiner Sauerstoff unter gewöhnlichem Luftdruck ausübt, so vermindert sich mit gesteigertem Sauerstoffdruck die Athmung und bei noch höherer partiärer Pressung wird sogar der Tod der Pflanzen herbeigeführt. P. Bert²⁾ fand, dass Spaltpilze zu Grunde gingen, wenn die über einer gährungsfähigen Flüssigkeit befindliche sauerstoffreiche Luft so comprimirt wurde, dass der partiäre Druck des Sauerstoffs derselbe war, wie in gewöhnlicher Luft, welche durch einen Druck von 23 bis 44 Atmosphären comprimirt ist und ebenso starben schon bei schwächerer partiärer Pressung Keimpflanzen ab. Daraus ergibt sich von selbst, dass hiermit auch die Athmung aufhört und direkte Versuche zeigen, dass Keimpflanzen weit weniger Sauerstoff consumirten, wenn sie in einem Raume sich befanden, in welchem der partiäre Druck des Sauerstoffs dem in einer durch 11 Atmosphären comprimirten Luft entsprach.³⁾ Unter solchen Umständen wuchsen die Keimpflänzchen weit langsamer als unter gewöhnlichem Luftdruck; da aber Bert nur den während einiger Tage verbrauchten Sauerstoff bestimmte, so ist freilich ein sicheres Vergleichsmaass über die Athmungsintensität bei gewöhnlicher und bei erhöhter Sauerstoff-

1) Die landwirthschaftlichen Versuchsstationen 1876, Bd. 19, S. 335.

2) Annales de Chimie et de Physique 1876, V ser., Bd. 7, S. 145.

3) Bert, Comptes rendus 1873, Bd. 76, S. 1493 und 1873, Bd. 77, S. 531.

pressung nicht gewonnen, denn die mehr und mehr zunehmende Grössendifferenz der Pflanze und das langsamere Wachstum mit seinen Rückwirkungen muss auch dazu beitragen den Sauerstoffverbrauch geringer für die in comprimirt Luft befindlichen Pflanzen zu machen. Immerhin reichen diese Thatsachen und die Tödtung bei noch höherer partiärer Pressung des Sauerstoffs aus, um zu zeigen, dass jedenfalls die Athmung bei hohem Partial-Druck des Sauerstoffs verlangsamt wird. Zudem erhielt Bert mit Thieren ein ganz analoges Resultat wie mit Pflanzen. Auch hat unser Autor durch vergleichende Versuche mit sauerstoffreicher und sauerstoffarmer Luft dargethan, dass die Ursache nicht in dem gesteigerten Luftdruck überhaupt, sondern in der gesteigerten partiären Pressung des Sauerstoffs liegt. Aus diesem und früher Mitgetheilten ergibt sich von selbst, dass bei irgend einem Partial-Druck des Sauerstoffs die Athmung am ausgiebigsten sein muss, doch muss die spezifische Lage des Optimums erst durch fernere Experimente festgestellt werden.

Ein solches Verhalten gegenüber dem Sauerstoffdruck ist aber nicht eine ausschliessliche Eigenschaft lebender Organismen, sondern vielleicht sogar eine allgemeine Eigenschaft oxydabler Körper. Schon seit alter Zeit ist es bekannt, dass Phosphor in reinem Sauerstoffgas bei gewöhnlicher Temperatur und unter gewöhnlichem Luftdruck sich nicht oder kaum oxydirt und durch Boussingault¹⁾, wie auch durch Pflüger²⁾ ist gezeigt, wie dieses nur durch die zu hohe partiäre Pressung des Sauerstoffs bedingt ist. Auch für andere verbrennliche Körper hat Cailletet³⁾ gefunden, dass die Intensität des Verbrennens mit der Compression der Luft zunächst zunimmt, mit weiterer Zusammendrückung aber abnimmt.

Durch Athmung (im weitesten Sinne des Wortes) werden Betriebskräfte gewonnen, welche für die Thätigkeit vegetabilischer Organismen unentbehrlich sind. Die Sauerstoffathmung ermöglicht allen Pflanzen die Gesamtheit der Funktionen auszuführen, welche für Wachsen und Fortkommen nothwendig sind, ohne freien Sauerstoff vermögen aber nur Gährung erregende Spaltpilze und Sprosspilze in mehr oder weniger weit gehendem Grade zu wachsen. Freilich durch die molecularen Umlagerungen, welche der intramolecularen Athmung zu Grunde liegen, werden allgemein Spannkkräfte (potentielle Energie) in Aktion gesetzt, doch wird durch diese eben nur bei jenen niedersten Organismen die Gesamtheit aller der Funktionen ermöglicht, welche für Zustandekommen eines merklichen Wachsthumms zusammengreifen müssen. Das Wachsthum ist ja die Resultante aus vielen einzelnen Funktionen und wenn auch jenes stille steht, so ist doch deshalb nicht alle Thätigkeit in der Pflanze erloschen. Wie direkt unabhängig von der Sauerstoffathmung in höheren Pflanzen einzelne Leistungen zu Stande kommen, soll erst weiterhin beleuchtet werden, hier aber sei schon darauf hingewiesen, dass auch die intramoleculare Athmung selbst eine ohne Zuthun von freiem Sauerstoff fortschreitende Thätigkeit der lebenden Pflanze anzeigt, denn mit dem Tode steht ja jene intramoleculare Athmung sofort stille.

Die Fähigkeit bei vollkommenem Abschluss von freiem Sauerstoff zu

1) *Agronomie. Chimie agricole et Physiologie* 1868, Bd. 4, S. 302.

2) *Pflüger's Archiv für Physiologie* 1875, Bd. 10, S. 366.

3) *Comptes rendus* 1875, Bd. 80, S. 487.

wachsen und sich zu vermehren ist für die Sprosspilze und Spaltpilze vollkommen sicher gestellt und namentlich vermögen letztere lange Zeit und in sehr ausgedehntem Maasse ihre Vermehrung fortzusetzen. Für Wachsen und Vermehrung nothwendige Betriebskraft wird in diesen Organismen durch intramoleculare Athmung gewonnen und wenn jene keine Gährung zu erzeugen vermögen und damit die intramoleculare Athmung unterdrückt ist, bringen auch Spaltpilze und Sprosspilze kein Wachstum zu Stande. Diese ungemein wichtigen That-sachen sind von Pasteur in den Jahren von 1861 bis 1863¹⁾ vollgültig erwiesen worden und wenn naturgemäss auch unsere Kenntnisse durch fernere Arbeiten Pasteur's und anderer Forscher sich erweiterten, so blieben doch obige wichtige Fundamente nicht nur bestehen, sondern gingen auch siegreich aus den Widersprüchen hervor, welche gegen sie erhoben wurden, wie weiterhin eine historische Skizze zeigen soll. Bevor wir jetzt einen Blick auf die experimentelle Beweisführung werfen, sei vorläufig noch bemerkt, dass sicher die Sprosspilze nicht in allen Entwicklungszuständen, auch wenn sie Gährung erregen, zu wachsen vermögen und dass ohne Sauerstoffzufuhr ihr Wachstum nach einiger Zeit stille steht. Auch dann kann die Gährung noch kräftig fortschreiten, so gut wie ja auch bei höheren Pflanzen kein Wachsen vor sich geht, während die intramoleculare Athmung thätig ist. Vermuthlich verhalten sich in diesen Punkten die Spaltpilze in ganz analoger Weise, doch sind die Erfahrungen hier nicht ausreichend, um die ausnahmslose Gültigkeit solcher Analogie zweifellos hinstellen zu können.

Pasteur führte seine Versuche in den Jahren 1861—1863 in Glaskolben aus, welche in ein engeres Rohr ausgezogen waren. Nachdem der Kolben zum grösseren Theile mit geeigneter Nährflüssigkeit gefüllt war, wurde die Luft durch längeres Kochen, während das offene Rohr unter Quecksilber tauchte, ausgetrieben. Nach dem Erkalten wurde dann durch den Quecksilberschluss eine geringe Menge von Flüssigkeit, die Hefezellen oder Spaltpilze enthielt, in den Kolben gebracht. Es trat nun eine lebhafte Gährung und eine ansehnliche Vermehrung der Gährungspilze ein, und erhebliche Gewichtsmengen dieser konnten nach längerer Zeit gesammelt werden. Wie lange gerade die Vermehrung andauerte, ist nicht sicher diesen Versuchen zu entnehmen, um so weniger, als Pasteur irrigerweise Wachstum der Organismen und Gährung als zwei gleichzeitig erlöschende Vorgänge betrachtete, doch sah Pasteur eine sichtbare Vermehrung der Hefe jedenfalls eine Reihe von Tagen fortschreiten und die fortdauernde Zunahme des aus Spaltpilzen bestehenden Bodensatzes, in den Fällen, wo durch diese verursachte Gährung beobachtet wurde, konnte nicht den geringsten Zweifel lassen, dass die Vermehrung der Spaltpilze jedenfalls Wochen, ja vielleicht Monate lang andauerte.

War nun auch in obigen Versuchen die Möglichkeit nicht ausgeschlossen, dass eine ganz geringe Menge von Sauerstoff durch Kochen aus der Nährflüssigkeit nicht entfernt war und wurde ferner auch eine Spur Sauerstoff mit der minimalen Aussaat der Gährungspilze in den Kolben eingeführt, so schmälert dieses nicht die beweisende Kraft der Versuche, wie Pasteur (1863) mit vollem

1) Die wesentlichen Arbeiten finden sich in *Comptes rendus* 1861, Bd. 52, S. 344 und 1260, ebenda 1863, Bd. 56, S. 416 und 1189; *Bulletin d. l. societe chimique* 1861, S. 61 und 79 (ein Referat darüber in Jahresberichten der Chemie 1861, S. 724). — Die für uns wichtigsten der späteren Arbeiten Pasteurs sind enthalten in *Comptes rendus* 1872, Bd. 75, S. 784 und ebenda 1875, Bd. 80; sowie in dessen Werk *Etude sur la bière* 1876.

Rechte hervorhob. Denn unser Autor hatte ausserdem gezeigt, dass Spaltpilze wie Sprosspilze den freien Sauerstoff, wo er ihnen geboten wird, in so grosser Menge und so energisch aufnehmen, dass in einer abgeschlossenen Flüssigkeit, die solche Organismen enthält, das Sauerstoffgas in kürzester Zeit verschwunden sein muss. Eine kleine Sauerstoffmenge reicht also nicht nur nicht aus, um den Bedarf für die Sauerstoffathmung zu decken, sondern es wird sicher durch die Thätigkeit der Organismen baldigst jeder freie Sauerstoff beseitigt und die lange dauernde und massenhafte Vermehrung musste ohne freien Sauerstoff vor sich gehen.

Pasteur hat aber auch den direkten Beweis geführt, dass Gährung nothwendig ist, um Vermehrung der Hefezellen bei Ausschluss von Sauerstoffgas möglich zu machen. Er brachte nämlich Hefezellen in (zuckerfreies) Hefewasser, dem $2\frac{1}{2}$ pCt. Milchzucker zugesetzt waren und fand nun, dass jene bei Zutritt von Sauerstoff recht wohl wuchsen, ohne indess Alkohol zu bilden, während bei Abschluss von Sauerstoff keine Vermehrung der Hefezellen, aber auch keine Gährung stattfand.¹⁾ Dieser wichtige Versuch, welcher meist nicht beachtet und auch von Brefeld gar nicht berücksichtigt ist, lehrt aber zugleich, dass der Sauerstoffabschluss, wie ihn Pasteur herstellte, vollkommen ausreichend war, um die von Sauerstoffathmung abhängigen Funktionen zu unterdrücken und so wird die Beweiskraft der Experimente Pasteur's, welche ein von freiem Sauerstoff unabhängiges, durch Gährung vermitteltes Wachsen der Gährungsorganismen ergaben, noch auf diesem Wege ganz sicher gestellt.

Wie A. Fitz²⁾ in jüngerer Zeit fand, verhält sich auch Mucorhefe gegenüber Milchzuckerlösung in der mitgetheilten Weise und ebenso wächst nach demselben Autor Mucor racemosus nur bei Zutritt von Sauerstoff, wenn ihm als Nährmaterial milchsaurer Kalk oder Glycerin geboten wird.³⁾

Die das Wachsen und Vermehren ohne Sauerstoff beweisenden Experimente Pasteur's sind von diesem selbst, wie auch von anderen wiederholt, und haben, wo andere Fehler ausgeschlossen waren, stets zu dem von Pasteur gewonnenen Resultate geführt. Die in der Technik abweichenden Ausführungen, welche auch auf einen von Anfang an möglichst vollkommenen Ausschluss von Sauerstoff hinielten, unterlasse ich hier mitzutheilen. Es genüge zu bemerken, dass mit Hefe u. a. M. Traube⁴⁾ und A. Mayer⁵⁾, mit Spaltpilzen G. Hüfner⁶⁾ experimentirte.

Soweit es sich einfach um den Nachweis handelt, dass Gährungsorganismen überhaupt ohne Sauerstoffgas zu wachsen vermögen, verdienen die nach Pasteur's Vorgang mit grösseren Massen ausgeführten Versuche den Vorzug gegenüber der mikroskopischen Beobachtung einzelner, in möglichst sauerstofffreiem Raume eingeschlossener Hefezellen, weil eben in jenem Falle die grosse Zahl der entstehenden Organismen gar bald die letzten Spuren von etwa vorhandenem Sauerstoffgas entfernen und die massenhafte Entstehung von Spaltpilzen oder Sprosspilzen keinen Zweifel über die Beweiskraft des Experimentes lassen können. Das ist weit weniger der Fall, wenn nur einzelne Hefezellen in ab-

1) Pasteur, Jahresbericht der Chemie 1861, S. 724.

2) Berichte der chem. Gesellschaft 1876, IX, S. 1352.

3) Vgl. Fitz l. c. und Berichte d. chem. Gesellschaft 1876, S. 1349 Anmerkung.

4) Berichte d. chem. Gesellschaft 1874, VII, S. 879.

5) Diese Jahrbücher 1875, IV, S. 982.

6) Journal für prakt. Chemie 1876, N. F. Bd. 13, S. 475.

geschlossenen kleinen Kammern cultivirt werden, wie dieses von Brefeld¹⁾ ausgeführt wurde. Doch ist von diesem auch zuletzt zugestanden²⁾, dass Spaltpilze (und *Mucor racemosus*) ohne Sauerstoff wachsen, nachdem er zuvor dieses Faktum verworfen hatte. Die mikroskopische Beobachtung ist natürlich die einzig mögliche, wenn es sich darum handelt im Näheren den Modus des Wachsens und des Vermehrens, sowie die Veränderungen innerhalb der Zelle bei Abschluss von Sauerstoff zu verfolgen und bei solchen Fragen bietet die Benutzung von Culturkammern die bequemste und sicherste Methode.

Wie schon gesagt stellte Pasteur die ungemein wichtige Thatsache fest, dass Hefe und Spaltpilze ohne Sauerstoffgas zu wachsen vermögen, wenn durch Gährung die nöthige Betriebskraft gewonnen wird, die, wo Sauerstoff zugegen ist, auch die Sauerstoffathmung zu gewähren vermag. Darin aber fehlte Pasteur, dass er umgekehrt auch die Gährung als abhängig vom Wachsen ansah und Liebig³⁾ konnte hier, wesentlich schon aus Pasteur's Experimenten über Alkoholgährung darthun, dass Gährung auch ohne Wachstum der Hefezellen möglich ist. Aber Liebig verkannte das physiologisch Wichtigste in Pasteur's Arbeiten, das Verhältniss von Ursache und Wirkung in welchem Gährung und Wachstum stehen, ganz und gar und vom physiologischen Standpunkte betrachtet ist dieses ein ernstlicher Fehler, während Pasteur's Auffassung wesentlich ein unzureichendes Auseinanderhalten von Betriebskraft und dem durch diese vermittelten Wachsen zu Grunde liegt. Wie Liebig nahm auch Brefeld (1873 und 1874) an, durch Gährung könne ein Wachstum der Hefe nicht vermittelt werden, um später (1876) indess, wie schon bemerkt, seine Ansicht aufzugeben.

Nachdem Lechartier und Bellamy⁴⁾ sichergestellt hatten, dass auch in lebenden Theilen der Phanerogamen Alkohol und Kohlensäure bei Abschluss von Sauerstoff entstehen, sprach Pasteur⁵⁾ diesen Prozess mit vollem Rechte als einen der in der Hefezelle vor sich gehenden Gährung ganz analogen und nur quantitativ verschiedenen an, zog also einen Vorgang in bei Sauerstoffabschluss nicht wachsenden Pflanzentheilen zum Vergleiche heran. Doch hat Pasteur weder hier, noch in den bis 1876 erschienenen Arbeiten mit aller Entschiedenheit ausgesprochen, dass er seine Ansicht, die Gährung sei auch immer mit Wachstum der Organismen verknüpft, definitiv aufgegeben habe, was allerdings der Fall zu sein scheint. Jedenfalls war seit Liebig als gewiss anzusehen, dass auch Gährung ohne Wachstum der Hefe möglich ist und, abgesehen von den Gährungsorganismen, findet ja kein Wachstum statt, während die intramoleculare Athmung thätig ist.

Die intramoleculare Athmung bezeichnet allgemein eine moleculare Umlagerung in der lebenden Zelle, bei der die gesammte potentielle Energie (Spannkraft) in den in Wirkung tretenden Körpern eine Abnahme erfährt und so durch die aktuell werdende Energie Arbeit geleistet und Wärme erzeugt werden kann. In der That erwärmen sich auch die bei Abschluss von Sauerstoff gährenden Flüssigkeiten nicht unerheblich und eine schwache Erwärmung

1) Diese Jahrbücher 1874, Bd. III, S. 18.

2) Diese Jahrbücher 1876, Bd. V, S. 296.

3) Sitzungsberichte der Münchener Akademie 1869, Bd. 2, S. 323 und Annalen d. Chem. u. Pharm. 1870, Bd. 153, S. 1.

4) Comptes rendus 1869, Bd. 69, S. 466 und ibid. 1872, Bd. 75, S. 1203.

5) Comptes rendus 1872, Bd. 75, S. 784.

durch intramoleculare Athmung in höheren Pflanzen macht sich schon dadurch bemerklich, dass die Wände der Gefässe, in welchem die Pflanzentheile abgesperrt sind, mit Wassertröpfchen sich beschlagen, wenn innerhalb und ausserhalb dieselbe Temperatur hergestellt ward, auch hat Pasteur¹⁾ direkt eine schwache Erwärmung in Früchten und fleischigen Wurzeln beobachtet, während denselben die Zufuhr von Sauerstoff abgeschnitten war. Die so aktuell werdende Energie vermag indess in den meisten Pflanzen die Gesamtheit der Funktionen, welche zur Ausführung von Wachstum nothwendig sind, nicht zu unterhalten und nur in Spaltpilzen und Sprosspilzen (einschliesslich einzelner Species des Genus *Mucor*) reicht die durch intramoleculare Athmung gewonnene Betriebskraft aus, um Wachstum und Vermehrung zu gestatten und bei Spaltpilzen auch die Ortsbewegungen dieser zu ermöglichen.²⁾

Wie der Mensch durch Explosion von Pulver oder Nitroglycerin ohne Zuthun des freien Sauerstoffs sich Betriebskräfte dienstbar macht und solche ebenso auch gewinnt durch Verbrennung organischer Stoffe in der durch Wasserdampf getriebenen Maschine, so werden eben auch im Organismus sowohl mit, als auch ohne Eingriff des freien Sauerstoffs Betriebskräfte gewonnen. Reicht auch die intramoleculare Athmung in den meisten Pflanzen nicht für den Gesamtbetrieb aus, so wird doch bei allen ohne Zutritt von Sauerstoff nicht wachsenden Pflanzen Spannkraft in Arbeit oder Wärme umgesetzt und falls selbst, was nicht anzunehmen ist, gar keine Arbeitsleistung durch die intramoleculare Athmung allein zu Stande kommt, so ist doch schon die Wärmebildung in der Zelle eine Leistung des lebendigen Organismus. Wie wir nun nach früheren Erwägungen berechtigt waren, die intramoleculare Athmung als eine Ursache der Sauerstoffathmung zu bezeichnen, so dürfen wir jetzt auch unbedenklich sagen: in der Sauerstoffathmung wird ein Theil der Betriebskraft durch die intramoleculare Zerspaltung, ein anderer Theil durch weitere Verbrennung der oxydablen Zerspaltungsprodukte gewonnen. Der wirkliche Sachverhalt wird vollkommen korrekt damit bezeichnet sein, wenn die intramoleculare Zerspaltung bis zur Bildung von Kohlensäure und verbrennlichen Produkten vorgeschritten ist, ehe der von Aussen zugeführte Sauerstoff mit eingreift. Wie man durch Sauerstoffabschluss und darauf folgende Sauerstoffzufuhr intramoleculare Athmung und weitere Oxydation der in dieser gebildeten Produkte zeitlich trennen kann, ebenso kann auch vermittelst der durch intramoleculare Athmung und Sauerstoffathmung gewonnenen Betriebskraft je ein Theil des gesammten Wachstums in denjenigen Organismen vermittelt werden, welche ohne freien Sauerstoff zu wachsen vermögen. Denn z. B. eine Hefezelle kann zunächst wachsen und sich vermehren, während sie Zucker vergärt und wenn ihr dann Sauerstoff zugeführt wird, vermag sie den gebildeten Alkohol zu verbrennen und Wachstum und Vermehrung fortzusetzen. Betriebskraft wird aber auch gleichzeitig durch intramoleculare Athmung und durch Sauerstoffathmung in den Hefezellen gewonnen, in welchen Gärung und Sauerstoffathmung nebeneinander vor sich gehen.

Der endliche mögliche Gewinn an Betriebskraft (oder Wärme) ist abhängig

1) Comptes rendus 1872, Bd. 75, S. 1056 und Etude sur la bière 1876, S. 261.

2) Beobachtet von Pasteur, Comptes rendus 1861, Bd. 52, S. 340 und Etude sur la bière 1876, S. 293. Ferner von Grossmann und Mayerhausen, Pflüger's Archiv für Physiologie 1877, Bd. 15, S. 245.

von Anfangs- und Endzustand der Körper, welche in Wechselwirkungen traten und moleculare Umlagerungen erfuhren. Die mögliche Quantität der Betriebskraft ist also auch dann bekannt, wenn es z. B. sicher ist, dass aus einem Zuckertheilchen Kohlensäure und Alkohol oder in einem anderen Falle Kohlensäure und Wasser entstehen, ohne dass man weiss, welche stufenweise Umwandlungen vor sich gingen, ehe dieser Endzustand erreicht wurde. Freilich ein Ziel physiologischer Forschungen muss es sein, diese stufenweisen Veränderungen einzeln nicht nur ihrer Form und ihren Ursachen nach, sondern auch in ihrer Bedeutung für Arbeitsleistungen im Organismus kennen zu lernen, doch sind wir von diesem Ziele noch fern und ebenso ist uns die Gesamtheit der mit der Verathmung eines Körpers verknüpften Metamorphosen noch unbekannt. Eine Sättigung von Verwandtschaftseinheiten und eine Umlagerung von Sauerstoffatomen spielt in jeder Athmung eine Rolle, denn es ist auch keine intramoleculare Athmungsthätigkeit bekannt, bei der nicht Kohlensäure als ein Produkt auftritt. Aber die uns zu Gebote stehenden Erfahrungen gestatten kein Urtheil darüber, ob die Kohlensäure entsteht, indem ein durch den Stoffwechsel gebildeter Körper in sich zerfällt, oder ob sie das Produkt einer solchen Wechselwirkung ist, dass Kohlenstoff- und Sauerstoffatome verschiedener Körper dabei zusammentreten. In einem wie im anderen Falle kann Kohlensäure gebildet und Betriebskraft gewonnen werden, wie einerseits die chemische Verbindung Nitroglycerin und andererseits das aus Kohle, Schwefel und Salpeter gemengte Schiesspulver versinnlichen mag. Es ist auch nur eine empirische Erfahrung, nicht eine Forderung a priori, dass Sauerstoffatome umgelagert werden, um Betriebskraft durch intramoleculare Zersetzungen zu gewinnen, denn Wärme entsteht auch durch entsprechende Umlagerungen in Körpern, welche gar keinen Sauerstoff enthalten.

Nach Pasteur's ersten Anschauungen über die Wirkung der Gährungsorganismen würde die energische Affinität zum Sauerstoff sie befähigen diesen Körper, wenn der freie Sauerstoff fehlt, den zu vergärenden Körpern zu entreissen und so den Zerfall dieser, wie zugleich die Athmung des Organismus zu bewirken.¹⁾ Diese Auffassung war damals ein entschieden glücklicher Griff, um die Gährung an die Sauerstoffathmung anschliessen zu können, aber es ist auch nicht minder anzuerkennen, dass Pasteur späterhin²⁾ jenen speziellen Modus der Zersetzung nicht mehr als den nothwendig stattfindenden ansieht, sondern allgemein nur eine Umlagerung fordert, in welcher die für Wachsen ohne Sauerstoffgas nothwendige Betriebskraft vermöge der Zersetzungswärme geliefert werde. In der That trifft jene erste Pasteur'sche Anschauung den wahren Sachverhalt nicht, wenn die intramoleculare Athmung während der Sauerstoffathmung wesentlich ebenso sich abspielt, wie bei Abschluss von Sauerstoff, denn nach jener Auffassung soll die Sauerstoffathmung fortgesetzt werden, indem an Stelle des freien aus Verbindungen gerissener Sauerstoff tritt. Von dieser älteren Pasteur'schen Ansicht unterscheidet sich die Anschauung dem Wesen nach nicht, welche Brcfeld³⁾ in jüngerer Zeit als die einzig zulässige aufstellte. Das Verhältniss zwischen intramolecularer und Sauerstoff-

1) Comptes rendus 1861, Bd. 52, S. 1263.

2) In den seit 1872 erschienenen Arbeiten, z. B. Comptes rendus 1875, Bd. 80, S. 452 und Etude sur la bière 1876, S. 251.

3) Diese Jahrbücher 1876, Bd. 5, S. 299 Anmerkung.

athmung spricht keineswegs für solche Auffassung, weil die intramoleculare Athmung nicht vicarierend für die Sauerstoffathmung eintritt, vielmehr als Ursache dieser anzusehen ist. Auch vermag ich in Brefeld's Bemerkungen keinen Grund dafür zu finden, dass der Sauerstoff erst nothwendig dem Zucker entrissen werden muss und mit Thatsachen der Physiologie steht es nicht im Widerspruch, wenn durch eine andere Umlagerung der Sauerstoffatome, als sie Brefeld's Anschauung zu Grunde liegt, etwa durch Zerspaltung eines Körpers in Kohlensäure und Wasser Betriebskraft in Spaltpilzen oder in einem anderen Organismus gewonnen wird. Wie auch immer solche, eine Abnahme der potentiellen Energie voraussetzenden Umlagerungen zu Stande kommen, zum Zwecke der Arbeitsleistung im Organismus muss nicht erst Wärme entstehen und durch diese Arbeit geleistet werden, ebensowenig wie solches bei der Sauerstoffathmung nothwendig ist. Auch dürfte schwerlich eine solche Ansicht Jemand haben oder gehabt haben, da es ein genügend bekanntes Faktum ist, dass durch Temperaturdifferenzen die für Wachsen des Organismus nöthige Betriebskraft nicht gewonnen werden kann. Doch dürfen wir mit vollem Rechte, wie es auch der Physiker thut, von einer Arbeitsleistung vermöge der Verbrennungswärme eines sich zersetzenden Körpers sprechen, indem eben diese als Maass für den Verlust an potentieller Energie in Folge der Umwandlung von einem Zustand in einen anderen Zustand dient und die überhaupt mögliche Betriebskraft bezeichnet, welche günstigsten Falles gewinnbar ist.

Die intramoleculare Athmung vermag indess Wachsthum und Vermehrung der Sprosspilze nur eine begrenzte Zeit zu unterhalten, dann steht das Wachsthum stille, während die Alkoholgährung noch fortschreitet, um aber auch endlich allmählig abzunehmen und schliesslich zu erlöschen, indem die Sprosspilze bei lang fortgesetzter Entziehung von Sauerstoff absterben. Es folgt aus diesem Verhalten, dass überhaupt nur die Hefezellen ohne Sauerstoff zu wachsen vermögen, welche zuvor unter Sauerstoffzutritt gelebt hatten und dieses entspricht auch den Beobachtungen über die Ungleichwerthigkeit der Hefezellen in sauerstofffreien Medien, welche Pasteur schon 1861 machte. Dieserhalb ist aber die Ausgiebigkeit des bei Abschluss von Sauerstoff ausgeführten Wachsthums von den vorausgegangenen Lebensverhältnissen abhängig, und es wird hieraus, sowie durch die von äusseren Eingriffen abhängigen Hemmungen begreiflich, wenn die Beobachtungen über die Grenze des Wachsens ohne Sauerstoff kein ganz übereinstimmendes Resultat lieferten. Bei Beobachtungen in feuchten Kammern sah Brefeld¹⁾ Bierhefe nur 4–5 Sprossungen, A. Mayer²⁾ bis zu 15 Sprossungen treiben, und hier wird die Differenz wohl theilweise darauf fallen, dass Mayer die Kammern mit Wasserstoffgas, Brefeld mit Kohlensäure füllte, welche letztere im Uebermasse auch auf die Hefezelle, wie auf andere Organismen, nachtheilig wirken dürfte. Doch muss die Hefe unter günstigen Umständen einer weitergehenden Vermehrung fähig sein, als die angeführten Versuche ergaben, denn Pasteur³⁾ erhielt im Laufe von 10 Tagen eine Hefemenge die getrocknet 1,368 g wog, nachdem er eine minimale Hefemenge in einen mit Gährflüssigkeit gefüllten Kolben gebracht hatte, in welchem jedenfalls nur eine Spur von Sauerstoffgas bei der Beschickung des Apparates vorhanden war.

1) Diese Jahrbücher 1874, III, S. 21.

2) Ebenda 1875, IV, S. 979.

3) Etude sur la bière 1876, S. 236.

Sprosspilze können also jedenfalls nur dann fortdauernd bestehen, wenn ihnen von Zeit zu Zeit freier Sauerstoff zur Verfügung steht. Wenn es nun auch wahrscheinlich dünken mag, dass Spaltpilze sich analog erhalten, so fehlt es doch an entscheidenden Versuchen und möglich wäre es immerhin, dass diese Organismen sich unbegrenzt bei vollkommenem Abschluss von Sauerstoffgas vermehren könnten, wenn ihnen nur geeignetes Gährungsmaterial immer zur Verfügung steht und eine Hemmung der Lebensthätigkeit durch die Gährungsprodukte oder durch andere Einflüsse nicht erzielt wird. Bis jetzt wissen wir nur, dass auch ohne Sauerstoffathmung ein Spaltpilz es zu einer sehr zahlreichen Nachkommenschaft bringen kann und wenn auch einige hier nicht näher mitzutheilende Beobachtungen von Pasteur, Cohn und Nägeli vorliegen, welche auf eine geringere Lebensthätigkeit bei Abschluss von Sauerstoff hindeuten, so kann doch aus diesen kein Schluss gezogen werden, weil theilweise sicher der Erfolg in der Natur des zu verarbeitenden Materials seine Erklärung findet.

Während die Gährungsorganismen ohne Sauerstoff leben, accomodiren sie sich ihren Verhältnissen derart, dass ein plötzlicher Uebergang zur Sauerstoffathmung ihnen nachtheilig sein oder sogar ihren Tod herbeiführen kann. Wenigstens sollen nach Pasteur¹⁾ die Spaltpilze der Buttersäuregährung, wenn diese bei völligem Abschluss von Sauerstoff verlief, getödtet werden, wenn plötzlich Sauerstoff ihnen zugeführt wird. Auch für Hefe glaubt Pasteur²⁾ einen schädlichen Einfluss bei plötzlichem Wechsel zwischen intramolecularer und Sauerstoffathmung annehmen zu dürfen. So vereinzelt auch diese Beobachtungen noch sind, so stehen sie doch insofern nicht isolirt da, als sowohl im Pflanzenreich, wie im Thierreich, plötzliche Veränderungen in den umgebenden Medien nachtheilige und selbst tödliche Folgen haben können, die bei einem allmäligen Uebergang vermieden werden.

Wie die Sprosspilze in ihrer Wachsthumfähigkeit in sauerstofffreier Gährflüssigkeit sich unterscheiden, je nachdem sie zuvor mit oder ohne Sauerstoff lebten, so zeigen auch die unter diesen differenten Bedingungen gehaltenen Sprosspilze sichtbare Unterschiede insbesondere des Zellinhaltes. Hinsichtlich dieser morphologischen Facta verweise ich übrigens einfach auf die von Brefeld in diesen Jahrbüchern (1876, V., S. 298) gegebene Darstellung. Ebenso unterlasse ich hier eine Beleuchtung der Bedeutung, welche Anhäufung von Gährprodukten, sowie äussere Einflüsse überhaupt, auf das Fortkommen der Gährungsorganismen haben.

Befinden sich Pflanzen unter Verhältnissen, in welchen bei Gegenwart von Sauerstoff die Sauerstoffathmung von statten geht, so ist mit Entziehung des Sauerstoffs stets intramoleculare Athmung thätig, gleichviel ob die Pflanzen ohne Sauerstoff zu wachsen vermögen oder nicht. Nach den insbesondere von Lechartier und Bellamy angestellten Versuche vermindert sich mit der Zeit allmähig die entstehende Kohlensäuremenge, welche wir ja als ein Maass für die Ausgiebigkeit der intramolecularen Athmung ansehen können, aber ganz allgemein scheint die intramoleculare Athmung erst stille zu stehen, wenn das Leben der Pflanze erlosch. Ja die genannten Autoren³⁾ fanden sogar die intramoleculare Athmung noch in Keimpflanzen thätig, welche bei Zutritt der Luft

1) Comptes rendus 1861, Bd. 52, S. 340 und Etude sur la bière 1876, S. 293.

2) Etude sur la bière 1876, S. 299.

3) Lechartier et Bellamy, Comptes rendus 1874, Bd. 79, S. 1008.

zu Grunde gingen. Aber dieser Wechsel war ein plötzlicher und vielleicht wurde gerade dadurch der Tod herbeigeführt, so dass einstweilen unentschieden bleiben muss, ob eine abgeschwächte intramoleculare Athmung noch in Organismen thätig sein kann, welche in keiner Weise mehr im Stande sind bei Zufuhr von Sauerstoff zu voller Lebensthätigkeit zurückzukehren. Auch für die Sprosspilze ist diese Frage noch nicht entschieden.

So gut wie die Lebensdauer überhaupt, ist auch die Fortsetzung der intramolecularen Athmung nach Abschluss von Sauerstoffgas specifisch verschieden. Lechartier und Bellamy fanden diese bei ihren Experimenten $\frac{1}{2}$ bis 6 Monate lang anhalten und besonders waren es saftige Früchte, die ihr Leben und ihre intramoleculare Athmung am längsten bewahrten. Es muss nicht unmöglich scheinen, dass bei kurzlebigen Objekten die Lebensfähigkeit bei Abschluss von Sauerstoff länger erhalten wird, weil sie mit gesteigerter Lebensthätigkeit, wie sie von Sauerstoffathmung abhängig ist, das Ziel ihres Lebens erreichen, welches ihnen unnahbar ist, wenn mit dem Sauerstoff die Fähigkeit zu wachsen unterdrückt ist. Erfahrungen, die hierüber aufklären könnten, mangeln und ebenso muss es unentschieden bleiben, ob Leben und intramoleculare Athmung in solcher Wechselbeziehung stehen, dass nicht nur diese von jenem abhängt, sondern auch die intramoleculare Athmung und die durch sie gewonnene Betriebskraft nöthig sind, um den lebensfähigen Zustand nach Abschluss des Sauerstoffs zu unterhalten, wenn die äusseren Bedingungen ausserdem die Pflanze zur Lebensthätigkeit unter normalen Verhältnissen befähigen. Freilich, wo solche gegeben, ist in turgescirenden Zellen intramoleculare Athmung thätig; diese und Lebensfähigkeit treten uns eben eng verknüpft entgegen. Und ist auch nach dem, was über Abhängigkeit der Athmung von äusseren Verhältnissen bekannt ist, zu vermuthen, dass vorübergehend jede Athmung stille stehen kann, ohne dass das Leben für immer erlischt, so bleiben obige Fragen doch bestehen, weil sie sich ja auf die Erhaltung der Lebensfähigkeit während längerer Zeit beziehen.

Wenn wir in den Gährungsorganismen Pflanzen finden, die ohne Sauerstoff zu wachsen vermögen, während messbares Wachsthum in allen anderen Pflanzen sogleich mit Entziehung des Sauerstoffs aufhört, so sind doch hiermit keine unvermittelten Gegensätze gegeben. Denn auch die Gährungsorganismen, sicher wenigstens die Sprosspilze, sind nur dann wachsthumsfähig, wenn durch zuvorige Sauerstoffathmung in ihnen ein geeigneter Zustand geschaffen war, welcher indess nur ein zeitlich begrenztes Wachsthum gestattet, so dass hier der Stillstand des Wachsthums erst nach einiger Zeit eintritt, während er in anderen Pflanzen sogleich mit Entziehung des Sauerstoffs herbeigeführt wird. Einen solchen quantitativen Unterschied bieten aber auch verschiedene Species derselben Pilzgattung, indem *Mucor racemosus* sich ähnlich wie Bierhefe verhält, während Brefeld¹⁾ an *Mucor Mucedo* nach Entziehung des Sauerstoffgases wohl noch Gährthätigkeit, aber kein messbares Wachsthum fand.

Bei der specifisch verschiedenen Abhängigkeit des Wachsens vom Sauerstoffgehalte lässt sich erwarten, dass die eine Pflanze noch in einem sauerstoffarmen Medium fortkommt, in welchem die Sauerstoffathmung einer anderen Pflanzenart zu gering ist, um ein Wachsthum zu unterhalten. In der That fand P. Bert²⁾, dass Samen von *Lepidium sativum* nicht mehr keimten in einem Raume,

1) Diese Jahrbücher 1876, V, S. 313.

2) Comptes rendus 1873, Bd. 76, S. 493.

in welchem die Luft unter 12 *cm* Quecksilberdruck stand, während der Luftdruck unter 6 *cm* Quecksilber gehalten werden musste, wenn Gerstensamen nicht keimen sollten. Vermuthlich dürften manche Pilze noch bei geringerem Sauerstoffgehalte wachsen können, doch fand Brefeld¹⁾ bei verschiedenen, unter ihnen auch bei dem schon genannten *Mucor mucedo* einen Stillstand des Wachstums, als sie in Kohlensäure gebracht wurden, die nur $\frac{1}{500}$ ihres Volumens an atmosphärischer Luft enthielt. Unbekannt ist auch noch, welches die minimale Sauerstoffzufuhr ist, durch welche Sprosspilze dauernd im Wachsen erhalten werden können.

Wachsthum, wie es in Vergrößerung oder auch in gleichzeitiger Vermehrung sich kund giebt, ist das Resultat des Zusammenwirkens verschiedener Vorgänge und wenn auch nur einer dieser erlahmt, steht vielleicht das Wachsthum schon gänzlich still, während andere Thätigkeiten fort dauern, sei es dass diese auch beim Wachsthum mitwirken oder nicht direkt bei diesem betheiligt sind. Mit dem Wachsthum ruhen ja nicht alle Funktionen, das lehrt zunächst jeder ausgewachsene, aber noch lebensfähige Pflanzentheil und wie auch nach Entziehung des Sauerstoffs noch einzelne Funktionen fort dauern, zeigt selbst das höchst entwickelte Thier, dessen ausgeschnittener Muskel in sauerstofffreiem Raume auf Reizung zuckt und hierbei Kohlensäure durch intramoleculare Zerspaltung bildet.

In Pflanzen, wie im Thiere ist für Leben und Fortkommen die Sauerstoffathmung nothwendig, aber von dieser sind nicht alle Vorgänge im Organismus direkt abhängig, wenn auch eine nähere oder sicher entferntere Beziehung insofern besteht, als überhaupt ohne Sauerstoffathmung das Leben auf die Dauer nicht möglich ist. Wie es nun immer die Aufgabe der Physiologie ist, die einzelnen Prozesse im Organismus nicht nur ihrem eigenen Wesen und ihren nächsten Ursachen nach, sondern auch in ihrer Beziehung zum Ganzen zu erforschen, so ergiebt sich auch hier diese Aufgabe, um insbesondere auch zu erfahren, welche Thätigkeiten nicht unmittelbar abhängig von Sauerstoffathmung sind und in welche Funktionen diese so unmittelbar eingreift, dass zumeist das Wachsthum sogleich mit Entziehung des Sauerstoffs stille steht. In dieser Hinsicht sind aber unsere Kenntnisse recht mangelhaft und thatsächlich ist mit dieser bestimmten Fragestellung noch Niemand an die Pflanzen herangetreten.

Eine nach Entzug des Sauerstoffs fort dauernde Thätigkeit ist schon die an das Leben gekettete intramoleculare Athmung, ein Stoffwechsel dem seiner Natur nach jedenfalls Leistungen entspringen. Denn wenn auch selbst die ganze aktuell werdende Energie in Wärmebewegung überginge, so ist doch auch diese vom lebenden und thätigen Zustand der Pflanze abhängige Wärmebildung eine Leistung des Organismus. Noch andere Leistungen vollbringt aber sicher die intramoleculare Athmung in den Gährungsorganismen, deren Wachsthum ohne Sauerstoffathmung von jener abhängig ist, und wie wir hier die direkten Funktionen der intramolecularen Athmung nicht kennen, so wissen wir auch nicht, ob sie in den nicht wachsenden Pflanzen irgend welche spezielle Leistungen vollbringt. Auch lässt sich ja eine Antwort noch nicht auf die damit verknüpfte allgemeine Frage geben, ob die intramoleculare Athmung zur längeren Erhaltung des Lebens in sauerstofffreien Räumen nothwendig ist.

Sollen wir aber Vorgänge nennen, welche nicht unmittelbar der Athmung unterthan sind, so können wir den Turgor der Zelle herbciziehen, diesen Effekt

1) Diese Jahrbücher 1874, III, S. 24.

des hydrostatischen Druckes im Zellinhalt, welcher von den osmotischen Leistungen der Inhaltstoffe innerhalb der lebendigen Zelle erzielt wird. Dieser Turgor dauert nicht nur fort, wenn Sauerstoff entzogen ist, sondern er nimmt auch zu, wenn Bedingungen hierfür gegeben sind. So sah ich bei anhaltend vollkommenem Sauerstoffabschluss welche Pflanzentheile bei Wasserzufuhr wieder straff werden und Bewegungen sowie Dimensionsänderungen waren die nothwendige Folge dieses zunehmenden Turgors. Nicht anders ist es auch, wenn die gereizte Sinnpflanze (*Mimosa pudica*) den gesenkten Blattstiel wieder in die frühere Lage erhebt, wenn auch unmittelbar nach der Reizung der Sauerstoff so gut als thunlich entfernt war; der Turgor stellt sich wieder her, die Reizempfänglichkeit aber kehrt ohne Sauerstoff nicht wieder. Der Turgor, der ohne Sauerstoffathmung fortbesteht, ist aber auch ein sehr wichtiger Faktor in der für Wachstum thätigen Gesamtheit von Funktionen.

Mit wachsendem Turgor gehen auch gestaltliche Aenderungen im Protoplasmakörper innerhalb der Zelle vor sich und die hierzu nöthige Verschiebung der constituirenden Theile, wie Wachstum der das Protoplasma peripherisch umkleidenden Schicht, hindert der Mangel an Sauerstoff nicht.¹⁾ Dagegen stehen die Protoplasmaströmungen in höheren Pflanzen, wie auch in Schleimpilzen stille, wenn der Sauerstoff entzogen wird.

Die angeführten Fälle mögen als Beispiele für Funktionen genügen, die von der Sauerstoffathmung direkt unabhängig sind, aber deshalb doch eine wichtige Rolle im Bestehen und im Fortkommen der Pflanze spielen.

Wenn auch noch so viele einzelne Vorgänge im Organismus keine direkte Funktionen der Athmung sind, so bleibt doch der alte Satz: „ohne Athmung kein Leben,“ vollgültig bestehen, denn Athmung ist unentbehrlich, wenn der Organismus lebsthätig sein und bleiben soll. Wie es der Athmungsprozess erfordert, müssen organische Stoffe derart zertrümmert werden, dass mit der molecularen Umlagerung der Vorrath an Spannkraft (potentieller Energie) vermindert wird und eben die so aktuell werdende Energie liefert Betriebskraft für die Leistungen im Organismus, welche durch die Athmung, die intramoleculare wie die Sauerstoffathmung, vollzogen werden. In den Organismus werden mit der organischen Nahrung — mag diese als solche in die Pflanze gelangen oder in ihr durch Arbeitsleistung des Lichtes aus Kohlensäure und Wasser entstehen — Spannkraften eingeführt, welche disponibel zum Betriebe werden, indem durch moleculare Umlagerungen jene organische Stoffe in Körper mit gesättigteren Affinitäten übergeführt werden, das gilt, mag freier Sauerstoff mit eingreifen oder nicht, und so können wir auch die Spannkraft, oder wenn wir die Verbrennungswärme als Maass dieser nehmen, die intramoleculare Wärme, wie die Athmung selbst, als eine unentbehrliche Triebfeder der Lebsthätigkeit bezeichnen. In Gährungsorganismen reicht die intramoleculare Athmung wenigstens zeitweise als Triebfeder aus, bei anderen Pflanzen muss Sauerstoffgas den lebenden Zellen zugeführt werden, und hier entspringt, nach unserer Auffassung über das Verhältniss zwischen intramolecularer und Sauerstoffathmung, die Betriebskraft, sowohl jener wie dieser, d. h. theilweise den molecularen Umlagerungen, in welche der von Aussen zutretende Sauerstoff nicht mitspielt, theilweise solchen Umlagerungen, in welche auch der zugeführte Sauerstoff mit seinen Affinitäten eingreift.

1) Hierüber vide Pfeffer, Osmotische Untersuchungen 1877, S. 133.

Doch nicht alle Betriebskraft entstammt den tief gehenden und theilweise mit Eingriff des Sauerstoffgases verbundenen Umlagerungen, wie sie in der Athmung thätig sind, wenn auch allgemein auf molecularen Kräften die nächsten Ursachen aller Leistungen im Organismus beruhen. Ich erinnere hier wieder an die osmotischen Thätigkeiten, die Aufnahme von Stoffen in die Zellen und hydrostatische (osmotische) Druckkräfte in diesen vermitteln, welche auch für das Leben und die Thätigkeit der Pflanze unentbehrlich sind. Die treibende Kraft für die osmotischen Thätigkeiten ist allgemein durch die Wechselwirkungen (Anziehungen) zwischen gelösten Körpern und lösendem Wasser gegeben, durch solche Anziehung wird auch die osmotische Druckkraft in der lebenden Zelle, in einem zu solcher Leistung geeigneten Apparate, erzeugt. Durch solche Anziehungskräfte, deren Aktion nicht von einer Zersetzung des wirkenden Stoffes begleitet ist, wird die Zelle turgescent erhalten und Wasser ihr zugeführt, wenn die Verhältnisse es gestatten. Und mächtig sind oft diese osmotischen Druckkräfte, welche auch beim Wachsen eine gewichtige Rolle spielen; denn an Intensität stehen sie ganz häufig dem Drucke nicht nach, vermöge dessen der gespannte Wasserdampf eine Locomotive in Bewegung setzt.¹⁾

Moleculare Anziehungskräfte sind es auch, welche Wasser in die quellungsfähige Zellhaut einsaugen und in dieser festhalten. Wenn dann an einer Stelle der Zellhaut Wasser entzogen wird, so wird in der wasserärmer werdenden Partie die Anziehungskraft für Wassertheilchen gesteigert und hierdurch eine Bewegung der Wassertheilchen von relativ wasserreicheren Stellen her erzeugt. Wenn solche Wasserentziehung durch Verdampfung geschieht, so ist freilich die moleculare Anziehung auch jetzt die nächste Ursache der Wasserbewegung, aber Arbeitsleistung durch freie Wärme vermittelt diese mit der Wasserverdampfung fortdauernde Wasserbewegung in der Zellhaut. Denn indem Wassertheilchen aus der Anziehungssphäre der Zellhauttheile gerissen wurden, fand eine Wärmebindung, wie bei jeder Wasserverdampfung statt, mit jener von Wärmezufuhr abhängigen Entreissung der Wassertheilchen wird aber die Spannkraft d. h. die Anziehungskraft zu Wassertheilchen hergestellt, welche die nächste Ursache der Wasserbewegung ist. Wärme ist hier ebenso gut die Betriebskraft wie in der Dampfmaschine, in der die durch die Wärme erzeugte Spannung des Dampfes den Kolben in Bewegung setzt. Die Betriebskraft für die Fortbewegung gewaltiger Wassermengen, welche vom Boden aus den Wasserdampf abgebenden Blättern und anderen Pflanzentheilen als Ersatz für den fortdauernden Verlust zugeführt werden, wird also vermöge Arbeitsleistung durch freie Wärme gewonnen und ebenso ist solches der Fall, wenn eine Zelle aus ihrem Inhalt durch Verdampfung Wasser verliert und dieses durch osmotische Thätigkeit wieder ersetzt wird.

Es giebt also auch Vorgänge im Organismus, und dass zu zeigen war der Zweck obiger Erörterungen, deren Betriebskraft einer Arbeitsleistung durch freie Wärme entstammt, und ich habe kaum nöthig hinzuzufügen, dass auch Wärme, die durch Athmung im Organismus erzeugt wird, auf solche Weise wieder zu Arbeitsleistung im Organismus benutzt werden kann und faktisch auch benutzt wird. Denn die sich durch Athmung nur ganz schwach erwärmenden Pflanzentheile sind sogar kühler als die Luft, wenn die Wasser-

1) Näheres über diesen Gegenstand ist zu finden in meinen Osmotischen Untersuchungen, Studien zur Zellmechanik 1877.

verdampfung nicht möglichst gehemmt ist und die sich stärker erwärmenden Pflanzentheile, z. B. der Blütenstand der Aroideen, treiben Wasserdampf massenhaft in dampfgesättigte Luft. Ich will nicht damit gesagt haben, dass allein durch Vermittlung der Wasserverdampfung freie Wärme als Betriebskraft in der Pflanze nutzbar gemacht werden kann, doch unterlasse ich ein Eingehen auf andere Vorgänge, in denen diese Arbeitsleistung freier Wärme nicht so sicher und einleuchtend sich ergibt.

Betriebskräfte im Organismus werden also noch auf andere Weise als durch tiefgreifende Zersetzungen, wie sie in der Athmung thätig sind, gewonnen und nicht alle, sondern nur ein für den Organismus wesentlicher Theil führt sich auf die Athmung als die nächsten Ursachen zurück und ist auch Lebensthätigkeit ohne Athmung nicht möglich, so können wir dieserhalb nicht behaupten, dass der Quantität nach durch die Athmung direkt die meiste Arbeitskraft gewonnen werde. Eine wahrscheinliche Bilanz ist in dieser Hinsicht bei unseren heutigen Kenntnissen unmöglich, doch muss man wohl beachten, dass auf andere Weise, als durch Athmung, eminente Arbeitsleistungen z. B. durch osmotische Druckkräfte vollbracht werden. Durch diese werden u. a. jedenfalls ganz wesentlich die oft sehr grossen Widerstände überwunden, welche Zellhäute und deren Verband dem Längen- und Dickenwachsthum pflanzlicher Organe entgegensetzen. Mag nun mit mechanischem Maasse gemessen direkt durch die Athmung ein kleiner oder ein grosser Bruchtheil von der Gesamtarbeit in der Pflanze vollbracht werden, die erfahrungsgemässe Bedeutung für den Gang des Lebens bleibt unangetastet. Ohne Athmung kein Leben, dieser Erfahrungssatz bleibt bestehen, mag die Athmungsthätigkeit der treibenden Feder in der Uhr oder dem Pendel vergleichbar sein, welches einen zweckdienlichen Gang erst durch sein Eingreifen zu Wege bringt. Am wahrscheinlichsten muss es uns dünken, dass in die Gesamthätigkeit des Organismus die Athmung in dem doppelten Sinne eingreift, der durch obiges Beispiel angedeutet wurde, aber dabei in solcher Wechselbeziehung zu anderen Vorgängen, auch Kraftquellen, im Organismus steht, dass ohne das Zusammenwirken mit diesen das Leben nicht in seinem normalen Gange gehalten werden kann.
