

**Zeitschrift:** Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse  
**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft  
**Band:** 60 (1950)

**Artikel:** Hemmung der Wurzelatmung durch Ausscheidungen des Wurzelsystems  
**Autor:** Wanner, H. / Schmucki, S.  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-42136>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. [Voir Informations légales.](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. [See Legal notice.](#)

**Download PDF:** 08.02.2025

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## Hemmung der Wurzelatmung durch Ausscheidungen des Wurzelsystems

Von *H. Wanner* und *S. Schmucki*

Institut für Allgemeine Botanik der Universität Zürich

Eingegangen am 27. Mai 1950

Das Problem der sekretorischen Stoffabgabe der Wurzel hat zeitweise reges Interesse beansprucht. Es waren auf der einen Seite Fragen der Permeabilität und der Salzabsorption, die entsprechende Untersuchungen anregten, wie zum Beispiel diejenigen von *Hansteen-Cranner* (1919) über die Ausscheidungen von Phosphatiden durch Wurzeln unter bestimmten Bedingungen. Auch die Ausscheidungen von organischen Säuren seitens der Wurzel gehören in dieses Gebiet, da damit offenbar eine gewisse Freisetzung von resorbierbaren Ionen im Boden verbunden ist. Am intensivsten war jedoch die Bearbeitung der Frage nach einer eventuellen toxischen Wirkung von Wurzelauausscheidungen auf die Wurzel der gleichen oder/und anderer Pflanzen. Die Zahl gründlicher experimenteller Arbeiten im Hinblick auf diese Fragestellung ist jedoch trotz der eminenten praktischen Bedeutung nicht besonders groß. Ausgangspunkt für das Interesse an toxischen Ausscheidungen von Pflanzenwurzeln waren zum Teil Überlegungen, die Bodenmüdigkeit von Kulturpflanzen könnte auf solche Ausscheidungen zurückzuführen sein. Während noch *Liebig* die Ursache der Bodenmüdigkeit in einem Ungleichgewicht der Nährsalze, bedingt durch eine partielle Erschöpfung sah, vermehren sich in neuerer Zeit die Befunde, die tatsächlich auf eine Ausscheidung toxischer Substanzen hinweisen. Am besten fundiert von früheren Untersuchungen über dieses Gebiet sind diejenigen von *Schreiner* und Mitarbeitern aus dem U. S. Dept. Agr. Bur. Soils (1908—1911, siehe auch Übersicht von *James Bonner* in « *Botanical Review* », vol. 16, Nr. 1). *Schreiner* gelang es, einige toxische Verbindungen aus erschöpftem Boden zu isolieren in Form von Picolonsäure, Salicyl-, Aldehyd-, Vanillin- und Dioxystearin-Säure. Diese erwiesen sich, unter vielen anderen die gefunden werden konnten, als die einzigen, die in dem in Frage kommenden Konzentrationsbereich toxisch wirken. Neuere Untersuchungen sind von *Bonner* und Mitarbeitern (1946) am California Institute of Technology mit Guayulepflanzen (*Parthenium argentatum*) durchgeführt worden. Es gelang ihm,

die Ausscheidung toxischer Stoffe nachzuweisen, die allerdings nur in geringer Konzentration auftraten. Unter extremen Bedingungen, die einer regelrechten kalten Extraktion von Wurzeln gleichkommen, konnte ein toxisches Prinzip in Form von trans-Zimt-Säure isoliert und identifiziert werden. Ob die Zimtsäure, die als natürlicher Bestandteil frei und gebunden in *Parthenium* gefunden wird, wirklich durch Wurzeln unter natürlichen Bedingungen zur Ausscheidung kommt, konnte wohl wahrscheinlich gemacht, aber infolge der geringen Konzentration nicht sicher nachgewiesen werden. Zudem wurde festgestellt, daß die Zimtsäure im Boden selber rasch zerstört wird und dementsprechend kaum als Ursache für festgestellte Bodenmüdigkeitserscheinungen bei *Parthenium*-Pflanzen in Frage kommen kann. Von größerem Interesse sind die ebenfalls von Bonner (1950) zusammengestellten Beobachtungen über die Auswaschung von toxischen Substanzen aus Blättern.

Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß ein Nachweis der Ausscheidung toxischer Substanzen durch Wurzeln wohl möglich ist, die Natur der betreffenden Substanzen jedoch noch in keinem Falle exakt festgestellt werden konnte. Toxische Ausscheidungen von Blättern, die in den Boden gelangen, kommen offenbar nur bei wenigen Pflanzen vor. *In keinem Fall konnte bis jetzt die Ursache, warum diese Stoffe toxisch wirken, festgestellt werden.* Bonner vermutet, daß der hemmende Einfluß der trans-Zimt-Säure auf das Wachstum zusammenhängt mit den Beziehungen dieser Substanz zur cis-Zimt-Säure, die als Wuchsstoff bekannt ist. Wir haben in einer Versuchsreihe, die sich ursprünglich mit den Veränderungen der Sauerstoffkonzentration in Nährlösungen befaßte, und zwar im Hinblick auf die notwendige Durchlüftungsmenge, eine merkwürdige Erscheinung gefunden, die möglicherweise im Zusammenhang steht mit den obenerwähnten Beobachtungen über toxische Ausscheidungen. Es konnte festgestellt werden, daß Weizenwurzeln unter Sauerstoffmangelbedingungen Stoffe in die Lösung abgeben, die eine nachhaltige starke Hemmung der Wurzelatmung bewirken.

### Material und Methoden

Für die meisten Versuche wurden junge (1 bis 3 Wochen alte) Weizenpflanzen benützt. Die Samen wurden mit «Ceretan» sterilisiert, und zur Keimung auf Gipsplatten in Petrischalen gebracht. Diese Methode hat sich sehr bewährt, die Samen keimen gut auf den Gipsplatten, und die Regulierung der Wasserzugabe ist leichter möglich, die Gipsplatten sind auch gut sterilisierbar. Nach der Keimung gelangten die Pflanzen auf durchlochte Korkscheiben, die an gebogenen Glasstäben in 1-Liter-Pyrex-Bechergläser gehängt wurden. Jedes Glas wurde so mit etwa 50 Pflanzen besetzt und mit 500 ml Nährlösung versehen. Die Lösung wurde während der Vorkultur ständig durchlüftet. Zur Bestimmung der Veränderungen der Sauerstoff-Konzentration gelangten zwei Methoden zur Anwendung:

1. die übliche Methode von Winkler;
2. die amperometrische Bestimmung an der tropfenden Quecksilberelektrode.

Die Veränderung des Kohlensäuregehaltes wurde nach einer Modifikation des Verfahrens von Nicloux bestimmt: Ansäuern der Versuchslösung im Vakuum mit Salzsäure und Übertreiben des durch Erhitzen freigesetzten Kohlendioxyds in Barytlauge. (Die genauen Analysenmethoden sind in der Dissertation von S. Schmucki [1949] beschrieben worden.) Parallelbestimmungen des Sauerstoff- und CO<sub>2</sub>-Gehaltes ergaben zwischen gleichzeitig angesetzten Weizenkulturen zu je 40 Pflanzen eine recht gute Übereinstimmung. Die mittlere Abweichung für eine Serie von 4 Gläsern beträgt

für den Sauerstoffgehalt der Nährlösung:  $6,9 \pm 0,22$  mg/Liter  
für den Kohlensäuregehalt:  $7,5 \pm 0,89$  mg/Liter.

Der « Fehler » der Kohlensäurebestimmung ist demnach beträchtlich größer als für die Sauerstoffbestimmung. Diese größere Schwankung zwischen Parallelen wird aber ausgeglichen durch die größere Variation der CO<sub>2</sub>-Konzentration, die die Nährlösung im Lauf eines Versuches erfährt. In allen zur Reproduktion gelangten Kurven wird jeweils sowohl der Sauerstoffgehalt wie der CO<sub>2</sub>-Gehalt der Nährlösung in mg pro Liter zu bestimmten Zeitpunkten angegeben und nicht die verbrauchte Menge. Da alle Versuche in offenen Kulturgläsern angesetzt wurden, stellt der jeweiligen angegebene Sauerstoff-, bzw. CO<sub>2</sub>-Gehalt in der Lösung immer die Resultante dar aus dem Sauerstoffverbrauch durch die Atmung der Wurzel und dem Sauerstoff, der von der Luft in die Nährlösung diffundiert (für den CO<sub>2</sub>-Gehalt gilt das entsprechende).

### Versuchsergebnisse

Ein erster Versuch wurde in folgender Weise angesetzt: neun offene Kulturröhren in der Form von großen Reagensgläsern wurden mit je einer Korkscheibe mit zehn Pflanzen beschickt und mit 150 ml Nährlösung versehen. Die Röhren wurden während der Versuchsdauer bei 18° C in Thermostaten dunkel gehalten. Nach 1, 2, 4, 8, 24, 48, 72 Stunden erfolgt die Entnahme einer Röhre und die Analyse der betreffenden Nährlösung auf den Sauerstoffgehalt. Wird dieser in Abhängigkeit von der Zeitdauer aufgetragen, so ergibt sich daraus die ausgezogene Kurve der Abbildung 1 (Serie A). Der Anfangsgehalt an Sauerstoff entspricht ungefähr dem Wert, den Leonard (1939) in seinen Tabellen als Gleichgewichtskonzentration mit atmosphärischer Luft bei 18° angibt. Nach Einsetzen der Pflanzen aus den durchlüfteten Vorkulturen in die Versuchsröhre erfolgt innerhalb vier Stunden ein sehr rascher Abfall der Sauerstoffkonzentration. Dieser Abfall ist ganz eindeutig einem Sauerstoffverbrauch durch die Wurzelatmung zuzuschreiben. Da nun die Gefäße offen sind, muß, sobald der Sauerstoff der Lösung unter denjenigen der Gleichgewichtskonzentration sinkt, Luftsauerstoff in die Lösung übertreten. Diese Nachdiffusion von Sauerstoff erfolgt aber sehr viel langsamer als der Verbrauch durch die Wurzelatmung. A priori war nun zu erwarten, daß sich der Sauerstoffgehalt der Lösung auf einem bestimmten Niveau stabilisierte. Dieses Niveau wäre gegeben durch ein Gleichgewicht zwischen Sauerstoffverbrauch durch die Wurzeln und Nachdiffusion von Luftsauerstoff in die Lösung. Je stärker der Sauerstoffgehalt der Lösung vermindert ist, um so größer wird die Differenz

zur Gleichgewichtskonzentration, und dementsprechend muß auch die Intensität der Nachdiffusion von Luftsauerstoff steigen. Entgegen dieser Erwartungen wird nun aber durch den Verlauf der Kurve gezeigt, daß sich eine solche Gleichgewichtskonzentration, bedingt durch Sauerstoffverbrauch und Nachlieferung aus der Luft in die Lösung, wenn überhaupt, nur kurze Zeit erhält. Nachher steigt die Sauerstoffkonzentration wieder an, zuerst rascher, dann langsamer bis zu einem Punkt, der nur wenig von der Gleichgewichtskonzentration mit Luft entfernt ist.

Werden die Versuche sehr lange ausgedehnt, so zeigen sich in der Sauerstoffbestimmung nach W i n k l e r Störungen. Sie bestanden darin,

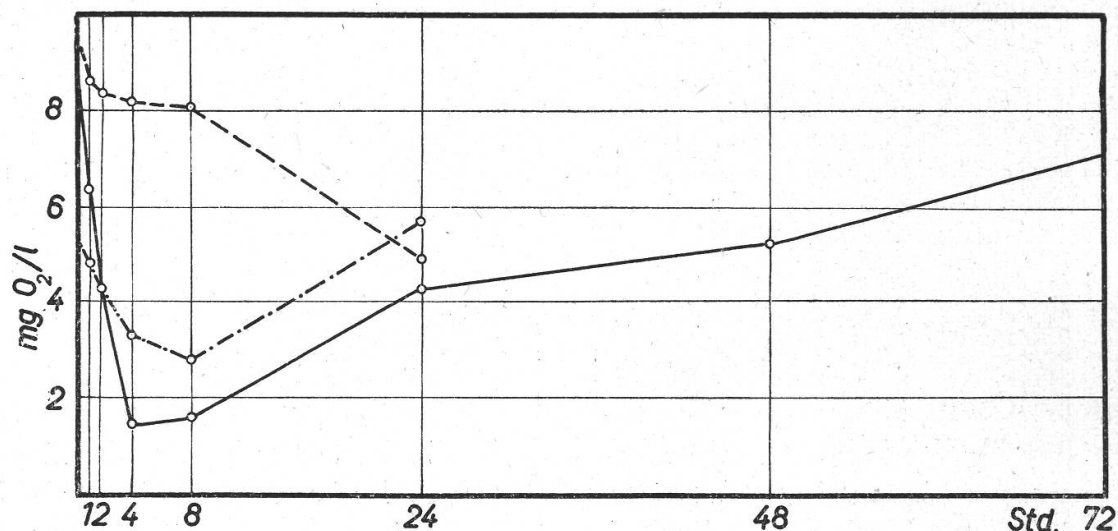


Abbildung 1

Der Verlauf der Sauerstoffkonzentrationskurve in nicht durchlüfteten Nährlösungen. Serie A —; Serie B ----: Pflanzen aus Serie A nach 24 Stunden in frische Nährlösung übertragen; Serie C—.—: In die « veratmete » Nährlösung aus Serie A nach 24 Stunden frische Pflanzen eingetragen

Jodometrische Sauerstoffbestimmung nach Winkler. Temperatur 18° C

daß aus KJ große Mengen von Jod freigesetzt und daher bei der Titration viel Thiosulfat verbraucht wurde. Das hätte auf einen hohen Sauerstoffgehalt der Probe schließen lassen. Es zeigte sich aber in diesen Fällen, daß die auf farblos titrierte Lösung sich sehr bald wieder verfärbte, gleichzeitig trat ein charakteristischer Chlorgeruch auf, was bei normalem Verlauf der Analyse nicht der Fall ist. Die wirklich vorhandene Sauerstoffmenge kann schon vor der Titration auf Grund der Färbung des Manganhydroxyd-Niederschlages ungefähr vorausgesagt werden. Das bei der Zugabe der Reagenzien gebildete weiße  $Mn(OH)_2$  wird durch den gelösten Sauerstoff zu bräunlichem  $Mn(OH)_3$  oxydiert. Das Wiedererscheinen von freiem Jod muß nun offenbar darauf beruhen, daß in der Lösung unbekannte Stoffe mit einem starken Oxydationsvermögen vorhanden sind. Es handelt sich möglicherweise um

peroxydartige Stoffe, die auch in organischen Lösungsmitteln wie Dioxan eine  $O_2$ -Bestimmung mit der jodometrischen Methode unmöglich machen (Schläpfer et al. 1949). Um den oben beschriebenen Verlauf der Sauerstoffkonzentrationskurve zu kontrollieren, wurden deshalb noch Versuche angestellt, bei denen nicht die Winklersche maßanalytische Methode der Sauerstoffbestimmung zur Anwendung kam, sondern die amperometrische Bestimmung mit der tropfenden Quecksilberelektrode (Kolthoff 1946). Der Versuch wurde so angestellt, daß 18 Tage alte Weizenpflanzen, die in durchlüfteter Nährlösung aufgezogen wurden, in neue, nicht durchlüftete Nährlösung in 1-Liter-

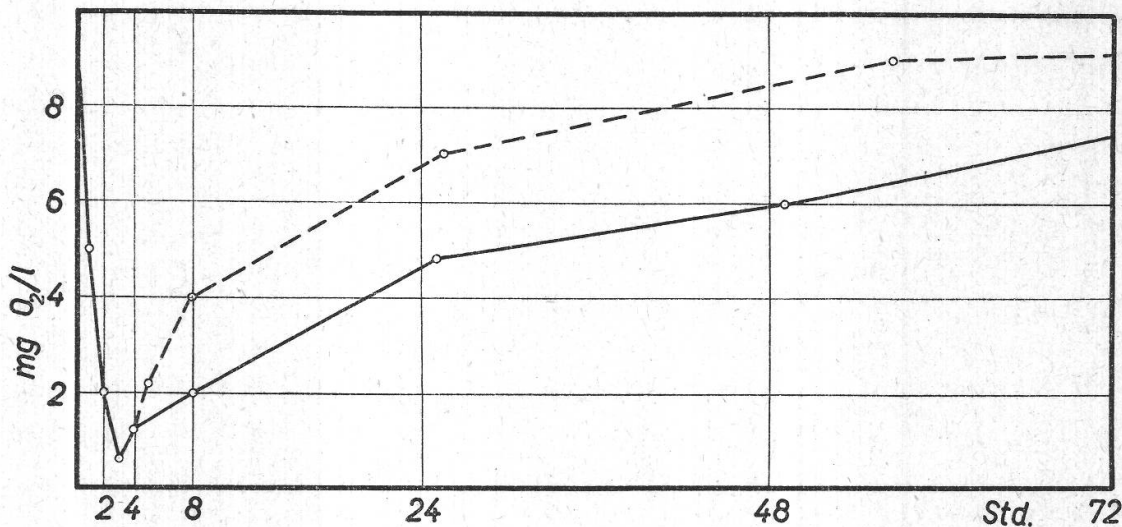


Abbildung 2

Verlauf der Sauerstoffkonzentrationskurve in nicht durchlüfteter Nährlösung, auf amperometrischem Wege ermittelt.

- Konzentrationskurve für Gefäße mit Pflanzen
  - - - Nach 4 Stunden Pflanzen aus dem Gefäß entfernt
- Temperatur  $22^\circ C$

Pyrex-Bechergläser übertragen wurden. Die  $O_2$ -Konzentration wurde in kleinen Lösungsmengen (zirka 2 ml) in bestimmten Zeitabständen ermittelt (Abbildung 2).

Auch hier ergibt sich wieder eine genaue Parallelität zum ersten beschriebenen Versuch : sehr rasches Absinken der  $O_2$ -Konzentration bis auf Spuren von Sauerstoff und nachher wieder langsamer Anstieg.

Mit der gleichen Methode wurde auch kontrolliert, wie rasch bei der gegebenen Temperatur ( $20^\circ C$ ) und dem durch die Form und Größe der Pyrex-Bechergläser gegebenen Oberfläche-Volumen-Verhältnis der Nährlösung, Sauerstoff aus der Luft in eine sauerstoffarme Lösung hindiffundiert (Abbildung 2, Kurve - - -). Der Versuch wurde in der Weise durchgeführt, daß nach weitgehender Erschöpfung des Sauerstoffgehaltes und unmittelbar nach Beginn des Wiederanstieges die Pflanzen aus

dem Becherglas entnommen und die Lösung sich selbst überlassen wurde. Wie zu erwarten, zeigt sich, daß der Sauerstoffgehalt der Lösung rasch steigt, und nach 52 Stunden (möglicherweise etwas früher) wurde schon wieder der Sättigungswert von 9 mg erreicht. Der Anstieg dieser Kurve ist etwas steiler als der Wiederanstieg der Sauerstoffkonzentrationskurve bei Gläsern mit Pflanzen. Die Differenz zwischen je zwei Punkten dieser Kurven muß demnach durch die Atmungsintensität der Wurzeln bedingt sein.

Wird versucht, auf Grund der Kurven des Sauerstoffgehaltes der Lösungen die Atmungsintensität der Wurzeln festzustellen, so ist folgendes zu überlegen. Der sehr steile Abfall der Sauerstoffkonzentration in den ersten drei bis vier Stunden erfolgt nahezu linear. Würde während dieser Zeit eine verglichen mit der Atmungsintensität bedeutende Menge Sauerstoff von der Luft in die Lösung diffundieren, so wäre die Kurve konkav nach oben; es müßte nämlich mit abnehmender Sauerstoffkonzentration der Lösung eine zunehmend intensive Nachdiffusion von Sauerstoff in die Lösung erfolgen. Diese kann aber, verglichen mit der Atmungsintensität der Wurzel, nur schwach sein, denn die Kurve der Sauerstoffabnahme zeigt nur eine schwach konkave Form nach oben. Es kann also die Abnahme der Sauerstoffkonzentration der Lösung praktisch nur auf der Sauerstoffabsorption durch die Wurzeln beruhen. Im Moment, wo der Wiederanstieg der Kurve beginnt, muß die Atmungsintensität ganz beträchtlich herabgesetzt sein. Wird diese aus der Differenz der Kurve für die reine Sauerstoffdiffusion in die Lösung und der Sauerstoffkonzentrationskurve mit Wurzeln ermittelt, so resultiert eine Abnahme der Atmungsintensität um 83 %, von 2,80 mg/Stunde in den ersten drei Stunden auf 0,47 mg/Stunde in den nächsten vier Stunden. Später verläuft die Kurve für die Veränderung der Sauerstoffkonzentration in der Lösung *mit* Wurzeln nahezu parallel der Kurve für die Sauerstoffkonzentration in der Lösung *ohne* Wurzeln, d. h. die Atmungsintensität kann nur noch sehr gering sein. In den nächsten 17 Stunden beträgt sie noch 0,017 mg O<sub>2</sub>/Stunde. Als Resultat dieser Versuche kann somit festgestellt werden: *Die Atmungsintensität von Weizenwurzeln in nicht durchlüfteten Nährlösungen sinkt nach Erschöpfung der Sauerstoffkonzentration auf weniger als 1 % der ursprünglichen, ohne sich wieder zu erholen, auch wenn die Sauerstoffkonzentration der Lösung durch Aufnahme von Luftsauerstoff wieder gestiegen ist.*

In der zuerst beschriebenen Versuchsreihe war geprüft worden, wie sich

- a) frische Wurzeln in « verbrauchter » Nährlösung verhalten;
- b) die Wurzeln aus Kulturen, die eine starke Atmungshemmung zeigen, sich in neuer Nährlösung verhalten.

Die Versuchsanordnung war folgende: 25 Tage alte Weizenpflanzen wurden in zwei Serien geteilt. Die erste Serie (A) wurde aus den durchlüfteten Vorkulturgefäßen in nicht durchlüftete Versuchsgefäße übertragen und der Verlauf der Sauerstoffkonzentrationskurve ermittelt. Nach 24 Stunden war die Sauerstoffkonzentration nach einem Absinken auf etwa 1,5 mg O<sub>2</sub>/Liter wieder auf 4,3 mg O<sub>2</sub>/Liter angestiegen. Die Hälfte dieser Pflanzen wurde in neue, unverbrauchte Nährlösung mit einem Anfangsgehalt von 9 mg O<sub>2</sub>/Liter gebracht und ebenfalls die Sauerstoffkonzentrationskurve ermittelt (Serie B). Gleichzeitig wurden in die dadurch freigewordene «verbrauchte» Nährlösung die gleich alten frischen Pflanzen aus durchlüfteten Vorkulturen eingesetzt (Serie C).

Das Ergebnis dieser Versuchsreihe war sehr aufschlußreich (Abbildung 1). Die Pflanzen aus verbrauchter Nährlösung zeigen in frischer Nährlösung zuerst eine sehr schwache Sauerstoffzehrung verglichen mit der normalen Atmungsintensität, die erst nach über acht Stunden durch eine stärker einsetzende Atmungsintensität abgelöst wird. Die frischen Pflanzen in der verbrauchten Nährlösung zeigen ebenfalls eine starke Atmungshemmung (etwa 75 % Hemmung), die schon bei etwa 3 mg O<sub>2</sub>/Liter fast vollständig ist, so daß der Sauerstoffgehalt der Lösung wieder schnell ansteigt. Aus verbrauchter Nährlösung können also frische Pflanzen den Sauerstoff nicht so gut ausnützen wie aus frischer Lösung. Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die Atmung von frischen Wurzeln nach weitgehender Erschöpfung der Sauerstoffkonzentration der Lösung stark und nachhaltig gehemmt wird, eine Hemmwirkung, die sich auch in neuer Nährlösung längere Zeit erhält und sich ebenfalls bei frischen Pflanzen zeigt, wenn sie in die «alte» Nährlösung übertragen werden. Aus diesem letzteren Ergebnis muß geschlossen werden, daß *die Hemmwirkung von der Lösung ausgeht, in der die Wurzeln den Sauerstoff einmal erschöpft haben*. Die Hemmung ist aber in den Wurzeln selber recht tiefgreifend, da sie ja noch in frischer Nährlösung mit hohem Sauerstoffgehalt mindestens acht Stunden lang anhält.

Es stellt sich nun die Frage, wodurch diese Hemmung der Wurzelatmung bewirkt wird. Von vorneherein sind verschiedene Möglichkeiten ins Auge zu fassen :

a) Die *Unterschreitung einer kritischen Sauerstoffkonzentration* der Lösung bewirkt eine Hemmung der Atmungsintensität. Diese ist bedingt durch ein zu geringes Konzentrationsgefälle von der Wurzeloberfläche bis in die Achse der Wurzel. Hat dieses Gefälle einen zu geringen Wert, erhalten die axialen Wurzelpartien keinen Sauerstoff mehr und es muß eine Senkung des Sauerstoffverbrauches zu beobachten sein (W a n n e r 1945). Diese Wirkung ist in den länger dauernden Versuchen, wie sie hier durchgeführt wurden, kaum zu sehen. Werden die Sauerstoffkonzentrationen gegen die Zeit abgetragen, so zeigt sich die schon oben



erwähnte Krümmung der Kurve im ersten absteigenden Teil. Diese Krümmung wird zum Teil auf der Nachdiffusion von Luftsauerstoff in die Lösung, zum Teil aber auch durch die Unterschreitung der kritischen Sauerstoffkonzentration (4—5 mg O<sub>2</sub>/Liter) bedingt sein. Die Atmungshemmung nach Erreichung der minimalen Sauerstoffkonzentration der Lösung ist aber auch dann noch zu beobachten, wenn der Sauerstoffgehalt der Lösung wieder über die kritische Sauerstoffkonzentration gestiegen ist. Ferner ist ja die Atmungshemmung noch lange zu beobachten, wenn die Wurzeln in frische Nährlösung übertragen werden.

Die anhaltende Atmungshemmung nach Erreichung einer geringen Sauerstoffkonzentration in der Lösung kann somit nicht auf physikalischen Ursachen (zu geringe Diffusionsgeschwindigkeit) beruhen.

b) Die Wurzelatmung verursacht eine *Erhöhung der Kohlendioxydkonzentration der Lösung*. Es ist schon seit längerer Zeit bekannt, daß Kohlendioxyd in großen Konzentrationen eine Giftwirkung auf die Atmungsintensität ausüben kann. Diese Fragen sind vor allem von amerikanischen Autoren im Hinblick auf die Durchführung theoretischer und zu praktischen Zwecken (soilless gardening) angestellten Nährlösungskulturen stark bearbeitet worden. Für unsere Verhältnisse sind von besonderer Bedeutung die Untersuchungen von C h a n g und L o o m i s (1945). Sie stellten fest, daß noch 10 % CO<sub>2</sub> in diesem durch die Lösung geleiteten Gasgemisch nicht toxisch wirkten. Eine solche CO<sub>2</sub>-Konzentration der Atmosphäre ergibt nach den Tabellen von L e o n a r d (l. c.), im Gleichgewicht mit Wasser, einen CO<sub>2</sub>-Gehalt von 158 mg/Liter bei 25° C.

Um die Frage zu entscheiden, ob der Kohlendioxydgehalt der Nährlösung nach Erreichung des Minimums der Sauerstoffkonzentration über diesen kritischen Wert ansteigt, mußte somit auch die CO<sub>2</sub>-Konzentrationskurve ermittelt werden. Dies wurde in einer neuen Versuchsserie durchgeführt, die gleich wie die vorangehend beschriebene zur Ausführung kam. Ein Unterschied ist insofern vorhanden, als in diesem Versuche (wie auch in Versuch 2) nicht die Röhren mit je 10 Pflanzen verwendet werden, sondern ganze Literbechergläser mit 500 ml Nährlösung und 40 Pflanzen. Die Resultate der Sauerstoff- und CO<sub>2</sub>-Bestimmungen sind in Abbildung 3 dargestellt. Die ausgezogenen Kurven beziehen sich auf den O<sub>2</sub>-, bzw. CO<sub>2</sub>-Gehalt der Lösung von Serie A (Kontrolle). Die Sauerstoffkonzentrationskurve verläuft wieder prinzipiell gleich wie in den vorangehend beschriebenen Versuchen. Ein Unterschied ist insofern vorhanden, als die Abnahme der Sauerstoffkonzentration nach zwei Stunden bedeutend geringer wird; ein Minimum von zirka 3 mg wird erst nach acht Stunden erreicht, und von da weg beginnt die Sauerstoffkonzentration wieder zu steigen. Der Unterschied beruht im wesentlichen darauf, daß in dieser Versuchsreihe das Verhältnis Ober-

fläche zu Volumen der Lösung infolge der Verwendung breiter Bechergläser bedeutend günstiger ist als in den früheren Versuchen, so daß die Wirkung der Nachdiffusion von Luftsauerstoff in die Lösung stärker zur Geltung kommt. Zudem war auch die Atmungsintensität der Wurzeln aus unbekanntem Gründen schwächer. Die  $\text{CO}_2$ -Konzentrationskurve zeigt, wie zu erwarten, ein starkes Ansteigen, das bis zu 12 Stunden

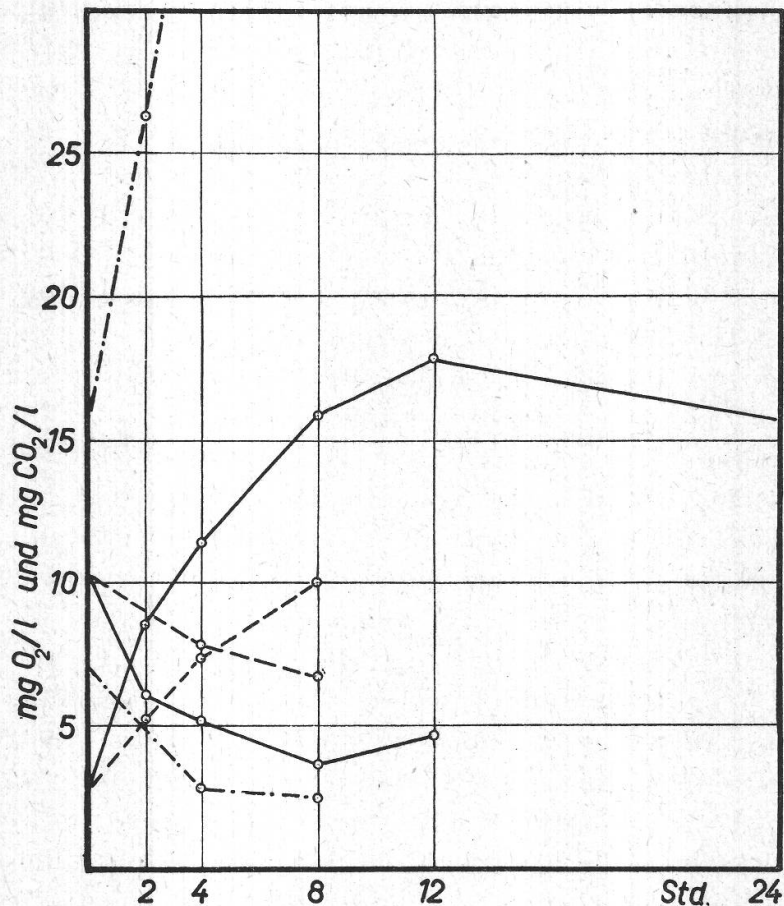


Abbildung 3  
Sauerstoff- und Kohlendioxydgehalt nicht durchlüfteter Nährlösung  
Ansteigende Kurven:  $\text{CO}_2$ -Gehalt  
Absinkende Kurven:  $\text{O}_2$ -Konzentration  
Serie A —: Serie B ----: Serie C -·-·-: (vgl. Abb. 1)

anhält, also länger, als dies für das Absinken der Sauerstoffkonzentration der Fall ist. Die maximale  $\text{CO}_2$ -Konzentration beträgt 18 mg; infolge der großen Zeitintervalle der einzelnen Messungen nach 12 Stunden liegt die effektiv erreichte  $\text{CO}_2$ -Konzentration wahrscheinlich etwas über diesem Wert, dürfte aber 20 mg  $\text{CO}_2$ /Liter kaum oder unwesentlich übersteigen. Die gestrichelten Kurven (Serie B) stellen die Veränderungen von Sauerstoff- und  $\text{CO}_2$ -Konzentration in frischen Lösungen dar, in die

die Pflanzen aus Serie A nach 24 Stunden gebracht wurden. Sowohl die Sauerstoffabsorption wie die CO<sub>2</sub>-Produktion dieser Pflanzen ist auch in frischer Nährlösung um mehr als die Hälfte herabgesetzt. Die strichpunktierten Kurven (Serie C) sind, wie im vorher beschriebenen Versuch, durch Übertragung frischer, gleich alter Pflanzen aus durchlüfteten Vorkulturen in die während 24 Stunden veratmete Lösung aus Serie A gebracht worden. Während der Sauerstoffkonsum dieser Wurzeln ebenfalls bedeutend weniger intensiv ist, kann der Sauerstoffgehalt stärker erschöpft werden, als dies bei den Kontrollen (Serie A) der Fall war. Die CO<sub>2</sub>-Konzentration der « veratmeten » Lösung steigt bei Einsetzen frischer Pflanzen sehr stark an.

Aus dieser Versuchsreihe kann folgendes geschlossen werden : Die primäre Atmungshemmung, die sich in einer starken Herabsetzung des Sauerstoffverbrauchs äußert, kann kaum auf einer « Giftwirkung » des Kohlendioxyds beruhen, denn dessen Gehalt steigt hier nicht über 20 mg/Liter. Da aber die CO<sub>2</sub>-Konzentration länger ansteigt, als die Sauerstoffkonzentrationskurve sinkt, muß gefolgert werden, daß Wurzeln zum Teil anaerob zu atmen beginnen, wenn sie unter die Bedingungen der Atmungshemmung kommen. Besonders auffallend ist das in Serie C : frische Pflanzen in verbrauchter Nährlösung. Obwohl der Sauerstoffgehalt über dem kritischen Niveau für eine physikalische Atmungsintensitätsverminderung liegt, zeigt sich bei diesen Pflanzen sofort eine viel intensivere CO<sub>2</sub>-Produktion, als Sauerstoff verbraucht wird.

Daß die Atmungshemmung primär kaum durch eine CO<sub>2</sub>-Anhäufung in der Lösung auf den von uns festgestellten Betrag von 20 mg CO<sub>2</sub>/Liter bedingt sein kann, folgt auch aus Überlegungen von Lundegårdh und Burström (1935). Die CO<sub>2</sub>-Spannung im Zellinnern ist infolge der kontinuierlichen CO<sub>2</sub>-Produktion wahrscheinlich bedeutend höher als in Luft oder auch in einer wässrigen Lösung, so daß die Atmungsvorgänge im Zellinnern ständig gegen diesen hohen CO<sub>2</sub>-Druck arbeiten müssen. Eine Erhöhung der CO<sub>2</sub>-Konzentration in der Lösung auf 22 mg/Liter entspricht in der Atmosphäre einer Erhöhung der CO<sub>2</sub>-Spannung auf  $\frac{1}{100}$  Atmosphäre, während in der Zelle selber die CO<sub>2</sub>-Spannung wahrscheinlich gegen eine Atmosphäre betragen kann.

c) Eine *Hemmung der Atmung bedingt durch einen Salz-mangel* kann in diesen Versuchen nicht in Frage kommen. Nach vier Stunden Aufenthalt in einer frisch angesetzten Nährlösung ist deren Gehalt durch die Wurzeln noch keineswegs erschöpft, wie zum Beispiel die Analyse auf das sich zuerst erschöpfende Nitrat ergibt.

Eine geringe Veränderung der Wasserstoffionenkonzentration, wie sie immer auftritt, kann für sich allein ebenfalls keine so starke Atmungshemmung bewirken.

## Diskussion

Aus den verschiedenen Versuchen geht hervor, daß die Wurzeln von Weizenpflanzen unter Sauerstoffmangelbedingungen eine anhaltende Atmungshemmung erfahren; erst nachdem die Wurzeln längere Zeit sich in frischer Nährlösung befanden, wird diese Atmungshemmung wieder aufgehoben. Die Hemmung kann sich aber auch durch die Nährlösung in der diese entstand, unmittelbar auf frische Wurzeln übertragen lassen. Es muß also demnach ein Stoff, der die Wurzelatmung hemmt, in die Nährlösung ausgeschieden worden sein.

In bezug auf die Natur dieses oder dieser Stoffe sind wir auf Vermutungen angewiesen. Die Wurzeln sind imstande, Stoffe sehr verschiedener Natur an das sie umgebende Medium abzugeben. Die berühmten Versuche von S a c h s mit Platten verschiedener Zusammensetzung, die, in den Boden gelegt, von den Wurzeln korrodiert werden, machten es wahrscheinlich, daß die Kohlensäureausscheidung an dieser Wirkung den Hauptanteil hat. Auch die weitergehenden Untersuchungen mit der gleichen Methodik von C z a p e k (1896) deuten in dieser Richtung, wobei zudem von ihm noch gezeigt wurde, daß weder die starken anorganischen Säuren noch Oxalsäure, Weinsäure, Apfelsäure, Zitronensäure und Milchsäure als Ausscheidungsstoffe in größeren Mengen vorkommen können. Während später die Ausscheidung von Ameisensäure wahrscheinlich gemacht werden konnte (G o e b e l 1891), ist es auch heute noch schwer, sich ein genaues Bild über die Abgabe von organischen Säuren durch Wurzeln zu machen. Die einwandfreie Identifizierung solcher Säuren ist nicht leicht (s. a. V i c k e r y and P u c h e r 1940), besonders in den kleinen Mengen, die hier in Frage kommen. Es ist demnach nicht ausgeschlossen, daß einige der durch die Czapekschen Untersuchungen als nicht in Frage kommend bezeichneten organischen Säuren doch unter den Wurzel Ausscheidungen vorkommen. Die schon erwähnten Untersuchungen von H a n s t e e n - C r a n n e r (l. c.) über die mögliche Ausscheidung von Phosphatiden durch Wurzeln, haben eine Bestätigung gefunden in neueren Arbeiten von L u n d e g å r d h und S t e n l i d (1944). Sie konnten die Ausscheidung von Nucleotiden (wahrscheinlich Adenylsäure) und bei Weizenwurzeln im besonderen noch eines Flavonfarbstoffes demonstrieren. Die Möglichkeit eines Zusammenhanges mit der von uns beobachteten Atmungshemmung scheint nicht ausgeschlossen, da S t e n l i d (1947) später zeigen konnte, daß unter anaeroben Bedingungen die Nucleotidabgabe gefördert wird. Außer den erwähnten Stoffen, die bisher allerdings noch nie isoliert und rein dargestellt sowie sicher identifiziert werden konnten, treten mit Sicherheit noch weitere, unbekannte Stoffe als Ausscheidungen auf.

Welchem von diesen Stoffen nun die atmungshemmende Wirkung zukommt, läßt sich nicht ohne weiteres entscheiden. Unter den orga-

nischen Säuren gibt es solche, die in die Atmungsprozesse eingreifen können (Malonsäure hemmend, Bernsteinsäure, Fumarsäure, Zitronensäure usw. fördernd). Auch der von Lundegårdh gefundene Flavonkörper kann nach seinen eigenen Untersuchungen an Oxydationsvorgänge gekuppelt sein.

In Betracht zu ziehen ist ferner die in älteren Lösungen gefundene stark oxydierende Wirkung einer Stoffausscheidung (Peroxyde?). Ob diese mit einer Atmungshemmung etwas zu tun haben, ist ebenfalls noch ein ungelöstes Problem.

Weitere im Gang befindliche Untersuchungen sollen näheren Aufschluß über die in Frage kommenden Stoffgruppen geben.

### Summary

The oxygen consumption of wheat roots was measured in open containers (Pyrex beakers of 1 liter capacity, 40 plants, aged 2—3 weeks, 500 ml. culture solution). If the culture solution is not aerated, a rapid decrease of the oxygen content may be observed. As this decrease is nearly linear with time it is to be ascribed to the respiration of the roots, whereas the oxygen diffusion from the air into the solution can be neglected in this period (4 hours). When the oxygen content of the solution has arrived at a minimum of about 1 mg. O<sub>2</sub>/liter, it begins to rise steadily till the equilibrium oxygen content with air is nearly attained. This rise of the oxygen content is only insignificantly less intense with the roots in the solution as compared to the rise which can be observed without roots (plants withdrawn from the solution after this has just passed the minimum oxygen content). The culture solution without roots must show a rise of the oxygen content because of the diffusion of oxygen from the air into the solution. This observation proves that the respiration of wheat roots is severely inhibited (up to over 99 % !) after the solution has arrived at a minimum oxygen content of about 1 mg/l. solution. The normal intensity of the root respiration is only very slowly restored after transferring the plants to fresh culture solution. If fresh plants are transferred from aerated pre-culture solution to a culture solution, the oxygen content of which has passed a minimum of 1 mg/l. (due to root respiration) the respiratory intensity of the roots of the fresh plants is also considerably inhibited (75 % inhibition). This experiment shows that roots give up one or more respiration inhibiting substances into solutions, the oxygen content of which sinks down to a minimum of 1 mg/l. (about 11 % equilibrium content) due to the root respiration.

Nutritional factors as well as an excessive carbon dioxide accumulation into the solution can be excluded as possible causes of the inhibition of respiration.

Further investigation into the nature of these substances are in progress.

---

#### Literaturverzeichnis

- Bonner, J. Botanical Review, **16**, 51, 1950.  
— Bot. Gaz., **107**, 343, 1946.  
— und Galston, A. W. Bot. Gaz., **106**, 185, 1944.  
Chang, H. T., und Loomis, W. E. Plant Physiol., **20**, 221, 1945.  
Czapek, F. Jahrb. wiss. Bot., **29**, 321, 1896.  
Goebel, K. Pflanzenbiol. Schilderungen **II**, 211, 1891.  
Hansteen-Cranner, B. Ber. Dtsch. Bot. Ges., **37**, 380, 1919.  
Kolthoff, J. M., und Lingane, J. J. Polarography. New York Inter science, 1946.  
Leonard, E. R. Ann. Bot., **30**, 825, 1939.  
Lundegårdh, H., und Burström, H. Planta, **18**, 683, 1933.  
— und Stenlid, G. Arkiv för Botanik (Stockholm), **31 A**, Nr. 10, 1944.  
Schläpfer, P., Audykowski, T., und Bukowiecki, A. Schweizer Archiv für angewandte Wissenschaft und Technik, **15**, 299, 1949.  
Schmucki, S. Diss. Univ. Zürich, 1949.  
Vickery, H. B., und Pucher, G. W. Ann. Review of Biochemistry, **9**, 529, 1940.  
Wanner, H. Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich, **90**, 98, 1945.
-