

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser. **IV**, 1.

STUDIEN
ÜBER
DEN GENETISCHEN ZUSAMMENHANG
ZWISCHEN DER
NORMALEN UND INTRAMOLEKULAREN
ATMUNG DER PFLANZEN
VON
P. BOYSEN JENSEN



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI

1923

Pris: Kr. 1,10.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskabs videnskabelige Meddelelser udkommer fra 1917 indtil videre i følgende Rækker:

Historisk-filologiske Meddelelser,
Filosofiske Meddelelser,
Mathematisk-fysiske Meddelelser,
Biologiske Meddelelser.

Prisen for de enkelte Hefter er 50 Øre pr. Ark med et Tillæg af 50 Øre for hver Tavle eller 75 Øre for hver Dobbelttavle.

Hele Bind sælges dog 25 pCt. billigere.

Selskabets Hovedkommissionær er *Andr. Fred. Høst & Søn*,
Kgl. Hof-Boghandel, København.

Det Kgl. Danske Videnskabernes Selskab.
Biologiske Meddelelser. **IV**, 1.

STUDIEN

ÜBER

DEN GENETISCHEN ZUSAMMENHANG
ZWISCHEN DER
NORMALEN UND INTRAMOLEKULAREN
ATMUNG DER PFLANZEN

VON

P. BOYSEN JENSEN



KØBENHAVN

HOVEDKOMMISSIONÆR: ANDR. FRED. HØST & SØN, KGL. HOF-BOGHANDEL
BIANCO LUNOS BOGTRYKKERI

1923

A. Einleitung.

Um den oxydativen Abbau des Zuckers während der Atmung der höheren Pflanzen verständlich zu machen, hat PFEFFER (1878) bekanntlich die Hypothese aufgestellt, dass der Zucker erst ohne Mitwirkung von Sauerstoff gespalten wird, und dass die Spaltungsprodukte dann bei Gegenwart von Sauerstoff weiter oxydiert werden. Den Ausgangspunkt dieser Hypothese bildet die Tatsache, dass die Kohlensäureausscheidung, wie schon aus älteren Untersuchungen hervorgeht, bei höheren Pflanzen nicht an das Vorhandensein von Sauerstoff gebunden ist. Werden Birnen, Trauben etc. in eine sauerstofffreie Atmosphäre gebracht, so wird fortwährend Kohlensäure abgegeben und gleichzeitig in vielen Fällen Alkohol gebildet. PFEFFER konnte nun aus luftanalytischen Untersuchungen berechnen, dass bei Herabsetzung der Sauerstoffspannung die normale Atmung schrittweise durch die intramolekulare Atmung ersetzt wird, und er glaubte daher folgern zu können, »dass die Stoffwechselprozesse, welche bei Fehlen des Sauerstoffs zu den Produkten der intramolekularen Athmung führen, auch während der Sauerstoffathmung fort dauern, ja, dass sie eine und zwar eine ganz wesentliche Ursache der Sauerstoffathmung sind«.

In den seither verflossenen 44 Jahren bildete diese Hypothese den Ausgangspunkt einer stattlichen Reihe ex-

perimenteller Untersuchungen. Von deren Ergebnissen wollen wir hier nur einige der wichtigsten erwähnen.

Betreffs des Stoffumsatzes während der intramolekularen Atmung konnten GODLEWSKI und POLZENIUSZ (1901) zeigen, dass dieser bei Erbsen dem bei der alkoholischen Gärung stattfindenden identisch ist. Z. B. war in einem Versuche der Verlust an Trockensubstanz 2.79 g, gleichzeitig wurden 1.36 g Kohlensäure und 1.37 g Alkohol gebildet, im ganzen 2.73 g. Daraus geht hervor, dass ungefähr der ganze Verlust an Trockensubstanz als Kohlensäure und Alkohol wiedergefunden wird, und dass der Quotient $\frac{C_2H_5OH}{CO_2}$ gleich 1.01 ist, somit ungefähr derselbe wie bei der alkoholischen Gärung. Spätere Untersuchungen von NABOKICH (1903), PALLADIN und KOSTYTSCHEW (1906) und BIALOSUKNIA (1908) haben gezeigt, dass dieses Ergebnis nicht verallgemeinert werden darf. Besonders KOSTYTSCHEW (1913) hat hervorgehoben, dass der Wert des Quotienten $\frac{C_2H_5OH}{CO_2}$ innerhalb weiter Grenzen schwankt, so dass man nur ausnahmsweise von einer Identität zwischen anaerober Atmung und Alkoholgärung reden kann. Einige seiner Ergebnisse seien hier wiedergegeben:

	Versuchszeit Stunden	$\frac{C_2H_5OH}{CO_2}$
Blüten von <i>Acer platanoides</i>	12	1.07
Keimlinge von <i>Lepidium</i>	20	0.57
Blätter von <i>Acer platanoides</i>	14	0.58
— - <i>Syringa vulgaris</i>	20	0.56
— - <i>Prunus Padus</i>	10	0.51
Kartoffelknollen) ruhend	14	0.07
(<i>Magnum bonum</i>)) sprossend	14	0.00

Aus diesen Bestimmungen geht hervor, dass die während der Anaerobiose gebildete Kohlensäure- und Alkohol-

menge häufig nicht in demselben Verhältnis zueinander stehen wie bei der alkoholischen Gärung, ja nicht einmal bei demselben Pflanzenobjekt sind die Werte des Quotienten $\frac{C_2H_5OH}{CO_2}$ konstant, sondern schwanken nach Alter und Entwicklungsgrad (BIALOSUKNIA 1908). Ob nun wirklich in kohlenhydrathaltigen Pflanzenteilen verschiedene Typen von intramolekularer Atmung vorkommen, ob bei einigen Pflanzen Kohlensäure und Alkohol gebildet werden, bei anderen dagegen z. B. Kohlensäure und Milchsäure oder etwaige andre Produkte, das lässt sich z. Z. nicht entscheiden. Bisher hat man als allgemein verbreitetes Produkt der intramolekularen Atmung ausser Kohlensäure nur Alkohol gefunden. Es ist daher nicht unwahrscheinlich, dass die Kohlensäure, die im Überschuss gebildet wird, entweder mit der Zuckerzersetzung überhaupt nichts zu tun hat, oder dass sie bei gleichzeitiger Reduktion von anderen sauerstoffhaltigen Verbindungen durch Oxydation von Zucker gebildet wird.

Ferner hat man versucht, die Existenz eines glykolytischen Enzyms bei höheren Pflanzen nachzuweisen. STOKLASA (1906) hat aus dem ausgepressten Saft von Zuckerrüben ein Rohenzym hergestellt, das aus Zucker Kohlensäure, Alkohol und Milchsäure bildete. PALLADIN und KOSTYTSCHEW (1906) haben gezeigt, dass tote, erfrorene Erbsensamen auch bei Aerobiose reichliche Alkoholmengen bilden können. Alle diese Versuche sprechen in hohem Grade für das Vorkommen eines zymaseähnlichen Enzyms in verschiedenen höheren Pflanzen.

Da nun die Alkoholbildung in erfrorenen Erbsensamen auch bei Sauerstoffzutritt stattfindet, ist es wahrscheinlich, dass das zymaseähnliche Enzym auch bei Aerobiose

in lebenden Erbsensamen tätig ist.¹ Da nun in diesem Falle kein Alkohol gebildet wird, wird man annehmen müssen, dass entweder der Alkohol selbst oder etwaige Zwischenprodukte zu Kohlensäure und Wasser oxydiert werden.

Nun wird der Alkohol, wie z. B. aus den Versuchen von KOSTYTSCHEW (1909, 1916) hervorgeht, von Erbsensamen und *Triticum*keimlingen nur schwierig oxydiert. Es ist daher wahrscheinlich, dass nicht der Alkohol selbst, sondern Zwischenprodukte oxydiert werden. Man hat mehrfach versucht, die Existenz dieser Zwischenprodukte nachzuweisen. MAQUENNE (1894) konnte zeigen, dass bei verschiedenen Blättern die aerobiotische Kohlensäureausscheidung nach einer Anaerobiose grösser ist als vor einer solchen. Er meinte, dass dieser Mehrbetrag an Kohlensäure durch Oxydation von leicht oxydablen, während der Anaerobiose gebildeten Verbindungen verursacht wurde. Dieser Schluss ist jedoch kaum berechtigt. Die vergrösserte postanaerobe Kohlensäureausscheidung könnte z. B. durch Konzentrationsverschiebungen oder durch Reizwirkungen hervorgebracht werden. Ganz dieselbe Einwendung lässt sich gegen die Versuche von PALLADIN (1904) mit *Chlorothecium* vorführen, bei denen auch eine vergrösserte postanaerobe Kohlensäureausscheidung nachgewiesen werden konnte. Auch die Versuche von KOSTYTSCHEW (1909) (vgl.

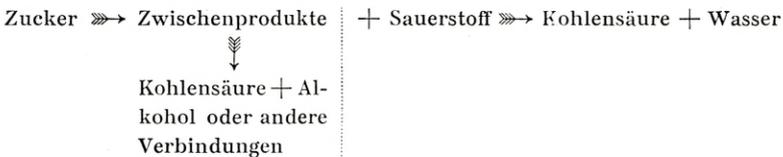
¹ Gegen diesen Schluss könnte man jedoch den Einwand erheben, dass selbst wenn der atmosphärische Sauerstoff die Wirksamkeit der Zymase nicht beeinträchtigt, die Oxydationsenzyme in den Pflanzen es doch tun könnten. Tatsächlich lässt sich, wie später besprochen wird, zeigen, dass bei keimenden Erbsen, Wurzeln von *Daucus Carota* etc. der Zuckerumsatz bei Anaerobiose grösser ist als bei Aerobiose. Somit muss wahrscheinlich die Tätigkeit der Zymase bei Sauerstoffzutritt vermindert werden. Es ist daher nicht ausgeschlossen, dass die Zymasewirkung bei Sauerstoffzutritt ganz aufgehoben wird.

auch Ber. d. d. bot. Ges. 31, 432, 1913), in denen dieser Forscher nachweisen konnte, dass vergorene Zuckerlösungen eine Steigerung der CO_2 -Produktion bei Weizenkeimen bewirken, können nicht als Beweis für das Vorkommen von oxydablen Zwischenprodukten der alkoholischen Gärung in vergorenen Zuckerlösungen dienen. Es muss aber hinzugefügt werden, dass die Hypothese von PFEFFER die Aufsammlung von Zwischenprodukten in nachweisbarer Menge nicht als notwendig erfordert.

Im grossen ganzen muss man sagen, dass der PFEFFERschen Hypothese eine bedeutende Wahrscheinlichkeit inneohnt. Die intramolekulare Atmung erhält durch sie eine sehr natürliche Erklärung. Ferner erhält auch die Tatsache, dass die Sauerstoffatmung innerhalb weiter Grenzen vom Partiärdruck des Sauerstoffs unabhängig ist, durch diese Hypothese eine sehr natürliche Erklärung. Auch vermögen die bisher dargestellten Oxydasen den Zucker nicht direkt anzugreifen.

Doch lassen sich auch verschiedene Einwendungen gegen die PFEFFERSche Hypothese ins Feld führen. Wir werden dieselben kurz betrachten.¹

Schematisch lässt sich die PFEFFERSche Hypothese in folgender Weise darstellen (vgl. auch PALLADIN 1909, KOSTYTSCHEW 1910):



Wenn man sich nach diesem Schema eine Vorstellung von den quantitativen Beziehungen zwischen der normalen

¹ Vgl. auch MAQUENNE und DEMOUSSY (1921).

und der intramolekularen Atmung zu bilden versucht, könnte man erwarten, dass die Geschwindigkeit der Zuckerzersetzung während der normalen Atmung durch die Geschwindigkeit der Spaltung des Zuckers durch Zymase bestimmt wird (bei Aerobiose werden ja keine intramolekularen Zersetzungsprodukte des Zuckers angesammelt). Nehmen wir nun den Fall, dass der Stoffumsatz bei der intramolekularen Atmung dem bei der alkoholischen Gärung identisch ist (was z. B. bei Erbsen der Fall ist), so müsste, falls der Zuckerumsatz bei der normalen und intramolekularen Atmung derselbe ist, der Wert des Quotienten $\frac{I}{N}$ gleich $\frac{1}{3}$ sein, den Gleichungen $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 = 6CO_2 + 6H_2O$ und $C_6H_{12}O_6 = 2CO_2 + 2C_2H_5OH$ entsprechend. Das ist aber, wie aus verschiedenen Versuchen hervorgeht, nicht der Fall.

Die Aufgabe dieser Untersuchungen ist es nun, die quantitativen Beziehungen zwischen der normalen und der intramolekularen Atmung zu verfolgen. Die früheren Forscher, die sich mit dieser Frage beschäftigten, haben nur den Wert des Quotienten $\frac{I}{N} \left(= \frac{(CO_2)_i}{(CO_2)_n} \right)^1$ ermittelt. Der Wert dieses Quotienten ist aber sehr problematisch. Wie wir später sehen werden, ist bei verschiedenen Pflanzenobjekten die während der Anaerobiose gebildete Kohlensäuremenge nicht konstant, sondern sinkt von Stunde zu Stunde. Der Wert des betreffenden Quotienten verändert sich daher stark mit der Dauer der Anaerobiose. Ferner kann, wie oben dargelegt wurde, die während der Anaerobiose gebildete Kohlensäure von sehr verschiedener Herkunft sein und hat

¹ $(CO_2)_n$ bedeutet die Kohlensäureausscheidung bei Aerobiose, $(CO_2)_i$ bei Anaerobiose. C_2H_5OH bedeutet die bei Anaerobiose gebildete Alkoholmenge.

vielleicht in einigen Fällen mit der Zersetzung des Zuckers überhaupt nichts zu tun. Ich habe daher vorgezogen, den Wert des Quotienten $\frac{\text{Alkohol}}{(\text{CO}_2)_n}$ zu ermitteln, weil der Alkohol ein spezifischeres Produkt der intramolekularen Atmung ist als die Kohlensäure. Der Wert des Quotienten $\frac{\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}}{(\text{CO}_2)_n}$, der, wenn der Zuckerumsatz bei der intramolekularen und normalen Atmung derselbe ist, theoretisch gleich 0.35 ist, wurde bei einer Reihe verschiedener Pflanzenobjekte ermittelt, und zwar sowohl bei zuckerarmen als bei zuckerreichen Pflanzen. Doch wurden auch die Werte der Quotienten $\frac{(\text{CO}_2)_i}{(\text{CO}_2)_n}$ und $\frac{\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}}{(\text{CO}_2)_i}$ bestimmt. Ferner wurden auch einige Versuche angestellt über die vermeintliche Anhäufung von leicht oxydablen Zwischenprodukten während der Anaerobiose.

B. Methodisches.

Der Gang der Versuche war der folgende. Es wurde für eine abgewogene Menge des Versuchsmaterials die Kohlensäureabgabe in atmosphärischer Luft bestimmt. Die Kohlensäure wurde nach Absorption in Barytwasser durch Titrierung mit Salzsäure bestimmt (wegen des dabei verwendeten Apparates vgl. BOYSEN JENSEN 1910 S. 21). Die Kohlensäureabgabe wurde pro 100 g Frischgewicht und Stunde berechnet. Nachher wurde der Rezipient mit dem Pflanzenmaterial evakuiert und mit Wasserstoff gefüllt, und das Versuchsmaterial verweilte dann 8—72 Stunden in einem langsamen Wasserstoffstrom. Während der 2 letzten Stunden der Anaerobiose war die Geschwindigkeit des Wasserstoffstroms dieselbe wie die des Luftstroms in den Versuchen mit atmosphärischer Luft. Die Kohlensäure, die während der Anaerobiose gebildet wurde, und die oft ziem-

lich beträchtlich war, wurde nach Trocknung des Wasserstoffstroms in U-Röhren mit Natronkalk absorbiert und gewogen. Zwischen den Rezipienten und den Absorptionsapparat wurde eine Waschflasche mit 100 cm³ destilliertem Wasser eingeschaltet, um Alkoholspuren, die eventuell vom Versuchsmaterial entwichen, zu absorbieren. Die während der Anaerobiose gebildete Kohlensäure (CO₂)_i wurde gleichfalls pro Stunde und 100 g Frischgewicht berechnet. Nach dem Aufenthalt in Wasserstoff wurde das Material in zwei Teile geteilt. Der kleinere Teil (etwa $\frac{1}{4}$ — $\frac{1}{3}$ des Gesamtmaterials) wurde für die Bestimmung der nach der Anaerobiose in atmosphärischer Luft gebildeten Kohlensäure verwendet. Die Kohlensäureausscheidung in atmosphärischer Luft (CO₂)_n wird dann als Durchschnitt der beiden vor und nach der Anaerobiose erhaltenen Werte berechnet. — Der grössere Teil des Materials (etwa $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{4}$ des Gesamtmaterials) wurde dagegen für die Bestimmung des nach der Anaerobiose vorhandenen Alkohols verwendet. Nachdem das Material + ein entsprechender Teil des Waschwassers destilliert war, wurde das erste Destillat durch zweimaliges Umdestillieren mit NaHSO₃ und KOH gereinigt. Im Schlussdestillate wurde der Alkohol teils mit Pyknometer, teils nach NICLOUX bestimmt. Ferner wurde ein entsprechender Teil des ursprünglichen Materials in ganz derselben Weise behandelt, um die vor der Anaerobiose im Material vorhandene Alkoholmenge zu bestimmen. Die Differenz zwischen den beiden Bestimmungen ergibt den während der Anaerobiose gebildeten Alkohol, der wie gewöhnlich pro 100 g Frischgewicht und Stunde berechnet wurde. Die Alkoholbestimmung nach NICLOUX ergibt besonders bei kleinen Alkoholmengen gewöhnlich etwas grössere Werte als die pyknometrischen Bestimmungen, da ausser Alkohol

auch Spuren anderer flüchtiger Stoffe im Destillat vorhanden sind. Wenn man jedoch die Differenzen zwischen Versuch und Kontrollbestimmung für jede Methode für sich berechnet, führen beide Methoden ungefähr zu demselben Ergebnis.

Ferner wurde in einigen Versuchen die Menge der direkt reduzierenden Zuckerarten bestimmt. Wegen der Bestimmungsmethode vgl. BOYSEN JENSEN (1912).

Um die Temperatur während der Versuche konstant zu halten, befand der Rezipient mit den Versuchspflanzen sich in einem grossen thermoregulierten Wasserbad. Als Rührer diente ein Luftstrom (KROGH 1913). Während des Sommers war die Temperatur in dem Kellerlokal, wo die Versuche ausgeführt wurden, oft so konstant, dass eine Regulierung überflüssig war. Die Versuche sind nicht alle bei derselben Temperatur ausgeführt, was für die Ergebnisse jedoch ohne Belang sein dürfte.

Wenn man mit gutem, nicht beschädigtem Versuchsmaterial mit trockener Oberfläche, wie es bei den meisten meiner Versuche der Fall war, arbeitet, dürfte die durch die Entwicklung von Mikroorganismen bedingte Fehlerquelle keine Rolle spielen. Von einer Sterilisierung des Materials, wodurch die Pflanzen leicht beschädigt und jedenfalls feucht werden, wurde daher in den meisten Fällen Abstand genommen. Doch wurde in einigen Versuchen mit Trauben das Versuchsmaterial erst mit 1⁰/₀₀ Sublimat und nachher mit destilliertem Wasser gewaschen. Das Ergebnis war dasselbe wie mit unsterilisierten Pflanzen. Nur bei *Sinapis*keimpflanzen, die man nicht trocken verwenden kann, und die auch schwierig steril zu halten sind, ist es nicht ganz ausgeschlossen, dass ein kleinerer Teil der abgegebenen Kohlensäure von Mikroorganismen herühren mag.

Die Ausführung der Versuche sei durch ein Beispiel illustriert. Versuchsmaterial 328 g blaue Trauben.

Kohlensäureausscheidung in atmosphärischer Luft			
Datum	CO ₂ absolut	CO ₂ pro 100 g und Stunde	Tp.
	mg	mg	
⁶ / ₁₁ 9 ³⁰ —10 ³⁰	6.2	1.9	17.0
10 ³⁰ —11 ³⁰	6.2	1.9	

Der Rezipient wurde evakuiert und mit Wasserstoff gefüllt. Die Trauben verweilten in Wasserstoff vom ⁶/₁₁ 12⁰⁰ bis ⁷/₁₁ 11⁰⁰, im ganzen 23 Stunden, Tp. 17.0°.

Während der Anaerobiose gebildete CO₂-Menge 126 mg
pro 100 g und Stunde 1.67 mg

80 g dienten zur Bestimmung der Kohlensäureausscheidung in atmosphärischer Luft nach der Anaerobiose.

Datum	CO ₂ absolut	CO ₂ pro 100 g und Stunde	Tp.
	mg	mg	
⁷ / ₁₁ 12 ²⁰ —2 ²⁰	4.4	2.8	17.0
2 ²⁰ —5 ⁰⁵	5.8	2.6	

Alkoholbestimmung.

248 g der Trauben (+ 76 cm³ des destillierten Wassers der Vorlage) dienten zur Bestimmung des Alkohols.

Es wurde gefunden mit Pyknometer 112 mg pro 328 g 148 mg Alkohol
nach Nieloux . . . 129 - 170 - —

Kontrollversuch:

255 g Trauben wurden direkt auf Alkohol untersucht.

Es wurde gefunden mit Pyknometer 40 mg pro 328 g 51 mg Alkohol
nach Nieloux . . . 39 - 50 - —

Die während der Anaerobiose gebildete Alkoholmenge beträgt somit mit
Pyknometer gemessen 97 mg, nach Nieloux 120 mg
pro 100 g pro Stunde 1.5 mg

$$(\text{CO}_2)_n = 2.3 \text{ mg}; (\text{CO}_2)_i = 1.7 \text{ mg}; \text{Alkohol} = 1.5 \text{ mg}$$

$$\frac{(\text{CO}_2)_i}{(\text{CO}_2)_n} = 0.74; \quad \frac{\text{Alkohol}}{(\text{CO}_2)_i} = 0.88; \quad \frac{\text{Alkohol}}{(\text{CO}_2)_n} = 0.65.$$

C. Versuchsergebnisse.

I. Bestimmung des Quotienten $\frac{\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}}{(\text{CO}_2)_n}$ bei verschiedenen Pflanzenobjekten. Die Ergebnisse der Versuche sind in Tab. I zusammengestellt. Indem ich auf diese Tabelle verweise, werde ich die einzelnen Versuche etwas eingehender besprechen.

1. Der Quotient $\frac{\text{Alkohol}}{(\text{CO}_2)_n} > 0.35$. Bei den zu dieser Gruppe gehörenden Pflanzen sind die experimentellen Schwierigkeiten relativ gering. Die Pflanzen vertragen den Aufenthalt im sauerstofffreien Raume ziemlich gut. Jedoch ist die Kohlensäureausscheidung nach der Anaerobiose gewöhnlich etwas grösser als vor derselben, was wahrscheinlich durch eine Reizwirkung verursacht wird. Es entsteht daher die Frage, wie man die Grösse der normalen Atmung zu berechnen hat. Wenn man, wie ich es tat, die PFEFFERSche Hypothese als Ausgangspunkt benutzt, wird man annehmen müssen, dass die Geschwindigkeit der Zuckerzersetzung während der normalen Atmung durch die Geschwindigkeit der Spaltung des Zuckers durch Zymase bedingt ist. Wenn nun die Kohlensäureausscheidung nach der Anaerobiose durch eine Reizwirkung vergrössert ist, ist es am wahrscheinlichsten, dass die Reizwirkung allmählich während der Anaerobiose entstanden ist, und dass sie auch die Grösse der intramolekularen Atmung beeinflusst hat. Soll man daher die Geschwindigkeit der intramolekularen Atmung mit der normalen Atmung vergleichen, kommt man

wahrscheinlich der Wahrheit am nächsten, wenn man die Grösse der normalen Atmung als Durchschnitt der vor und nach der Anaerobiose gefundenen Werte berechnet. Wenn man das Zahlenmaterial durchsieht, kann man sich übrigens leicht davon überzeugen, dass es, selbst wenn man, statt den oben erwähnten Durchschnitt zu benutzen, die Kohlensäureausscheidung entweder vor oder nach der Anaerobiose als Ausdruck der Grösse der normalen Atmung benutzt, keinen Unterschied in den aus den Versuchen gezogenen Schlüssen hervorbringen wird.

Pisum sativum. CHUDIAKOW (1894) bestimmte für Keimpflanzen den Wert des Quotienten $\frac{I}{N}$ zu 0.763—0.936 (20°). STICH (1891) fand 0.875. Für gequollene Samen bestimmten GODLEWSKI und POLZENIUSZ (1901) den Wert des Quotienten $\frac{\text{Alkohol}}{\text{CO}_2}$ zu 0.975—1.096, NABOKICH (1903) zu 0.984.

Meine Versuche wurden mit Victoriaerbsen ausgeführt. Es wurden nur die Keimblätter verwendet. Die Erbsen keimten 6—7 Tage; dann wurden die Keime entfernt, und die Keimblätter wurden vor dem Versuche weitere 3 Tage hingelegt.

Die Ergebnisse der beiden angestellten Versuche waren:

$$\frac{(\text{CO}_2)_i}{(\text{CO}_2)_n} = \frac{0.83}{0.79}; \quad \frac{\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}}{(\text{CO}_2)_i} = \frac{0.65}{0.81}; \quad \frac{\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}}{(\text{CO}_2)_n} = \frac{0.54}{0.64}$$

Die Ergebnisse, besonders die Werte des Quotienten $\frac{\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}}{(\text{CO}_2)_i}$, weichen von den von den früheren Untersuchern gefundenen ziemlich stark ab. Doch muss man sich erinnern, dass ich mit Keimblättern gearbeitet habe, die anderen Forscher aber mit ganzen Keimpflanzen oder mit gequollenen Samen.

Es geht aus den Versuchen hervor, dass der Wert des Quotienten $\frac{\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}}{(\text{CO}_2)_n}$ den Wert 0.35 bedeutend übertrifft,

und dass daher der Zuckerumsatz bei Anaerobiose grösser ist als bei Aerobiose.

Nun ist die Menge der Monosaccharide in den Keimblättern nur gering. Die Atmungsgeschwindigkeit ist daher wahrscheinlich durch die Geschwindigkeit der Monosaccharidbildung bestimmt. Falls diese bei Anaerobiose schneller verläuft als bei Aerobiose, könnte vielleicht dadurch der vermehrte Zuckerumsatz bei Anaerobiose erklärt werden. Es wurde versucht, den Einfluss der Anaerobiose auf die Zuckerkonzentration zu bestimmen. In Keimblättern wurde nach 21stündiger Anaerobiose 0.034 % direkt reduzierende Zuckerarten gefunden, in den Kontrollpflanzen dagegen 0.025 %. Jedoch ist die absolute Menge der Monosaccharide zu klein, um eine sichere Entscheidung zu gestatten.

Wir betrachten demnächst Pflanzen, die reich an Monosacchariden sind, nämlich Wurzeln von *Daucus Carota* und Weintrauben.

Daucus Carota. Für Wurzeln von *Daucus Carota* fand KOSTYTSCHEW (1913) $\frac{C_2H_5OH}{(CO_2)_i} = 1.02$.

Ich fand in 4 Versuchen folgende Werte:

	0.75		0.86		0.64		
$\frac{(CO_2)_i}{(CO_2)_n} =$	1.1	·	$\frac{C_2H_5OH}{(CO_2)_i} =$	0.91	·	$\frac{C_2H_5OH}{(CO_2)_n} =$	0.98
	0.80		0.72		0.58		0.58
	0.58		0.69		0.40		

Die Ergebnisse der Versuche, die zu verschiedenen Jahreszeiten ausgeführt wurden, sind sehr schwankend. Es scheint, als ob der Wert des Quotienten mit steigendem Alter fällt, was mit den Beobachtungen BIALOSUKNIAS (1908) bei *Helianthus* stimmen würde.

Die Extrakte der Wurzeln enthielten reichliche Mengen von Monosacchariden (vgl. Tab. I).

Weintrauben. HILL fand bei Weintrauben für den Quotienten $\frac{I}{N}$ Werte von 0.83—1.66.

Ich habe 6 Versuche ausgeführt, die beiden ersten mit grünen (spanischen?), die 4 letzten mit blauen (dänischen?) Trauben.

	1.3		0.86		1.1		
	1.1		0.74		0.79		
$\frac{(\text{CO}_2)_i}{(\text{CO}_2)_n} =$	1.2	;	$\frac{\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}}{(\text{CO}_2)_i} =$	0.81	;	$\frac{\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}}{(\text{CO}_2)_n} =$	1.0
	1.2		0.74			0.88	
	1.0		0.95			0.95	
	0.74		0.88			0.65	

Die Weintrauben enthielten reichliche Mengen von Monosacchariden.

Bei zwei monosaccharidreichen Pflanzen, Wurzeln von *Daucus Carota* und Weintrauben, ist, wie aus den Versuchen hervorgeht, der Zuckerumsatz bedeutend grösser bei Anaerobiose als bei Aerobiose. Diese Steigerung kann, da Monosaccharide in den beiden Objekten in reichlicher Menge vorhanden sind, kaum auf Veränderungen in der Konzentration der Monosaccharide zurückgeführt werden.

2. Der Quotient $\frac{\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}}{(\text{CO}_2)_n} < 0.35$. Da die zu dieser Gruppe gehörenden Objekte die Anaerobiose oft ziemlich schlecht vertragen, muss die Dauer der Anaerobiose stark beschränkt werden; hieraus folgt wieder, dass die Werte nicht ganz so zuverlässig sind wie in der ersten Gruppe.

Solanum tuberosum, Knollen. Die intramolekulare Atmung bei Kartoffeln hat KOSTYTSCHEW (1913) untersucht. Er fand nur eine unbedeutende Alkoholbildung. Der Wert des Quotienten $\frac{\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}}{(\text{CO}_2)_i}$ war für ruhende Kartoffeln 0.07, für sprossende 0.00. (Dauer der Anaerobiose 14 Stunden). Früher hatte STOKLASA (1906) den Wert 1.02 gefunden (Dauer der Anaerobiose 6—7 Tage).

Ich habe mit Kartoffeln 5 Versuche ausgeführt mit dem folgenden Ergebnisse:

	0.73		0.33		0.25
$\frac{(\text{CO}_2)_i}{(\text{CO}_2)_n} =$	1.0	$\frac{\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}}{(\text{CO}_2)_i} =$	0	;	$\frac{\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}}{(\text{CO}_2)_n} =$
	0.44;		0		0.00
	0.93		0.07		0.07
	1.1		0.02		0.03

Hierdurch werden KOSTYTSCHIEWS Versuche bestätigt. Die Alkoholbildung in Kartoffeln ist nur gering, die anaerobe Kohlensäureausscheidung dagegen ziemlich bedeutend.

Die Kartoffeln vertragen selbst eine mehrtägige Anaerobiose gut. Das ist im allgemeinen nicht der Fall mit den im folgenden besprochenen Objekten.

Tropaeolum majus, Blätter. Versuche mit diesem Objekte sind meines Wissens nicht früher angestellt. Um den Gang der Kohlensäureausscheidung während der Anaerobiose zu veranschaulichen, sei folgender Versuch wiedergegeben:

29.7 g Blätter von *Tropaeolum majus*. Tp. 13°.

		CO ₂ pro 100 g und Stunde
Atmosph. Luft	11 ⁰⁵ —11 ²⁵	51
Wasserstoff	11 ⁴⁰ —12 ⁴⁰	33
—	12 ⁴⁰ — 1 ⁴⁰	22
—	1 ⁴⁰ — 2 ⁴⁰	11
Atmosph. Luft	2 ⁵⁰ — 3 ⁵⁰	26
— —	3 ⁵⁰ — 4 ⁵⁰	41
— —	4 ⁵⁰ — 5 ⁵⁰	39

Man sieht, wie die Kohlensäureausscheidung in Wasserstoff von Stunde zu Stunde sinkt; der Wert der aeroben Atmung zu Anfang des Versuches wird in den ersten 3 Stunden nach der Anaerobiose nicht wieder erreicht.

Ich habe mit *Tropaeolum*blättern 3 Versuche durchgeführt.

Die Dauer der Anaerobiose war 4 Stunden. Die Alkoholbestimmungen sind wegen der in den Blättern vorhandenen flüchtigen Stoffe kaum so zuverlässig wie in den übrigen Versuchen.

$$\frac{(\text{CO}_2)_i}{(\text{CO}_2)_n} = \begin{array}{l} 0.55 \\ 0.56; \end{array} \quad \frac{\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}}{(\text{CO}_2)_i} = \begin{array}{l} 0.24 \\ 0.17; \end{array} \quad \frac{\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}}{(\text{CO}_2)_n} = \begin{array}{l} 0.13 \\ 0.10 \\ 0.25 \end{array}$$

Die Blätter enthielten reichliche Mengen von Monosacchariden.

Wir haben an den *Tropaeolum*blättern ein Objekt, bei dem die intramolekulare Atmung nur gering ist. Zwar ist der Wert des Quotienten $\frac{(\text{CO}_2)_i}{(\text{CO}_2)_n}$ nicht ganz gering; wie aus den oben angeführten Versuchen hervorgeht, ist aber die Kohlensäureausscheidung in Wasserstoff transitorisch. Wenn man ferner die geringe Menge des gebildeten Alkohols in Betracht zieht, liegt der Schluss nahe, dass ein grosser Teil der während der Anaerobiose gebildeten Kohlensäure entweder durch Oxydation von Zucker bei gleichzeitiger Reduktion von sauerstoffhaltigen Verbindungen in der Zelle entstanden ist oder mit der Zersetzung des Zuckers überhaupt nichts zu tun hat.²

Sinapis alba, Keimpflanzen. Ein Objekt von demselben Typus wie die *Tropaeolum*blätter haben wir ferner an Keimpflanzen von *Sinapis alba*. Für den Quotienten $\frac{(\text{CO}_2)_i}{(\text{CO}_2)_n}$ hat PFEFFER (1885) den Wert 0.177 und 0.181 gefunden. Ich führe erst eine Tabelle über den Gang der Kohlensäureausscheidung während der Anaerobiose an:

¹ Eine Berechnung des Quotienten $\frac{(\text{CO}_2)_i}{(\text{CO}_2)_n}$ ist in diesem Falle eigentlich unzulässig.

² Bei längerem Aufenthalt der *Tropaeolum*blätter in sauerstoffreicher Atmosphäre wird Schwefelwasserstoff gebildet.

19.5 g Keimplanzen. Tp. 16.°.

		mg CO ₂ pro 100 g und Stunde
Atmosph. Luft	11 ⁴⁵ —1 ¹⁵	51
Wasserstoff	1 ²⁵ —2 ¹⁵	35
—	2 ¹⁵ —3 ⁰⁰	22
—	3 ⁰⁰ —4 ³⁰	13
—	4 ³⁰ —5 ³⁰	9.2
Atmosph. Luft	5 ³⁰ —7 ³⁰	38
— —	7 ³⁰ —8 ⁰⁰	59
— —	8 ⁰⁰ —8 ³⁰	58

In derselben Weise wie bei den *Tropaeolum*blättern sinkt also die Kohlensäureausscheidung während der Anaerobiose von Stunde zu Stunde. Doch sind die *Sinapis*keimpflanzen kaum so empfindlich gegen Sauerstoffmangel wie die *Tropaeolum*blätter. Die Dauer der Anaerobiose konnte daher etwas länger gewählt werden.

Es wurden 2 Versuche ausgeführt mit 8- und 22-stündiger Anaerobiose

$$\frac{(\text{CO}_2)_i}{(\text{CO}_2)_n} = \frac{0.18}{0.21}; \quad \frac{\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}}{(\text{CO}_2)_i} = \frac{0.50}{0.32}; \quad \frac{\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}}{(\text{CO}_2)_n} = \frac{0.09}{0.07}$$

Das Ergebnis ist ungefähr dasselbe wie bei den *Tropaeolum*blättern. Nun gehören die *Sinapis*samen zu den fetthaltigen, bei welchen nach GODLEWSKI die intramolekulare Atmung gering sein soll, da, wie er vermutet, der Sauerstoff für die Umbildung von Fett in Zucker notwendig ist. Die von mir untersuchten Keimpflanzen enthielten jedoch reduzierende Zuckerarten, so dass die kleine intramolekulare Atmung nicht von dem Mangel an Zucker verursacht wird.

Schimmelpilze. Gewisse Pilze, z. B. *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum* gehören zu den am meisten aeroben Organismen. Von den zahlreichen Untersuchungen, die

über diese Organismen angestellt sind, will ich nur drei besprechen. Aus DIAKONOWS Untersuchungen berechnet sich der Wert des Quotienten $\frac{I}{N}$ für *Penicillium glaucum* zu 0.27 und für *Aspergillus niger* zu 0.30 bei Ernährung mit Zucker und Pepton. Bei Ernährung mit nicht gärungsfähigen Stoffen hörte nach der Sauerstoffentziehung die Kohlensäureabgabe sofort fast ganz auf. KOSTYTSCHEW (1904) konnte jedoch auch bei Ernährung von *Aspergillus niger* mit Pepton, Chinasäure und Weinsäure eine Kohlensäurebildung während der Anaerobiose nachweisen. Ferner hat KRASNOSSELSKY (1904) die anaerobe Kohlensäureausscheidung bei *Aspergillus niger* untersucht. Ich zitiere folgende Zahlen:

Aspergillus niger. Nährsubstrat: Pflaumendekokt.

Gas	Dauer des Versuches	CO ₂ in 1 Stunde in mg	Tempe- ratur
Luft	2 Std.	10.2	21°
Wasserstoff	1 Std. 10 Min.	—	—
—	2 - 20 -	3.9	21°
—	20 Std.	0.82	19°
Luft	1 Std. 10 Min.	—	—
—	2 Std.	4.0	17.5°
—	2 Std. 45 Min.	6.66	17°
—	1 - 30 -	7.2	17°
—	13 - 25 -	—	—
—	1 Std.	9.6	16.5°
—	22 Std. 35 Min.	—	—
—	1 Std.	} 23.4	17.5°
—	1 -		
Wasserstoff	1 Std. 25 Min.	—	—
—	2 - 30 -	6.26	17°
—	19 Std.	1.03	17°
—	22 -	0.81	19°
Luft	1 -	—	—
—	3 -	2.66	17.5°
—	3 -	3.46	18°
—	2 Std. 30 Min.	5.44	18°

Die wenigen Untersuchungen, die ich über diese Organismen angestellt habe, bestätigen die Ergebnisse der früheren Forscher. Ich zitiere 4 Versuche, zwei mit *Penicillium glaucum* und zwei mit *Aspergillus niger*. Die Pilze wurden in Tuberkulinkolben (400 cm³) kultiviert auf 75 cm³ einer Lösung von folgender Zusammensetzung: Pro 100 cm³ Leitungswasser 5 g Dextrose, 1 g Pepton, 0.1 g KH₂PO₄ und 0.1 g MgSO₄, aq:

Penicillium glaucum.

Vers. 1. Tp. 16.5.

		mg CO ₂ pro Stunde
Atmosph. Luft.....	10 ⁰⁰ —10 ³⁰	17.2
— —	10 ³⁰ —11 ⁰⁰	15.2
— —	11 ⁰⁰ —11 ³⁰	15.2
Wasserstoff	11 ⁴⁵ — 1 ³⁰	10.4
—	1 ³⁰ — 2 ⁰⁰	5.6
—	2 ⁰⁰ — 2 ³⁰	3.6
—	2 ³⁰ — 3 ⁰⁰	1.2
Atmosph. Luft.....	3 ³⁰ — 4 ³⁰	2.6
— —	4 ³⁰ — 5 ⁰⁰	3.6
— —	—	—
— —	7 ⁰⁰ — 7 ³⁰	—
— —	7 ⁵⁰ — 8 ⁰⁰	4.0

Vers. 2. Tp. 16.5.

		mg CO ₂ pro Stunde
Atmosph. Luft....	¹⁷ / ₁₀	10.2
Wasserstoff	11 ⁴⁵ —1 ⁰⁰	5.7
—	1 ⁰⁰ —2 ⁰⁰	6.6
—	2 ⁰⁰ —3 ⁰⁰	2.8
—	3 ⁰⁰ —4 ⁰⁰	1.3
Atmosph. Luft....	4 ⁰⁰ —6 ⁰⁰	2.7
— —	6 ⁰⁰ —6 ⁴⁰	3.3
— —	¹⁸ / ₁₀ 11 ⁴⁵ —4 ⁴⁵	3.3

Aspergillus niger.

Vers. 1. Die Kultur war 3 Tage alt, Tp. 16°.

		mg CO ₂ pro Stunde
Atmosph. Luft....	⁹ / ₅ 10 ²⁰ —10 ⁴⁰	10.8
— —	10 ⁴⁰ —11 ⁰⁰	10.8

				mg CO ₂ pro Stunde
Wasserstoff	$\frac{9}{5}$	11 ⁰⁰ —3 ⁰⁰	—
—	—	3 ⁰⁰ —4 ⁰⁰	2.8
—	—	4 ⁰⁰ —	—
—	$\frac{10}{5}$	10 ³⁰	—
—	—	10 ³⁰ —11 ³⁰	0.3
Atmosph. Luft	...	—	11 ⁴⁰ —12 ¹⁰	—
—	—	...	12 ¹⁰ —3 ¹⁰	0.5
—	—	...	3 ¹⁰ —4 ¹⁰	0.8
—	—	...	4 ¹⁰ —7 ¹⁰	1.0
—	—	...	7 ¹⁰ —8 ¹⁰	1.2
—	—	...	8 ¹⁰ —	—
—	—	$\frac{11}{5}$	10 ⁴⁵	—
—	—	...	10 ⁴⁵ —11 ²⁰	2.4
—	—	...	11 ²⁰ —11 ⁵⁰	2.0

Vers. 2. Die Kultur war 2 Tage alt. Tp. 16°.

				mg CO ₂ pro Stunde
Atmosph. Luft	$\frac{15}{5}$	11 ²⁰ —11 ⁴⁰	2.6
Wasserstoff	—	11 ⁴⁰ —	—
—	$\frac{16}{5}$	10 ⁰⁰	—
—	—	10 ⁰⁰ —11 ⁰⁰	0
Atmosph. Luft	...	—	11 ⁰⁰ —2 ⁰⁰	—
—	—	...	2 ⁰⁰ —3 ⁰⁰	1.6
—	—	...	3 ³⁰ —4 ³⁰	1.8
—	—	...	4 ³⁰ —	—
—	—	$\frac{17}{5}$	3 ⁰⁰	—
—	—	...	3 ⁰⁰ —4 ⁰⁰	3.0

Das Ergebnis der Versuche ist somit das folgende: In Wasserstoff sinkt bei *Aspergillus niger* die Kohlensäureausscheidung im Laufe von 16—18 Stunden ungefähr bis 0. Wird die Kultur dann in atmosphärische Luft gebracht, steigt die Kohlensäureausscheidung langsam und kann wieder den ursprünglichen Wert annehmen. *Aspergillus niger* (und auch *Penicillium glaucum*) gehören somit zu demselben Typus wie die *Tropaeolum*blätter und die Keimpflanzen von *Sinapis alba*, bei denen die anaerobe Atmung sehr klein ist.

II. Über die postanaerobiotische Kohlensäureausscheidung. Wie schon oben bemerkt, hat MAQUENNE (1894) zeigen können, dass bei verschiedenen Pflanzenobjekten auf einen Aufenthalt im Vakuum eine transitorische Mehrausscheidung von Kohlensäure folgt. Von seinen Versuchen zitiere ich das Folgende:

	CO ₂ , cm ³ pro Stunde	
	vor	nach
	der Anaerobiose	
<i>Syringa</i> {	1.39	2.02
	0.80	1.51
	1.07	1.96

Später hat PALLADIN (1904) bei der einzelligen Alge *Chlorothecium* eine ähnliche postanaerobiotische Mehrausscheidung von Kohlensäure nachweisen können, besonders nach Ernährung mit Raffinose. Auch bei erfrorenen Blättern von *Vicia Faba* konnte PALLADIN (1909) eine starke Kohlensäureausscheidung nachweisen; doch lassen sich diese Versuche mit den oben erwähnten kaum vergleichen.

Da die Sache mir von Wichtigkeit zu sein schien, habe ich einige Versuche mit einem von MAQUENNES Objekten, *Syringa vulgaris*, ausgeführt.

Erst wurde untersucht, ob durch Abschneidung der Blätter vielleicht eine traumatische Reizung entstehen könnte.

Blätter von *Syringa*. Tp. 15°.

	mg CO ₂ pro 100 g pro Stunde
10 ³⁵ —10 ⁵⁵	26.5
10 ⁵⁵ —11 ¹⁵	27.5
11 ¹⁵ —11 ³⁵	24.0
11 ³⁵ —12 ¹⁵	24.5
12 ¹⁵ — 3 ⁰⁰	—
3 ⁰⁰ — 3 ²⁰	24.9
3 ²⁰ — 3 ⁴⁰	24.0

In den ersten 5 Stunden nach Abschneidung der Blätter kann somit eine traumatische Mehrausscheidung von Kohlensäure nicht beobachtet werden.

In der ersten Versuchsreihe verweilten die *Syringa*-blätter im Vakuum. In diesem Falle konnte tatsächlich eine postanaerobe Mehrausscheidung von Kohlensäure beobachtet werden. Diese Versuchsanstellung ist jedoch meiner Meinung nach nicht einwandfrei. Während der Anaerobiose wird nämlich durch die intramolekulare Atmung Kohlensäure gebildet; und diese Kohlensäure häuft sich, wenn nicht während der ganzen Versuchszeit evakuiert wird, im Rezipienten an. Die Anhäufung der Kohlensäure im Rezipienten kann als Reiz auf die Blätter wirken und ganz unkontrollierbare Ergebnisse hervorbringen.

Um diese Fehlerquellen zu vermeiden, wurden die Blätter in den folgenden Versuchen während der Anaerobiose in einem sauerstoff- und kohlendioxidfreien Raum angebracht. Nachdem die Kohlensäureausscheidung in atmosphärischer Luft bestimmt war, wurden die Blätter in einen mit pyrogallussaurem Kali beschickten Exsikkator gelegt. Die Anaerobiose dauerte 4 Stunden. Nachher wurde wieder die Kohlensäureausscheidung in atmosphärischer Luft ermittelt. Das Ergebnis der Versuche war Folgendes:

Vers. 1. 1. Juli 1918.

	CO ₂ pro Stunde
10 ²⁵ —10 ⁴⁵	11.2
10 ⁴⁵ —11 ⁰⁵	10.8
11 ⁰⁵ —11 ²⁵	11.2
Anaerobiose in 4 Stunden	
3 ¹⁰ — 3 ³⁰	13.8
3 ³⁰ — 3 ⁵⁰	14.7
3 ⁵⁰ — 4 ¹⁰	16.5
4 ¹⁰ — 4 ³⁰	15.6

Vers. 2. 23. Septbr. 1917. Tp. 14.5. 35.2 g Blätter.

CO ₂ pro g pro Stunde	
10 ⁰⁵ —10 ³⁵	0.28
10 ³⁵ —11 ⁰⁵	0.24
11 ⁰⁵ —11 ³⁵	0.22
Anaerobiose in 4 Stunden	
3 ³⁰ — 4 ⁰⁰	0.16
4 ⁰⁰ — 4 ³⁰	0.17
4 ³⁰ — 5 ⁰⁰	0.19

Vers. 3. 26. Septbr. 1917. Tp. 14.7. 41.2 g Blätter.

CO ₂ pro g pro Stunde	
10 ²⁵ —10 ⁵⁵	0.17
10 ⁵⁵ —11 ²⁵	0.17
Anaerobiose in 4 Stunden	
3 ³⁰ — 4 ⁰⁰	0.16
4 ⁰⁰ — 4 ³⁰	0.16

In diesen 3 Versuchen ist von einer postanaerobiotischen Mehrausscheidung von Kohlensäure nichts zu sehen. Hieraus folgt zwar nicht, dass eine solche bei anderen Objekten nicht existiert; aber wie oben schon gesagt, kann man, selbst wenn eine solche Mehrausscheidung von Kohlensäure nachgewiesen wurde, nicht folgern, dass dieser Mehrbetrag an Kohlensäure durch Oxydation von leicht oxydablen, während der Anaerobiose gebildeten Spaltungsprodukten des Zuckers verursacht wird. Aus diesen Ursachen habe ich die Frage nicht weiter verfolgt.

D. Theoretische Folgerungen.

Bevor ich auf die theoretischen Schlussfolgerungen näher eingehe, möchte ich zur Nomenklatur Folgendes bemerken. Die Vorgänge, die sich bei dem Abbau des Zuckers abspielen, teilen sich in zwei Hauptgruppen, je nachdem der Abbau mit oder ohne Sauerstoff zustande kommt. Zur Kennzeichnung dieser beiden Hauptgruppen der Atmung benutze ich, wie auch in der älteren Literatur üblich, die

Bezeichnungen »Sauerstoffatmung« (oder Oxydationsatmung) und »Spaltungs- oder intramolekulare Atmung«. Mit »aerobe« und »anaerobe Atmung« möchte ich dagegen die Atmungsvorgänge bei Aerobiose bzw. Anaerobiose bezeichnen. Die beiden Einteilungen fallen nämlich nicht immer zusammen. Z. B. findet bei der aeroben Atmung der Hefe sowohl Sauerstoffatmung als Spaltungsatmung statt.

Man kann nun nach der Stärke der intramolekularen Atmung im Verhältnis zur normalen Atmung eine Reihe verschiedener Typen unterscheiden.

Den ersten Typus bilden Organismen, bei denen auch bei aerobem Leben Produkte der intramolekularen Zuckerverzersetzung gebildet werden. Als Beispiel sei die Hefe angeführt. Dieser Organismus hat bekanntlich eine ausgesprochene Sauerstoffatmung; die Spaltungsatmung ist aber so intensiv, dass auch bei vollem Sauerstoffzutritt beträchtliche Mengen von Alkohol gebildet werden (GILTAY und ABERSON 1894, BUCHNER und HAHN 1903). Bei diesem Organismus bereitet die Hypothese von PFEFFER keine Schwierigkeiten: wenn wirklich als Zwischenprodukte bei der alkoholischen Gärung Verbindungen entstehen, die leichter oxydabel sind als Zucker, so dürften diese in so grosser Menge gebildet werden, dass sie für die Oxydationsprozesse vollkommen ausreichen. — Eine wichtige Frage ist es, ob die Alkoholgärung durch die Gegenwart von Sauerstoff gehemmt wird. Die hierüber angestellten Untersuchungen reichen für eine Beantwortung dieser Frage nicht aus.

Der zweite Typus wird durch Pflanzenobjekte, wie Keimblätter von Erbsen, Wurzeln von *Daucus Carota* und Weintrauben vertreten. Die intramolekulare Atmung ist im Verhältnis zur normalen sehr stark; im Gegensatz zur Hefe

wird jedoch bei Sauerstoffzutritt kein Alkohol gebildet. Der Wert des Quotienten $\frac{(\text{CO}_2)_i}{(\text{CO}_2)_n}$ ist ungefähr gleich 1, und es wird im sauerstofffreien Raume viel Alkohol gebildet, obwohl der Wert des Quotienten $\frac{\text{Alkohol}}{(\text{CO}_2)_n}$ hinter 1 zurückbleibt. Der Wert des letztgenannten Quotienten ist bedeutend grösser als 0.35, woraus man folgern kann, dass der Zuckerumsatz in sauerstofffreiem Raume grösser ist als bei Sauerstoffzutritt. Dieses Verhältnis könnte man vielleicht bei *Pisum* durch Verschiebung der Monosaccharidkonzentration erklären; bei Karotten und Weintrauben, wo der Gehalt an Monosacchariden gross ist, ist dagegen eine nennenswerte Verschiebung der Konzentration unwahrscheinlich. In diesem Falle muss somit wahrscheinlich der Zuckerumsatz bei Gegenwart von Sauerstoff direkt gehemmt werden.¹ Da nun bei Sauerstoffzutritt kein Alkohol gebildet wird, wird man schliessen müssen, dass entweder die intramolekulare Atmung bei Sauerstoffzutritt vollkommen sistiert wird, oder dass die Zwischenprodukte der intramolekularen Atmung oxydiert werden. Letzteres dürfte wohl das wahrscheinlichere sein. Auch die Pflanzen dieser Gruppen bieten der PFEFFERSCHEN Hypothese keine Schwierigkeiten dar. Die durch die intramolekulare Atmung gebildeten Zwischen-

¹ Besonders deutlich tritt diese Hemmung hervor, wenn $\frac{(\text{CO}_2)_i}{(\text{CO}_2)_n}$ grösser ist als 1. Hierdurch wird WORTMANN'S Hypothese (1880) widerlegt. Nach dieser Hypothese soll der durch intramolekulare Zuckerspaltung gebildete Alkohol mit Hilfe des aufgenommenen Sauerstoffs zu Zucker regeneriert werden, so dass die ganze bei der normalen Atmung gebildete Kohlen säuremenge von intramolekularer Herkunft ist:

1. $3(\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6) = 6(\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}) + 6\text{CO}_2.$
2. $6(\text{C}_2\text{H}_5\text{OH}) + 12\text{O} = 2(\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6) + 6\text{H}_2\text{O}.$

Durch diese Hypothese wollte WORTMANN erklären, dass $\frac{(\text{CO}_2)_i}{(\text{CO}_2)_n}$ bei *Vicia Faba* gleich 1 ist.

produkte dürften für die normale Atmung vollkommen ausreichen. Doch muss, wie schon oben dargelegt, hervorgehoben werden, dass wir keine Beweise für die Richtigkeit der PFEFFERSchen Hypothese haben.

Als Übergang zu der nächsten Gruppe möchte ich die Kartoffel besprechen. Ich gehe jedoch auf diese Pflanze nicht näher ein, da sich vorläufig nicht entscheiden lässt, ob die Kartoffel einen von der Alkoholgärung ganz abweichenden Typus von intramolekularer Atmung besitzt, oder ob vielleicht die während der Anaerobiose gebildete Kohlensäure mit intramolekularer Atmung nichts zu tun hat.¹

Die dritte Gruppe wird von Pflanzenobjekten gebildet, bei denen die intramolekulare Atmung im Verhältnis zur normalen sehr schwach ist. Zu dieser Gruppe gehören *Tropaeolum*blätter, *Sinapis*keimlinge und verschiedene Schimmelpilze, wie *Aspergillus niger* und *Penicillium glaucum*. Die Pflanzen sind dadurch charakterisiert, dass die Kohlensäureausscheidung im sauerstofffreien Raume von Stunde zu Stunde sinkt, und dass sie bis unter $\frac{1}{3}$ der Kohlensäureausscheidung in atmosphärischer Luft sinken kann, ohne dass die Pflanze — wie aus der postanaeroben Atmung hervorgeht — dauernd geschädigt wird. Die starke Kohlensäureausscheidung, die in den ersten 2—3 Stunden im sauerstofffreien Raume beobachtet werden kann, ist somit nur transitorisch; über die Herkunft der Kohlensäure lässt sich vorläufig nichts sagen. Wahrscheinlich wird sie entweder durch Oxydation von Zucker bei gleichzeitiger Reduktion von anderen Verbindungen gebildet, oder sie hat mit der Zuckerzersetzung überhaupt nichts zu tun. Auch der Wert des Quotienten $\frac{\text{Alkohol}}{(\text{CO}_2)_n}$ bleibt hinter dem Wert

¹ Jedenfalls kann bei der Kartoffel eine Spaltung des Zuckers durch Zymase nicht den Ausgangspunkt der normalen Atmung bilden.

0.35 zurück. Es geht aus allem hervor, dass die Zuckerzersetzung im sauerstofffreien Raume schwächer ist als bei Gegenwart von Sauerstoff.

Die Pflanzen dieser Gruppe bieten somit der PFEFFERschen Hypothese bedeutende Schwierigkeiten dar. Wenn man nicht annehmen will, dass die intramolekulare Zuckerzersetzung durch Gegenwart von Sauerstoff beschleunigt wird, was meiner Meinung nach sehr unwahrscheinlich ist, so wird man folgern müssen, dass die bei der intramolekularen Atmung gebildeten Zwischenprodukte für die normale Atmung nicht ausreichen und dass daher die betreffenden Pflanzen auch den Zucker ohne vorhergehende Spaltung direkt oxydieren können.¹ Dass eine solche Annahme an sich nicht als unwahrscheinlich betrachtet werden kann, geht aus verschiedenen Tatsachen hervor.

Erstens wissen wir, dass verschiedene Schizomyzeten den Zucker direkt oxydieren können. Dies ist, wie BERTRAND (1904) hat zeigen können, z. B. der Fall mit dem Sorbosebacterium. Dieser Organismus oxydiert Glycerin zu Dioxyaceton, Sorbit zu Sorbose und Dextrose zu Zuckersäure. Diese Oxydationen werden zweifellos ohne vorhergehende Spaltung des Zuckermoleküls ausgeführt.

Ferner wissen wir, dass man z. B. Schimmelpilze und Hefen auf einer Reihe verschiedener Substanzen, die kaum intramolekular gespalten werden können, kultivieren kann. Jüngst haben KOSTYTSCHEW und AFANASSJEW (1921) gezeigt,

¹ Zwar ist auch die Möglichkeit vorhanden, dass die intramolekulare Atmung bei den Pflanzen dieser Gruppe gering ist, weil die Pflanzen während der Anaerobiose geschädigt werden. Hiergegen spricht, dass die Pflanzen sich nach kurz dauernder Anaerobiose wieder erholen. Es ist daher wahrscheinlicher, dass die Schädigung der Pflanzen während lang dauernder Anaerobiose durch das Fehlen einer ausgiebigen intramolekularen Atmung verursacht wird.

dass *Aspergillus niger* auf Pepton kultiviert keine Zymase enthält. Bei Sauerstoffabschluss wird kein Alkohol gebildet, selbst nicht bei Zugabe von Zucker. Der Abbau des Peptons während der Aerobiose wird daher jedenfalls nicht mit Hilfe der Zymase bewerkstelligt.

Bei höheren Pflanzen ist zwar eine direkte Oxydation des Zuckers noch nicht nachgewiesen. Immerhin wissen wir, dass auch höhere Pflanzen sehr verschiedene Oxydationen ausführen können. Umbildung von Fett zu Zucker wird wohl mit Oxydation von Fettsäuren verknüpft sein; bei etiolierten Pflanzen werden vielleicht auch Eiweisskörper veratmet. Wahrscheinlich werden daher die höheren Pflanzen auch Zucker direkt oxydieren können.

Wenn man Schimmelpilze auf einem Gemisch von verschiedenen Verbindungen kultiviert, werden erst die besseren Nährstoffe verarbeitet. So kann man z. B. durch Zusatz von Glykose Glyzerin vor Verarbeitung schützen, ferner Glyzerin durch Pepton und Milchsäure durch Dextrose. In derselben Weise verhalten sich wahrscheinlich auch die höheren Pflanzen. Wenn durch intramolekulare Spaltung der Zuckers leicht oxydable Zwischenprodukte in genügender Menge gebildet werden, verläuft die normale Atmung wahrscheinlich nach der von PFEFFER aufgestellten Hypothese; wenn das nicht der Fall ist, kann die Pflanze wahrscheinlich auch den Zucker direkt oxydieren.

Wenn ich zum Schluss die Auffassung, zu welcher ich durch meine Untersuchungen gekommen bin, präzisieren sollte, möchte ich es mit folgenden Worten tun: Die intramolekulare Atmung ist kaum als eine notwendige Bedingung der normalen Atmung zu betrachten, indem es wahrscheinlich ist, dass die höheren Pflanzen den Zucker auch direkt oxydieren können. Jedoch ist die intramolekulare

Atmung insofern von grosser Bedeutung, als Pflanzen mit kräftiger intramolekularer Atmung einem vorübergehenden Mangel an Sauerstoff gegenüber weit resistenter sind als Pflanzen mit geringer intramolekularer Atmung. Ferner ist es wahrscheinlich, dass die intramolekulare Atmung jedenfalls teilweise auch bei Gegenwart von Sauerstoff fort dauert und dass bei Pflanzen mit kräftiger intramolekularer Atmung die normale Atmung entweder ausschliesslich oder teilweise durch Oxydation von Zwischenprodukten der intramolekularen Atmung zustande kommt.

Pflanzenphysiologisches Laboratorium der Universität, Dezember 1922.

Tab. I.

	Datum des Versuches	Gewicht des Versuchsmaterials, g	Dauer der Anaerobiose, Stunden	Temperatur	$(CO_2)_n$, mg pro 100 g		Durchschnitt	$(CO_2)_i$, mg pro 100 g pro Stunde	Alkohol, mg pro 100 g		$(CO_2)_n$	$(CO_2)_i$	C_2H_5OH	C_2H_5OH	$(CO_2)_n$	Direkt reduzierende Zuckerarten, % des Frischgewichts
					vor der Anaerobiose	nach der Anaerobiose			mit Pyknometer	nach Nicloux						
1. Keimblätter von Erbsen...	20/11 17	44.2	22	18.9°	13.3	16.5	14.9	12.4	8.3	7.9	8.1	0.83	0.65	0.54		
2. —	3/12 17	100.6	20	20°	19.2	20.2	19.7	15.6	12.7	12.5	12.6	0.79	0.81	0.64		vor der Anner. 0.025 % nach der Anner. 0.034 %
3. <i>Daucus Carota</i> , Wurzeln...	2/10 17	206.7	23½	14°	5.4	5.7	5.6	4.2	3.3	3.8	3.6	0.75	0.86	0.64		
4. —	7/10 16	109.5	19	17°	17°	5.7	5.0	5.4	5.1	4.7	4.9	1.1	0.91	0.98		
5. —	10/10 17	209	21½	15.5°	10.1	5.8	8.0	6.4	4.4	4.8	4.6	0.80	0.72	0.58		
6. —	30/10 17	198	21½	14.5°	5.0	5.9	5.5	3.2	2.0	2.4	2.2	0.58	0.69	0.40		
7. Grüne Trauben	16/1 17	110	66	14°	1.1	1.4	1.1	1.4	1.2	1.1	1.2	1.3	0.86	1.1		7.7 %
8. —	6/3 17	283	48	13°	1.1	1.4	0.80	0.85	1.1	0.63	1.1	1.1	0.74	0.81	0.79	5.2 %
9. Blaue Trauben	30/9 16	113	44	16.5°	1.3	1.6	1.3	1.6	1.4	1.3	1.2	1.1	0.81	1.0		
10. —	4/10 16	112	47	16°	1.6	1.9	1.6	1.9	1.4	1.4	1.4	1.2	0.74	0.88	0.88	9.1 %
11. —	4/10 17	310	21½	14°	1.3	2.3	1.8	1.8	1.8	1.6	1.7	1.0	0.95	0.95	0.95	
12. —	6/11 17	328	23	17°	1.9	2.7	2.3	1.7	1.3	1.6	1.5	0.74	0.88	0.65	0.65	
13. Kartoffeln	12/9 17	1985	20½		1.1	1.1	1.1	0.8	0.28	0.25	0.27	0.73	0.33	0.25	0.25	
14. —	20/11 16	100	69		0.8	0.8	0.8	0.8	0	0	0	1.0	0	0	0	
15. —	8/12 16	172	76		0.9	0.4	0.9	0.4	0	0	0	0.44	0	0	0	
16. —	11/2 18	943	47	22.5°	0.9	2.0	1.5	1.4	0.1	0	0.1	0.93	0.07	0.07	0.07	
17. —	18/2 18	940	50	22°	1.0	1.3	1.2	1.3	0.004	0.05	0.03	1.1	0.02	0.03	0.03	0.83 %
18. <i>Tropaeolum majus</i> , Blätter	4/7 18	70.3	4	15°	3.9	5.5	4.7	2.6	5.1	7.4	6.3	0.55	0.24	0.13	0.13	
19. —	21/9 17	57.9	4	14.5°	6.4	4.6	5.5	3.1	0.7	1.0	5.4	0.56	0.17	0.10	0.10	0.80 %
20. —	29/9 17	69.5	4	14°	3.9	3.2	3.6	2.0	1.2	6	9	0.56	0.45	0.25	0.25	0.9 %
21. Stängelskeimpflanzen	12/12 17	19.5	22	20°	8.0	3.2	5.6	10.1	5.3	4.7	5.0	0.18	0.50	0.09	0.09	0.9 %
22. —	5/3 18	33.1	8	22°	8.9	9.5	9.2	1.9	6.6	5.6	6.1	0.21	0.32	0.07	0.07	0.5 %

Literaturverzeichnis.

1. BERTRAND, M. G.: Étude biochimique de la bactérie du sorbose. Ann. d. chim. et de phys. 8 sér., t. 3 p. 181, 1904.
2. BIALOSUKNIA, W.: Produkte der intramolekularen Atmung bei sistiertem Leben der Fettsamen. Pringsh. Jhrb. 45, p. 644, 1908.
3. BOYSEN JENSEN, P.: Sukkersønderdelingen under Respirationsprocessen hos højere Planter. København 1910.
4. — Über synthetische Vorgänge im pflanzlichen Organismus. I. Die Rohrzuckersynthese. Bioch. Z. 40, p. 420, 1912.
5. BUCHNER, E., BUCHNER, H. und HAHN, M.: Die Zymasegärung. 1903.
6. CHUDIAKOW, N.: Beiträge zur Kenntnis der intramolekularen Athmung. Landw. Jhrb. 23, p. 333, 1894.
7. DIAKONOW: Intramolekulare Athmung und Gärthätigkeit der Schimmelpilze. Ber. d. d. bot. Ges. 4, p. 2, 1886.
8. GILTAY, E. und ABERSON, J. H.: Über den Einfluss des Sauerstoffzutritts auf Alkohol- und Sauerstoffzutritt bei der alkoholischen Gärung. Pringsh. Jhrb. 26, p. 543, 1894.
9. GODLEWSKI, E. und POLZENIUSZ, F.: Über die intramolekulare Athmung von in Wasser gebrachten Samen und über die dabei stattfindende Alkoholbildung. Extr. de Bull. de l'Acad. de sc. de Cracovie 1901.
10. HILL, G. R.: Respiration of fruits and growing plant tissues in certain gases etc. Cornell univers. agric. exp. stat. Bull. 330, 1913.
11. KOSTYTSCHEW, S.: Über die normale und die anaerobe Atmung bei Abwesenheit von Zucker. Pringsh. Jhrb. 40, p. 563, 1904.
12. — Über die Anteilnahme der Zymase am Atmungsprozesse der Samenpflanzen. Bioch. Z. 15 p. 164, 1909.
13. — Über den Vorgang der Zuckeroxydation bei der Pflanzenatmung. Z. physiol. Ch. 67, p. 116, 1910.
14. — Über das Wesen der anaeroben Atmung verschiedener Samenpflanzen. Ber. d. d. bot. Ges. 31, p. 125, 1913.
15. — On the oxydation of alcohol by higher plants. Journ. Russ. bot. Soc. I 1916. Cit. nach Ztbl. Bioch. und Biophys. 23, 1921.
16. — und AFANASSJEW, M.: Die Verarbeitung verschiedener organischer Verbindungen durch Schimmelpilze bei Sauerstoffmangel. Pringsh. Jhrb. 60, p. 628, 1921.

17. KRASNOSSELSKY, T.: Atmung und Gärung der Schimmelpilze in Rollkulturen. Ctbl. f. Bact. II, XIII p. 673, 1904.
18. KROGH, A.: Thermostate und Thermoregulation. Z. f. biol. Technik und Methodik. 3 p. 262, 1913.
19. MAQUENNE, L.: Sur la respiration des feuilles. Compt. rend. 119, p. 100, 1894.
20. — et DEMOUSSY, E.: Sur la respiration des feuilles dans le vide ou des atmosphères pauvres en oxygène. Compt. rend. 173, p. 373, 1921.
21. NABOKICH, O.: Über die intramolekulare Athmung der höheren Pflanzen. Ber. d. d. bot. Ges. 21 p. 467, 1903.
22. PALLADIN, W.: Über normale und intramolekulare Atmung der einzelligen Alge *Chlorothecium saccharophilum*. Ctbl. f. Bact. II, XI p. 146, 1904.
23. — Über das Wesen der Pflanzenatmung. Bioch. Z. 18 p. 151, 1909.
24. — und KOSTYTSCHEW, S.: Anaerobe Atmung, Alkoholgärung und Acetonbildung bei den Samenpflanzen. Z. phys. Ch. 48, p. 214, 1906.
25. PFEFFER, W.: Das Wesen und die Bedeutung der Athmung in der Pflanze. Landw. Jhrb. 7, 1878.
26. — Über intramolekulare Athmung. Unters. aus d. bot. Inst. z. Tübingen I p. 636, 1885.
27. STICH, C.: Die Atmung der Pflanzen bei verminderter Sauerstoffspannung etc. Flora 1891 p. 1.
28. STOKLASA, J., ERNEST, A. und CHOCENSKÝ, K.: Über die anaerobe Atmung der Samenpflanzen und über die Isolierung der Atmungsenzyme. Ber. d. d. bot. Ges. 24 p. 542, 1906.
29. — Über die glykolytischen Enzyme im Pflanzenorganismus. Z. physiol. Ch. 50, p. 303, 1906.
30. WORTMANN, J.: Über die Beziehungen der intramolekularen zur normalen Athmung der Pflanzen. Arb. bot. Inst. Würzburg II, 1880.

BIØLOGISKE MEDDELELSER

UDGIVNE AF

DET KGL. DANSKE VIDENSKABERNES SELSKAB

1. BIND (KR. 13,85):

Kr. Ø.

- | | |
|---|------|
| 1 KROMAN, K.: Laws of muscular action. 1917 | 0,95 |
| 2. BOAS, J. E. V.: Das Gehörn von Antilocapra und sein Verhältnis zu dem anderer Cavicornia und der Hirsche. Mit 2 Tafeln. 1917. | 1,75 |
| 3. RAUNKLÆR, C.: Recherches statistiques sur les formations végétales. 1918 | 1,75 |
| 4. RAUNKLÆR, C.: Über das biologische Normalspektrum. 1918.... | 0,40 |
| 5. WALBUM, L. E.: Undersøgelse over Petroleumsæthers og nogle rene Kulbrinters Indvirkning paa Tyfus-Coligruppens Bakterier. With a Résumé in English. 1918 | 1,05 |
| 6. KROGH, AUG.: Vævenes Forsyning med Ilt og Kapillærkredsløbets Regulering. Med 1 Tavle. 1918 | 1,00 |
| 7. RAUNKLÆR, C.: Ueber die verhältnissmässige Anzahl männlicher und weiblicher Individuen bei <i>Rumex thyrsiflorus</i> Fingerh. 1918 | 0,40 |
| 8. BOAS, J. E. V.: Zur Kenntniss des Hinterfusses der Marsupialier. Mit 2 Tafeln. 1918 | 1,65 |
| 9. FIBIGER, JOHANNES: Investigations on the Spiroptera Cancer III. On the transmission of Spiroptera neoplastica (Gongylonema N.) to the rat as a method of producing cancer experimentally. With one plate. 1918 | 1,05 |
| 10. FIBIGER, JOHANNES: Investigations on the Spiroptera Cancer IV. Spiroptera cancer of the tongue in rats. With four plates. 1918 | 2,80 |
| 11. FIBIGER, JOHANNES: Investigations on the Spiroptera Cancer V. On the growth of small carcinomata and on predisposition to spiroptera cancer in rats and mice. 1918 | 0,65 |
| 12. RAUNKLÆR, C.: Ueber Homodromie und Antidromie insbesondere bei Gramineen. 1919 | 0,70 |
| 13. VAHL, M.: The Growth-Forms of some Plant-Formations of Southern Norway. 1919 | 1,50 |
| 14. FIBIGER, JOHANNES: Investigations on the Spiroptera Cancer VI. A transplantable spiroptera carcinoma of the mouse. With three plates. 1919 | 2,80 |

2. BIND (KR. 15,40):

1. BOAS, J.E.V.: Einige Bemerkungen über die Hand des Menschen. Med 10 Tavler. 1919	2,50
2. KRABBE, KNUD H.: Bidrag til Kundskaben om <i>Corpus Pineale</i> hos Pattedyrene. Med 7 Tavler. Avec un résumé en français. 1920	7,00
3. BARÐARSON, GUÐMUNDUR G.: Om den marine Molluskfauna ved Vestkysten af Island. Med 1 Kort. 1920	5,25
4. RAUNKJÆR, C.: Egern, Mus og Grankogler. En naturhistorisk Studie. 1920	3,50
5. ROSENVINGE, L. KOLDERUP: On the spiral arrangement of the branches in some <i>Callithamnietæ</i> . 1920	2,25

3. BIND (KR. 19,95):

1. BOCK, JOHANNES, og POUL IVERSEN: The Phosphate Excretion in the Urine during water diuresis and purine diuresis. 1921..	1,00
2. OSTENFELD, C. H.: Contributions to West Australian botany. Part III. C. H. Ostenfeld: Additions and notes to the flora of extra-tropical W. Australia. (With XII plates and 19 figures in the text). 1921	10,50
3. KROGH, AUGUST: Fortsatte Studier over Kapillærernes Fysiologi. 1921	0,70
4. FIBIGER, JOHANNES, og FRIDTJOF BANG: Experimental production of Tar Cancer in white mice. With six plates. 1921	5,75
5. ELLERMANN, V.: Mesurage des angles des mitoses comme moyen de distinguer entre elles les diverses cellules lymphoïdes dans la moëlle osseuse. Avec une planche. 1921	1,00
6. WALBUM, L. E.: Manganoklorids og nogle andre Saltes Indvirkning paa Antitoxindannelsen. With a résumé in english. 1921	1,10
7. KRABBE, KNUD H.: Fortsatte Undersøgelser over <i>Corpus Pineale</i> hos Pattedyrene. Med 3 Tavler. Avec un résumé en français. 1921	2,50
8. PURDY, HELEN ALICE: Studies on the path of transmission of phototropic and geotropic stimuli in the coleoptile of <i>Avena</i> . 1921	1,00
9. PETERSEN, C. G. JOH.: Om Tidsbestemmelse og Ernæringsforhold i den ældre Stenalder i Danmark. En biologisk Studie. (Med en Kortskitse). With a résumé in english. 1922	0,65
10. RAUNKJÆR, C.: Forskellige Vegetationstypers forskellige Indflydelse paa Jordbundens Surhedsgrad (Brintionkoncentration). 1922	2,40