

Minna Bendrat

Ein Beitrag zur
Kenntnis des
Säurestoffwechsels
sukkulenter Pflanzen

Inaugural-Dissertation

**Ein Beitrag
zur Kenntnis des Säurestoffwechsels
sukkulenter Pflanzen**

Inaugural-Dissertation
zur Erlangung der Doktorwürde
der Philosophischen Fakultät
der Universität Leipzig

vorgelegt von

Minna Bendrat
aus Walterkehmen

Sonderabdruck aus „Planta“, Archiv für wissenschaftliche Botanik
Bd. 7, Heft 4

Springer-Verlag Berlin Heidelberg GmbH 1929

ISBN 978-3-662-40923-7
DOI 10.1007/978-3-662-41407-1

ISBN 978-3-662-41407-1 (eBook)

Angenommen von der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung
der Philosophischen Fakultät auf Grund der Gutachten der Herren

Ruhland und Meisenheimer

Leipzig, den 1. Juni 1929.

gez. Lichtenstein

d. Z. Dekan

der mathematisch-naturwissenschaftlichen Abteilung
der Philosophischen Fakultät.

A. Einleitung.

Untersuchungen an *Begonia semperflorens* und *Rheum hybridum* haben ergeben, daß die Säurebildung hier mit dem N-Stoffwechsel aufs engste zusammenhängt. Beim Rhabarber konnte überzeugend ein Konformgehen von NH_3 -Anhäufung und Säurespeicherung nachgewiesen werden¹. Oxalsäure und Äpfelsäure können somit als Nebenprodukte der Desaminierung auftreten und zwar in Pflanzen oder doch Pflanzenteilen von typisch sukkulentem Bau. Bei beiden Pflanzen fehlen periodische diurnale² Säureschwankungen; die Menge und Art der Säure ist vielmehr Anzeichen für Erreichung eines bestimmten Entwicklungszustandes.

Von diesem Verhalten weichen die Crassulaceen mit ihrem häufig untersuchten täglichen Säurestoffwechsel ab. Leider wurden diese Untersuchungen mit ungenügenden Methoden ausgeführt und meistens nur die titrimetrisch erfaßbare Säure bestimmt, die ein ganz falsches Bild von den Säurebildungsvorgängen geben kann. Deshalb mußte bei dieser Art der Untersuchung auch der Chemismus der Säurebildung unaufgeklärt bleiben.

Die vorliegende Arbeit ist auf die Feststellung der Säurebildung und des Säureabbaues mit analytisch einwandfreien Methoden zur quantitativen Erfassung der Gesamtsäure gerichtet und beschränkt sich nicht wie bisher nur auf ihren titrimetrisch faßbaren Teil. Die Frage nach dem

¹ RUHLAND, W. und WETZEL, K.: *Planta* **3**, 765 (1927); ferner der Aufsatz derselben Verfasser in diesem Heft.

² Dieser Ausdruck wurde zur Vermeidung von Mißverständnissen der Bezeichnung „täglich“ oder „Tages-“ vorgezogen, so daß letztere im folgenden den Gegensatz zum nächtlichen Zustand kennzeichnen.

Zusammenhang des Säurestoffwechsels mit anderen stoffwechselphysiologischen Vorgängen dagegen wurde von mir nicht behandelt, ist aber bereits von anderer Seite im Leipziger Botanischen Institut in Angriff genommen.

Es war also festzustellen, welcher Art die täglichen Schwankungen im analytisch erfaßbaren Säuregehalt bei Sukkulenten sind, und in welchen Beziehungen sie zu äußeren und inneren Bedingungen der Pflanzen stehen.

Die Methodik, von der Verarbeitung der frischen Pflanzenteile beginnend, ist überaus zeitraubend und mühevoll. So war es nicht möglich, so viele Bestimmungen zu machen, daß alle Fragen, die sich im Verlauf der Arbeit ergaben, geklärt werden konnten.

In der Arbeit werden die Ergebnisse aller Versuche und Analysen tabellarisch wiedergegeben, nicht nur als Beleg der hier vorgetragenen, oft noch hypothetischen allgemeinen Schlüsse, sondern auch damit dieses sehr mühsam erarbeitete Material späteren Forschungen zugute kommen kann, denen es bei fortgeschrittenem Stande der Frage vielleicht für die Formulierung endgültiger Tatsachen von Nutzen werden könnte.

B. Der heutige Stand der Frage.

Seit etwa 100 Jahren kennt man die „Tatsache“, daß sukkulente Pflanzen in ihrem Säurestoffwechsel eine Periodizität zwischen Tag und Nacht derart zeigen, daß sie sich am Tage absäuern und nachts ansäuern. Fand man hohen Säuregehalt und manchmal damit zusammentreffend einen Wechsel im täglichen Säuregehalt auch bei nichtsukkulenten Pflanzen, so blieb GR. KRAUS doch der einzige, der diese Periodizität zu einer allgemeinen Regel erheben wollte. DE VRIES und WARBURG fanden dagegen selbst unter den Crassulaceen einige Pflanzen, bei denen der tägliche Säurestoffwechsel zu fehlen schien, und stark säurehaltige Pflanzen anderer Familien, die ihn auch nicht zeigten.

Ergebnisse aus Versuchen unter sorgfältig und mannigfaltig ausgewählten Bedingungen wurden dahin gedeutet, daß Lichtverhältnisse und Temperatur einen hohen, wenn nicht ausschlaggebenden Einfluß auf die Säurebildung bzw. -zersetzung haben müssen. KRAUS schloß aus seinen Versuchen, daß die Entsäuerung eine unmittelbare Lichtwirkung sei. MAYER und SPOEHR wiesen später die Entsäuerung des Zellsaftes im Lichte nach. In einer 1925 im Journal of General Physiology 6 erschienenen Arbeit von GUSTAFSON konnte die Lichtzersetzung des Preßsaftes von *Bryophyllum calycinum*, wie SPOEHR sie für *Opuntia versicolor* gefunden hatte, in keiner Versuchsanordnung erreicht werden. Nach den Ergebnissen seiner Arbeit schloß aber auch er: „Light is the main factor in causing the decrease in acidity“.

DE VRIES drückte sich in bezug auf den Einfluß des Lichtes unbe-

stimmt aus. Er glaubte seine Versuchsergebnisse so deuten zu müssen, daß der Säurestoffwechsel unabhängig sei von der Chlorophyllfunktion, und daß Licht die Zersetzung befördere, aber nicht bewirke.

Im Gegensatz zu ihm erachtete WARBURG die Entsäuerung für ausdrücklich an die Chlorophyllfunktion und damit an das Licht gebunden.

Beide aber, DE VRIES sowohl wie nach ihm WARBURG fanden, daß bei langanhaltender Dunkelheit die Säure allmählich verschwindet, besonders in der Wärme. Erhöhte Temperatur sollte auch im Licht die Zersetzung befördern, während dagegen tiefere Temperatur im Dunkeln besonders günstig auf die Bildung von Säure einwirke; nach WARBURG sollte das Optimum der Säurebildung bei 13° liegen. Aus der Stärke von Säurebildung oder Säurezersetzung bei bestimmter Temperatur schloß man, daß Entsäuerung und Ansäuerung zwei nebeneinander herlaufende Vorgänge sein müßten, die nächtliche Ansäuerung also zustande käme durch einen Überschuß der gebildeten Säure über die verbrauchte.

Bei der Untersuchung dieser eigenartigen Säurestoffwechselvorgänge erhob sich bald die Frage nach der Entstehung und dem weiteren Schicksal der Säure. In bezug auf die Entstehung der Säure sind verschiedene Meinungen geäußert, und es ist ihre Bildung bald zum Assimilations-, bald zum Atmungsprozeß in Beziehung gesetzt worden. Ebenso wurde die Möglichkeit ihrer Entstehung im Eiweißstoffwechsel erörtert und auch darauf hingewiesen, daß die gleiche Säure schließlich in verschiedenen stoffwechselphysiologischen Abläufen entstehen könne. Literaturübersichten finden sich in den meisten Säurearbeiten. Es sei deshalb verwiesen auf WARBURG (1), SPOEHR (2), RICHARDS (3) und als jüngste besonders auf die WETZELSche Arbeit (4). In bezug auf die Zersetzung der Säuren gehen die Meinungen dahin zusammen, daß diese im Lichte mit Gewinn von CO₂ verbunden ist. Ein solcher Vorgang erschien in Anbetracht des typischen Baues der Sukkulanten als biologisch zweckmäßig. In Atmungsversuchen fand man einen Zusammenhang zwischen Volumveränderung und Schwankung im Säuregehalt derart, daß beide häufig parallel gehen. Literatur s. WARBURG (1), S. 105, AUBERT (5), GERBER (6).

Auch eine fermentative Zersetzung der Säure kann durch die Versuche von ZALESKI und REINHARDT (7) sowie von STAEHELIN (8) für die Oxalsäure nachgewiesen werden. STAEHELIN konnte dabei keine Übereinstimmung zwischen CO₂-Abscheidung und Abnahme des Oxalats feststellen.

Die im bisher untersuchten Säurestoffwechsel sukkulenter Pflanzen gefundenen Säuren sind in der Hauptsache Oxal- und Äpfelsäure. Was nun die Natur der Crassulaceenäpfelsäure anbetrifft, so wurde diese häufig für eine Isomere der Äpfelsäure gehalten, weil die Salze der Crassulaceenäpfelsäure bei der Kristallisation ein anderes Verhalten zeigten als sonst von den äpfelsauren Salzen bekannt war (Angabe der Literatur bei

CZAPEK 9). Nach der jüngsten einschlägigen Arbeit von FRANZEN und OSTERTAG (10) liegt in der Äpfelsäure der Crassulaceen keine Isomere vor. Die andersartige Kristallisation ist bedingt durch eine Beimischung von Malyläpfelsäureanhydrid.

C. Kritik der in den bisherigen Arbeiten angewandten Methode.

Die Beziehungen des Säurestoffwechsels wurden mit Hilfe von Methoden untersucht, die uns heute als ungenügend erscheinen müssen. Die meist angewandte titrimetrische Methode vernachlässigt die Neutralsalze der organischen Säuren. Alle Fällungen der Äpfelsäure aus dem Preßsaft als Ca-, Pb- oder Ag-Salz sind nicht quantitativ und müssen gereinigt werden; es ist nicht bewiesen, daß sie nur das Salz der Äpfelsäure darstellen und nicht etwa Bernsteinsäure mitgefällt wurde; außerdem kann der Wassergehalt der Salze ein verschiedener sein und Fehler bedingen.

In jüngerer Zeit zog man zur Untersuchung des Säurestoffwechsels die Bestimmung der Wasserstoffionenkonzentration heran. Die p_H -Bestimmung erfaßt aber nur das Wasserstoffion, nicht das Säuremolekül als solches, läßt also keinen eindeutigen Schluß zu auf die Säurekonzentration.

Versuche zum Vergleich aktueller und titrimetrischer Azidität sind zu finden in den Arbeiten von HEMPEL (11) und GUSTAFSON (12). LEUTHARDT (3) will aus der elektrometrisch gemessenen Pufferkapazität des Preßsaftes und den so gewonnenen Titrationskurven auf die absolute Azidität schließen.

Die p_H -Werte der in der HEMPELSchen Arbeit untersuchten Sukkulenten liegen zwischen 5,7 und 3,9, für *Sempervivum glaucum* in der vorliegenden Arbeit zwischen 5,16 und 3,93. In den Arbeiten von HEMPEL und GUSTAFSON werden Unterschiede zwischen dem Ausmaß und zuweilen sogar der Richtung der aktuellen und titrimetrischen Azidität gefunden. HEMPEL findet den Grund dafür in dem verschiedenen Verhältnis der Menge des sauren Salzes zum Neutralsalz; GUSTAFSON stellt in der ersten Arbeit fest, daß bei *Bryophyllum calycinum* die titrimetrische Azidität und die H^+ -Konzentration sich in ihren Schwankungen annähernd gleich verhalten, in einer späteren Arbeit findet er diese Beziehung nur an bedeckten Tagen. Diese Widersprüche versucht er zu erklären durch die Annahme, daß am sonnigen Tage bei starkem Lichte eine andere Säure gebildet werde als am bedeckten Tage bei geringerer Lichtintensität. Es wäre dann denkbar, daß die im stärkeren Lichte gebildete Säure mit einer anderen Dissoziationskonstante als die bei schwacher Lichtintensität vorhandene eine andere Schwankung der H^+ -Konzentration verursachen würde als diejenige, welche eingetreten wäre, wenn nur die Menge, nicht aber auch die Art der Säure sich verändert hätte.

Eine solche Bildung verschiedener Säuren bei verschiedener Lichtintensität ist bisher nicht beobachtet worden.

Deshalb erscheint die HEMPELSche Auffassung, daß der Übergang einer Dissoziationsstufe in eine andere derselben Säure durch die Lichtstärke bestimmt und auf diese Weise die H⁺-Konzentration verändert werde, als die wahrscheinlichere. Aber auch diese Auffassung ist eine Hypothese, die der Untersuchung und des Beweises bedarf.

LEUTHARDTS Untersuchungen zeigen, daß die H⁺-Konzentration als Ausdruck der Pufferungskapazität beeinflußt wird durch Nichtelektrolyte (z. B. Zucker, Aminosäuren). Äpfelsäurelösungen reagieren saurer, wenn sie Nichtelektrolyte enthalten [das war schon durch frühere als die LEUTHARDTSchen Versuche gefunden worden, s. LÖFFLER und SPIRO (14), weitere Literaturangaben bei LEUTHARDT (13)]. Durch diese negative Pufferung der Nichtelektrolyte erklärt er die Differenzen in der theoretisch berechneten und der tatsächlich vorgefundenen H⁺-Konzentration. Seine experimentell gefundenen p_H-Werte sind nämlich niedriger, die H⁺-Konzentration also höher, als man theoretisch erwarten würde. Seine Schlußfolgerung, „daß auch die Zucker als Puffer wirken können, hat biologisch keine Bedeutung, denn sie entfalten ihre Wirkung erst bei stark alkalischer Reaktion“, ist aus seinen eigenen Versuchen zu widerlegen (S. 33—42). Bereits zwischen p_H 4 und 6 — also den für die H⁺-Konzentration vieler äpfelsäureführenden Sukkulenten in Frage kommenden Werten — zeigen sich beim Vergleich der „reinen“ Lösungen mit dem Preßsaft Unterschiede, die ebenso groß oder größer sind als die täglichen Schwankungen der H⁺-Konzentration bei Pflanzen mit diurnaler Säureperiodizität.

Die Bestimmung der H⁺-Konzentration kann also zu keinen sicheren Resultaten in bezug auf die quantitative Säuremenge und ihre Schwankungen führen. Das soll an einigen Beispielen in der folgenden Tabelle gezeigt werden. Der analytisch gefundene quantitative Säuregehalt

Tabelle 1. Quantitative Säuremenge und H⁺-Konzentration.

Analyse Nr.		Quantitativ	H ⁺ -Konzentr.
106	<i>Sempervivum glaucum</i>	0,2142	1,5 × 10 ⁻⁴
13	„ „	0,2180	3,89 × 10 ⁻⁵
112	„ „	0,2012	1,0 × 10 ⁻⁴
170	<i>Portea kermesina</i>	0,046	1,12 × 10 ⁻⁴
180	<i>Cryptanthus acaulis</i>	0,152	3,8 × 10 ⁻⁵
175	<i>Oncidium sphacelatum</i> (Stengelstück)	0,015	3,16 × 10 ⁻⁶
63	<i>Sempervivum glaucum</i>	0,194	9,12 × 10 ⁻⁶
65	„ „	0,091	9,12 × 10 ⁻⁶
64	„ „	0,213	8,91 × 10 ⁻⁶
67	„ „	0,095	7,76 × 10 ⁻⁶

in molarer Konzentration (vgl. Erklärung der Bezeichnungen S. 519f.) ist neben die H^+ -Konzentration gesetzt. Es handelt sich um einen Auszug aus den Tabellen S. 561f., der durch weitere Beispiele leicht vermehrt werden könnte.

Die Pufferung ist also bei verschiedenen Arten verschieden groß und auch innerhalb derselben Art bedeutenden Schwankungen unterworfen. Es ist unmöglich, von der H^+ -Konzentration auf die wirkliche Säurekonzentration zu schließen. Was wir als H^+ -Konzentration messen, ist immer die Resultante aus Vorgängen, an denen bei den untersuchten Pflanzen wenigstens vier Faktoren beteiligt sind: das Neutralsalz der Säure, die entstehende freie Säure, die zugeleiteten Basen und die Nicht-elektrolyte. Je nach der Kombination der einzelnen Faktoren wird das Ergebnis, wie es sich im p_H zeigt, mannigfaltig verschieden sein.

Eine Veränderung der p_H -Konzentration kann auch dadurch bewirkt werden, daß schwach dissoziierte Säuren in solche mit stärkerer Dissoziationskonstante umgewandelt werden und umgekehrt, ferner auch dadurch, daß C-reichere Säuren in C-ärmere mit einer anderen Dissoziationskonstante zerfallen und dadurch eine Vermehrung der titrimetrischen und aktuellen Azidität ohne Neubildung von Säuren eintritt.

Die verschiedenen Faktoren können sogar derart zusammenwirken, daß die titrimetrische, elektrometrische und analytische Bestimmung die „Säure“schwankungen nicht nur in verschiedener Stärke, sondern sogar in verschiedener Richtung anzeigen.

Für diesen letzteren, besonders interessanten Fall seien im folgenden Beispiele angeführt, deren Zahlenwerte sich in den Haupttabellen S. 561f. und S. 570f. unter den am Anfang der Zeile stehenden Nummern finden. Von den drei untereinanderstehenden Zahlenwerten in der Rubrik „Ges. Säure \pm %“ (Haupttabellen!) gibt der oberste die Zunahme, d. h. Differenz der Säuremengen in zwei zusammengehörigen Bestimmungen, bezogen auf 1 g Frischgewicht, der mittlere die Zunahme auf 1 g Trockengewicht und der letzte dieselbe, bezogen auf 1 ccm Wasser, also die molare Konzentration, an. Wo nicht in den Spezialtabellen ausdrücklich etwas anderes angegeben wird, beziehen sich die Bemerkungen über quantitative Azidität auf molare Konzentration. (Bezüglich der weiteren Bezeichnungen sei auf die Erklärung der Bezeichnungen S. 519f. verwiesen.) Die Zahlen mit dem Pluszeichen geben die Zunahme der Azidität in Prozent, die Zahlen mit dem Minuszeichen die Abnahme an.

Weit häufiger als diese extremen Fälle, in denen die drei Aziditätsbestimmungen verschiedene Richtung der Säureschwankung anzeigen, sind nach den Tabellen Seite 561f. jene, wo bei demselben Blatte jene Richtung zwar gleich, aber der Grad der Ansäuerung verschieden ist, je nachdem er elektrometrisch, titrimetrisch oder analytisch bestimmt wurde. Die verschiedenen Gründe für die Unzulänglichkeit der elektrometrischen

Tabelle 2. Differenz der aktuellen, titrimetrischen und quantitativen Azidität abends und morgens in Prozenten.

Analyse Nr.			Akt.	Tit.	Quantitativ
64	<i>Sempervivum glaucum</i>	A a-m	- 2,3	-17,9	+10
68	„ „	J a-m	- 11	- 6	+10
74	„ „	J a-m	+ 49	-11	+18
177	<i>Epidendrum ciliare</i>	A a-m	- 1,5	+38	+61
179	<i>Vanilla planifolia</i>	A a-m	- 7	konst.	+ 8
98	<i>Sempervivum glaucum</i>	A 15-18	+145	+22	- 7
101	„ „	M 15-18	+ 73	+45	-15
132	„ „	J a-m	+ 82	+50	-12
133	„ „	J a-ma	+ 45	+25	-10
147	<i>Mesembrianthemum cordifolium</i>	A a-m	+ 74	-13	-21
150	„ „	M a-m	+145	-19	-25
153	„ „	J a-m	+100	-20	-33
166	<i>Bryophyllum calycinum</i>	AM a-m	+ 38	-10	-16
172	<i>Oncidium sphacelatum</i>	A a-m	+100	-17	-28

Bestimmung hinsichtlich unserer Frage wurden bereits angegeben; aber auch bei der so überaus häufig angewandten Bestimmung der Säureschwankung aus der titrimetrisch gemessenen Azidität zeigt sich keine Übereinstimmung mit den analytisch gefundenen Veränderungen im Säuregehalt. Einer analytisch gefundenen Säurezunahme von rund 15% entspricht z. B. (alte Blätter, Abend-Morgenbestimmung Nr. 13) eine Zunahme der titrimetrischen Azidität um 95%; ein anderes Mal (alte Blätter, Abend-Morgenbestimmung Nr. 22) eine titrimetrisch gemessene Zunahme von 44%; in einem dritten Falle (J a-m Nr. 45) beträgt bei gleicher analytischer Zunahme wie bei 13 und 22 die titrimetrische 65% (die Parallelbestimmung an abgeschnittenen jungen Blättern Nr. 47 zeigt bei gleichem Ausgangswerte der analytischen Säure am Abend den gleichen Anstieg der titrimetrischen Säure am Morgen, also ein Plus von 65% genau so, wie bei den an der Pflanze verbliebenen Blättern. Die analytische Säure dagegen, die im angeschlossenen Blatt um 15% stieg, fällt im abgeschnittenen um fast 7%!).

Einer Zunahme der analytischen Säure von etwa 40% entsprechen folgende Werte der titrimetrisch gemessenen Zunahme:

80% (J a-m Nr. 24); 58% (M a-m Nr. 40); 100% (A a-m Nr. 84);
185% (M a-m Nr. 121); 33% (M a-m Nr. 129); 8% (A 15-18 a Nr. 136).

Wenn man die Analysen Nr. 40 und 121 (2 Abend-Morgenbestimmungen an mittleren Blättern) nur nach der Zunahme der titrimetrischen Azidität vergleicht, würde man ohne weiteres auf eine dreimal so starke Ansäuerung bei 121 schließen. Die analytisch erfaßte, also tatsächlich

vorhandene Säurezunahme ist aber gleich! Es ist also sicher nicht so, daß nur durch den Abbau oder durch die Anhäufung freier Säureäquivalente die diurnale Säureperiodizität bedingt wäre. Nur für den Fall, daß es so wäre, hätte die titrimetrische Methode einen Wert für die Messung der Säureschwankungen. Aus den analytischen Untersuchungen neben den titrimetrischen wird aber wahrscheinlich, daß auch die Neutralsalze in die Schwankungen hineingezogen sind. GR. KRAUS konnte schon aus unvollkommenen Fällungen der äpfelsauren Salze aus dem Preßsaft als Ca-malat feststellen, daß in einzelnen Fällen nicht nur die Menge der freien Säure, sondern auch der Betrag des Malats verringert ist. Diese Tatsache wurde in der Literatur bisher übergangen, wird aber durch die quantitative Bestimmung in weitem Umfange bewiesen.

Die titrimetrische Bestimmung ist aber nicht nur ungenau in bezug auf die Erfassung der Säureschwankungen, sondern sie kann darüber hinaus zu völlig falschen Schlüssen führen. So ist bekannt, daß WARBURG mit Hilfe der titrimetrischen Methode den Einfluß des Sauerstoffes auf den Säurestoffwechsel untersuchte. Nach vielen mannigfaltig abgeänderten Versuchen kam er zu der Schlußfolgerung, l. c. S. 96, „daß das *Bryophyllum*-Blatt zur Säureproduktion des Sauerstoffes bedarf“. Eine Verdünnung des O₂-Gehaltes der umgebenden Luft kann aber fördernd auf die Säureproduktion einwirken, „doch hat natürlich die Verdünnung ihre Grenze; so genügt z. B. schon Lüftabschluß durch Paraffin, um die Säureproduktion zu beschränken“.

Mit diesen Untersuchungsergebnissen WARBURGS stimmen überein die Ergebnisse der titrimetrischen Azidität in den Analysen 29—35 der vorliegenden Arbeit (Tabelle 3).

Im ersten Versuch 29—31 wurde der Säuregehalt mittlerer Blätter bestimmt; von gleich alten Blättern wurde im Wechsel das eine mit einer Vaselineschicht gleichmäßig und vollständig überzogen, das andere unverändert gelassen. Die Bestimmung der titrimetrischen Azidität ergab bei den letzteren eine Zunahme von 0,024 abends auf 0,059 morgens; bei den Blättern aber, die unter Luftabschluß gewesen waren, wurde eine Zunahme von 0,024 auf nur 0,039 gefunden. In der zweiten Versuchsordnung wurde die Kontrollbestimmung und die Bestimmung an luftabgeschlossenen Blättern an vergleichbarem Material von zwei Pflanzen ausgeführt. Der titrimetrische Abendwert der Kontrollblätter betrug 0,032 und war am Morgen auf 0,056 gestiegen. Die Versuchsblätter zeigten abends einen titrimetrischen Wert von 0,030, nachdem sie aber über Nacht unter Luftabschluß durch Vaselineüberzug gewesen waren, betrug die titrimetrische Azidität nicht mehr als 0,035. Es zeigt sich also in beiden Versuchen dort, wo der O₂-Zutritt stark gehindert ist, eine bei weitem geringere Zunahme der titrimetrischen Säure als in dem Blatt, das unter normalen Luftverhältnissen gehalten war. In Analogie

Tabelle 3. Spaltöffnungsverschluß. *Sempervivum glaucum*.
Mittlere Blätter.

		Tro. in % d. Fri.	Fr. S.	Gb. S.	Ges. S.
29	M 18 21. VII. 27.	7,9		0,1120	
				1,4123	
				0,1217	
30	M 3 ¹ / ₂	7,9		0,1210	
				1,5398	
				0,1314	
31	M 3 ¹ / ₂ Vaseline	8,—		0,1206	
				1,5044	
				0,1311	
32	M 18 26. VII. 27.	7,6		0,1234	
				1,5793	
				0,1335	
33	M 3 ³ / ₄	7,7	0,0035 0,0453 0,0038	0,1338	0,1373 1,7733 0,1487
				1,7280	
				0,1449	
34	M 18	8,1		0,1251	
				1,5287	
				0,1361	
35	M 3 ³ / ₄ Vaseline	8,4		0,1329	
				1,5826	
				0,1451	

± in % a-m

		Geb. Säure	^h titrim.
29—30	21. VII. 27. Kontrolle	+7,4	+290
		+9,0	+145,8
		+7,9	
31	Vaseline	+7,7	+51,7
		+6,5	+62,5
		+7,5	
32—33	27. VII. 27. Kontrolle	+7,8	+272
		+9,4	+75
		+7,—	
34—35	Vaseline	+6,2	+99,4
		+2,9	+16,8
		+6,6	

mit WARBURG würde man den Grund hierfür in eben diesem stark verminderten Sauerstoffzutritt sehen. Dennoch ist dieser Schluß falsch: Das beweist die Betrachtung der quantitativ erfaßten Säuremenge. Im ersten Versuch steigt bei den Kontrollblättern die analytische Säuremenge von 0,122 abends auf 0,131 morgens, aber ganz genau so auch in den Versuchsblättern, also von 0,122 auf 0,131. Im zweiten Versuch beträgt die Säuremenge des Kontrollblattes abends 0,134, morgens 0,145; im Versuchsblatt ist der Abendwert 0,136, der Morgenwert 0,145.

Die tatsächliche Säureschwankung hat also das völlig gleiche Ausmaß bei Luftzutritt sowohl wie bei Luftabschluß; die Säurebilanz bleibt dieselbe, nur der Anteil der Komponenten erscheint verändert. Nur diese letzte Veränderung deutet die titrimetrische Azidität an; sie ist aber völlig außerstande, die Schwankung im Säurestoffwechsel in irgendwie quantitativem Ausmaß zu erfassen. Die Betrachtung der titrimetrischen Azidität allein führt zu einem falschen Schluß.

Nur die quantitative analytische Bestimmung der vorhandenen Säuremenge kann also vergleichbare Resultate für die Betrachtung des Säurestoffwechsels liefern; ungeeignet aber erweist sich die Bestimmung der H⁺-Konzentration, weil sie außer von der tatsächlich vorhandenen Säuremenge auch von anderen Faktoren beeinflusst wird. Völlig ungenügend ist ebenfalls die Säurebestimmung auf titrimetrischem Wege allein, da durch sie nicht der Gesamtbestand der Säure, sondern nur die freie Säure und das saure Salz erfaßt werden, deren Betrag und Veränderung im gesamten Säurestoffwechsel häufigen, noch gar nicht geklärten Schwankungen unterworfen sind.

Es geht natürlich über den Rahmen der Möglichkeiten dieser Arbeit hinaus, die Gründe der Schwankungen in bezug auf die Komponenten des Säurestoffwechsels durch Einbeziehung der beteiligten Basen und Ermittlung der Art ihrer Bindung (des Absättigungsgrades) zu finden und so die Abweichungen unter den drei verschiedenen Aziditätsbestimmungen für den einzelnen Fall zu klären.

D. Bemerkungen zur angewandten Methode.

Die analytische Säurebestimmung wurde mit Hilfe der Methode ausgeführt, die bereits in früheren Säurearbeiten im Leipziger Botanischen Institut verwendet worden war (siehe RUHLAND und WETZEL¹). Freie Säure und gebundene Säure wurden getrennt bestimmt, als gebundene Säure die sauren Salze und die Neutralsalze zusammen erfaßt. Konnten im Beginn der Arbeit die Schwankungen im Säurestoffwechsel quantitativ nur für die Menge der Gesamtsäure erfaßt werden, so gelang es, die Methode der Trennung von Bernsteinsäure und Äpfelsäure mittels Permanganat so zu verbessern, daß eine quantitativ befriedigende Trennung

¹ Planta 1, 558.

der beiden Säuren ermöglicht war. Die Einzelheiten der Bestimmung sollen einer späteren Mitteilung vorbehalten bleiben. Auf Grund einer von WETZEL ausgearbeiteten, ebenfalls noch zu veröffentlichenden Methode gelang es dann auch noch, die optisch aktive Äpfelsäure vom inaktiven Anteil getrennt zu bestimmen. Nachdem der geringe Anteil der Bernsteinsäure am Gesamtsäuregehalt festgestellt war, wurde die überaus zeitraubende Bestimmung dieser Säure wiederholt unterlassen.

Die laufend untersuchte Pflanze war *Sempervivum glaucum*. Es wurden die Schwankungen der „alten“, „mittleren“ und „jungen“ Blätter im Säuregehalt bestimmt. Als alte Blätter wurden die des äußersten Wirtels verwendet, soweit sie völlig lebensfähig erschienen, als junge Blätter die kleinsten, hellgrünen, noch knospenartig zusammenliegenden genommen; die gleichweit von den alten und jungen Blättern entfernt liegenden Wirtel ergaben das Material der mittleren Blätter; diese hatten die gleiche Größe wie die alten Blätter, zeigten aber nach Stellung und Farbe deutlich den anderen Entwicklungszustand.

Für gleichzeitige Bestimmungen der Säure in den drei Organen mußte wegen der an nur einer Pflanze sehr geringen Menge junger Blätter das Material von mehreren Pflanzen genommen werden. Dann wurden die Knospen für die Abend- und Morgenbestimmung im Wechsel entfernt, von jeder Pflanze aber ein oder mehrere „alte“ und „mittlere“ Blätter sowohl abends wie morgens fortgenommen. Wurden Bestimmungen in angeschlossenen und abgeschnittenen Blättern, also in Blättern teils mit, teils ohne Stoffleitung, gleichzeitig ausgeführt, so mußten am Abend das erste und dritte Blatt des Wirtels fortgenommen werden, das zweite blieb für die Morgenbestimmung der Säure in angeschlossenen Blättern an der Pflanze. Die „ersten“ und „dritten“ Blätter wurden abwechselnd für die sofortige Abendbestimmung gebraucht oder für die Morgenbestimmung an abgeschnittenen Blättern zurückgelegt.

Vergleichbares Material für die drei verschiedenen Aziditätsbestimmungen wurde in der Weise gewonnen, daß jede Knospe im ganzen, von den alten und mittleren Blättern aber jedes einzelne Blatt halbiert wurde; die so gewonnenen Hälften wurden einerseits auf Preßsaft, andererseits auf Trockenpulvergewinnung für die analytische Bestimmung verarbeitet. Es hatte keinen Einfluß auf das Ergebnis der titrimetrischen oder p_H -Bestimmung, wenn man einmal den klar abgestandenen, das andere Mal den durch ein dünnes kleines Tuch filtrierten Saft gebrauchte. Tageslanges Stehen im geschlossenen Gefäß änderte den Säurewert des Saftes erst nach Pilzbesiedlung.

Die absolute Zuverlässigkeit der im Leipziger Institut für p_H -Bestimmung in sauren Pflanzensäften gebrauchten Elektrode wurde in oft wiederholten Kontrollbestimmungen geprüft. Der Fehler betrug nie mehr als 1 in der zweiten Dezimale des p_H -Wertes.

Aus den Ergebnissen der Säurebestimmung an Blättern von *Sempervivum glaucum*, die in der soeben geschilderten Art gewonnen wurden, konnte noch nicht allgemein auf den „Typus“ des Säurestoffwechsels der sukkulenten Pflanzen überhaupt geschlossen werden. Um einen Anhalt für die Beurteilung dieser Frage zu gewinnen, wurden Untersuchungen an anderen Pflanzen angestellt. Von den untersuchten Pflanzen sind typisch sukkulent: *Mesembrianthemum cordifolium*, *Bryophyllum calycinum*, die Orchideen *Epidendrum ciliare* und *Vanilla planifolia*. Dagegen ist der sukkulente Habitus nicht ausgeprägt bei den untersuchten Orchideen: *Cypripedium villosum* und *Oncidium sphacelatum*, ebenso wenig bei den Bromeliaceen *Billbergia thyrsoidea*, *Aechmea fasciata*, *Tillandsia Lindenii*, *Portea kermesina* und *Crypthanthus acaulis*.

Die Gewinnung von Preßsaft war wegen der schleimigzähen Beschaffenheit des zerriebenen Blattmaterials bei *Cypripedium villosum*, *Aechmea fasciata* und *Tillandsia Lindenii* unmöglich.

Im folgenden werden die im Text und in den Tabellen angewandten Bezeichnungen und Abkürzungen zusammengestellt.

Alter (Entwicklungsstand) des untersuchten Blattes: A = alte Blätter; M = mittlere Blätter; J = junge Blätter.

Säuren: A = Äpfelsäure; B = Bernsteinsäure; O = Oxalsäure. o-a-A = optisch aktive Äpfelsäure; i-A = optisch inaktive Äpfelsäure; l-A = linksdrehende Äpfelsäure; d-A = rechtsdrehende Äpfelsäure. RS = Restsäure, d. h. Gesamtsäuremenge minus optisch aktiver Äpfelsäure; Fr. S. = Freie Säure; Geb. S. = Gebundene Säure; Ges. S. = Gesamtsäure, d. h. freie Säure plus gebundene Säure.

Zeit der Fortnahme des Materials für die Bestimmung und Verhältnisse der Witterung zu dieser Zeit: a = abends; m = morgens; ma = Blätter, die morgens untersucht, aber abends abgeschnitten worden waren; s = sonnig; w = warm; r = regnerisch; b = bedeckt.

Zur Anordnung der Tabellen:

Bei Bestimmung des Säuregehaltes abends und morgens wird meistens nur das Datum der Ausgangs-, also der Abendbestimmung, angegeben. Die Angabe der Stunde ist neben die Blattbezeichnung gesetzt.

Haupttabelle 1, S. 561 ff.

h = Wasserstoffionenkonzentration; cem m. L. auf 1 cem S. = Kubikzentimeter molare Lauge entsprechen der Säure in 1 cem Pflanzensaft (Preßsaft).

In der letzten Spalte dieser Tabelle ist die prozentuale Zu- oder Abnahme der analytisch gefundenen quantitativen Säuremenge angegeben (vgl. Erklärung der Haupttabelle 2 unten).

Haupttabelle 2, S. 570 ff.

Die quantitativen Säuremengen sind eingetragen in Kubikzentimeter molarer Lösung:

- in der I. Reihe bezogen auf 1 g Frischgewicht (Abkürz. Fri.);
- „ „ II. „ „ „ 1 g Trockengewicht (Abkürz.: Tro.);
- „ „ III. „ „ „ 1 cem Wasser, also in molarer Konzentration (Abkürzung: Wa.).

Die Bezeichnungen, der in den Text eingefügten Tabellen sind dieselben wie in den Haupttabellen S. 561 ff.

Wo nicht anders bezeichnet, ist der Säuregehalt in den Texttabellen in molarer Konzentration (vgl. oben) angegeben.

In den Tabellen der prozentual angegebenen Säureschwankungen S. 521 f. ist die Tageszeit zweier zusammengehöriger Bestimmungen durch den Bindestrich verbunden unter das Datum gesetzt.

Die Veränderung der H'-Konzentration und der titrimetrischen Azidität ist untereinander eingetragen, derart,

daß die Veränderung der H'-Konzentration in der I. Reihe,

„ „ „ „ titrimetrischen Azidität in der II. Reihe steht.

Wo bei zwei zusammengehörigen Bestimmungen in der einen keine optisch aktive Säure vorkommt, wird bei der Angabe der prozentualen Veränderung die Zeit des Vorkommens der aktiven Form und das Verhältnis RS : o-a-A angegeben.

In der gleichen Spalte bedeutet d-1, daß in der ersten der beiden zusammengehörigen Bestimmungen rechtsdrehende, in der zweiten linksdrehende Säure vorkam.

Ein vorgesetztes d oder l in der Spalte o-a-A bei mittleren Blättern gibt die Richtung der Drehung des polarisierten Lichtes an.

E. Die eigenen Untersuchungen.

I. Die freie Säure.

Es sollen im folgenden erst die Verhältnisse besprochen werden, die in den Untersuchungen in bezug auf den Säurestoffwechsel bei *Sempervivum glaucum* gefunden wurden.

Die quantitative Bestimmung der freien Säure und der gebundenen Säure wurde so ausgeführt, daß beide voneinander getrennt bestimmt wurden.

Die Menge der freien Säure ist sehr gering. Ihr Betrag schwankt zwischen 0 und 0,05 ccm Mol. auf 1 g Trockensubstanz. Nur wo der Anteil der freien Säure sich diesem letzteren Werte nähert, ist er in die Tabellen eingetragen.

II. Gebundene Säure.

Vgl. die Haupttabellen S. 561 f.

a) Diurnale Säureschwankungen.

Für die Untersuchung des täglichen Säurestoffwechsels kommt also nur die gebundene Säure in Betracht. Bestimmt wurde die Gesamtmenge der neutralen und sauren Salze in alten, mittleren und jungen Blättern. Von der Gewinnung vergleichbaren Materials ist in den Bemerkungen zur Methode schon die Rede gewesen. Es wurden untersucht die Schwankungen vom Abend zum Morgen und in einer kleineren Anzahl von Bestimmungen auch die Schwankungen des Säuregehaltes während des Tages.

Es werden zuerst die *Säureschwankungen an alten Blättern* vom Abend zum Morgen besprochen. Die Zahlenwerte finden sich in den Haupttabellen. Vgl. auch Abb. 1. Die Säureschwankungen in Prozent sind in der Tabelle 4 S. 521 eingetragen. In den Analysen vom 31. V. und 24. VI. wurde die Morgenbestimmung nur an abgeschnittenen Blättern ausgeführt, in das Kurvenbild konnten die Ergebnisse also nicht im Zu-

Tabelle 4. *Sempervivum glaucum*, alte Blätter. Säureschwankungen vom Abend zum Morgen.

An. Nr.	Datum	± in % a-m			± in % a-ma		
		Gb. S.	h	titr.	Gb. S.	h	titr.
1	11. V. 27	+26,025					
2	s	+11,43					
		+24,06					
12	1. VI. 27				+16,42	+232	+95,2
13	s. w.				+18,65		
					+16,2		
16	15. VI. 27	+11,64					
17		+10,15					
		+11,75					
22	25. VI. 27				+14,4	+44,0	+44,0
23					+15,68		
					+14,31		
36	22. IX. 27	+51,8	+91	+10,8	+16,9	+70	+21,6
37		+25,1			+12,4		
38		+54,3			+11,2		
48	27. X. 27	+22,34	+48	+31,5	+11,9	+67	+52,7
49		+15,35			-12,8		
50		+24,59			+14,8		
59	21. XII. 27	+15,48	-6,6	-2,2			
60							

sammenhang mit den anderen eingetragen werden. Nicht eingezeichnet sind in die Kurven der diurnalen Säureschwankungen die Bestimmungen, die nur an einer Blattart ausgeführt wurden.

Die Kurven für die alten Blätter zeigen, daß die Linie der Abendwerte unter derjenigen der Morgenwerte liegt, daß also eine Zunahme der Säure vom Abend zum Morgen stattfindet. In den abgeschnittenen Blättern ist am 9. IV. und 11. V. 28 die Zunahme etwas stärker, sonst aber geringer als in den an der Pflanze verbliebenen. Von Mitte Mai ab bis zum Ende der Vegetationsperiode scheint der Anstieg der Säure in den abgeschnittenen Blättern ein gleichmäßiger zu sein und nicht so stark wie in den an der Pflanze verbliebenen, siehe Analysen vom 31. V., 24. VI., 21. IX., 26. X. Mit der Intensivierung des Stoffwechsels von Ende März ab fällt diese Gleichförmigkeit weg.

In der Kurve für 1927 fällt der niedrige Abendwert vom 24. VI. neben dem sehr viel höheren vom 31. V. auf; das Wetter war an beiden Tagen gleich. Ein ähnlicher Unterschied zeigt sich in den Analysen vom 9. IV. und 11. V. 28. Das deutet darauf hin, daß wir starken individuellen Schwankungen in verschiedenen Pflanzen begegnen können.

Tabelle 4 (Fortsetzung).

An. Nr.	Datum	± in % a-m				± in % a-ma			
		Gb. S.	1A	RS	h titr.	Gb. S.	1A	RS	h titr.
61	30. I. 28	+ 0,40	+ 11,36	- 0,40	h. n. b.				
62		+ 0,36	+ 7,09	- 3,64	+ 33,34				
		+ 0,42	+ 12,5	- 0,75					
63	13. II. 28	+ 10,86	1 A morg.		- 2,3				
64		+ 17,8	n. b.		- 17,86				
		+ 9,8	abs. 3,78:1						
69	3. III. 28		+ 0,79						
70			- 6,9		+ 0,95				
			+ 1,23		+ 8,56				
77	30. III. 28	+ 21,31	- 7,54	+ 35,15	+ 11,8				
78		+ 8,97	- 16,97	+ 21,39	+ 12,5				
		+ 22,55	- 6,6	+ 36,55					
83	10. IV. 28	+ 38,38	+ 38,68	+ 38,25	+ 73,6	+ 45,7	+ 15,56	+ 55,28	+ 262
84		+ 43,01	+ 43,39	+ 42,89	+ 100	+ 41,49	+ 12,39	+ 50,74	+ 118,7
85		+ 37,63	+ 38,4	+ 37,5		+ 46,05	+ 16,01	+ 55,7	
116	4. V. 28	+ 56,62	+ 29,15	+ 65,17	+ 344,3	+ 5,28	- 29,15	+ 16	+ 189,-
117		+ 63,14	+ 34,76	+ 69,39	+ 140	- 0,48	- 33,02	+ 9,62	+ 127
118		+ 56,12	+ 28,86	+ 64,58		+ 5,81	- 28,86	+ 16,58	
125	12. V. 28	+ 2,11	+ 41,7	- 3,64	+ 54,5	+ 10,28	+ 10,36	+ 10,1	+ 27,6
126		+ 1,34	+ 40,8	- 3,48	+ 53	- 2,11	- 7,18	- 2,30	+ 53
127		+ 2,10	+ 41,60	- 3,47		+ 10,30	+ 12,90	+ 11,16	

Ein Vergleich der Analysen vom 14. VI. und 21. IX. zeigt bei der jahreszeitlich später liegenden Bestimmung abends den niedrigeren Säurestand, nach dem Morgen zu aber einen weit höheren Anstieg; das könnte durch die Temperaturunterschiede bedingt sein, denn die Nachttemperatur im September ist tiefer als die im Juni; tiefere Temperatur fördert die Säureproduktion, diese tritt also stärker hervor.

Ein ähnliches Bild gibt der Vergleich der Analysen vom 4. V. 28 und 11. V. 28. Der 4. V. war ein ausgesprochen schöner Tag mit starken Temperaturunterschieden morgens und abends: Abends 22° C, morgens 5°. Der Abendwert der Säure ist relativ gering, der Anstieg über Nacht kräftig. Der 11. V. ist regnerisch, mit 11° Wärme um 6 Uhr abends und 6° morgens um 5¹/₂ Uhr bei sonnigem Himmel. Der abendliche Säurewert ist hoch, die Zunahme so gering, daß der Morgenwert niedriger wird als der vom 4. V. Zu vergleichen sind in dieser Hinsicht auch die Bestimmungen vom 30. I. und 13. II. Am 30. I. werden die Pflanzen aus dem Gewächshaus genommen, wo sie tags bei diffuser Beleuchtung und etwa 12°, nachts bei 10° gestanden hatten. Die Zunahme ist praktisch

gleich 0. Die Bestimmung vom 13. II. ist dagegen an Freilandpflanzen durchgeführt, auf die größere, wenn auch an sich nicht sehr erhebliche Temperaturunterschiede eingewirkt hatten; denn der Himmel ist bedeckt, zeitweise regnet es. Trotzdem liegt hier bei gleichem Abendwert der gebundenen Säure ein Anstieg von 17% über Nacht vor.

Aus diesen Versuchen an alten Blättern möchte sich die Annahme aufdrängen, daß die Meinung über die Wirksamkeit der Außenfaktoren auf die tägliche Ansäuerung, wie sie bisher vertreten wurde, zu Recht besteht: Hohe Temperatur und kräftige Beleuchtung fördern die Absäuerung, bei niedriger Temperatur ist der Überschuß der erzeugten

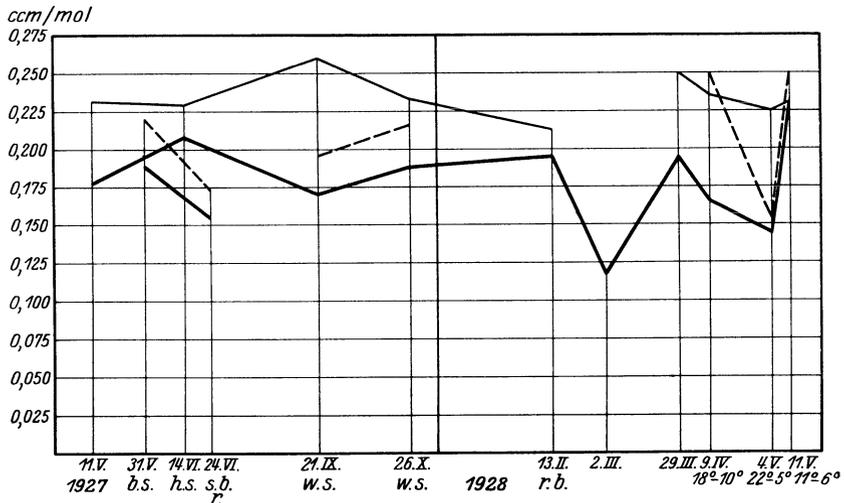


Abb. 1. *Sempervivum glaucum*, alte Blätter. Säureschwankungen vom Abend zum Morgen. Der Betrag der Gesamtsäure ist in molarer Konzentration gezeichnet. Vgl. Haupttabelle II, S. 561 ff. Analysen unter dem gleichen Datum. Die starke schwarze Linie ist die Kurve der Abendwerte, die dünne schwarze gibt die Morgenwerte für an der Pflanze verbliebene, die gestrichelte die Morgenwerte für abgeschnittene Blätter an.

Säure gegen die verbrauchte groß, es zeigt sich also ein kräftiger Anstieg.

Diese Beziehung könnte auch anders ausgedrückt werden: Wo der Abendwert der gebundenen Säure relativ gering ist, zeigt sich ein bedeutender Anstieg und umgekehrt.

Die abgeschnittenen Blätter folgen dieser Regel nicht. Für diese Abweichung wird in der Isolierung von den anderen Blättern der Grund zu suchen sein.

In den Schlüssen über die Wirkung von Licht und Temperatur, wie sie für angeschlossene alte Blätter gefunden wurden, macht sofort ein Vergleich der *Säureverhältnisse* mit denen

der mittleren Blätter

unsicher. Hierzu Tabelle 5 der prozentualen Zunahme S. 525 und Abb. 2.

Aus Tabelle 5 S. 525 und Abb. 2 ergibt sich wie für die alten, so auch für die mittleren Blätter ein Säureanstieg über Nacht. Es zeigt sich aber, daß dieser Säureanstieg in den mittleren angeschlossenen Blättern niemals gleich ist mit demjenigen der zur besseren Vergleichbarkeit an den gleichen Tagen untersuchten alten Blätter. Überaus deutlich ausgeprägt ist der Unterschied in der Stärke der Säureschwankungen am 13. II., wo die Zunahme in den alten Blättern 10%, in den mittleren 67% beträgt. Am 4. V. betrug der Anstieg der Säure in den alten Blättern vom Abend zum Morgen bei einer Abendtemperatur von 22° und einer Morgen-temperatur von 5° 56%, in den mittleren aber nur 11%. Am 11. V. stieg bei einer Temperatur von abends 11° und morgens 6° die Säuremenge in den alten Blättern um 2%, in den mittleren Blättern aber um 42%. Die

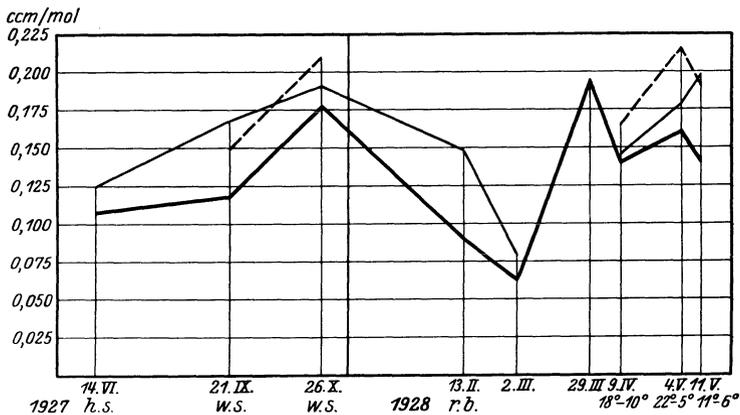


Abb. 2. *Sempervivum glaucum*, mittlere Blätter. Säureschwankungen vom Abend zum Morgen. Vgl. Unterschrift zu Abb. 1, S. 523.

Temperaturverhältnisse also, die in den alten Blättern einen starken Anstieg der Säure bewirken, haben diesen Einfluß auf die Säureschwankung der mittleren Blätter nicht.

Noch anders als in den angeschlossenen Blättern zeigt sich die Wirkung der gleichen Außenfaktoren in den abgeschnittenen. Während Abb. 1 für die alten abgeschnittenen Morgenblätter meistens eine geringere Säurezunahme als für die an der Pflanze verbliebenen anzeigt, ist aus Abb. 2 für die mittleren Blätter zu ersehen, daß der Säurewert der abgeschnittenen Blätter morgens fast immer höher ist als derjenige der angeschlossenen. In einem Falle sind die beiden Werte praktisch gleich (11. V.). Die mittleren Blätter sind in ihrer Säurebildung anscheinend unabhängig von einer Zu- und Ableitung. Das Gleichgewicht, das sich in den Blättern zwischen Eigenerzeugung und Änderung durch Zu- und Ableitung einstellt, ist also für ein Blatt im bestimmten Entwicklungszustand ein bestimmtes, annähernd konstantes, aber verschieden von demjenigen Gleichgewicht, welches sich in einem Blatt einer anderen Ent-

Tabelle 5. *Sempervivum glaucum*, mittlere Blätter. Säureschwankungen vom Abend zum Morgen.

An. Nr.	Datum	± in % a-m				± in % a-ma			
		Geb. S.	o-a-A	RS	h titr.	Gb. S.	o. a. A.	RS	h titr.
18	14. VI. 27	+ 15,8 + 19,6 + 15,57							
	22. VII. 27	+ 19,4 + 25,4 + 18,9			+ 283,0 + 130,8				
29		+ 7,4			+ 290				
30		+ 9 + 7,9			+ 145,8				
	27. VII. 27	+ 7,8			+ 272				
32		+ 9,4			+ 75				
33		+ 7							
	22. IX. 27	+ 36,3 + 30,5 + 37,2			+ 256 + 58,3 + 15,5	+ 24,2 + 11,3 + 15,5		Fehlt Fehlt	
51	27. X. 27	+ 11,38			+ 122,9	+ 21,71			+ 174,4
52		+ 12,79			+ 52,3	+ 15,93			+ 95,2
53		+ 11,22				+ 22,57			
65	14. II. 28	+ 65,11	+ 20,31	+ 85,77	+ 4,7				
66		+ 53,01 + 66,71	+ 11,43 + 21,25	+ 72,22 + 84,84	+ 8,3				
71	3. III. 28	+ 21,5	+ 25,3	+ 15,86	+ 41,1				
72		- 19,7 + 23,8	- 17,3 + 27,6	- 23,49 + 18	+ 42,8				
79	30. III. 28	Keine o a A abends, morgens nicht bestimmt			+ 66,2				
80					+ 31				
	9. IV. 28	+ 4,32	Abds. o, morg. d	m 8,57	+ 196	+ 20,7			+ 517
86		+ 11,29			+ 125	+ 12,06	Morg. keine d A		+ 140
87		+ 3,68				+ 21,56			
119	4. V. 28	+ 11,77	+ 65,08	+ 4,11	+ 1102	+ 34,04	+ 37,0	+ 30,49	+ 971
120		+ 16,74	+ 73,04	+ 9,29	+ 177	+ 23,47	+ 46,77	+ 20,13	+ 185
121		+ 11,12	+ 64,36 d-1	+ 3,48		+ 34,87	+ 59,9 d-1	+ 31,27	
128	12. V. 28	+ 42,07	Abends n. b. morg. 1A 6,2:1		+ 70	+ 38,91			+ 51,2
129		+ 48,06			+ 33	+ 36,82	Morg. 1A 13,5:1		+ 33
130		+ 41,51				+ 39,14			
	29. V. 28					+ 43,53		+ 16,8	+ 1680
143						+ 32,28	d-1	+ 12,74	+ 600
144						+ 44,5		+ 17,62	

wicklungsstufe findet. In den alten abgeschnittenen Blättern steigt die Säure am 4. V. um 6%, in den mittleren Blättern um 35%; am 11. V. beträgt die Zunahme der Säure in den alten Blättern 10%, in den mittleren 39%. Hier sind es immer die mittleren Blätter, die die stärkere Zunahme über Nacht zeigen.

WARBURG führte seine titrimetrischen Bestimmungen alle an abgeschnittenen Blättern aus und stellte ausdrücklich fest, daß diese in bezug auf die An- und Entsäuerung sich verhielten wie an der Pflanze verbliebene Blätter. Das ist nach unseren analytischen Bestimmungen nicht der Fall.

Es wurde aber durch die quantitative Prüfung bewiesen, daß in den alten und mittleren Blättern die bisher nach den Ergebnissen aus Messungen der titrimetrischen Azidität behauptete, aber gar nicht beweisbare Säurezunahme nachts tatsächlich besteht. Es ist dies als ein merkwürdiger Zufall zu bezeichnen. Dagegen zeigt sich für die Beziehung zwischen Ausmaß der Säureschwankung und Höhe der Temperatur ein Ergebnis, das von dem titrimetrischen der Säurebestimmung abweicht.

Denn man nahm an, daß eine Temperaturniedrigung auf Bildung eines Säureüberschusses hinwirke, eine Temperaturerhöhung aber den Säureverbrauch fördere. Nach einer warmen Nacht wäre also ein geringerer Säureüberschuß zu erwarten als nach einer kühleren, die auf einen warmen und sonnigen Tag folgte. Diese „Regel“ wird durch die quantitative Untersuchung des Säurestoffwechsels in den verschiedenen alten Organen nicht bestätigt. Nur die alten angeschlossenen Blätter folgen ihr, alle anderen, auch die abgeschnittenen alten Blätter zeigen sich im Grade der Ansäuerung weitgehend unabhängig von der Temperatur. Die Außenfaktoren haben also nur eine modifizierende Wirkung auf die primären inneren Bedingungen des Blattes. Diese können nach dem Ernährungs- und dem Entwicklungszustand verschieden sein.

Besteht also keine einheitliche Beeinflussung des Säurestoffwechsels durch die Außenfaktoren in den verschiedenen Organen, so zeigen sich dagegen andere Beziehungen deutlich: Ist der Abendwert der Säure relativ hoch, so ist der Anstieg über Nacht gering und umgekehrt. Niemals zeigen in gleichzeitigen Bestimmungen die alten und auch die mittleren Blätter am Abend zugleich einen relativ niedrigen Säurestand und damit zusammenhängend einen kräftigen Anstieg über Nacht. Es zeigt sich hier vielmehr eine andere Korrelation, und zwar eine solche zwischen den einzelnen Organen der gleichen Pflanze: Ist in dem einen Organ die Säuremenge hoch, so ist sie in dem anderen relativ gering. Der Anstieg zeigt dann die umgekehrte Beziehung.

Zur Zeit kräftigen Wachstums von Ende März ab scheinen diese Korrelationen sowohl für angeschlossene als auch für abgeschnittene Blätter zu gelten. Es erhebt sich also die Frage der Zu- und Ableitung. In den

Analysen vom 26. X. und 4. V. könnte eine Ableitung von Säure aus den mittleren nach den alten Blättern stattgefunden haben. Am 21. IX. aber findet sich sowohl in den alten abgeschnittenen wie auch in den mittleren abgeschnittenen weniger Säure als in den angeschlossenen; es müssen also Säure oder Säuremuttersubstanz oder auch säurebildende oder die Säurebildung fördernde Stoffe aus nicht untersuchten Teilen, vielleicht den Sproßteilen, in die angeschlossenen Blätter zugeleitet worden sein. Am 9. IV. zeigen alte wie auch mittlere abgeschnittene Blätter mehr Säure als die an der Pflanze verbliebenen: Es ist eine Ableitung von Säure aus den angeschlossenen Blättern nach den Sproßteilen anzunehmen. Am 11. V. steigt der Säuregehalt in den abgeschnittenen alten Blättern mehr als in den angeschlossenen und ist bei den mittleren Blättern praktisch

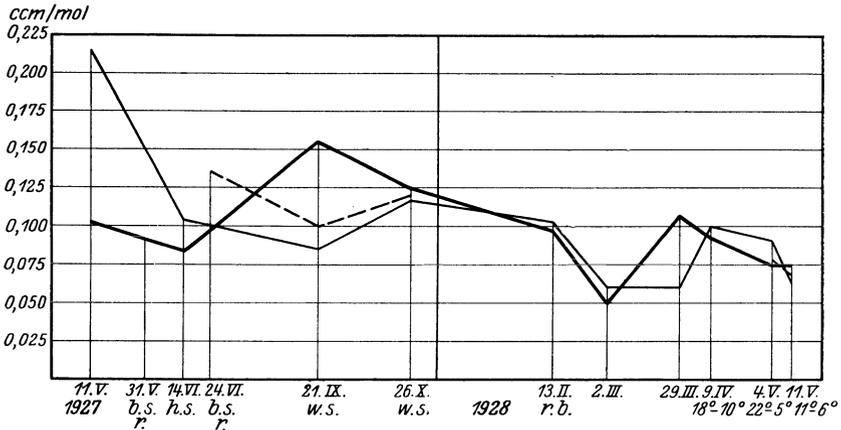


Abb. 3. *Sempervivum glaucum*, junge Blätter. Säureschwankungen vom Abend zum Morgen. Vgl. Unterschrift zu Abb. 1, S. 523.

konstant. Wahrscheinlich wird auch hier aus den alten angeschlossenen Blättern nach den Sproßteilen zu abgeleitet.

Es ist also möglich, daß aus den mittleren Blättern Säure in andere Blätter geleitet wird; es kommt aber bei alten und jungen Blättern auch Zuleitung von Säure oder säurebildenden Stoffen aus den Sproßteilen und Ableitung von Säure aus den Blättern nach den Sproßteilen in Betracht.

Wurde für die alten und mittleren Blätter die Säurezunahme nachts bewiesen, so finden wir dagegen bei den jungen Blättern (hierzu Tabelle 6 und Abb. 3) die merkwürdige Erscheinung, daß diese in der Nacht wiederholt nicht nur keine Säurezunahme, sondern sogar eine Abnahme zeigen, und daß sowohl in den an der Pflanze verbliebenen wie in den abgeschnittenen Blättern diese Entsäuerung eintritt. Siehe die Bestimmungen vom 21. IX., 26. X., 29. III., 11. V. Fanden wir also beim Vergleich der alten mit den mittleren Blättern eine *quantitativ* verschiedene Wirkung der Außenfaktoren, so steigert sich der Unterschied hier zu einem *qualitativen*.

Tabelle 6. *Sempervivum glaucum*, junge Blätter. Säureschwankungen vom Abend zum Morgen.

An. Nr.	Datum	± in % a-m			± in % a-ma				
		Gb.S.	1A	RS	h titr.	Gb.S.	1A	RS	h titr.
3	12. V. 27	+ 110,41							
4		+ 99,96							
		+ 111,5							
10	31. V. 27					+ 20,2			
11						+ 20,4			
						+ 20,1			
20	15. VI. 27	+ 17,2							
21		+ 16,6							
		+ 17,4							
24	25. VI. 27					+ 36,9			+ 105
25						+ 41,5			+ 80
						+ 36,4			
42	22. IX. 27	- 45,8			+ 35	- 37,4			
43		- 40,7				- 39,2			
44		- 46,2				- 37,2			
45	30. IX. 27	+ 16,7			+ 96,3	- 8,9			+ 55,2
46		+ 25,4			+ 65,2	- 8,4			+ 65,2
47		+ 15,8				- 6,5			
54	27. X. 27	- 5,77				- 5,68			
55		- 0,69				- 1,99			
56		- 5,65				- 3,31			
67	14. II. 28	+ 7,02		a. = 0,52:1	+ 10,82				
68		+ 1,35		m. n. b.	- 5,7				
		+ 10,11							
73	3. III. 28	+ 18,16	+ 8,44	+ 43,7	+ 48,8				
74		+ 15,21	+ 5,44	+ 41,13	- 11,1				
		+ 18,37	+ 8,61	+ 44,05					
81	30. III. 28	- 43,15			+ 194				
82		- 44,01			+ 63,6				
		- 43,03							
				a. = 0					
89	10. IV. 28	+ 8,95		m. = 8,1:1	+ 832				
90		+ 8,19			+ 100				
		+ 8,95							
122	5. V. 28	+ 23,12		a. = 0		± 0 bez. auf Fri.			
123		+ 35,53		m. = 5,1:1					
124		+ 21,65							
131	12. V. 28	- 11,92	- 9,16	- 12,64	+ 81,8	- 10,35	- 61,26	+ 2,71	+ 44,7
132		- 7,94	- 4,87	- 8,72	+ 50	- 10,64	- 61,06	+ 2,57	+ 25
133		- 12,25	- 9,15	- 13,04		- 10,25	- 60,78	+ 2,68	

Die Korrelation zwischen der Höhe des Abendsäurewertes und dem Ausmaß der Schwankungen zeigt sich auch hier mit Ausnahme der Zeit schwachen Säurestoffwechsels und geringerer Säurekonzentration in den Wintermonaten. Nach den Tabellen tritt die Absäuerung über Nacht in den jungen Blättern immer ein, sobald der Abendwert 0,1 cem Mol., bezogen auf 1 cem Wasser, erreicht.

Was die Korrelation der verschiedenen Organe in bezug auf die Intensität des Säurestoffwechsels betrifft, so nähern sich die jungen Blätter im Ausmaß der Schwankung bald den mittleren, bald den alten.

Der Säurestoffwechsel der jungen Blätter ist relativ träger in den abgeschnittenen Blättern; falls die angeschlossenen also ansäuern, säuern die abgeschnittenen auch an, aber weniger stark; säuern die angeschlossenen ab, so findet sich die Absäuerung auch in den abgeschnittenen Blättern, aber wieder in schwächerem Maße. Es erscheint deshalb unmöglich, die Absäuerung in den jungen Blättern als rein abhängig von der vorhandenen oder unterbrochenen Stoffleitung zu erklären.

Für den Säurehaushalt der ganzen Pflanze aber wird die Absäuerung in den jungen Blättern nicht sehr in Erscheinung treten, weil die Menge dieser Blätter sehr klein ist; daß die Tatsache dieser Absäuerung solange unbekannt bleiben konnte, ist wohl dadurch begründet, daß man zu den Untersuchungen immer größere Blätter verwendete.

b) Säureschwankungen während des Tages.

Tabelle 7. *Sempervivum glaucum*, alte Blätter. Schwankungen im Säuregehalt während des Tages.

An. Nr.	Datum	± in % a-m				± in % a-ma			
		Gb. S.	IA	RS	h titr.	Gb. S.	IA	RS	h titr.
92	25. IV. 1928	Um 10 Uhr keine a-A							
93	10—12 ^h		12 ^h 3,7:1		- 86,8				
					- 27,8				
98	26. IV. 1928								
99	15—18 ^h	- 6,26	-36,01	+ 3,92	+ 145				
		- 7,02	-36,52	+ 3,07	+ 22,2				
		- 6,7	-36,23	+ 3,4					
104	3. V. 1928	- 1	-23,26	+ 6,97	+ 20,4				
105	7—9 ^{1/2} ^h	- 2,5	-24,4	+ 5,34	+ 4,35				
		- 0,84	-23,22	+ 7,26					
110	4. V. 1928	- 3,77	+19,74	-11,9	- 6,71				
111	5—7 ^h	- 1,20	+22,99	- 9,54	+ 4,65				
		- 3,91	+19,52	-12,01					
134	19. V. 1928	+20,18	-78,95	+34,37	+ 28,3	+31,8	-86,18	+48,68	+22,1
135	15—18 ^h	+21,82	-78,41	+36,19	+ 12,5	+23,18	-86,92	+38,97	+ 8,3
136		+19,96	-72,22	+34,04		+50,43	-86,0	+58,89	

GR. KRAUS hatte behauptet, daß die Lichtentsäuerung mit dem ersten Lichtstrahle beginne und solange dauere, als das Licht währe. Aus Versuchen anderer Forscher (DE VRIES, WARBURG) ging aber hervor, daß die Absäuerung in den ersten Stunden nur schwach ist, und daß das Minimum der Säure am Nachmittag, nicht am Abend liegt. Das letzte Ergebnis wird durch die quantitative Untersuchung bestätigt.

Die Untersuchungen während des Tages erstrecken sich über die Zeit von 5 Uhr früh bis 6 Uhr abends in den Monaten April und Mai. Eine Zunahme der Säure vom Abend zum Morgen liegt vor für die alten Blätter, und zwar für diejenigen, welche an der Pflanze verbleiben wie auch für die abgeschnittenen, in einem Falle in der Zeit von 3—6 Uhr nachmittags (134—136). Die Ansäuerung beträgt rund 20%. In einer früheren Bestimmung vom 26. IV. 1928 (zu der gleichen Tageszeit) nimmt die Gesamtsäure um 7% ab. Die Entsäuerung von 5—9 Uhr vormittags an zwei aufeinanderfolgenden ersten Maitagen ist gering, 1—2%, was als innerhalb der Fehlergrenzen liegend aufgefaßt werden muß.

Ist in der Bestimmung vom 3. V. die Entsäuerung in den alten Blät-

Tabelle 8. *Sempervivum glaucum*, mittlere Blätter. Schwankungen im Säuregehalt während des Tages.

An. Nr.	Datum	± in % a-m				± in % a-ma			
		Geb. S.	o-a-A	RS	h titr.	Geb. S.	o-a-A	RS	h titr.
94	25. IV. 1928	- 11,64	- 57,95	+ 6,94	- 66,3				
95	10—12 ^h	- 18,71	- 55,21	+ 9,95	- 42,9				
		- 11,63	- 56,84	+ 6,54					
	26. IV. 1928	- 15,31	15 ^h 1=0		+ 72,8				
100	15—18 ^h	- 17,47	18 ^h 1,33:1		+ 45,2				
101		- 15,07							
106	3. V. 1928	- 25,62	- 30,6	- 24,3	- 20,7				
107	7—9 ^{1/2} ^h	- 44,36	- 48,3	- 43,3	- 11,1				
		- 30,50	- 29,5	- 22,9					
112	4. V. 1928	- 8,82	+ 1,07	- 11,25	- 12,9				
113	5—7 ^h	+ 1,75	+ 2,30	+ 1,47	- 6,67				
		- 8,89	+ 1,0	- 11,36					
137	19. V. 1928	+ 28,18	d 55,9	+ 51,13	+ 253	+ 33,9	d - 51,37	+ 57,44	+ 224
138	15—18 ^h	+ 33,16	- 53,34	+ 56,87	+ 85,7	+ 25,64	- 54,35	+ 47,57	+ 71,4
139		+ 27,57	- 54,87	+ 49,93		+ 34,46	- 50,77	+ 57,58	
151	2. VI. 1928	- 5,85	12 ^h - d = 0		- 73,1	+ 8,58	12 ^h - d - 0		
152	12—16 ^h	- 11,08	16 ^h - d	7,08 : 1	- 54,5	+ 5,21	d	3,5 : 1	- 78,1
153		- 5,4				+ 9,23		16 ^h	- 54,5
148	2. VI. 1928	- 5,85	- 16,71	- 1,83	+ 1,5	+ 5,49	- 6,01	+ 9,74	- 1,9
149	12—16 ^h Licht,	- 2,51	- 11,72	+ 3,99	- 3,3	+ 2,01	- 9,06	+ 6,10	± 0
150	Einsschrank 7 ^{1/2} ^o	- 6,30	- 16,92	- 2,26		+ 5,75	- 5,64	+ 9,95	

tern auch in der Zeit von 7—9 Uhr noch recht schwach, so ist sie überaus kräftig in den dazugehörigen mittleren Blättern. Eine nur für mittlere Blätter vorhandene Bestimmung vom 25. IV. zeigt auch für die Zeit von 10—12 Uhr eine deutliche Entsäuerung. In den Bestimmungen 137—139 vom 19. V. 1928 (15—18 Uhr) findet sich die Ansäuerung in den mittleren Blättern der gleichen Pflanze (m. Pfl. verw.) wie bei den alten Blättern; der Prozentsatz ist hier noch größer, er beträgt bei den an der Pflanze verbliebenen Blättern 28%, bei den abgeschnittenen 34%. In der Bestimmung vom 26. IV., ebenfalls 15—18 Uhr, zeigt sich eine stärkere Abnahme als bei den entsprechenden alten Blättern.

In diesen nach den bisherigen Versuchsergebnissen erwarteten Parallelismus zwischen Licht und Entsäuerung „passen nicht hinein“ die Ergebnisse der Bestimmungen vom 2. VI. (Beschreibung der Versuchsanordnung siehe S. 544f.). Die an der Pflanze verbliebenen Blätter zeigen zwar bei normalen ebenso wie bei gehemmten Lebensvorgängen unter niedriger Temperatur im Licht die Absäuerung. Nach den Bestimmungen an den abgeschnittenen Blättern stellt sich diese aber als eine Maskierung der tatsächlichen Verhältnisse heraus. Der organeigene Vorgang ist Säurebildung am Lichte bei einer Temperatur von 24—17° und im zweiten Falle bei 7¹/₂—10°. Dieser Fall ist nicht der einzige einer Säurezunahme im Licht, wie die Analysen vom 19. V. 1928, 15—18 Uhr zeigen, wo die Säure überall zunimmt und in den abgeschnittenen Blättern die Ansäuerung noch stärker ist als in den an der Pflanze verbliebenen, also schon ein Überschuß von Säure da ist, der nach den Sproßteilen zu abgeleitet wird.

Junge Blätter.

Sie zeigen in den Vormittagsbestimmungen eine deutliche Absäuerung; wie aber in der Nachmittagsbestimmung vom 19. V. die alten und die mittleren Blätter ansäuern, so auch die jungen und zwar in beträchtlichem Maße, so daß anzunehmen ist, daß im Licht eines warmen Maitages bei einer Temperatur von 26° C bereits um 18 Uhr ein bedeutender Anteil des Säureüberschusses vorhanden ist, den man am nächsten Morgen als Produkt der „nächtlichen Ansäuerung“ hätte vorfinden können (in der Abend-Morgenbestimmung an jungen Blättern vom 5. V. 1928, Nr. 122—124 beträgt die Säurezunahme 22%; das ist der doppelte Betrag der Ansäuerung, wie er in der Nachmittagsbestimmung am 19. V. gefunden wurde).

Am 26. IV. 1928 in einer Bestimmung der Säureschwankung für die gleiche Zeit, also wieder von 15—18 Uhr, säuern alte und mittlere Blätter ab, die jungen aber säuern bereits deutlich an.

Die Zeit der starken Absäuerung, wie sie sich im Betrag der Gesamtsäuremenge zeigt, scheint also zu einer früheren Tageszeit zu liegen, für

Tabelle 9. *Sempervivum glaucum*, junge Blätter. Schwankungen im Säuregehalt während des Tages.

An. Nr.	Datum	± in % a-m				± in % a-ma			
		Geb. S.	1A	RS	h titr.	Geb. S.	1A	RS	h titr.
57	7. XI. 1927	- 4,94							
58	9—2 ¹ / ₂ ^h	- 7,13							
		- 4,59							
96	25. IV. 1928	- 14,05	- 34,39	- 0,18	- 65,5				
97	10—12 ^h	- 10,23	- 31,56	- 4,29	- 37,1				
		- 14,38	- 34,81	- 0,5					
102	26. IV. 1928	+ 19,36	Keine a-A		+ 195				
103	15—18 ^h	+ 12,88			+ 50				
		+ 19,79							
	3. V. 1928	- 44,98	- 33,60	- 49,8	- 14,8				
108	7—9 ^h	- 80,75	- 32,15	- 50,05	- 4,35				
109		- 45,09	- 33,58	- 50,05					
114	4. V. 1928	- 13,12	1	5 ^h 4,9:1	- 0,17				
115	5—7 ^h	+ 2,26		7 ^h a-A	- 0				
		- 12,93		vorh.					
140	19. V. 1928	+ 12,69	- 13,33	+ 20,13	+ 27,2	+ 25,54	1	15 ^h 3,49	+ 63,2
141	15—18 ^h	+ 28,13	- 1,23	+ 36,53	- 0	+ 25,34	1	18 ^h 0	+ 12,5
142		+ 11,28	- 14,19	+ 18,57		+ 25,41			

die jungen wie für die mittleren Blätter wahrscheinlich zwischen 7 und 12 Uhr vormittags in der untersuchten Jahreszeit.

Für die Nachmittagsbestimmungen von 15—18 Uhr an zwei verschiedenen Tagen (26. IV. und 19. V.), welche ein verschiedenes Verhalten in bezug auf die Richtung der Säureschwankungen zeigen, soll im folgenden der Versuch einer Erklärung gemacht werden.

Das Wetter am 26. IV. war warm und sonnig, am 19. V. zeitweise sonnig, zeitweise bedeckt und regnerisch. Die Temperatur betrug um 15 Uhr 26°, um 18 Uhr 17°. Die Temperaturverhältnisse ergeben eine Erklärung dafür, warum die Blätter am 26. IV. länger entsäuern, nur dann, wenn man annimmt, daß am 19. V. trotz bedeckten Himmels infolge der höheren Temperatur die vorhergehende Absäuerung stärker war. Es ist nämlich der Säuregehalt der alten und mittleren Blätter am 26. IV. um 15 Uhr (Haupttabelle Seite 565f., Nr. 98—103) höher als am 19. V. (Haupttabelle Seite 567f., Nr. 134—142) zur gleichen Zeit. Für die jungen Blätter hat die Säuremenge an beiden Tagen um 15 Uhr denselben Wert. Die alten und mittleren Blätter am 19. V. erreichen infolge der Ansäuerung bis um 18 Uhr denjenigen Säurewert, den die gleichalten Blätter am 26. IV. noch um 15 Uhr zeigen. Die jungen Blätter mit ungefähr gleichem Säuregehalt um 15 Uhr verhalten sich beide Male gleich:

sie säuern bis 18 Uhr an. Das verschiedene Verhalten der Blätter in bezug auf die Richtung der Säureschwankungen am Tage findet also keine Erklärung aus der Betrachtung des Wetters allein, wohl aber dann, wenn man annimmt, daß das Ausmaß der Ansäuerung und Absäuerung durch eine Art dynamischen Gleichgewichts bestimmt sind. Dieses Gleichgewicht hält die Pflanze durch Absäuerung oder Ansäuerung aufrecht ohne Rücksicht auf Tageszeit und physiologische Theorien. Das würde auch den Fall vom 2. VI. erklären, wo die mittleren Blätter schon von 12 bis 16 Uhr ansäuern (151—153). Der Säurewert in diesen Bestimmungen ist nicht niedrig, bei anderen Bestimmungen mittlerer Blätter aber höher als in den Blättern vom 2. VI. Durch ein dynamisches Gleichgewicht könnten auch die Fälle erklärt werden, in denen die jungen Blätter entsäuern, wenn der Säurebetrag abends 0,1 ccm Mol. erreicht oder übersteigt (S. 529).

Zusammenfassung.

Die Bestimmung der Säureschwankung in verschiedenen Blättern von *Sempervivum glaucum* am Abend und am Morgen und zu verschiedenen Tageszeiten gibt kein völlig einheitliches Bild. Die nächtliche Entsäuerung besteht tatsächlich bei den alten und mittleren Blättern, nicht aber bei den jungen.

Eine allgemeine Abhängigkeit der Säureschwankung von der Temperatur derart, daß eine hohe Temperatur die Säurezersetzung begünstige, während eine tiefere die Säurebildung fördere, besteht sicher nicht, oder wird durch innere Bedingungen, wie sie durch Ernährungsverhältnisse und Entwicklungszustand eines Organs bedingt sind, stark abgeändert. Wir sehen nämlich, daß verschiedene Organe bei der gleichen Temperatur verschieden stark ansäuern oder absäuern. Es besteht eine Korrelation der Abend- und Morgenwerte der Gesamtsäure derart, daß bei geringer Höhe des abendlichen Säuregehaltes die Ansäuerung über Nacht stark ist — und umgekehrt.

Eine zweite Korrelation zeigt sich beim Vergleich der Intensität des Säurestoffwechsels der verschiedenen Organe: säuert das eine Organ stark an, so ist in den anderen die Ansäuerung schwächer — und umgekehrt.

Die Frage nach der Ableitung und Zuleitung kann nach den vorliegenden Untersuchungen nicht vollständig geklärt werden. In einzelnen Fällen wird eine Ableitung von Säure aus den mittleren Blättern wahrscheinlich, denn meistens zeigen die abgeschnittenen Blätter morgens einen höheren Säuregehalt als die angeschlossenen, während er in alten und jungen geringer sein kann. Es muß aber auch eine Zu- und Ableitung von und nach den Sproßteilen in einzelnen Fällen stattfinden, da es Bestimmungen gibt, in denen die Säuremenge aller abgeschnittenen Blätter gegenüber derjenigen der angeschlossenen vermindert oder erhöht erscheint.

Ob die inneren Bedingungen, welche Säurebildung und Säureabbau ebenso stark beeinflussen wie die Außenfaktoren, rein nutritiver Natur oder aber durch andersartige physiologischer Faktoren bedingt sind, darüber kann nur eine bilanzliefernde Untersuchung der wichtigsten am Betriebsstoffwechsel beteiligten Stoffe Aufschluß ergeben.

c) *Jahreszeitliche Schwankungen.*

Das Ausmaß des Säuregehaltes und der Säureschwankungen im Verlauf der Vegetationsperiode kann durch zweierlei Ursachen bedingt sein: a) durch die Eigenart der äußeren Faktoren, welche der betreffenden Vegetationsperiode zukommen, b) durch ihr entsprechenden inneren Entwicklungszustände der Pflanzenorgane. Soll die Verschiebung im Säurestoffwechsel während der verschiedenen Jahreszeiten hervortreten, so dürfen Analysen nur an Tagen vorgenommen werden, deren Witterungsbedingungen häufig für die betreffende Jahreszeit, also typisch sind. Die Ergebnisse von Bestimmungen an solchen Tagen sind in der folgenden kleinen Tabelle zusammengefaßt.

Tabelle 10. *Sempervivum glaucum.* Jahreszeitliche Schwankungen.

	J		M		A	
	a	m	a	m	a	m
1. März (77—92)	0,9	0,5	1,4	?	2,2	2,4
2. April (83—90)	1,0	1,1	1,6	1,8	1,9	2,8
3. Mai (116—124)	0,9	1,3	2,3	2,7	1,9	3,1
4. Juni (16—21)	0,9	1,1	1,3	1,5	3,0	3,3
5. Juli (30—31)			1,6	1,8		
6. September (36—44)	1,5	0,87	1,2	1,6	2,4	2,9
7. Oktober (48—56)	0,9	0,9	1,3	1,5	2,1	2,1
8. Februar (63—68)	0,72	0,73	0,8	1,2	1,5	1,8

Die Zahlen in den Spalten J M A geben den Säuregehalt morgens und abends in Kubikzentimeter molarer Lösung, bezogen auf 1 g Trockengewicht, an. Die eingeklammerten Zahlen sind die Analysennummern der Haupttabellen.

Aus der Tabelle ergibt sich, daß der Säuregehalt im Verlauf der Vegetationsperiode fällt, um im Monat Februar seinen tiefsten Stand zu erreichen. Mit dem tiefsten Stand der Säure scheint die geringste Intensität des Säurestoffwechsels zusammenzufallen, doch gilt das nicht gleichmäßig für alle Blätter der gleichen Zeit, vgl. die mittleren Blätter.

Dagegen zeigt sich in allen Jahreszeiten, daß die Säuremenge in *Sempervivum glaucum* in ungefähr dem gleichen Verhältnis verteilt ist, die alten Blätter haben den höchsten, die jüngsten Blätter den niedrigsten Säurebetrag. Der Säuregehalt der mittleren Blätter nähert sich demjenigen der alten Blätter oft an und übertrifft ihn sogar in einzelnen Fällen.

Der Säurewert in Prozent des Trockengewichtes umgerechnet, schwankt zwischen 6,7 und 52%. Berechnet wurde auf Äpfelsäure (für *Semperv. glauc.*).

Der höchste Wert für alte Blätter beträgt 44% (Analyse Am 14. VI. 1927), der niedrigste für A gefundene Wert ist 20% (Aa 30. I. 1928 Aquarium) und ebenso 20% für Aa 13. II. 1928 Freiland.

Für M 7 am 3. V. 1928 wurde der höchste Wert zu 52% gefunden (38% für M 7 am 4. V. 1928), der niedrigste Wert für M war 10% (Ma 13. II. 1928).

J zeigt den höchsten Wert von 23% in der 7 Uhr-Bestimmung vom 3. V. 1928 (18,5% für J 7 am 4. V. 1928) und den niedrigsten Wert von 6,7% in der Morgenbestimmung vom 29. III. 1928 (J 15 vom 13. VI. 1927 hat einen Wert von 7,5%).

Zum Vergleich seien die Säurewerte in Prozenten des Trockengewichtes von einigen anderen untersuchten Pflanzen angegeben.

Mesembrianthemum cordifolium 2. X. 1927. Pflanzen in Blüte. Wetter warm.

Aa: 7,5% Äpfels., 15,8% Oxals. = 23,3% d. Trog.

Ja: 11,6% „ , 16,8% „ = 28,4%

Für M finden wir ungefähr die gleichen Verhältnisse wie für A.

Der Säuregehalt von *Bryophyllum*-Blättern wurde zweimal bestimmt und zwar im November und im Dezember. Er war für alte und mittlere Blätter im Dezember höher und betrug 26% des Trog nach der Abendbestimmung.

Aus den Orchideen sei *Epidendrum ciliare* herausgegriffen (vom 1. II. 1928), das bei einer H⁺-Konzentration gleich der durchschnittlichen von *Semperv. glauc.* und einer mindestens doppelt so großen titrimetrischen Azidität abends 2, morgens 3% Äpfelsäure enthält.

Unter den Bromeliaceen hat *Portea kermesina* (vom 16. II. 1928) eine durchschnittliche H⁺-Konzentration von $1,6 \times 10^{-4}$, was der höchsten von *Semperv. glauc.* erreichten entspricht; die titrimetrische Azidität erreicht nicht ganz die von *Semperv. glauc.* Der Säuregehalt in jungen Blättern beträgt abends 5,7%, morgens 8,4%, auf Äpfelsäure berechnet, in den alten Blättern sind die Säurewerte noch geringer. Außerdem finden sich in den alten Blättern Oxalsäure und Äpfelsäure im ungefähr gleichen Verhältnis, während die Oxalsäure in den jungen Blättern nur in Spuren vorhanden ist.

III. Die Natur der Säure.

Die in *Sempervivum glaucum* vorkommende Säure ist ein Gemisch aus viel Äpfelsäure und wenig Bernsteinsäure, Oxalsäure ist immer nur in Spuren vorhanden. Die Äpfelsäure kommt vor in ihrer optisch inaktiven Form allein oder, wie es meistens der Fall ist, in einer Mischung

der optisch inaktiven mit den optisch aktiven Modifikationen. Die Bernsteinsäure sei hier zunächst besprochen.

a) Die Bernsteinsäure.

Tabelle 11. 1. Bernsteinsäuregehalt abends und morgens.

Datum	A		M			J			
13. II. 28	0,011 – 0	–	0	– 0,008	+	0	– 0	0	
2. III. 28	0,001 – 0,008	–	0,052	– 0	–	0	– 0	0	
29. III. 28	0,027 – 0,022	–	0,01	– ?	?	0,0	– 0,003	+	
9. IV. 28	B. fehlt in allen Blättern abends und morgens.								
4. V. 28	0,007 – 0,025	+	?	– 0,01	?	0	– 0	0	
11. V. 28	0,009 – 0,0093	+	0,014	– 0,009	–	0	– 0	0	
2. Bernsteinsäuregehalt während des Tages.									
4. V. 28 5 – 7 ^h	0,012 – 0,012	konst.	0,009	– 0,031	+	0	– ?	?	
3. V. 28 7 – 9 ^h	0	– 0,011	+	0,008	– 0,011	+	0	– 0	0
25. IV. 28 10 – 12 ^h	B. ist überall 0.								
26. IV. 28 15 – 18 ^h	0,005 – 0,008	+	0,006	– 0,01	+	0,006	– 0	–	
19. V. 28 15 – 18 ^h	0	– 0,007	+	0	– 0,016	+	0	– 0	0

Die Zahlen, die in den einzelnen Spalten durch den Strich verbunden sind, geben den Säuregehalt von zwei zusammengehörigen Bestimmungen in molarer Konzentration an. Das Plus- oder Minuszeichen in der Spalte hinter den Zahlen bedeutet Zu- oder Abnahme der Säure.

Es folgt aus den angegebenen Zahlen, daß der Gehalt an Bernsteinsäure sehr gering ist und häufig innerhalb der Fehlergrenzen liegt. Die beiden höchsten nur für diese einzelnen Fälle erreichten Werte betragen 51 und 40 mg auf 1 g Trockensubstanz, der höchste Wert macht $\frac{1}{7}$ des Gesamtsäurewertes, der zweithöchste $\frac{1}{9}$ dieses Wertes aus.

In den jungen Blättern ist praktisch überhaupt keine Bernsteinsäure vorhanden. Den höchsten Gehalt an Bernsteinsäure haben die mittleren Blätter vom 4. V. morgens 7 Uhr. Diese Blätter haben im Vergleich mit den zugehörigen alten und jungen Blättern auch den höchsten Gesamtsäuregehalt; der zweithöchste Bernsteinsäurewert wurde am 4. V. in alten Blättern morgens an anderen Pflanzen gefunden und trifft wieder zusammen mit dem höchsten Gesamtsäuregehalt. Es gibt aber Bestimmungen, in denen neben einem höheren Säuregehalt als in den angeführten Beispielen ein niedrigerer Bernsteinsäurewert steht. Es liegt also keine Abhängigkeit vor in dem Sinne, daß der größeren Gesamtsäuremenge eine größere Menge Bernsteinsäure entspräche. Das folgt schon aus der Tatsache, daß sie nach dem Morgen zu oft abnimmt, während die

Gesamtsäure steigt. Aus diesem Verhalten der Bernsteinsäure während der Nacht ist zu schließen, daß sie viel unabhängiger von Temperatur- und Lichtverhältnissen sein muß als die Äpfelsäure. Diese Unabhängigkeit ist besonders deutlich aus den Tagesbestimmungen zu ersehen, denn die Bernsteinsäure nimmt in den Bestimmungen während des Tages zu. Der Schluß aber, daß die Bernsteinsäure dann entsteht, wenn die Äpfelsäure abgebaut wird und deshalb am Tage die Bernsteinsäure zunimmt, wäre voreilig nicht nur wegen der geringen Menge der vorliegenden Bernsteinsäure. Diese nimmt nämlich auch zu in einem Falle, wo am Tage die Äpfelsäure zunimmt, nämlich am 19. V. 1928 in den Bestimmungen um 15 und 18 Uhr, die absolute Zunahme ist freilich klein. Der optisch aktive Teil der Äpfelsäure nimmt allerdings in diesen Bestimmungen ab, aber die Anzahl der Tagesbestimmungen ist zu gering, um eindeutige Schlüsse ziehen zu können.

Für den Chemismus der Säurebildung und -umbildung wird die Klärung des Zusammenhanges von Äpfel- und Bernsteinsäure wichtig sein und durch besondere Arbeiten ausgeführt werden müssen; wegen des geringen Anteils der Bernsteinsäure an der Gesamtsäuremenge darf sie aber in der Betrachtung des Säurestoffwechsels bei *Semperv. glauc.* vernachlässigt werden.

b) Der optisch aktive Anteil der Äpfelsäure.

Die Hauptmenge der Säure in *Semperv. glauc.* ist also Äpfelsäure. Diese tritt sowohl in der optisch inaktiven als auch der optisch aktiven, der linksdrehenden sowie der rechtsdrehenden Modifikation auf. Das Verhalten der optisch aktiven Modifikationen und ihre Beziehungen zueinander und zur inaktiven Form sollen jetzt besprochen werden. Hierzu die Haupttabellen Seite 561f. und die Abbildungen 4—6.

Was im folgenden als optisch inaktive Säure bezeichnet wird (i-A oder i-Sre.), braucht nicht tatsächlich optisch inaktive Säure zu sein. Wird z. B. $\frac{1}{3}$ der Säure als linksdrehende Form vorgefunden, so könnte ein weiteres Drittel linksdrehender Säure überdeckt sein durch die gleiche Menge rechtsdrehender, es wäre also gar keine inaktive da. Daß sehr häufig aber tatsächlich inaktive Säure vorliegt, dafür spricht das Verhalten bei der Kristallisation der Salze. Während die optisch inaktive Säure gute Kristalle liefert, ergibt die linksdrehende einen nicht kristallisierenden, zähen Rückstand.

In den alten Blättern

(hierzu Abb. 4) wurde durch die Untersuchung nur die linksdrehende Form der Äpfelsäure vorgefunden. Diese optisch aktive Säure ist abends und morgens immer vorhanden.

Der Anteil der optisch aktiven Säure am Gesamtsäuregehalt ist in den ersten Monaten des Jahres absolut und relativ größer als zur Zeit des inten-

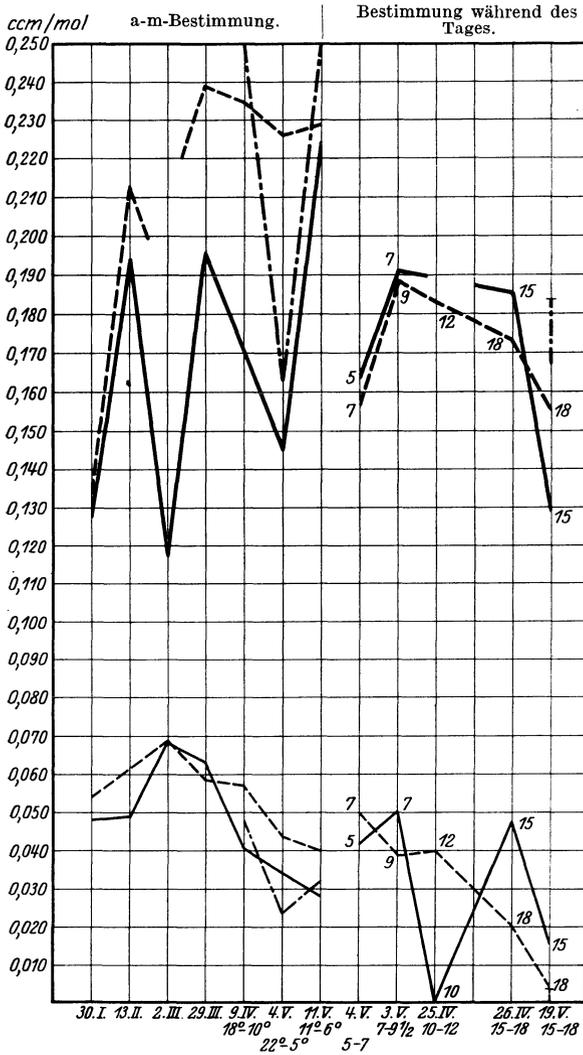


Abb. 4. *Sempervivum glaucum*, alte Blätter. Gesamtsäure und optisch-aktive Säure. Der linke Teil des Kurvenbildes gibt die Verhältnisse des Abend- und Morgenzustandes der Säure, der rechte Teil Säureverhältnisse während des Tages an. Die Werte der Ausgangsbestimmungen (am Abend oder zu einer bestimmten Tageszeit) sind für die Gesamtsäure stark schwarz ausgezogen, für die optisch aktive Form dünn schwarz ausgezogen, die Werte der zugehörigen zweiten Bestimmung (am folgenden Morgen oder zu einer folgenden späteren Tageszeit) sind stark gestrichelt gezeichnet für die Gesamtsäure, dünn gestrichelt für die optisch aktive Form. Die — — — — — gezeichneten Linien geben entsprechend die Werte der Bestimmungen für die ab-geschnittenen Blätter an.

gesehen entspricht dem Steigen des Gesamtsäuregehaltes im Verlauf der Vegetationsperiode ein Abnehmen der optisch aktiven Säure in ihrem

siveren Säurestoffwechself. Mit dem niedrigsten Abendwert der Gesamtsäure am 2. III. steht der höchste Gehalt an optisch aktiver Säure zusammen. Es kann aber nicht als Regel angenommen werden, daß dem kleineren Gesamtsäuregehalt die größere Menge optisch aktiver Säure entspricht: die Abendwerte der Gesamtsäure am 13. II. und 29. III. sind praktisch gleich, der Betrag der l-Sre. am 29. III. aber größer. Am 9. IV. ist die Menge der Gesamtsäure abends und morgens kleiner als am 29. III., die l-Sre. aber ebenfalls beide Male in ihrem Betrage verringert.

Das Verhältnis zwischen l-Sre. und Gesamtsäure oder zwischen l-Sre. und R-Sre. ist also kein konstantes, sondern ein sehr wechselndes.

Von der Ausnahme am 13. II. ab-

Tabelle 12. *Sempervivum glaucum*, alte Blätter. Gesamtsäure und optisch aktive Säure a-m.

Analyse Nr.	Datum	Ges. S.		l-A		Anteil der l-A	l-A	RS
		a	m	a	m			
61 - 62	30. I.	0,131	0,138	0,048	0,054	Abends etwa $\frac{1}{3}$	+ 13	- 0,8
						Morgens „ $\frac{1}{5}$		
63 - 64	13. II.	0,194	0,213	0,041	?	Abends „ $\frac{1}{5}$	konst.	
69 - 70	2. III.	0,117	?	0,068	0,068	Morgens „ $\frac{5}{9}$		
77 - 78	29. III.	0,195	0,239	0,063	0,059	Abends „ $\frac{1}{3}$	- 7	+ 37
						Morgens „ $\frac{1}{4}$		
83 - 84	9. IV.	0,171	0,235	0,041	0,057	Abends „ $\frac{1}{4}$	+ 38	+ 38
						Morgens „ $\frac{1}{4}$		
116 - 117	4. V.	0,145	0,226	0,034	0,044	Abends „ $\frac{1}{4}$	+ 29	+ 65
						Morgens „ $\frac{1}{5}$		
125 - 126	11. V.	0,224	0,228	0,028	0,040	Abends „ $\frac{1}{8}$	+ 42	- 3,5
						Morgens „ $\frac{1}{6}$		

Die Zahlen der ersten Spalte bezeichnen die Nummern, unter denen die Analysen in den Haupttabellen zu finden sind. Die beiden letzten Spalten geben durch das Plus- oder Minuszeichen eine Zu- oder Abnahme der absoluten Menge der l-Säure und der R-S. in Prozenten an.

absoluten Betrage und relativen Anteil am Gesamtsäuregehalt. Im diurnalen Säurestoffwechsel bedingt in den angeschlossenen Blättern ein Zunehmen der Gesamtsäuremenge über Nacht nicht immer auch eine Vermehrung der l-Sre. Diese kann nicht nur konstant bleiben, wenn die erstere steigt; wie am 2. III., sondern kann sogar abnehmen wie am 29. III.

Dieselbe Unabhängigkeit von der Größe der Gesamtsäuremenge zeigt

Tabelle 13. *Sempervivum glaucum*, alte Blätter, Gesamtsäure und optisch aktive Säure während des Tages.

Analyse Nr.	Datum	Ges. S.		l-A		Anteil der l-A	l-A	RS
		a	m	a	m			
110 - 111	4. V. 5 - 7 ^h	0,164	0,157	0,042	0,050	5 ^h etwa $\frac{1}{4}$	+ 19,5	- 12
						7 ^h „ $\frac{1}{3}$		
104 - 105	3. V. 7 - 9 ^h	0,191	0,189	0,05	0,039	7 ^h „ $\frac{1}{4}$	- 23	+ 7,3
						9 ^h „ $\frac{1}{5}$		
92 - 93	25. IV. 10 - 12 ^h	0,037?	0,183	0	0,039	12 ^h „ $\frac{1}{5}$	+	
98 - 99	26. IV. 15 - 18 ^h	0,185	0,173	0,047	0,030	15 ^h „ $\frac{1}{3}$	- 36	+ 3,4
						18 ^h „ $\frac{1}{6}$		
134 - 135	19. V. 15 - 18 ^h	0,132	0,155	0,016	0,004	15 ^h „ $\frac{1}{8}$	- 72	+ 34
						18 ^h „ $\frac{1}{40}$		

die l-Sre. in den Bestimmungen während des Tages. Die folgende Tabelle ist ebenso angeordnet wie die Tabelle der Bestimmungen abends und morgens.

Wir sehen, daß die l-A früh in diesem Versuch von 5—7 Uhr zunimmt, während die Restsäure fehlt. Eine Zunahme der aktiven Säure finden wir auch von 10—12 Uhr, wo sie allerdings um 10 Uhr nicht vorhanden war. In den anderen Bestimmungen nimmt die Linksäpfelsäure ab, beide Male in den Bestimmungen von 15—18 Uhr. In der Bestimmung am 25. IV. nahm die Gesamtsäure ab, da aber die Restsäure etwas zunahm, mußte die Linksäpfelsäure allein verbraucht worden sein. Bei der Bestimmung vom 19. V. für die gleiche Tageszeit zeigte sich eine noch stärker ausgeprägte Abnahme der Linksäpfelsäure neben einer Zunahme der Gesamtsäure, es lag also eine deutliche Vermehrung der Restsäure vor. Zwischen Restsäure und Linksäpfelsäure zeigen sich also während des Tages Beziehungen derart, daß die Linksäpfelsäure zunimmt, wenn die Restsäure fällt.

Das gilt für die Säureverhältnisse in den an der Pflanze verbliebenen Blättern. In der folgenden kleinen Tabelle sind die Ergebnisse aus Bestimmungen der alten *abgeschnittenen* Blätter zusammengestellt.

Tabelle 14. *Sempervivum glaucum*, alte abgeschnittene Blätter. Gesamtsäure und optisch aktive Säure.

Analyse Nr.	Datum	Ges. S.		l-A		Anteil der l-A	l-A	RS
		a	m	a	m			
83—85	9. IV.	0,171	0,250	0,041	0,048	Abends etwa $\frac{1}{4}$	+ 16	+ 56
	a-m					Morgens „ $\frac{1}{5}$		
116—118	4. V.	0,145	0,153	0,034	0,024	Abends „ $\frac{1}{4}$	- 29	+ 16
	a-m					Morgens „ $\frac{1}{6}$		
125—127	11. V.	0,224	0,250	0,028	0,32	Abends „ $\frac{1}{8}$	+ 12	+ 11
	a-m					Morgens „ $\frac{1}{8}$		
134—136	19. V.	0,132	0,182	0,016	0,002	15 ^h „ $\frac{1}{8}$	- 86	+ 59
	15—18					18 ^h „ $\frac{1}{90}$		

In den abgeschnittenen Blättern also nimmt die Restsäure immer zu, unabhängig davon, ob die l-Sre. ab- oder zunimmt. Die l-Sre. nimmt nachts sowohl wie am Tage im abgeschnittenen Blatt weniger zu als im angeschlossenen. Im Kurvenbild (4) sieht man, daß die Linie der l-Sre.-Werte in abgeschnittenen Blättern unterhalb der Kurve der angeschlossenen läuft. Es bestünde also die Möglichkeit, daß l-Sre. in das angeschlossene Blatt zugeleitet worden wäre. Auffällig ist, daß die — · — · — Linien des Gesamtsäurewertes und des l-Sre.-Betrages parallel laufen, daß also, wenn Zuleitung oder Ableitung ausgeschlossen sind, dem höheren Gehalt an Gesamtsäure ein höherer Gehalt an l-Sre. entspricht, bei einer stärkeren Bildung von Gesamtsäure infolgedessen auch l-Sre. stärker gebildet wird.

Dieser Zusammenhang könnte dadurch erklärt werden, daß erstens beide Formen im bestimmten dynamischen Gleichgewichte nebeneinander entstehen, zweitens, daß die Säure als inaktive Säure entsteht und dann erst aufgespalten wird. Daß nur die l-Form in Erscheinung tritt, also ein Überschuß über die d-Form (rechtsdrehende Säure) vorhanden ist, könnte daran liegen, daß die d-Form verbraucht wird. Eine dritte Möglichkeit wäre die Entstehung der Säure als l-Sre. und Inaktivierung infolge eines dynamischen Gleichgewichtes.

Die optisch aktive Säure in mittleren Blättern (Abb. 5).

Darüber, welche von den Hypothesen über den Zusammenhang von optisch aktiver und inaktiver Säure die wahrscheinlichere ist, werden die Bestimmungen an mittleren Blättern Aufschluß geben können, denn in den mittleren Blättern tritt auch die in alten nicht nachweisbare rechtsdrehende Form der Säure als solche hervor, wie die folgende Tabelle zeigt. Ein kleines vor die Zahl gesetztes d gibt an, daß in der betreffenden Bestimmung die optisch aktive Säure rechtsdrehend ist.

Tabelle 15. *Sempervivum glaucum*, mittlere Blätter. Gesamtsäure und optisch aktive Säure a-m.

Analyse Nr.	Datum	Ges. S.		o-a-A		Anteil der o-a-A	l-A	RS
		a	m	a	m			
65-66	13. II.	0,091	0,151	0,029	0,035	Abends etwa $\frac{1}{3}$ Morgens „ $\frac{1}{4}$	+21	+85
71-72	2. III.	0,064	0,079	0,038	0,049	Abds. mehr als $\frac{2}{3}$ Morg. „ „ $\frac{1}{2}$	+28	+18
79-80	29. III.	0,195	?	0	?	l fehlt am Abend		
86-87	9. IV.	0,136	0,141	0	d 0,015	Abends 0 Morgens $\frac{1}{10}$ d		
119-120	4. V.	0,161	0,179	d 0,02	0,033	Abends $\frac{1}{10}$ d Morgens $\frac{1}{5}$ l		+ 3,5
128-129	11. V.	0,140	0,197	?	0,028	„ $\frac{1}{7}$		

Die aktive Säure ist nicht immer abends und morgens vorhanden. Am 13. II. bei relativ niedrigem Gesamtsäurestand abends und starkem Anstieg dieser Säuremenge über Nacht zeigt die optisch aktive Säure einen mäßigen Anstieg. Am 2. III. ist die Gesamtsäuremenge noch niedriger und steigt trotzdem über Nacht wenig. Der Anstieg der aktiven Säure ist stärker. Am 29. III. fehlt die aktive Säure am Abend. Am 9. IV. hat der Gesamtsäurestand einen mittleren Wert und steigt bis zum Morgen mäßig an. Optisch aktive Säure ist abends gar nicht vorhanden, morgens tritt d-Säure im geringen Betrage von $\frac{1}{10}$ der Gesamtsäure auf. Am 5. V. finden wir bei hohem Gesamtsäuregehalt abends $\frac{1}{10}$ der Säure als

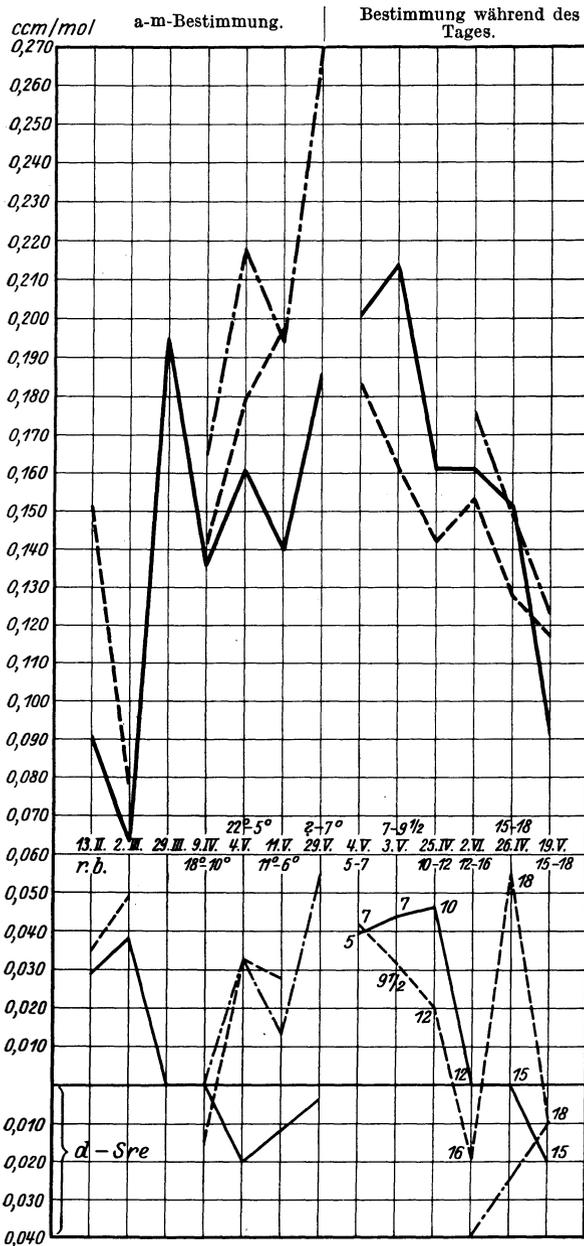


Abb. 5. *Sempervivum glaucum*, mittlere Blätter. Gesamtsäure und optisch-aktive Säure. Vgl. Unterschrift zu Abb. 4, S. 538.

d-Säure; nach dem Morgen zu steigt die Gesamtsäure mäßig an, aber die d-Säure ist verschwunden und l-Säure bis zu $\frac{1}{5}$ des Gesamtsäurebetrages gebildet worden. Am 11. V. ist die Säuremenge in den mittleren Blättern wieder hoch und die Zunahme stark. Leider fehlt hier die Abendbestimmung für die aktive Säure; morgens liegt wieder l-Säure vor. Ihr Anteil erreicht im Verhältnis zur Gesamtsäure nicht die Größe wie in der vorhergehenden Bestimmung.

Es tritt also in den Abend-Morgenbestimmungen einmal d-Säure am Abend auf und verschwindet nach dem Morgen hin, einmal liegt d-Säure morgens vor, nachdem abends überhaupt keine optisch aktive Säure gefunden worden war.

Wenn auch bei den mittleren Blättern am 2. III. wie

bei den alten ein sehr tiefer Gesamtsäurestand mit einem sehr hohen Wert der l-Säure zusammentrifft, so ist das Abnehmen der l-Säure im

19. V. 28 (137) 15 Uhr
 19. V. 28 (138) 18 „
 19. V. 28 (139) 18 „ abgeschnittene Blätter
 2. VI. 28 (152) 16 „
 2. VI. 28 (153) 16 „ „ „

Tabelle 17. *Sempervivum glaucum*, mittlere Blätter. Gesamtsäure und optisch aktive Säure während des Tages.

Analyse Nr.	Datum	Gesamtsäure		o-a-A		Anteil der o-a-A			l-A	RS
		a	m	a	m					
112—113	4. V.	0,201	0,183	0,040	0,041	5 Uhr	etwa	$\frac{1}{5}$		
	5—7 ^h					7 „	mehr als	$\frac{1}{5}$	+ 1	- 11
106—107	3. V.	0,214	0,162	0,044	0,031	7 „	etwa	$\frac{1}{5}$		
	7—9 ^h					9 „	weniger „	$\frac{1}{5}$	- 30	- 23
94— 95	25. IV.	0,161	0,142	0,046	0,020	10 „	„	$\frac{1}{4}$		
	10—12 ^h					12 „	„	$\frac{1}{7}$	- 57	+ 7
151—153	2. VI.	0,161	0,152	0	d 0,019	12 „	„	0		
	12—6 ^h					16 „ d	„	$\frac{1}{8}$		
	abg.	0,161	0,176	0	d 0,039	16 „ d	weniger als	$\frac{1}{4}$		
145—147	37°	0,105	0,115	0,02	0,005	12 „	etwa	$\frac{1}{5}$		
						16 „	„	$\frac{1}{20}$	- 78	+ 31
	abg.	0,105	0,091	0,02	0,014	12 „	„	$\frac{1}{5}$		
148—150	7 ¹ / ₂ —10 ^h	0,151	0,142	0,041	0,034	12 „	„	$\frac{1}{4}$		
						16 „	„	$\frac{1}{4}$	- 16	- 2
	abg.	0,151	0,160	0,041	0,038	12 „	„	$\frac{1}{4}$		
100—101	26. IV.	0,151	0,128	0	0,055	15 „	„	0		
	15—18 ^h					18 „	mehr als	$\frac{1}{3}$	+	
137—139	19. V.	0,091	0,117	d 0,02	d 0,009	15 „ d	„	$\frac{1}{5}$		
	15—18 ^h					18 „ d	rund	$\frac{1}{13}$	- 55	+ 50
	abg.	0,091	0,123	d 0,02	d 0,01	15 „ d	etwa	$\frac{1}{5}$		
					18 „ d	„	$\frac{1}{12}$	- 50	+ 58	

Das Vorkommen der d-Äpfelsäure ist also mit Ausnahme des einen Morgenvorkommens am 19. V. auf den Nachmittag beschränkt. Am 19. V. bleibt sie von 15—18 Uhr erhalten, nimmt aber sehr ab; am 2. VI. ist sie noch nicht um 12 Uhr da, findet sich aber um 16 Uhr in deutlicher Menge. Neben der Freilandbestimmung am 2. VI. wurden gleichzeitige Bestimmungen an gleichem Material einmal bei einer Temperatur von 7—10° und zweitens bei einer solchen von 37° ausgeführt (Tabelle 18). Für die drei verschiedenen Bestimmungen wurden drei in Töpfe gepflanzte Gruppen von *Sempervivum*-Rosetten verwendet; aus jeder Gruppe wurden die ersten und dritten Blätter des mittleren Wirtels entfernt, das erste zur sofortigen Bestimmung verwendet, das dritte für die

Tabelle 18. *Sempervivum glaucum*, mittlere Blätter. Gesamtsäure und optisch aktive Säure; verschiedene Temperatur.

An. Nr.	Datum	± in % a-m			± in % a-ma				
		Gb. S.	o-a-A	RS	h titr.	Gb. S.	o-a-A	RS	h titr.
145	2. VI. 28 16 h	+ 9,79	-77,37	+ 30,46	-54,5	-13,42	-38,95	- 7,24	-35,4
146	Wärme- schrank	+ 7,94	-77,95	+ 28,27	-40	-17,6	-42,28	-11,75	-23,3
147		+ 9,85	-77,5	+ 30,53		-13,3	-39,0	- 7,22	
148	16 Eis- schrank	- 5,85	-16,71	- 1,83	+ 1,5	+ 5,49	- 6,01	+ 9,74	- 1,9
149		- 2,51	-11,72	+ 3,99	- 3,3	+ 2,01	- 9,06	+ 6,1	- 3,3
150		7-10°	- 6,3	-16,92	- 2,26		+ 5,75	- 5,64	+ 9,95
151	16 h	-15,85			-73,1	+ 8,58			-78,1
152	Frei- land	-11,08	d	16h7,08:1	-54,5	+ 5,21	d	16h3,5:1	-54,5
153	land	- 5,45				+ 9,23			

An. Nr.	Datum	Wetter	Tro in % des Fri	Geb. Sre.	o. a. Sre.	B	RS	RS : o-a-A
145	M 12 2. VI. 28	24°	5,11	0,0991 1,9387 0,1045	0,0189 0,3711 0,02	n. b.	0,0801 1,5676 0,0845	4,22 : 1
146	M 16 Wärmeschrank	37°	5,2	0,1088 2,0927 0,1148	0,0043 0,0818 0,0045	höchstens auf Tro	0,1045 2,0109 0,1103	24,58 : 1
147	M 16a Wärmeschrank	37°	5,37	0,0858 1,5975 0,0906	0,0134 0,2506 0,0142	0	0,0743 1,3833 0,0764	6,61 : 1
148	M 12		6,20	0,142 2,2881 0,1514	0,0383 0,6168 0,0408	n. b.	0,1037 1,6712 0,1106	2,7 : 1
149	M 16 Eisschrank	7 bis 10°	5,86	0,1337 2,2825 0,1420	0,0319 0,5446 0,0339	n. b.	0,1018 1,7379 0,1081	3,19 : 1
150	M 16a Eisschrank		6,42	0,1498 2,3341 0,1601	0,036 0,5610 0,0385	0	0,1138 1,7731 0,1216	3,16 : 1
151	M 12	24°	6,81	0,1504 2,2085 0,1614	0	n. b.		
152	M 16 Freiland	s. 17°	7,21	0,1416 1,9637 0,1526	d0,0175 0,2431 0,0189	n. b.	0,1241 1,7206 0,1337	7,08 : 1
153	M 16a Freiland		7,36	0,1633 2,2196 0,1763	d0,036 0,4931 0,0392	n. b.	0,1270 1,7269 0,1371	3,5 : 1

Bestimmung an abgeschnittenen Blättern zurückgelegt. Die erste Pflanzengruppe und die zugehörigen abgeschnittenen Blätter blieben im Freien bei Sonne und einer Temperatur von 17° C, die zweite wurde, wieder mit den zugehörigen Blättern, von einer 100-Wattlampe belichtet, in den Kühlschrank mit einer Temperatur von $7\frac{1}{2}^{\circ}$ gestellt; diese stieg bis zum Schluß des Versuches auf 10° . Belichtung und niedere Temperatur wirkten also hier zusammen ein. Unter gleiche Beleuchtung kam die dritte Gruppe und ihre zugehörigen abgeschnittenen Blätter in den Wärmeschrank, dessen Temperatur bei 37° konstant gehalten wurde.

Für die Blätter im Freiland lagen wahrscheinlich die günstigsten Lebensbedingungen vor; es war hier der lebhafteste Säurestoffwechsel zu erwarten. Bei niedriger Temperatur und dadurch gehemmten Stoffwechsellvorgängen mußte sich dieser Temperatureinfluß als dämpfend auch für den Säurestoffwechsel auswirken. In der Wärme waren bei gleicher Beleuchtung wie im zweiten Versuch gesteigerte Säureschwankungen zu erwarten. Diesen erwarteten Verlauf zeigt der Säurestoffwechsel, der allerdings in den Blättern der drei verschiedenen Bestimmungen deshalb nicht völlig rein zum Ausdruck kam, weil in den Ausgangsbestimmungen verschiedene Mengen von l-A vorlagen. Die Freilandblätter hatten keine optische aktive Säure, die Blätter der Ausgangsbestimmung für den Versuch bei niedrigerer Temperatur zeigten einen Gehalt von l-Säure, der nicht ganz $\frac{1}{3}$ des Gesamtsäurebetrages ausmachte; die Ausgangsblätter der dritten Bestimmung hatten einen l-Säurewert, der nur die Hälfte des l-Säurewertes in den Blättern der zweiten Bestimmung betrug. Die Blätter im Freiland zeigen sowohl als angeschlossene wie auch als abgeschnittene um 16 Uhr deutlich d-Säure, in den angeschlossenen Blättern nimmt die Gesamtsäure ab, in den abgeschnittenen aber deutlich zu.

In den Blättern, die bei niedriger Temperatur gehalten waren, zeigt sich die gleiche Richtung der Säurestoffwechsellvorgänge wie in den Freilandblättern, aber in geschwächtem Maße. Die gebundene Säure verhält sich also wie im ersten Versuche: ihre Menge fällt im angeschlossenen Blatt und steigt im abgeschnittenen. Es liegt also Ableitung von Säure aus dem angeschlossenen Blatt vor. Die l-Säure aber nimmt beide Male, sowohl im angeschlossenen wie auch im abgeschnittenen Blatt deutlich ab, die Restsäure bleibt konstant oder steigt sogar an.

Die Blätter im Wärmeschrank zeigen einen lebhaften Stoffwechsel durch die große prozentuale Schwankung ihres Säuregehaltes an. Im angeschlossenen Blatt wird sicher Säure zugeleitet, denn im abgeschnittenen Blatt findet eine deutliche Abnahme der Gesamtsäure statt. In beiden Bestimmungen aber fällt die l-Säure überaus kräftig, einmal um rund 80%, das zweite Mal um rund 40%. Ob der verschieden starke Abfall der l-Säure durch Leitungsvorgänge oder nur als Folge der Störung des

dynamischen Gleichgewichtes im System i-Säure + l-Säure bedingt ist, kann nicht entschieden werden.

Es zeigt sich aber deutlich im Verlauf aller drei Bestimmungen, daß l-Säure abgebaut wird, und das ist um so ausgesprochener der Fall, je mehr die Stoffwechselvorgänge gefördert erscheinen. Das Auftreten von d-Säure in den Freilandblättern kann nur als eine verstärkte Fortsetzung der l-Säure abbauenden Vorgänge angesehen werden. Da die Gesamtsäure und die Restsäure zu gleicher Zeit konstant bleiben oder sogar zunehmen können, wird es wahrscheinlich, daß der Säureabbau über die l-Säure geht. Die d-Säure dagegen hätte demnach nichts mit der Bildung der Säure zu tun, sie kommt erst zum Vorschein in Säure abbauenden Prozessen im Tageslicht.

Das einmalige Morgenvorkommen der d-Säure würde also einen Ausnahmefall darstellen.

In Berücksichtigung dieser Tatsachen sollen die bei der Besprechung der optisch aktiven Säure bei den alten Blättern vorgetragenen Hypothesen über den Zusammenhang der optisch aktiven Säure mit der inaktiven nach Besprechung der Verhältnisse in den jungen Blättern betrachtet werden.

Junge Blätter (Abb. 6).

Bei der Besprechung des diurnalen Säurestoffwechsels der jungen Blätter sahen wir, daß sich diese in bezug auf die Schwankungen der Gesamtsäuremenge anders verhalten als die alten und mittleren Blätter. Die Schwankungen der optisch aktiven Säure in den jungen Blättern zeigen dagegen diese Ausnahmestellung nicht.

Im März zeigt sich nach der Tabelle bei bereits etwas erhöhtem Gesamtsäuregehalt eine mäßige Zunahme desselben über Nacht sowie eine ebensolche der aktiven Säure. In der Bestimmung aus den letzten Tagen des März ist der Säuregehalt niedrig, zeigt trotzdem einen bedeutenden Abfall in der Nacht, die aktive Säure fehlt abends und morgens völlig. Im April bei hohem Gesamtsäurestand und mäßigem Anstieg über Nacht findet sich optisch aktive Säure am Morgen, nachdem sie abends gefehlt hatte. In der ersten Maibestimmung mit hohem Gesamtsäuregehalt und kräftigem Anstieg über Nacht fehlt die optisch aktive Säure am Abend und ist morgens deutlich vorhanden. In der Bestimmung vom 12. Mai fällt bei einem im Vergleich zur vorhergehenden Bestimmung niedrigeren Säurestand dieser über Nacht deutlich und die aktive Säure weniger, so daß sich ihr Anteil an der Gesamtsäuremenge zu ihren Gunsten verschiebt.

Die in den jungen Blättern vorliegende aktive Säure ist linksdrehende Äpfelsäure; sie fehlt abends und morgens häufig.

Mit dem Anstieg der Gesamtsäure im Verlauf der Vegetationsperiode geht ein Sinken des Abend- und Morgengehaltes an optisch aktiver Säure

Tabelle 19. *Sempervivum glaucum*, junge Blätter. Gesamtsäure und optisch aktive Säure a-m.

An. Nr.	Dat.	Ges. S.		l-A		Anteil der l-A	l-A	R S
		a	m	a	m			
67—68	13. II.	0,095	0,105	0,062	?	abends mehr als 1/2		
73—74	2. III.	0,051	0,061	0,037	0,041	abends etwa 1/2 morgens „ 2/3	+ 8,6	+ 44
81—82	29. III.	0,107	0,061	0	0			- 43
89—90	9. IV.	0,092	0,100	0	0,011	abends . . . 0 morgens etwa 1/10	+	-
122—124	4. V.	0,074	0,090	0	0,015	abends . . . 0 morgens . . . 1/6	+	
	abg.	0,074	0,068	0	0,008	abends . . . 0 morgens . . . 1/8		
131—133	11. V.	0,075	0,066	0,015	0,014	abends . . . 1/5 morgens etwa 1/5	- 9	- 13
	abg.	0,075	0,067	0,015	0,006	abends . . . 1/5 morgens . . . 1/11	- 61	+ 13

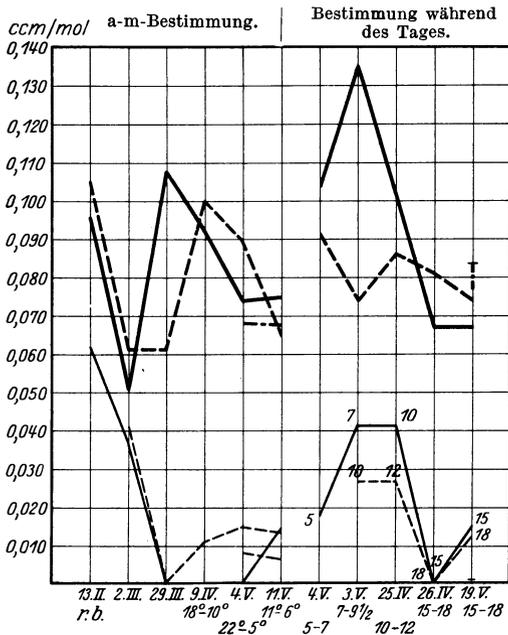


Abb. 6. *Sempervivum glaucum*, junge Blätter. Gesamtsäure und optisch-aktive Säure. Vgl. Unterschrift zu Abb. 4, S. 538.

parallel. Der relative Anteil der l-Säure ist vor Beginn der eigentlichen Vegetationsperiode so groß wie in keinem anderen Blatt einer anderen Entwicklungsstufe.

Bei abgeschnittenen Blättern ist l-A immer in geringerer Menge vorhanden als bei den Blättern, die mit der Pflanze in Verbindung geblieben waren. Es zeigt sich auch hier die parallele Richtung der - - - - -Linien in Abb. 6.

Trifft für das Verhalten der l-Säure in den jungen Blättern also in weiterem Umfange alles zu, was für dasjenige der

Tabelle 20. *Sempervivum glaucum*, junge Blätter. Gesamtsäure und optisch aktive Säure während des Tages.

An. Nr.	Datum	Ges. S.		l-A		Anteil der l-A	l-A	RS
		a	m	a	m			
114—115	4. V. 5-7 ^h	0,104	0,091	0,018	?	5 Uhr etwa . . . $\frac{1}{6}$		—
108—109	3. V. 7-9 ^h	0,135	0,074	0,041	0,027	7 „ weniger als $\frac{1}{3}$	— 33	— 50
						9 „ mehr als $\frac{1}{3}$		
96—97	15. IV. 10-12 ^h	0,101	0,087	0,041	0,027	10 „ „ „ $\frac{1}{3}$	— 35	konstant
						12 „ weniger als $\frac{1}{3}$		
102—103	26. IV. 15-18 ^h	0,067	0,081	0	0			+
140—142	19. V. 15-18 ^h abg.	0,067	0,074	0,015	0,013	15 „ „ „ $\frac{1}{4}$	— 14	+ 19
						18 „ mehr als $\frac{1}{6}$		
						15 „ weniger als $\frac{1}{4}$		
						18 „ 0	—	+

alten Blätter der Abend- und Morgenbestimmungen gesagt wurde, so gilt das gleiche für die folgenden Tagesbestimmungen.

Die aktive Säure der jungen Blätter ist auch in den Bestimmungen der Säureschwankungen während des Tages immer l-Säure. Wo l-Säure in den Ausgangsbestimmungen vorhanden ist (nach Tabelle 20 fehlt sie nur am 26. IV. 15 Uhr), nimmt sie immer ab neben einer Konstanz oder Zunahme der Restsäure (am 3. V. von 7—9 Uhr auch Abnahme der Restsäure). Die Säurekomponente also, die in den jungen Blättern im Lichte dem Abbau anheim fällt, ist die l-Säure wie in den alten und mittleren Blättern. Das Kurvenbild zeigt diese einheitliche Richtung dadurch an, daß in den Linien der Tagesbestimmungen diejenige der späteren Bestimmung unter der Linie der ersten Bestimmung verläuft. In den abgeschnittenen Blättern ist immer weniger optisch aktive Säure vorhanden als in den angeschlossenen. Das zeigt auch für die jungen Blätter beim Fortfall der Gleichgewichtsstörungen durch Leitungsvorgänge eine Konstanz im Verhältnis der l-Säure zur i-Säure an.

Überblick über den Säurestoffwechsel bei *Sempervivum glaucum*.

Im Verhalten der Säureschwankungen in *Sempervivum glaucum* zeigen sich mannigfache Unterschiede, je nachdem man die Gesamtsäure oder den Anteil, den die einzelnen Komponenten wie die Bernsteinsäure oder die optisch aktive Äpfelsäure daran nehmen, betrachtet. In bezug auf den jahreszeitlichen Säurestoffwechsel zeigt sich, daß in der Vorvegetationsperiode, wenn der Säureumsatz relativ gering ist, dem Minimum des Gesamtsäuregehaltes ein absolut und relativ hoher Stand der l-Säure entspricht. Im diurnalen Stoffwechsel konnte in bezug auf die Bernsteinsäure

gezeigt werden, daß sie *von Temperatur und Licht unabhängiger* ist als die *Äpfelsäure*. In bezug auf die Gesamtsäure wurde festgestellt, daß die alten und mittleren Blätter nachts absäuern, in den jungen aber häufig eine Ansäuerung eintritt. Demgegenüber kann aber eine Abnahme der l-Säure auch in den mittleren und alten Blättern nachts, wenn auch in den selteneren Fällen, stattfinden. Eine Zunahme von Gesamtsäure bedingt also nicht immer auch eine Zunahme der l-Säure. Trotzdem wird aus der parallelen Richtung der Kurven der abgeschnittenen Blätter deutlich, daß das Verhältnis zwischen Gesamtsäure und l-Säure ein konstantes ist, sofern dieses System nicht durch Leitungsvorgänge gestört wird. Von seltenen Ausnahmen abgesehen, fällt die optisch aktive Säure am Tage, auch wenn die Restsäure steigt. Das wird um so deutlicher, je weiter der Tag vorrückt. Selbst da, wo am Nachmittag der Betrag der Gesamtsäure kräftig vermehrt ist, finden wir die Abnahme der l-Säure stark ausgeprägt. Wo die Stoffwechselfvorgänge gehemmt erscheinen, ist dieser Abbau der l-Säure geringer; je günstiger die Temperatur- und Lichtverhältnisse werden, desto stärker tritt der Abbau der l-Säure in Erscheinung, diese kann sogar ganz verschwinden, und dann tritt d-Säure auf. Da dieses nur in den mittleren Blättern der Fall ist, müssen hier besonders kräftige Säurestoffwechselfvorgänge stattfinden. Die d-Säure tritt also in Fortsetzung l-Säureabbau fördernder Vorgänge auf, sie hat nichts mit der Bildung der Säure zu tun, sie ist das Ergebnis eines Abbauvorganges. Inaktive Säure muß aufgespalten und aus dem racemischen Gemisch die l-Säure heraus verbrannt worden sein. Daß die d-Säure in alten und jungen Blättern nicht in Erscheinung tritt, kann nur so erklärt werden, daß hier soviel l-Säure neu gebildet wird, daß sie niemals in ihrem ganzen Betrage verbrannt werden kann, oder aber, daß dieser Verbrauch der l-Säure geringer ist. Nur dort, wo der Bedarf an Verbrennungsmaterial sehr groß ist, wie anscheinend bei den mittleren Blättern, wird inaktive Säure aufgespalten, und nur nach diesem Vorgang kann dann bei der polarimetrischen Messung d-Säure gefunden werden.

Die vorliegenden Bestimmungen sind der Zahl nach zu gering, um die anscheinend komplizierten Beziehungen zwischen l-Säure und Restäpfelsäure völlig zu erklären.

Diese Beziehung zwischen den Säurekomponenten kann genetisch-dynamischer Natur sein derart, daß l-Säure entsteht und infolge eines dynamischen Gleichgewichtes zum Teil inaktiviert, zum Teil verbrannt wird. Je nach der Stärke von Säurebildung oder Säureverbrauch wird das dynamische Gleichgewicht dauernd gestört und geändert, so daß optisch inaktive Säure im Bedarfsfalle racemisiert werden muß, um den nötigen Anteil der l-Säure bereitzustellen.

Parallelbeziehungen zwischen Gesamtsäure und l-Säure könnten aber auch infolge eines dynamischen Gleichgewichtes allein zustande kommen,

also könnten l-Säure und i-Säure im bestimmten Verhältnis nebeneinander entstehen. Da die l-Säure die Verbrauchsform ist, wird auch bei dieser Entstehung ihr geringer Anteil am Gesamtsäurewert und die Zunahme der Restsäure in den Fällen, wo l-Säure stark abgebaut wird, erklärt. Für das Auftreten der d-Säure müßte aber auch hier eine Aufspaltung der inaktiven Säureform angenommen werden. Die erste Erklärung des Zusammenhanges der l-Säure mit der i-Säure erscheint als die einfachere und wahrscheinlichere.

In allen abgeschnittenen Blättern tritt gegenüber den angeschlossenen am Morgen weniger l-Säure auf. Das könnte begründet sein in einer Zuleitung der l-Säure oder der ihre Bildung fördernden Stoffe von den Sproßteilen her. Es ist aber auch denkbar, daß im abgeschnittenen Blatt weniger l-Säure gebildet wird als Folge eines durch die Leitungsvorgänge gestörten Gleichgewichtes im System l-Säure-i-Säure.

IV. Diurnale Säurestoffwechselvorgänge bei anderen Pflanzen.

Hierzu Haupttabellen 1 und 2, b und c S. 568 f. und S. 580 f.

In den vorhergehenden Abschnitten wurden die Untersuchungsergebnisse des Säurestoffwechsels bei *Sempervivum glaucum* behandelt und am Ende des letzten Kapitels kurz zusammengefaßt. Zum Vergleich seien die Verhältnisse im diurnalen Säurestoffwechsel einiger anderer sukkulenter und nichtsukkulenter Pflanzen dargestellt, wie sie sich aus einzelnen Orientierungsversuchen ergeben. Es soll aus diesen Untersuchungen nichts über das Ausmaß des Säurestoffwechsels bei diesen Pflanzen überhaupt geschlossen werden. Das wird je nach der Jahreszeit, den Ernährungsverhältnissen und der Entwicklung der Pflanzen wechseln. Es wird nur untersucht, wie verschiedene Pflanzen mit ihrem Säurestoffwechsel auf gleiche Außenbedingungen reagieren.

a) Sukkulente.

Sukkulente waren von den untersuchten Pflanzen *Mesembrianthemum cordifolium*, *Bryophyllum calycinum* und die Orchideen *Epidendrum ciliare* und *Vanilla planifolia*, nichtsukkulente alle untersuchten Bromeliaceen und die Orchideen *Cypripedium villosum* und *Oncidium sphacelatum*.

Es werden hier zunächst die Ergebnisse der Säurestoffwechseluntersuchungen an den Sukkulente mitgeteilt. Von *Mesembrianthemum cordifolium* (154—163) wurden am 2. X. 27 alle Blätter und der Stiel in den Schwankungen ihres Säuregehaltes abends und morgens untersucht. Die Pflanzen waren kräftig und standen gerade in Blüte im Freibeet. Das Wetter war in den vorhergehenden Tagen warm und sonnig gewesen und trübte sich am späten Nachmittag des Tages, an dem abends die Blätter abgenommen wurden. Alle angeschlossenen Blätter säuern über Nacht ab, damit zugleich nimmt die titrimetrische Azidität ab, während die

aktuelle steigt. Der Stiel dagegen säuert an. Dieser Säureüberschuß im Stiel ist aber geringer als die Menge der aus den Blättern abgeleiteten Säure. Es besteht aber nicht nur die Möglichkeit einer Ableitung nach dem Stiel, sondern auch die einer Leitung von Blatt zu Blatt: Im abgeschnittenen alten Blatt nämlich sehen wir eine Zunahme der Säure über Nacht, während im angeschlossenen die Säuremenge abnahm. Im mittleren abgeschnittenen Blatt dagegen ist die Säureabnahme stärker als im angeschlossenen; hier liegt also auf jeden Fall eine Abnahme der Säure über Nacht vor. In das angeschlossene wurde wahrscheinlich etwas Säure aus dem alten Blatt zugeleitet. Es verschwindet aus der Pflanze über Nacht Gesamtsäure, *Mesembrianthemum* säuert also nachts zu einer Jahreszeit ab, wo *Sempervivum glaucum* noch deutliche Ansäuerung anzeigt, wie die Bestimmung vom 26. X. 27 zeigt.

Mesembrianthemum zeigt aber im physiologischen Habitus auch noch andere Unterschiede gegenüber *Sempervivum glaucum*: Bei *Sempervivum glaucum* haben die alten Blätter die meiste Säure, bei *Mesembrianthemum* die jungen, doch sind die Unterschiede im Säuregehalt der verschiedenen Blätter nicht sehr groß. *Sempervivum glaucum* ist eine spezifisch Äpfelsäureführende Pflanze, *Mesembrianthemum* hat mehr Oxalsäure als Äpfelsäure. Wenn man den Wert für Oxalsäure gleich 1 setzt, so schwankt das Verhältnis Äpfelsäure zu Oxalsäure (A : O) zwischen 0,17 : 1 und 0,7 : 1. Der höchste Anteil der A wird in jungen Blättern und im Stiel gefunden, die kleinste A-Menge kommt in mittleren abgeschnittenen Blättern morgens zusammen mit einer starken Abnahme der Gesamtsäure vor. Es ist im mittleren Blatt, auf den Ausgangswert bezogen, siebenmal so viel A als O abgebaut worden. Im angeschlossenen mittleren Blatt nimmt die A-Säure etwas zu, wahrscheinlich wird sie aus dem alten Blatt, wo sie abnimmt, zugeleitet.

Die Oxalsäure zeigt nur im alten Blatt am Morgen eine Zunahme, sonst immer eine Abnahme gegenüber dem Säurewert am Abend. Im jüngsten Blatt deckt sie fast allein die Menge der verschwundenen Säure. Ein Übergang der stärker dissoziierten O-Säure in die schwächer dissoziierte A-Säure ist nicht anzunehmen, da die Konzentration der H⁺-Ionen ansteigt. Über den Anteil der Basen an diesen Vorgängen kann nichts ausgesagt werden, weil diese Frage nicht untersucht wurde.

Auf eine eventuelle Sonderstellung von *Mesembrianthemum* (und anderen Pflanzen!) konnte man durch die Literatur vorbereitet sein. WARBURG fand für *Portulaca grandiflora* und *Mesembrianthemum linguiforme* keine Lichtentsäuerung; aus den Feststellungen von DE VRIES geht nicht hervor, ob er für *Portulaca* nicht nur keine Säurezunahme in der Nacht, sondern sogar eine Abnahme feststellte. Es würde interessant sein zu wissen, ob dieser Typus des Säurestoffwechsels, also die nächtliche Entsäuerung, nur einzelnen Arten der Gattung *Mesembrianthemum*

oder allen Angehörigen dieser Pflanzengruppe zukommt. Einschlägige Arbeiten fehlen.

Eine größere Ähnlichkeit mit *Sempervivum glaucum* im physiologischen Habitus in bezug auf die Natur der Säure und Art der Säureschwankung zeigt *Bryophyllum calycinium* (164—174). Die Pflanzen, deren Blätter für die Untersuchung verwendet wurden, waren jung und stark im Wachstum begriffen. Sie standen im Gewächshaus bei einer durchschnittlichen Temperatur von 16°, die Temperaturunterschiede nachts und tags waren sehr gering. Das Wetter war in der Zeit, die der Bestimmung voranging, sehr trübe gewesen, die Beleuchtung also nicht stark. In einer Bestimmung vom 22. XI. zeigt sich eine Entsäuerung nachts nur in den alten angeschlossenen Blättern. Diese beruht aber sicher auf einer Ableitung nach dem Stiel hin; es ist nämlich auffallend, wie stark alle abgeschnittenen Blätter von *Bryophyllum* ansäuern, sobald man sie abschneidet. Sie leiten also wahrscheinlich alle, wenn sie an der Pflanze bleiben, Säure nach dem Stiel hin ab, und diese Ableitung muß überaus kräftig sein, denn in den abgeschnittenen Blättern werden 50 bis 100% des Säuregehaltes der Ausgangsbestimmung mehr gebildet als in den angeschlossenen (bezogen auf die molare Konzentration der Säure).

Bei gleichem Standort und gleicher Temperatur zeigten einen Monat später die alten und mittleren angeschlossenen Blätter die Entsäuerung nachts noch etwas deutlicher. Es wurden aber hier keine abgeschnittenen Blätter untersucht, so daß also auch hier die Möglichkeit und die Wahrscheinlichkeit einer Säureableitung besteht.

Die „klassische“ Pflanze der Säurestoffwechselversuche zeigt also den „typischen“ Säurestoffwechsel sukkulenter Pflanzen.

Eine Ansäuerung über Nacht wurde auch gefunden in den beiden untersuchten sukkulenten Orchideen *Epidendrum ciliare* und *Vanilla planifolia*.

Sämtliche untersuchten Orchideen und Bromeliaceen standen unter gleichen Licht- und Temperaturverhältnissen im Gewächshaus. Die Temperatur schwankte zwischen 24 und 28 Grad und zeigte tags und nachts keine über 4° hinausgehenden Unterschiede. Auffallend ist trotz dieser geringen Temperaturunterschiede die starke prozentuale Säureschwankung.

In *Epidendron* (184—185) finden wir nur Äpfelsäure, und zwar inaktive. Untersucht wurden nur die alten Blätter. Diese zeigen, auf molare Konzentration berechnet, 60% Säurezunahme über Nacht. Die Säureverhältnisse bei *Vanilla* sind komplizierter dadurch, daß neben der gebundenen auch freie Säure vorkommt, und zwar im Betrage von etwa ein Drittel der Gesamtsäuremenge. Außerdem hat *Vanilla* Oxalsäure neben der Äpfelsäure. In den jungen Blättern kommt die Oxalsäure nur in Spuren vor, in den alten Blättern morgens im gleichen Betrage wie die rechtsdrehende Äpfelsäure. Die optisch inaktive Äpfelsäure ist dann

gleich der Summe beider. *Vanilla planifolia* ist also die zweite Pflanze, bei der im Laufe der Untersuchungen rechtsdrehende Äpfelsäure gefunden wurde. Diese nimmt aber nach dem Morgen hin deutlich zu, und zwar um rund 30%; ihr Anteil an der Gesamtsäure beträgt abends und morgens fast genau $\frac{1}{2}$, bleibt also gleich. Bei *Sempervivum glaucum* wurde rechtsdrehende Äpfelsäure nur einmal am Morgen gefunden (vgl. Analyse Nr. 86 vom 9. IV.). Während abends gar keine optisch aktive Säure vorhanden war, betrug der Anteil der d-Säure an der Gesamtsäure am Morgen $\frac{1}{10}$, es war also ebenfalls eine Zunahme von d-Säure über Nacht zu verzeichnen. Da sonst die d-Säure bei *Sempervivum* nur während des Tages auftrat, wurde dieser Fall als eine Ausnahme gedeutet. Über die Stellung der d-Säure im Säurestoffwechsel von *Vanilla* kann nach dem einmaligen Versuch nichts ausgesagt werden. Der Hauptumsatz der Säure in *Vanilla* liegt aber bei der freien Säure. Diese ist zum größten Teile Oxalsäure. Daß die schwächere Äpfelsäure als Neutralsalz neben der freien Oxalsäure vorkommt, ist nur durch verschiedene lokalisierte Entstehung und Lagerung der beiden zu erklären. Ob bei den untersuchten *Vanilla*-Pflanzen ein Basenmangel vorlag, wurde nicht geprüft.

Gebundene Säure und freie Säure nehmen zu, die gebundene Säure wenig, die freie Säure im alten Blatt um etwa 40, im jungen Blatt um etwa 70%.

Bevor wir die Verhältnisse in bezug auf die Entsäuerung in den untersuchten sukkulenten Pflanzen zusammenfassen, sollen zunächst die nicht-sukkulente betrachtet werden.

b) Nichtsukkulente.

Ebenso wie der Säurestoffwechsel der untersuchten Sukkulente zeigt auch derjenige der Nichtsukkulente ein uneinheitliches Bild. Die untersuchten nicht-sukkulente Orchideen waren *Cypripedium villosum* (175 bis 177) und *Oncidium sphacelatum* (179—181).

Cypripedium hat in den alten und jungen Blättern freie Säure, und zwar in den alten Blättern $\frac{1}{2}$ — $\frac{1}{3}$ des Betrages der Gesamtsäure, in den jungen Blättern sind die Anteile fast gleich. Die vorliegende Säure ist inaktive Äpfelsäure, in den jungen Blättern wurde gar keine, in den alten nur Spuren von Oxalsäure gefunden. Die alten Blätter wurden halbiert, die eine Hälfte für die Abendbestimmung genommen und die andere Hälfte an der Pflanze gelassen und morgens untersucht. Die jungen Blätter wurden abends abgeschnitten und halbiert. In den alten wie auch in den jungen Blättern tritt über Nacht eine überaus deutliche Entsäuerung ein, die für die gebundene und freie Säure gleich stark ist.

Bei *Oncidium sphacelatum* blieben die Blätter für die Morgenbestimmung an der Pflanze, sie wurden nicht halbiert, sondern zwei gegenüber-

stehende als gleich alt angesehen. Untersucht wurden alte Blätter und das verdickte untere Stengelstück. Die Hälfte dieses Stengelstückes blieb für die Morgenbestimmung an der Pflanze. Auffallend ist das überaus niedrige Trockengewicht dieses Stengelstückes. Im alten Blatt findet sich abends und morgens keine freie Säure, Oxalsäure im Betrage von etwa $\frac{1}{2}$ der Gesamtsäure; sie steigt nach dem Morgen zu auf $\frac{1}{5}$, die Äpfelsäure ist zum Teil l-Säure, ihr Anteil ist abends $\frac{1}{20}$, morgens mehr als $\frac{1}{10}$. Während also Oxalsäure und l-Säure zunehmen, fällt die Restsäure; und zwar um 28%, bezogen auf molare Konzentration.

Im Stengelstück ist Oxalsäure nur in Spuren, optisch aktive Säure überhaupt nicht, abends und morgens aber freie Säure da. Die Zunahme dieser freien Säure ist groß, ihr absoluter Betrag aber klein. Die gebundene Säure nimmt im Stengelstück wie im Blatt deutlich ab.

Wie die sukkulenten Orchideen zeigen also auch die nichtsukkulenten einen deutlichen Säurestoffwechsel. Dieser ist aber qualitativ anders. Hatten die sukkulenten eine Zunahme der Säure über Nacht, so tritt bei den nichtsukkulenten eine Abnahme ein.

Bei den untersuchten Bromeliaceen fehlt überall die freie Säure.

Billbergia thyrsoidea (190—193) hat Oxalsäure in den alten Blättern neben Äpfelsäure. Diese ist inaktiv, das Verhältnis der Oxalsäure zur Äpfelsäure ist durchschnittlich 1,2 : 1. Die Oxalsäure zeigt eine deutliche Zunahme über Nacht, kräftiger aber ist die Zunahme der Äpfelsäure. In den jungen Blättern fehlt die Oxalsäure abends und morgens, die prozentuale Zunahme der Äpfelsäure ist dreimal so stark wie in den alten Blättern.

Ähnlich wie *Billbergia* verhält sich *Portea kermesina* (198—202) in bezug auf Säureverteilung und Ansäuerung. Die alten Blätter blieben an der Pflanze, die jungen Blätter wurden abends abgeschnitten. Auch *Portea* hat Oxalsäure und inaktive Äpfelsäure in den alten Blättern, in den jungen Blättern nur Äpfelsäure. Der Säuregehalt der jungen Blätter ist bei *Portea* wie bei *Billbergia* größer als derjenige der alten Blätter. Bei *Portea* ist aber die prozentuale Zunahme der Äpfelsäure in den alten Blättern viel stärker als die Zunahme derselben Säure in den jungen Blättern. Aber auch hier beträgt sie noch 55%.

Oxalsäure und inaktive Äpfelsäure enthält auch *Nidularia fulgens* (194—197). Die alten an der Pflanze verbliebenen Blätter säuern schwach ab, die jungen abgeschnittenen aber sehr stark an.

Die beiden Bromeliaceen mit optisch aktiver, und zwar linksdrehender Äpfelsäure sind *Tillandsia Lindenii* (203—206) und *Cryptanthus acaulis* (207—210). Die Bestimmungen wurden an abgeschnittenen Blättern durchgeführt. Bei *Tillandsia* säuern die alten Blätter in ungefähr demselben Maßstabe ab, wie die jungen ansäuern. Bei *Cryptanthus* fehlt die

Morgenbestimmung an alten Blättern. *Cryptanthus* hat in den jüngeren Blättern die kleinere Säuremenge, *Tillandsia* in den alten.

Es findet sich unter den untersuchten Bromeliaceen keine völlige Übereinstimmung von auch nur zwei Pflanzen in bezug auf Säuregehalt, Säureverteilung und Richtung des Säurestoffwechsels. Die Mannigfaltigkeit der Kombinationen läßt nichts zu wünschen übrig. Der Wirkung gleicher Außenfaktoren müssen starke spezifische Unterschiede in der Stoffwechseleigentümlichkeit der einzelnen Pflanzen gegenüberstehen. In der folgenden Tabelle sei zur Übersicht das Verhalten der untersuchten Pflanzen in bezug auf Säuregehalt und Säurestoffwechsel qualitativ angegeben. Zu bemerken ist, daß bei *Mesembrianthemum* und *Bryophyllum* die Art der Äpfelsäure nicht untersucht wurde. Der Säuregehalt von *Sempervivum*, *Mesembrianthemum* und *Bryophyllum* ist annähernd gleich groß. Die Orchideen und Bromeliaceen weisen einen kleineren Säuregehalt auf.

Tabelle 21. Säuregehalt und Richtung des diurnalen Sauerstoffwechsels qualitativ.

Name der Pflanze	Natur der Säure	Richtung der Gesamtsäureschwankung
<i>Sempervivum</i>	i-A, l-A, d-A, B	+
<i>Mesembrianthemum</i>	O, A	-
<i>Bryophyllum</i>	A	+
<i>Epidendrum</i>	i-A	+
<i>Vanilla</i>	i-A, d-A, O	+
<i>Oncidium</i>	i-A	-
<i>Cypripedium</i>	O, i-A	-
<i>Billbergia</i>	O, i-A	+
<i>Portea</i>	O, i-A	+
<i>Tillandsia</i>	l-A, i-A	+
<i>Cryptanthus</i>	l-A, i-A	+
<i>Nidularia</i>	O, i-A	-

Die Richtung der Gesamtsäureschwankung ist nur für die alten Blätter angegeben.

Die quantitative Untersuchung des diurnalen Säurestoffwechsels bei fünf Sukkulenteu ergibt also für zwei Pflanzen das Vorkommen nächtlicher Absäuerung: In den jungen Blättern von *Sempervivum glaucum* und viel deutlicher in den mittleren Blättern von *Mesembrianthemum cordifolium*. Bei *Sempervivum glaucum* ist die Säurebilanz der ganzen Pflanze am Morgen gegenüber der des Abends eine positive, bei *Mesembrianthemum* eine negative. *Mesembrianthemum* und *Sempervivum* sind nicht nur in bezug auf die Richtung der Säureschwankung, sondern auch in bezug auf die Komponenten der Säure verschieden. Dieser letztere Unterschied ist deutlich ausgeprägt auch bei den beiden sukkulenten Orchideen. Diese säuern aber beide nachts deutlich an. Das Vorhandensein der Oxalsäure bedingt also die Entsäuerung nicht. Ob die Oxalsäure

sekundär aus der Äpfelsäure entsteht, wie RUHLAND und WETZEL¹ für *Rheum hybr. hort.* wahrscheinlich machen konnten, kann nach dem einmaligen Versuch nicht entschieden werden. Immerhin ist beachtenswert, daß die jungen Blätter und der Stengel weniger Oxalsäure enthalten als die älteren. Die Oxalsäure von *Mesembrianthemum cordifolium* zeigt im diurnalen Säurestoffwechsel keinen langsameren Metabolismus als Äpfelsäure, ebenso nicht bei *Vanilla*. Dagegen ist bei *Billbergia* und *Portea* die Bewegung der Äpfelsäure lebhafter als die der Oxalsäure. *Bryophyllum* zeigt überaus kräftige Ansäuerung während der Nacht.

Die untersuchten nichtsukkulenten Pflanzen haben zwar alle einen deutlichen Säurestoffwechsel, aber auch hier finden sich qualitative Unterschiede, es ergibt sich kein Hinweis auf einen einfachen und eindeutigen Typus des Säurestoffwechsels, der allen diesen Vorgängen einheitlich zugrunde läge. Es wird aus den Untersuchungen wahrscheinlich, daß die Wirkung der Außenfaktoren nicht stärker ist als die Wirkung der inneren Faktoren des Stoffwechsels, die einer eingehenden Untersuchung bedürfen.

F. Zusammenfassung.

Die vorliegende Arbeit stellt Untersuchungen dar, in denen mit verbesserten Methoden die lange bekannte, aber nie einwandfrei bewiesene Tatsache der Ansäuerung und Absäuerung sukkulenter Pflanzen in Abhängigkeit von Licht und Temperatur auf ihre Richtigkeit geprüft wurde.

Aus den drei nebeneinander herlaufenden Bestimmungen der Azidität auf elektrometrischem, titrimetrischem und quantitativ-analytischem Wege wurde in einer Reihe von Versuchen bewiesen, daß über die tatsächliche Säurekonzentration und ihre Schwankungen nur die quantitative Analyse Aufschluß geben kann.

Die Schwankung der Gesamtsäure ist nicht auf die sauren Salze beschränkt, so daß also die titrimetrische Methode, die niemals die Gesamtmenge, sondern immer nur freie Säure und saure Salze erfaßt, keinen Aufschluß über die Größe des Säurestoffwechsels geben kann. Ergebnisse der titrimetrischen Azidität haben darüber hinaus zu falschen Schlüssen geführt.

Ein Vergleich der von mir ausgeführten titrimetrischen Aziditätsbestimmungen in Versuchen, welche denen von WARBURG, durch die er den Einfluß des Sauerstoffs auf den Säurestoffwechsel prüfte, entsprechen, zeigen in beiden Arbeiten die gleichen Ergebnisse: Unter Sauerstoffabschluß bildet das Blatt weniger Säure als bei Sauerstoffzutritt. Die quantitative Analyse aber erweist, daß dieser Schluß falsch ist: Nur in der Schwankung der sauren Salze zeigt sich eine Veränderung bei Sauerstoffabschluß gegenüber dem mit Sauerstoff versorgten Blatte, dagegen

¹ Planta 3, 766.

ist die Zunahme der Gesamtsäuremenge im Blatt bei Sauerstoffabschluß ebenso groß wie bei Sauerstoffzutritt.

Die H⁺-Bestimmung als Messung der Azidität und ihrer Schwankung erwies sich als unzulänglich, weil die Konzentration der H⁺-Ionen auch durch andere Faktoren verändert werden kann als durch die Menge der Säure allein.

Die bisherige Behauptung, daß sukkulente Pflanzen während des Tages unter dem Einflusse von Licht und erhöhter Temperatur ihren Säuregehalt vermindern, nachts aber diesen Säureverlust wieder ersetzen, ist also völlig unbewiesen geblieben. Es ist ein merkwürdiger Zufall, daß bei *Sempervivum glaucum*, dem Hauptobjekt dieser Arbeit, durch die quantitative Analyse dargetan werden konnte, daß die bisherige Theorie des täglichen Säurestoffwechsels sich sowohl als richtig wie auch als falsch erweisen kann, je nach dem Organ, dessen täglicher Säurestoffwechsel untersucht wird. Wie aus anderen stoffwechselphysiologischen Untersuchungen, so z. B. des Stickstoffwechsels, schon bekannt ist, beeinflußt das Alter der verschiedenen Organe das Ausmaß und die Richtung der Schwankungen. Das gilt auch für den täglichen Säurestoffwechsel sukkulenter Pflanzen. Diese Tatsache war aber bisher in Untersuchungen des Säurestoffwechsels unberücksichtigt geblieben. Die vorliegenden Ergebnisse quantitativer Analysen zeigen, daß für die alten und mittleren Blätter die bisher behauptete, aber völlig unbewiesene Ansäuerung während der Nacht besteht, daß aber im Gegensatz dazu in jungen Blättern nachts wiederholt eine Absäuerung stattfindet. Unter gleichen Bedingungen zeigen indessen auch alte und mittlere Blätter einen verschiedenen Grad der Ansäuerung.

Aus ebenfalls quantitativen Untersuchungen des Säurestoffwechsels verschiedener Organe der gleichen Pflanze während des Tages folgte, daß die Absäuerung in den ersten Tagesstunden sehr schwach ist und dann in den einzelnen Organen mit verschiedener Stärke einsetzt. In den zeitigen Nachmittagsstunden kann bereits wieder die Ansäuerung eintreten; besonders junge Blätter säuern zu dieser Tageszeit schon deutlich an, wenn alte und mittlere noch absäuern. Die Absäuerung findet also zur Hauptsache statt in der Mittagszeit und erstreckt sich nur auf wenige Stunden des Tages. Die Säureschwankungen sind nicht nur und auch nicht in der Hauptsache, wie man bisher annahm, abhängig von den Außenfaktoren, sondern eben so stark beeinflußt von inneren Bedingungen der Organe. Darum können sich unter der Wirkung gleicher Außenfaktoren quantitative und qualitative Unterschiede in der Schwankung der Säure zeigen. Von Einfluß auf diese Schwankung ist einerseits das Alter und damit der Entwicklungszustand der Blätter, andererseits spielen auch Leitungsvorgänge eine wichtige Rolle. Endgültiges über die Art, wie äußere und innere Bedingungen die Schwankungen des täglichen

Säurestoffwechsels beeinflussen, wird erst zu sagen sein nach Untersuchung der Bilanz hinsichtlich der wichtigsten Komponenten des gesamten Stoffwechsels.

Die ausgesprochenen quantitativen und qualitativen Unterschiede des täglichen Säurestoffwechsels verschiedener Blätter zeigen sich nicht in den jahreszeitlichen Schwankungen des Säurestoffwechsels. Innerhalb der Vorvegetationsperiode haben alle den niedrigsten Stand der Säure und die geringste Intensität des Säurestoffwechsels.

In bezug auf die Komponenten des Säuregehaltes wurde für *Sempervivum glaucum* festgestellt, daß Bernsteinsäure nur in sehr geringer Menge vorhanden ist, die Äpfelsäure also den Hauptanteil der Säure darstellt.

Bisher hielt man die Äpfelsäure der Sukkulenten für die optisch aktive, linksdrehende Form dieser Säure. Es gelang mir, nachzuweisen, daß die Äpfelsäure aber in mehreren Modifikationen vorkommt. In den alten Blättern findet sich die linksdrehende Form der Äpfelsäure neben der inaktiven. In den meisten Fällen ist der größere Anteil der Äpfelsäure optisch inaktive Säure. In den jungen Blättern fehlt die optisch aktive Säure oft ganz, wenn sie aber vorkommt, ist sie linksdrehend. In den mittleren Blättern tritt sowohl optisch inaktive als auch optisch aktive Äpfelsäure auf und diese nicht nur in der linksdrehenden, sondern, besonders am Nachmittag, auch in der rechtsdrehenden Form. Die rechtsdrehende Äpfelsäure wurde bei *Sempervivum glaucum* nur in den mittleren Blättern gefunden.

Es wurde eine Beziehung zwischen optisch aktiver Säure und inaktiver Säure derart wahrscheinlich gemacht, daß die Säure als l-Säure entsteht und dann zum Teil inaktiviert, zum Teil verbrannt wird. Nur dort, wo der Säurestoffwechsel besonders rege und der Verbrauch an Verbrennungsmaterial sehr stark ist, wie in den mittleren Blättern, wird inaktive Säure aufgespeichert und l-Säure verbrannt, so daß die Rechtsäure zum Vorschein kommt.

Außer *Sempervivum glaucum* wurden noch folgende andere Blattsukkulenten untersucht: *Mesembrianthemum cordifolium*, *Bryophyllum calycinum*, *Epidendrum ciliare* und *Vanilla planifolia*. *Mesembrianthemum* zeigte nachts eine deutliche Absäuerung, *Bryophyllum*, *Epidendrum* und *Vanilla* dagegen zeigten eine deutliche Ansäuerung. Die Absäuerung in den jungen Blättern von *Sempervivum glaucum* ist also kein einzelner Ausnahmefall.

Das wird auch bestätigt durch die Untersuchung nichtsukkulenter Orchideen und Bromeliaceen. Untersucht wurden von nichtsukkulenten Orchideen *Cypripedium villosum* und *Oncidium sphacelatum*, von nichtsukkulenten Bromeliaceen *Billbergia thyrsoidea*, *Portea kermesina*, *Nidularia fulgens*, *Tillandsia Lindenii* und *Cryptanthus acaulis*.

Bei *Cypripedium* säuern sowohl die alten als auch die jungen Blätter

in der Nacht ab, bei *Oncidium* wurde ebenfalls Absäuerung während der Nacht in den alten Blättern festgestellt. Die Bromeliaceen *Billbergia*, *Portea* und *Cryptanthus* zeigen in allen untersuchten Blättern, den jungen sowohl wie den alten, nachts eine deutliche Säurezunahme. Bei *Nidularia* und *Tillandsia* dagegen säuern die alten Blätter in der Nacht ab, während die jungen Blätter ansäuern. Säurestoffwechseleigentümlichkeiten sind also auch bei nichtsucculenten Pflanzen deutlich ausgeprägt.

Diese mit sicheren Methoden festgestellten Unterschiede im Säurestoffwechsel succulenter und nichtsucculenter Pflanzen verbieten es, etwas über einen „Typus“ des Säurestoffwechsels auszusagen, bevor nicht die verschiedensten Pflanzen mit quantitativen Methoden, wie sie hier verwendet worden sind, in bezug auf ihren Säurestoffwechsel im Zusammenhang mit den übrigen Stoffwechselfvorgängen untersucht worden sind.

Die vorliegende Arbeit ist entstanden auf Anregung meines verehrten Lehrers, des Herrn Professor Dr. RUHLAND. Sie wurde ausgeführt im Botanischen Institut der Universität Leipzig vom Frühjahr 1927 bis zum Herbst 1928. Ich möchte für die Förderung der Arbeit sowohl Herrn Professor RUHLAND wie auch Herrn Privatdozenten Dr. WETZEL auch an dieser Stelle danken.

Literatur.

1. Tübinger Untersuchungen II, 53. — 2. Biochem. Z. **57**, 195. — 3. Carnegie Institution of Washington, Publ. Nr 209 (1915). — 4. Planta **4**, 476 (1927). — 5. Rev. gén. Bot. **2/4**. — 6. Ann. des Sci. natur. (Bot.) **4**. — 7. Biochem. Z. **33**, 449. — 8. Ebenda **95**, 1. — 9. Pflanzenphysiol. **3**, 81. — 10. Hoppe-Seylers Z. **122**, 263. — 11. C. r. Trav. Labor. Carlsberg XIII, **1**, 1. Kopenhagen 1917. — 12. Amer. J. Bot. 365—369, June 1924. — J. of gen. Physiol. **6** (1925). — 13. Pufferkapazität u. Pflanzensäfte. Kolloidchem. Beih. **25**, H. 1—4, 1 (1927). — 14. Helvet. chim. Acta **2**, 417, 533 (1919).

Haupttabelle I. Wasserstoffionenkonzentration und titrimetrische Azidität.
 a) *Sempervivum glaucum*. Vgl. Erklärung der Bezeichnungen S. 519f.

Analyse Nr.	Wetter	h	± in %	cem m. L. auf 1 cem S.	± in %	± in % Geb. S.
23. V. 1927, 8 ^h						
A		$5,24 \times 10^{-5}$		0,061		
M		$8,51 \times 10^{-5}$		0,072		
J		$3,09 \times 10^{-5}$		0,026		
30. V. 1927, 8 ^h						
A	s.	$6,16 \times 10^{-5}$		0,058		
M		$1,17 \times 10^{-4}$		0,046		
J		$5,24 \times 10^{-5}$		0,03		
31. V. 1927, 7 ^h und 1. VI. 1927, 3 ^{1/2} ^h .						
12 Aa	s.	$1,17 \times 10^{-5}$		0,029		
13 Am		$3,89 \times 10^{-5}$	+ 232	0,056	+ 95,2	+ 16,42 + 18,65 + 16,2
(Blätter halb.) Aa 1/2		$1,07 \times 10^{-5}$		0,027		
Am 1/2		$3,71 \times 10^{-5}$	+ 246	0,057	+ 111	
Ma		$1,1 \times 10^{-5}$		0,0183		
Mm		$3,54 \times 10^{-5}$	+ 254	0,029	+ 61,2	
24. VI. 1927, 18 ^{1/2} ^h und 25. VI. 1927, 3 ^{1/2} ^h .						
22 Aa	s. b. r.	$1,95 \times 10^{-5}$		0,034		
Am		$3,17 \times 10^{-5}$	+ 62,5	0,046	+ 35	
23 A ma		$2,81 \times 10^{-5}$	+ 44,0	0,049	+ 44	+ 14,4 + 15,68 + 14,31
Ma		$2,29 \times 10^{-5}$		0,0286		
Mm		$3,89 \times 10^{-5}$	+ 70	0,044	+ 52	
M ma		$3,89 \times 10^{-5}$	+ 70	0,045	+ 52	
24 Ja		$1,44 \times 10^{-5}$		0,021		
24a Jm		$1,95 \times 10^{-5}$	+ 35	0,027	+ 28,6	
25 Jma		$2,95 \times 10^{-5}$	+ 105	0,038	+ 80	+ 36,9 + 41,5 + 36,4
29. VI. 1927, 18 ^h und 30. VI. 1927, 3 ^{1/4} ^h .						
Aa	s. b.	$2,04 \times 10^{-5}$		0,032		
Am		$3,38 \times 10^{-5}$	+ 55,1	0,053	+ 65,7	
Ama		$3,54 \times 10^{-5}$	+ 73,5	0,048	+ 33,3	
Ma		$1,73 \times 10^{-5}$		0,027		
Mm		$4,67 \times 10^{-5}$	+ 170	0,043	+ 59,3	
Mma		$4,67 \times 10^{-5}$	+ 170	0,041	+ 51,9	
Ja		$1,17 \times 10^{-5}$		0,019		
Jm		$2,13 \times 10^{-5}$	+ 82	0,029	+ 52,6	
Jma		$4,67 \times 10^{-5}$	+ 300	0,028	+ 47,4	

Haupttabelle I. (Fortsetzung.)

Analyse Nr.	Wetter	h	± in %	ccm m. L. auf 1 ccm S.	± in %	± in % Geb. S.
Stolonen ohne Stiel. 5. VII. 1927.						
26	a	$1,18 \times 10^{-5}$		0,0257		
27	m	$4,79 \times 10^{-5}$	+ 306	0,059	+ 130	- 6,03
28	ma	$4,79 \times 10^{-5}$	+ 306	0,063	+ 143,8	- 0,89
Spaltöffnungsverschluß. 21. VII. 1927, 18 ^h und 22. VII. 1927, 3 ^{3/4} ^h .						
29	Ma	abds. 21 ^o	$1,99 \times 10^{-5}$	0,024		
30	Mm		$7,76 \times 10^{-5}$	+ 290	0,059	+ 145,8
						+ 7,4
						+ 9
						+ 7,9
31	Mm		$3,02 \times 10^{-5}$	+ 51,7	0,039	+ 62,5
	Vasel.					+ 7,7
						+ 6,5
						+ 7,5
26. VII. 1927, 18 ^h und 27. VII. 1927, 3 ^{3/4} ^h .						
32	Ma	s.	$1,86 \times 10^{-5}$	0,032		
33	Mm		$6,91 \times 10^{-5}$	+ 272	0,056	+ 75
						+ 7,8
						+ 9,4
						+ 7,0
34	Ma		$1,62 \times 10^{-5}$	0,03		
35	Mm		$3,23 \times 10^{-5}$	+ 99,4	0,035	+ 16,6
	Vasel.					+ 6,2
						+ 2,9
						+ 6,6
Blütenstand. 18. VII. 1927, 17 ^h , 19 ^o und 19. VII. 1927, 3 ^{3/4} ^h , 14 ^o .						
Aa	s.-r.		$1,35 \times 10^{-5}$	0,023		
Am			$2,52 \times 10^{-5}$	+ 87	0,032	+ 39
Ma			$1,7 \times 10^{-5}$		0,028	
Mm			$4,37 \times 10^{-5}$	+ 157	0,042	+ 50
Ja			$1,51 \times 10^{-5}$		0,028	
Jm			$4,07 \times 10^{-5}$	+ 170	0,049	+ 75
Blüten a			$1,29 \times 10^{-5}$		0,028	
„ m			$4,37 \times 10^{-5}$	+ 239	0,051	+ 82
21. IX. 1927, 16 ^{1/2} ^h und 22. IX. 1927, 5 ^{1/2} ^h .						
36	Aa	sw.	$1,58 \times 10^{-5}$	0,037		
37	Am		$3,02 \times 10^{-5}$	+ 91,1	0,041	+ 10,8
						+ 51,8
						+ 25,1
						+ 54,3
38	Ama		$2,69 \times 10^{-5}$	+ 70,3	0,045	+ 21,6
						+ 16,9
						+ 12,4
						+ 11,2
39	Ma		$1,31 \times 10^{-5}$	0,036		
40	Mm		$4,67 \times 10^{-5}$	+ 256,5	0,057	+ 58,3
						+ 36,3
						+ 30,5
						+ 37,2

Haupttabelle I. (Fortsetzung.)

Analyse Nr.	Wetter	h	± in %	ccm m. L. auf 1 ccm S.	± in %	± in % Geb. S.
42 Ja		$1,17 \times 10^{-5}$				
43 Jm		$1,58 \times 10^{-5}$	+ 35	0,028		- 45,8 - 40,7 - 46,2
29. IX. 1927, 17 ^h und 30. IX. 1927, 5 ^{1/2} ^h .						
45 Ja	s.	$1,34 \times 10^{-5}$		0,023		
46 Jm		$2,63 \times 10^{-5}$	+ 96,3	0,038	+ 65,2	+ 16,7 + 25,4 + 15,8
47 Jma		$2,08 \times 10^{-5}$	+ 55,2	0,038	+ 65,2	- 8,9 - 8,4 - 6,5
26.—27. X. 1927, 16 ^{1/2} ^h und 6 ^{1/2} ^h .						
48 Aa		$0,794 \times 10^{-5}$		0,019		
49 Am		$1,17 \times 10^{-5}$	+ 48	0,025	+ 31,5	+ 22,34 + 15,35 + 24,59
50 Ama		$1,32 \times 10^{-5}$	+ 67	0,029	+ 52,7	+ 11,9 - 12,8 + 14,8
51 Ma		$0,776 \times 10^{-5}$		0,021		
52 Mm		$1,73 \times 10^{-5}$	+ 122,9	0,033	+ 52,3	+ 11,38 + 12,79 + 11,22
53 Mma		$2,13 \times 10^{-5}$	+ 174,4	0,041	+ 95,2	+ 21,71 + 15,93 + 22,57
54 Ja						
55 Jm		$9,55 \times 10^{-6}$		0,019		+ 12,93 + 11,68 + 14,07
56 Jma		$8,71 \times 10^{-6}$				+ 6,92 - 9,06 + 9,51
2. XI. 1927, 16 ^h und 3. XI. 1927, 6 ^{1/2} ^h .						
Aa	r. mild	$1,0 \times 10^{-5}$		0,024		
Am		$1,17 \times 10^{-5}$	+ 17	0,028	+ 16,7	
Ama		$1,66 \times 10^{-5}$	+ 66	0,025	+ 4,2	
Ma		$1,0 \times 10^{-5}$		0,028		
Mm		$1,44 \times 10^{-5}$	+ 44	0,025	- 10,7	
Mma		$1,48 \times 10^{-5}$	+ 48	0,03	+ 7,1	
Ja		$9,12 \times 10^{-6}$		0,029		

Haupttabelle I. (Fortsetzung.)

Analyse Nr.	Wetter	h	\pm in %	ccm m. L. auf 1 ccm S.	\pm in %	\pm in % Geb. S.
Jm		$1,04 \times 10^{-5}$	+ 14,4	0,022	- 24,1	
Jma		$9,55 \times 10^{-6}$	+ 4,7	0,019	- 34,5	
20. XII. 1927, 16 ^h und 21. XII. 8 ^h .						
Aa		$6,76 \times 10^{-6}$		0,019		
Am		$6,76 \times 10^{-6}$		0,02	+ 6,4	
59 Aa		$7,41 \times 10^{-6}$		0,028		
60 Mm		$6,92 \times 10^{-6}$	- 6,61	0,027	- 2,2	+ 15,48
30. I. 1928, 17 ^h und 31. I. 8 ^h .						
61 Aa				0,029		
62 Am				0,039	+ 33,34	+ 0,40
						+ 0,36
						+ 0,42
13. II. 1928. Freiland. 17 ^h und 14. II. 8 ^h .						
63 Aa		$9,12 \times 10^{-6}$		0,039		
64 Am		$8,91 \times 10^{-6}$	- 2,30	0,032	- 17,86	+ 10,86
						+ 17,80
						+ 9,80
65 Ma		$9,12 \times 10^{-6}$		0,033		
66 Mm		$9,55 \times 10^{-6}$	+ 4,72	0,036	+ 8,3	+ 65,11
						+ 53,01
						+ 66,71
67 Ja		$7,76 \times 10^{-6}$		0,049		
68 Jm		$6,92 \times 10^{-6}$	- 10,82	0,046	- 5,7	+ 7,02
						+ 1,35
						+ 10,1
2. III. 1928 und 3. III.						
69 Aa		$9,55 \times 10^{-6}$		0,024		
70 Am		$10,5 \times 10^{-6}$	+ 0,95	0,026	+ 8,56	
71 Ma		$1,7 \times 10^{-6}$		0,023		
72 Mm		$23,99 \times 10^{-6}$	+ 41,10	0,035	+ 42,8	+ 21,5
						- 19,7
						+ 23,8
73 Ja		$10,97 \times 10^{-6}$		0,025		
74 Jm		$15,85 \times 10^{-6}$	+ 48,8	0,022	- 11,1	+ 18,16
						+ 15,21
						+ 18,37
29. III. 1928, 17 ^h und 30. III. 1928, 1/2 ^h 7 ^h .						
77 Aa		$1,7 \times 10^{-5}$		0,036		
78 Am		$1,9 \times 10^{-5}$	+ 11,8	0,039	+ 12,5	+ 21,31
						+ 8,97
						+ 22,55
79 Ma		$1,51 \times 10^{-5}$		0,032		

Haupttabelle I. (Fortsetzung.)

Analyse Nr.	Wetter	h	± in %	ccm m. L. auf 1 ccm S.	± in %	± in % Geb. S.
80 Mm		$2,51 \times 10^{-5}$	+ 66,2	0,041	+ 31	
81 Ja		$1,05 \times 10^{-5}$		0,024		
82 Jm		$3,09 \times 10^{-5}$	+ 194	0,039	+ 63,6	- 43,15 - 44,01 - 43,03

9. IV. 1928, 17^h und 10. IV. 1928, 5^{1/2}^h.

83 Aa	18 ^o	$1,1 \times 10^{-5}$		0,017		
84 Am	10 ^o	$1,91 \times 10^{-5}$	+ 73,6	0,034	+ 100	+ 38,38 + 43,01 + 37,63
85 Ama		$3,98 \times 10^{-5}$	+ 262,0	0,038	+ 118,7	+ 45,70 + 41,49 + 46,05
86 Ma		$1,62 \times 10^{-5}$		0,022		
87 Mm		$4,79 \times 10^{-5}$	+ 196,0	0,049	+ 125	+ 4,32 + 11,29 + 3,68
88 Mm a		10×10^{-5}	+ 517,0	0,061	+ 177	+ 20,7 + 12,06 + 21,56
89 Ja		$2,51 \times 10^{-5}$		0,022		
90 Jm		$23,4 \times 10^{-5}$	+ 832,0	0,044	+ 100	+ 8,95 + 8,19 + 8,95

25. IV. 1928, 10 und 12^h.

92 A 10	w. s.	$7,94 \times 10^{-5}$		0,039		
93 A 12		$1,05 \times 10^{-5}$	- 86,8	0,028	- 27,8	
94 M 10		$3,98 \times 10^{-5}$		0,061		
95 M 12		$1,37 \times 10^{-5}$	- 66,3	0,035	- 42,9	- 11,64 - 18,71 - 11,63
96 J 10		$3,39 \times 10^{-5}$		0,038		
97 J 12		$1,17 \times 10^{-5}$	- 65,5	0,024	- 37,1	- 14,05 - 10,23 - 14,38

26. IV. 1928.

98 A 15	w. s.	$3,02 \times 10^{-6}$		0,019		
99 A 18		$7,41 \times 10^{-6}$	+ 145	0,024	+ 22,2	- 6,26 - 7,02 - 6,7
100 M 15		$7,58 \times 10^{-6}$		0,024		

Haupttabelle I. (Fortsetzung.)

Analyse Nr.	Wetter	h	± in %	ccm m. L. auf 1 ccm S.	± in %	± in % Geb. S.
101 M 18		$3,1 \times 10^{-5}$	+ 72,8	0,035	+ 45,5	- 15,31 - 17,47 - 15,07
102 J 15		$4,68 \times 10^{-6}$		0,017		
103 J 18		$3,8 \times 10^{-5}$	+ 195	0,026	+ 50	+ 19,36 + 12,88 + 19,79
3. V. 1928.						
104 A 7	8°	$3,63 \times 10^{-5}$		0,05		
105 A 9 $\frac{1}{2}$	10°	$4,37 \times 10^{-5}$	+ 20,4	0,052	+ 4,35	- 1,0 - 2,5 - 0,84
106 M 7		$1,5 \times 10^{-4}$		0,097		
107 M 9 $\frac{1}{2}$		$9,12 \times 10^{-5}$	- 20,7	0,086	- 11,1	- 25,62 - 44,36 - 30,5
108 J 7		$5,75 \times 10^{-5}$		0,05		
109 J 9 $\frac{1}{2}$		$4,9 \times 10^{-5}$	- 14,8	0,048	- 4,35	- 44,98 - 80,75 - 45,09
4. V. 1928.						
110 A 5	s. 4°	$4,17 \times 10^{-5}$		0,043		
111 A 7	s. 8°	$3,89 \times 10^{-5}$	- 6,71	0,045	+ 4,65	- 3,77 - 1,20 - 3,91
112 M 5		1×10^{-4}		0,081		
113 M 7		$8,71 \times 10^{-5}$	- 12,9	0,076	- 6,67	- 8,82 + 1,75 - 8,89
114 J 5		$6,03 \times 10^{-5}$		0,035		
115 J 7		$6,02 \times 10^{-5}$	- 0,17	0,035	± 0	- 13,12 + 2,26 - 12,93
4. V. 1928 und 5. V. 1928.						
116 A 15	s. 22°	$7,24 \times 10^{-6}$		0,016		
117 A 5	s. 5°	$3,16 \times 10^{-5}$	+ 344,3	0,039	+ 140	+ 56,62 + 63,14 + 56,12
118 Ama		$2,09 \times 10^{-5}$	+ 189	0,037	+ 127	+ 5,28 - 0,48 + 5,80
119 M 15		$7,08 \times 10^{-6}$		0,028		

Haupttabelle I. (Fortsetzung.)

Analyse Nr.	Wetter	h	± in %	ccm m. L. auf 1 ccm S.	± in %	± in % Geb. S.
120	Mm	$8,51 \times 10^{-5}$	+ 1102	0,078	+ 177	+ 11,77 + 16,74 + 11,12
121	Mma	$7,58 \times 10^{-5}$	+ 971	0,080	+ 185	+ 34,04 + 23,47 + 34,87
123	Jm			0,041		+ 23,12 + 35,53 + 21,65
124	Jma			0,039		Konst. auf Fri
10. V. 1928.						
M 15 ^{1/2}	k. r.	$6,46 \times 10^{-5}$		0,065		
M 18		$5,62 \times 10^{-5}$	- 13,0	0,058	- 10,8	
11. V. 1928, 18 ^h und 12. V. 1928, 5 ^{1/2} h.						
125	Aa	$1,91 \times 10^{-5}$		0,032		
126	Am	$2,95 \times 10^{-5}$	+ 54,5	0,05	+ 53	+ 2,11 + 1,34 + 2,10
127	Ama	$2,46 \times 10^{-5}$	+ 27,6	0,050	+ 53	+ 10,28 - 2,11 + 10,30
128	Ma	$3,63 \times 10^{-5}$		0,045		
129	Mm	$6,17 \times 10^{-5}$	+ 70	0,065	+ 33	+ 42,07 + 48,06 + 40,7
130	Mma	$5,49 \times 10^{-5}$	+ 51,2	0,065	+ 33	+ 38,91 + 36,82 + 35,7
131	Ja	$1,7 \times 10^{-5}$		0,017		
132	Jm	$3,09 \times 10^{-5}$	+ 81,8	0,026	+ 50	- 11,92 - 7,94 - 12,25
133	Jma	$2,46 \times 10^{-5}$	+ 44,7	0,022	+ 25	- 10,35 - 10,64 - 10,25
19. V. 1928.						
134	A 15	$1,45 \times 10^{-5}$		0,026		
135	A 18	$1,86 \times 10^{-5}$	+ 28,3	0,029	+ 12,5	+ 20,18 + 21,82 + 19,96

Haupttabelle I. (Fortsetzung.)

Analyse Nr.	Wetter	h	± in %	ccm m. L. auf 1 ccm S.	± in %	± in % Geb. S.
136 A 18a		$1,77 \times 10^{-5}$	+ 22,1	0,028	+ 8,3	+ 31,8 + 23,18 + 50,43
137 M 15		$6,17 \times 10^{-6}$		0,015		
138 M 18		$2,18 \times 10^{-5}$	+ 253	0,028	+ 85,7	+ 28,18 + 33,16 + 27,57
139 M 18a		$2,0 \times 10^{-5}$	+ 224	0,026	+ 71,4	+ 33,9 + 25,64 + 34,46
140 J 15		$1,14 \times 10^{-5}$		0,017		
141 J 18		$1,45 \times 10^{-5}$	+ 27,2	0,017	Konst.	+ 12,69 + 28,13 + 11,28
142 J 18a		$1,86 \times 10^{-5}$	+ 63,2	0,019	+ 12,5	+ 25,54 + 25,34 + 25,41
2. VI. 1928. Belichtung, verschiedene Temperatur.						
145 M 12		$2,57 \times 10^{-5}$		0,032		
146 M 16	37°	$1,17 \times 10^{-5}$	- 54,5	0,019	- 40	+ 9,79 + 7,94 + 9,85
147 M 16a	Wärme- schrank	$1,66 \times 10^{-5}$	- 35,4	0,025	- 23,3	- 13,42 - 17,60 - 13,30
148 M 12		$2,13 \times 10^{-5}$		0,032		
149 M 16	7 $\frac{1}{2}$ —10°	$2,19 \times 10^{-5}$	+ 1,5	0,031	- 3,3	- 5,85 - 0,25 - 6,30
150 M 16a	Eis- schrank	$2,09 \times 10^{-5}$	- 1,9	0,032	± 0	+ 5,49 + 2,01 + 5,75
151 M 12		$3,39 \times 10^{-5}$		0,048		
152 M 16	Frei- land	$9,12 \times 10^{-6}$	- 73,1	0,022	- 54,5	- 5,85 - 11,08 - 5,45
153 M 16a	Frei- land	$7,41 \times 10^{-6}$	- 78,1	0,022	- 54,5	+ 8,58 + 5,21 + 9,23

b) *Mesembrianthemum* und *Bryophyllum*.2.—3. X. 1927. *Mesembrianthemum cordifolium*, Pflanzen in Blüte.

154 Aa	s., b., r., mild	$3,38 \times 10^{-6}$		0,024		
--------	---------------------	-----------------------	--	-------	--	--

Haupttabelle I. (Fortsetzung.)

Analyse Nr.	Wetter	h	± in %	ccm m. L. auf 1 ccm S.	± in %	± in % Geb. S.
155 Am	r.	$5,88 \times 10^{-6}$	+ 73,9	0,021	- 12,5	- 20,79 - 10,93 - 21,33
157 Ma		$2,63 \times 10^{-6}$		0,021		
158 Mm		$6,45 \times 10^{-6}$	+ 145,2	0,017	- 19	- 23,78 - 11,05 - 24,58
160 Ja		$2,51 \times 10^{-6}$.	0,02		
161 Jm		$5,01 \times 10^{-6}$	+ 99,6	0,016	- 20	- 31,6 - 10,35 - 32,9
162 Stiel a		$4,26 \times 10^{-6}$		0,033		
163 „ m		$1,28 \times 10^{-5}$	+ 200,5	0,036	+ 9,1	- + 12,98 -
Blüte a		$3,09 \times 10^{-6}$		0,031		
„ m		$9,55 \times 10^{-6}$	+ 209	0,025	- 19,3	
<i>Bryophyllum c.</i> 21 und 22. XII. 1927, 16 und $8\frac{1}{2}$ h. Gewächshaus.						
AMa	a. u. m. 18 ⁰	$2,88 \times 10^{-6}$		0,016		
AMm		$8,71 \times 10^{-6}$	+ 202,4	0,015	- 3,8	
173 AMa		$4,07 \times 10^{-6}$		0,013		
174 AMm		$5,62 \times 10^{-6}$	+ 38	0,014	- 9,5	- 15,33 - 0,7 - 15,98
c) Orchideen und Bromeliaceen.						
<i>Oncidium sphacelatum.</i> 1.—2. II. 1928.						
179 Aa		$1,82 \times 10^{-6}$		0,021		
180 Am		$3,63 \times 10^{-6}$	+ 99,5	0,017	- 16,7	- 32,1 - 58,99 - 28,05
Stengelstück.						
182 a		$2,0 \times 10^{-6}$		0,035		
183 m		$3,16 \times 10^{-6}$	+ 58	0,035	± 0	- 20,39 - 35,82 - 19,81
<i>Epidendrum ciliare.</i> 1.—2. II. 1928, $4\frac{1}{2}$ h—8h.						
184 Aa		$4,67 \times 10^{-5}$		0,062		
185 Am		$6,45 \times 10^{-5}$	+ 38,1	0,061	- 1,5	+ 59,17 + 58,13 + 60,55

Haupttabelle I. (Fortsetzung.)

Analyse Nr.	Wetter	h	± in %	cm m. L. auf 1 cm S.	± in %	± in % Geb. S.
<i>Vanilla planifolia.</i> 2.—3. II. 1928.						
186 Aa		$1,82 \times 10^{-5}$		0,015		
187 Am		$1,82 \times 10^{-5}$	± 0	0,014	- 6,6	+15,55 +15,53 + 7,99
<i>Billbergia thyrsoidea.</i> 14.—15. II. 1928.						
190 Aa		$1,05 \times 10^{-5}$		0,025		
191 Am		$1,2 \times 10^{-5}$	+ 14,3	0,042	+ 66,7	+40,9 +30,4 +41,8
<i>Nidularia fulgens.</i> 15.—16. II. 1928. Auf Hälfte verdünnt.						
194A Ma		$5,89 \times 10^{-6}$		0,013		
195A Mm		$58,9 \times 10^{-6}$	+900	0,043	+237	A - 7,47 (Tro)
<i>Portea kermesina.</i> 16.—17. II. 1928.						
198A Ma		$1,12 \times 10^{-4}$		0,036		
199A Mm		$2,14 \times 10^{-4}$	+ 91,8	0,037	+ 2,6	+130,93 +122,34 +132,97 (gilt f. alte Blätter!)
<i>Cryptanthus acaulis.</i> 29. II.—1. III. 1928.						
207 Aa		$1,1 \times 10^{-5}$		0,019		
208 Am		$3,8 \times 10^{-5}$	+245	0,037	+ 93	

Haupttabelle II. Quantitative Säuremengen. a) *Sempervivum glaucum.*
Vgl. Erklärung der Bezeichnungen S. 519 f.

An. Nr.	Wetter	Tro in % d. Fri	Ges. S.	An. Nr.	Wetter	Tro in % d. Fri	Ges. S.
11. und 12. V. 1927				4	J 4 $\frac{1}{2}$	7,85	0,1963 2,501 0,2130
1	A 18 $\frac{1}{2}$	s.	6,5 0,1616 2,430 0,1775	16. V. 1927.			
2	Am 4 $\frac{1}{2}$		7,5 0,2037 2,7078 0,2202	5	JJ 9	10,94	0,0994 0,9085 0,1116
20. V. 1927.				6	J 15	s.	9,16 0,0712 0,7773 0,0784
3	J 18 $\frac{1}{2}$		7,13 0,0935 1,3235 0,1007				

Haupttabelle II. (Fortsetzung.)

An. Nr.	Wetter	Tro in % d. Fri	Ges. S.	An. Nr.	Wetter	Tro in % d. Fri	Ges. S.
21. V. 1927.				18	Ma	7,64	0,0985
7	JJ 11	s. 6,75	0,1032				1,2898
			1,5303				0,1066
			0,1108	19	Mm	7,39	0,1141
21. V. 1927.							1,5421
8	J 11	8,—	0,0964				0,1232
			1,2051	20	Ja	8,8	0,0804
			0,1048				0,9055
31. V. 1927, 19 ^h .				21	Jm	8,93	0,0943
9	Stolonen	s. 11,5	0,1740				1,0553
			1,5141				0,1035
			0,1966	24. VI. 1927.			
31. V. 1927.				22	Aa 6 ^{1/2}	sbr. 5,27	0,1357
10	J 19	sw. 10,—	0,0559				2,5745
			0,5589				0,1433
			0,0621	23	Ama	5,21	0,1552
11	J 3 ^{1/2} a	9,97	0,0672		3 ^{1/2}		2,9783
			0,6727				0,1638
			0,0746	24	Ja	8,86	0,0872
31. V. 1927.							0,9845
12	A 19	6,98	0,1745				0,0957
			2,4943	25	Jma	8,57	0,1194
			0,1876				1,3930
13	A 3 ^{1/2} a	6,9	0,2029				0,1305
			2,9595	Stolonen ohne Stiel. 5. VII. 1927.			
			0,2180	26	a		—
							2,0876
14. VI. 1927.							—
16	Aa	h. s. 6,4	0,1921	27	m	8,19	0,1607
			2,9999				1,9618
			0,2052				0,1750
17	Am	6,49	0,2144	28	ma	7,67	0,1587
			3,3043				2,0692
			0,2293				0,1718

Analyse Nr.	Wetter	Tro in % d. Fri	Fr. S.	Geb. S.	Ges. S.
-------------	--------	-----------------	--------	---------	---------

21. IX. 1927.

36	Aa 16 ^{1/2} ^h	w. s.	6,5	0,0025	0,1557	0,1582
				0,0389	2,3909	2,4298
				0,0027	0,1665	0,1692

Haupttabelle II. (Fortsetzung.)

Analyse Nr.	Wetter	Tro in % d. Fri	Fr. S.	Geb. S.	Ges. S.
37 Am 5 ¹ / ₂		7,9	0,0042	0,2364	0,2406
			0,0533	2,9904	3,0437
			0,0046	0,2566	0,2612
38 Ama		6,8		0,1819	
				2,688	
				0,1952	
39 Ma		8,8		0,1078	
				1,2254	
				0,1182	
40 Mm		9,2	0,0042	0,1473	0,1515
			0,0457	1,5986	1,6443
			0,0047	0,1622	0,1669
41 Mma		9,2		0,1339	
				1,4606	
				0,1475	
42 Ja		9,3	0,0049	0,1365	0,1414
			0,0533	1,4648	1,5181
			0,0055	0,1505	0,1560
43 Jm		8,5	0,0036	0,0739	0,0775
			0,0428	0,8699	0,9127
			0,0039	0,0809	0,0848
44 Jma		9,6	0,0041	0,0854	0,0895
			0,0423	0,8903	0,9326
			0,0045	0,0945	0,0990

29. IX. 1927.

45 J 17	s.	10,3	0,0040	0,1125	0,1165
			0,0389	1,0922	1,1311
			0,0045	0,1254	0,1299
46 Jm		9,6	0,0034	0,1313	0,1347
			0,0355	1,3697	1,4052
			0,0038	0,1452	0,1490
47 Jma		12,19	0,0134	0,1030	0,1164
			0,1090	0,8453	0,9543
			0,0153	0,1173	0,1326

26. X. 1927.

48 Aa 16 ¹ / ₂ ^h	w. s.	8,26		0,1723	
				2,0851	
				0,1879	
49 Am 6 ¹ / ₂		9,96		0,2108	
				2,1171	
				0,2341	

Haupttabelle II. (Fortsetzung.)

Analyse Nr.	Wetter	Tro in % d. Fri	Fr. S.	Geb. S.	Ges. S.
50 Ama		10,61		0,1928 1,8173 0,2157	
51 Ma		11,67	0,0058 0,0498 0,0066	0,1511 1,2947 0,1710	0,1569 1,3445 0,1776
52 Mm		11,51		0,1683 1,4631 0,1902	
53 Mma		12,26		0,1839 1,5009 0,2096	
54 Ja		11,72	0,0182 0,1556 0,0206	0,0910 0,7767 0,1031	0,1092 0,9323 0,1237
55 Jm		11,85		0,1029 0,8684 0,1167	
56 Jma		13,78	0,0057 0,0417 0,0067	0,0973 0,7063 0,1129	0,1030 0,7480 0,1196
7. XI. 1927.					
57 J 9		13,06		0,1194 0,9140 0,1373	
58 J 14 ¹ / ₂		13,37		0,1135 0,8488 0,1310	
20. XII. 1927, Gewächshaus.					
59 Aa 16 ^h	22°		0,0051 — —	0,1964 — —	0,2015 — —
60 Am 8 ¹ / ₄	25°			0,2268	

An. Nr.	Wetter	Tro in % d. Fri	Fr. S.	Gb. S.	Ges. S.	1 A	RA	B	RS	RS:oaA
30. I. 1928										
61 Aa 17	Gewächshaus	7,6	0,003	0,1183	0,1213	0,044			0,0743	2,7:1
			0,045	1,553	1,598	0,58			0,973	
			0,0033	0,1280	0,1313	0,048			0,080	
62 Am 8		7,9	0,0043	0,1230	0,1273	0,049			0,0740	2,5:1
			0,054	1,5586	1,6126	0,6211			0,9375	
			0,0047	0,1334	0,1381	0,054			0,0794	

Haupttabelle II. (Fortsetzung.)

An. Nr.	Wet-ter	Tro in % d. Fri	Fr. S.	Geb. S.	Ges. S.	I A	RA	B	RS	RS: oaA
13. II. 1928.										
63 Aa 17	rb.	9,69		0,1724 1,5469		0,0363 0,3261	0,1268 1,1374	0,0093 0,0834	0,1361 1,2208	3,78:1
64 Am 8		10,46		0,194 1,8222		0,0409 Nicht be- stimmt	0,1426	0,0105 0	6,1531	
65 Ma		10,61		0,2130 0,0811		0,0256 0,2414		0 0,0555	2,16:1	
66 Mm		11,46		0,7639 0,0907		0,0287 0,0308	0,1024	0,007	0,1031	3,34:1
67 Ja		11,6		1,1688 0,1512		0,2690 0,0348	0,8936 0,1066	0,062 0,008	0,8998 0,1146	
68 Jm		12,26		0,0840 0,7238		0,0551 0,4752		0	0,0289 0,2486	0,52:1
				0,0950 0,0899		0,06238 Nicht be- stimmt		0	0,0326	
				0,7336 0,1046						
2. III. 1928.										
69 Aa		5,88		0,1099 1,8689		0,0636 1,0816	0,0453 0,7700	0,0010 0,0173	0,0463 0,7873	0,73:1
70 Am		6,24		0,1168 —		0,0676 0,0641	0,0491 —	0,0011 0,0007	0,0492 —	—
71 Ma		3,46		1,007 0,0684		1,007 0,0684		0,0119 0,0008		
72 Mm		5,23		0,0617 1,7838		0,0371 1,0734	0,0229 0,6603	0,0017 0,0501	0,0246 0,7104	0,66:1
73 Ja		5,93		0,0639 0,0749		0,038 0,0465	0,0236	0,0018	0,0254	0,61:1
74 Jm		6,08		1,4315 0,0791		0,8880 0,0491		0	0,5435 0,0300	
				0,0484 0,8164		0,0350 0,5931		0	0,0133 0,2233	0,38:1
				0,0514 0,0572		0,0373 0,0380		0	0,0141 0,0192	0,5:1
				0,9405 0,0609		0,6252 0,0405			0,3152 0,0204	
22. III. 1928.										
75 A + M		11,1		0,1695 1,5327		0,0392 0,3542		Nicht be- stimmt	0,1303 1,1785	3,33:1
				0,1885		0,0435			0,1449	

Haupttabelle II. (Fortsetzung.)

An. Nr.	Wetter	Tro in % d. Fri	Fr. S.	Gb. S.	Ges. S.	1A	RA	B	RS	RS:oaA
29. III. 1928.										
76 gz.		10,26		0,1470		0,038		0,006	0,1095	2,92:1
Pfl.				1,4326		0,3654		auf	1,0672	
				0,1638		0,0418		Tro	0,1221	
29. III. 1928.										
77 Aa		8,25		0,1786		0,0578	0,0965	0,0243	0,1208	2,09:1
				2,1646		0,7008	1,1687	0,2951	1,4638	
				0,1946		0,0630	0,1051	0,0265	0,1316	
78 Am		9,18		0,2166		0,0534	0,1432	0,0200	0,1632	3,05:1
				2,3588		0,5819	1,5948	0,1821	1,7769	
				0,2385		0,0588	0,1580	0,0217	0,1797	
79 Ma		12,12		0,1646		0	0,1562	0,0084	0,1646	
				1,3575			1,2882	0,0697	1,3575	
				0,1948			0,1852	0,0096	0,1948	
80 Mm		10,03		—	—		—	—	—	—
81 Ja		10,74		0,0953		0		0		
				0,8867						
				0,1067						
82 Jm		10,91		0,0541		0	0,0518	0,0023	0,0541	
				0,4965			0,4755	0,0210	0,4965	
				0,0608			0,0582	0,0026	0,0608	
9. IV. 1928.										
83 Aa	18 ^o	8,08		0,1571		0,0379		0	0,1192	3,15:1
	17 ^h			1,9436		0,4688			1,4748	
				0,1708		0,0412			0,1296	
84 Am	10 ^o	7,82		0,2174		0,0526		0	0,1648	3,14:1
	5 ^{1/2} h			2,7796		0,6722			2,1074	
				0,2352		0,0571			0,1782	
85 Ama		11,02		0,2289		0,0438		0	0,1851	4,22:1
				2,7501		0,5269			2,2232	
				0,2496		0,0478			0,2018	
86 Ma		7,95		0,1251		0		0		—
				1,5734						
				0,1359						
87 Mm		7,45		0,1305		d0,0136		0	0,1169	8,57:1
				1,7510		0,1829			1,5681	
				0,1409		0,0147			0,1262	
88 Mma		8,57		0,1510		0		0		—
				1,7631						
				0,1652						
89 Ja		8,05		0,0842		0		0		—
				1,0466						
				0,0916						

Haupttabelle II. (Fortsetzung.)

An. Nr.	Wetter	Tro in % d. Fri	Fr. S.	Gb. S.	Ges. S.	1 A	R A	B	R S	RS:oaA
90 Jm		8,1		0,0917 1,1323 0,0998		0,0102 0,1256 0,0111		0	0,0815 1,0067 0,0888	8,1:1

20. IV. 1928.

91 gz. Pfl.	12 ^h	6,9		0,135 1,9572 0,1450		0,0302 0,4373 0,0324	0,1038 1,5055 0,1115	0,0010 0,0144 0,0011	0,1048 1,5199 0,1126	3,48:1
----------------	-----------------	-----	--	---------------------------	--	----------------------------	----------------------------	----------------------------	----------------------------	--------

25. IV. 1928.

92 A 10	w. s.	7,53				0		0		
93 A 12		7,42		0,1693 2,2817 0,1829		0,0360 0,4854 0,0389		0	0,1330 1,7963 0,1440	3,7 :1
94 M 10		7,05		0,1494 2,1182 0,1607		0,0428 0,6070 0,0461		0	0,1066 1,5112 0,1146	2,26:1
95 M 12		6,83		0,132 1,9335 0,142		0,018 0,2719 0,0199		0	0,114 1,6616 0,1221	6,11:1
96 J 10		7,4		0,0933 1,2593 0,1008		0,0378 0,5101 0,0408		0	0,0555 0,7492 0,600	1,47:1
97 J 12		7,1		0,0802 1,1304 0,0863		0,0248 0,3491 0,0266		0	0,0554 0,7812 0,0597	2,24:1

26. IV. 1928.

98 A 15	w. s.	7,13		0,1710 2,3997 0,1852		0,0436 0,6120 0,0472	0,1233 1,7298 0,1335	0,0041 0,0579 0,0045	0,1274 1,7877 0,1380	2,92:1
99 A 18		7,19		0,1603 2,2311 0,1728		0,0279 0,3885 0,0301	0,1246 1,7248 0,1334	0,0078 0,1078 0,0083	0,1324 1,8326 0,1427	4,7 :1
100 M 15		7,14		0,1404 1,9660 0,1512		0 1,8909 0,1454	0,1350 0,0054 0,0058	0,0054 0,0751 0,0058	0,1404 1,9660 0,1512	—
101 M 18		7,33		0,1190 1,6225 0,1284		0,0511 0,6967 0,0551	0,0586 0,7998 0,0634	0,0092 0,126 0,0099	0,0678 0,9258 0,0733	1,33:1
102 J 15		7,65		0,0620 0,8115 0,0672		0 0,7347 0,0608	0,0561 0,0768 0,0064	0,0059 0,0620 0,0672	0,0620 0,8115 0,0672	—

Haupttabelle II. (Fortsetzung.)

An. Nr.	Wetter	Tro in % d. Fri	Fr. S.	Geb. S.	Ges. S.	1A	RA	B	RS	RS:oaA
103 J 18		8,08		0,0740 0,9160 0,0805		0		0		—

3. V. 1928.

104 A7	w. s. 8°	6,11		0,1793		0,0472		0	0,132	2,79:1
				2,9354		0,7744			2,161	
				0,1909		0,0504			0,1404	
105 A9 ¹ / ₂	w. s. 10°	6,2		0,1775		0,0363	0,1313	0,0099	0,1412	3,88:1
				2,8621		0,5855	2,1176	0,1590	2,2766	
				0,1893		0,0387	0,1401	0,0105	0,1506	
106 M7		5,24		0,2030		0,0417	0,1533	0,0079	0,1612	3,95:1
				3,8736		0,7963	2,9248	0,1515	3,0763	
				0,2142		0,0440	0,1618	0,0084	0,1702	
107 M9 ¹ / ₂		7,01		0,1510		0,0289	0,1117	0,0104	0,1221	4,21:1
				2,1546		0,4121	1,5941	0,1484	1,7425	
				0,1623		0,0310	0,1201	0,0112	0,1313	
108 J7		7,32		0,1254		0,0378	—	0	0,0876	2,33:1
				1,7128		0,5163			1,2065	
				0,1353		0,0408			0,0945	
109 J ¹ / ₂		7,17		0,0689		0,0251	—	0	0,0439	1,74:1
				0,9614		0,3503			0,6111	
				0,0743		0,0271			0,0472	

4. V. 1928.

110 A5	w. s. 4°	6,02		0,1538		0,0395	0,1026	0,0117	0,1143	2,9:1
				2,5533		0,6551	1,7039	0,1943	1,8982	
				0,1636		0,0420	0,1092	0,0124	0,1216	
111 A7	s. 8°	5,87		0,1480		0,0473	0,0891	0,0116	0,1007	2,13:1
				2,5228		0,8057	1,5196	0,1975	1,7171	
				0,1572		0,0502	0,0947	0,0123	0,1070	
112 M5		6,75		0,1877		0,0375	0,1417	0,0085	0,1502	4:1
				2,7796		0,5551	2,1024	0,1259	2,2283	
				0,2012		0,0402	0,1520	0,0091	0,1611	
113 M7		6,67		0,1712		0,0379	0,1046	0,0287	0,1333	3,9:1
				2,8291		0,5681	1,8301	0,4309	2,261	
				0,1834		0,0406	0,1120	0,0308	0,1428	
114 J5		7,19		0,0969		0,0164	—	0	0,0805	4,9:1
				1,3477		0,2280			1,197	
				0,1044		0,0177			0,0867	
115 J7		7,4		0,0842 1,3788 0,0909		1-A vor- handen	—	N.best.	—	—

Haupttabelle II. (Fortsetzung.)

An. Nr.	Wetter	Tro in % d. Fri	Fr. S.	Geb. S.	Ges. S.	1A	RA	B	RS	RS:oaA
4. V. 1928.										
116 A 16	s. 22°	7,11		0,1344		0,0319	0,0958	0,0067	0,1025	3,22:1
				1,891		0,4482	1,3481	0,0947	1,4428	
				0,1447		0,0343	0,1032	0,0072	0,1104	
117 A 5	s. 5°	6,82		0,2105		0,0412	0,1460	0,023	0,1693	4,1 :1
				3,0853		0,6040	2,0787	0,3426	2,4213	
				0,2259		0,0442	0,1560	0,025	0,1817	
118 A 5a		7,52		0,1415		0,0226	0,1093	0,0096	0,1189	5,3 :1
				1,8819		0,3002	1,4533	0,1280	1,5817	
				0,1531		0,0244	0,1183	0,0104	0,1287	
119 M 15		6,52		0,1504		d0,0188		N. b.	0,1315	6,9 :1
				2,3083		0,2893			2,0190	
				0,1609		0,0202			0,1407	
120 M 5		6,22		0,1681		0,0311	0,1276	0,0093	0,1369	4,34:1
				2,6947		0,5006	2,0453	0,1488	2,1941	
				0,1788		0,0332	0,1357	0,0099	0,1456	
121 M 5a		7,07		0,2016		0,0300	0,1607	0,0109	0,1716	5,7 :1
				2,850		0,4246	2,3020	0,1230	2,4254	
				0,2170		0,0323	0,1730	0,0117	0,1847	
122 J 15		7,14		0,0686		0		0		
				0,9609						
				0,0738						
123 J 5		6,46		0,0841		0,0138		0	0,0711	5,1 :1
				1,3023		0,2144			1,0879	
				0,0899		0,0148			0,0751	
124 J 5a				0,0680		0,0076		0	0,0604	6,2 :1

11. V. 1928.

125 A 18	r. 11°	7,15		0,2081		0,0259	0,1738	0,0084	0,1822	7,1 :1
				2,9126		0,3619	2,4333	0,1174	2,5507	
				0,2241		0,0279	0,2072	0,0090	0,2162	
126 A 5 ¹ / ₂	s. 6°	7,2		0,2125		0,0367	0,1671	0,0087	0,1758	4,8 :1
				2,952		0,5097	2,3220	0,1202	2,4422	
				0,2289		0,0395	0,1801	0,0093	0,1894	
127 A 5 ¹ / ₂ a		8,05		0,2295		0,0289	0,1778	0,0228	0,2006	7,2 :1
				2,8512		0,3593	2,2081	0,2838	2,4919	
				0,2496		0,0315	0,1933	0,0248	0,2181	
128 M 18		7,0		0,1298		Nicht	0,1164	0,0134	0,1298	
				1,8538		be-	1,6619	0,1919	1,8538	
				0,1395		stimmt	0,1251	0,0144	0,1395	

Haupttabelle II. (Fortsetzung.)

An. Nr.	Wetter	Tro in % d. Fri	Fr. S.	Gb. S.	Ges. S.	1A	RA	B	RS	RS: oaA
129 M 5 ¹ / ₂		6,71		0,1844		0,2568	0,1505	0,0082	0,1587	6,2:1
				2,7448		0,3827	2,2401	0,1220	2,3621	
				0,1974		0,0275	0,1611	0,0088	0,1699	
130 M 5 ¹ / ₂ a		7,11		0,1803		0,0125	0,1695	0,0083	0,1778	13,5:1
				2,5365		0,1752	2,2444	0,1169	2,3613	
				0,1941		0,0134	0,1718	0,0089	0,1807	
131 J 18		7,35		0,0696		0,0142		0	0,0554	3,9:1
				0,9475		0,1931		0,7544		
				0,0751		0,0153		0,0598		
132 J 5 ¹ / ₂		7,02		0,0613		0,0129		0	0,0484	3,7:1
				0,8723		0,1837		0,6886		
				0,0659		0,0139		0,0520		
133 J 5 ¹ / ₂ a		7,35		0,0624		0,0055		Nicht	0,0569	10,3:1
				0,849		0,0752		be-	0,7738	
				0,0674		0,0060		stimmt	0,0614	

19. V. 1928.

134 A 15	b.-s. 26°	6,05	0,0025	0,1214	0,1239	0,0152		0	0,1062	6,97:1
				2,0056		2,0470		0,2515	1,7541	
				0,1293		0,1320		0,0162	0,1131	
135 A 18	r. 17°	5,97		0,1459		0,0032	0,1363	0,0064	0,1427	44:1
				2,4432		0,0543	2,2823	0,1066	2,3889	
				0,1551		0,0035	0,1448	0,0068	0,1516	
136 A 18a		6,47		0,1600		0,0021	0,1503	0,0076	0,1579	74:1
				2,4706		0,0329	2,3199	0,1178	2,4377	
				0,1820		0,0023	0,1715	0,0082	0,1797	
137 M 15		7,09		0,0849		d 0,0183		0	0,0665	3,65:1
				1,1971		0,2576		0,9395		
				0,0913		0,0195		0,0719		
138 M 18		6,82		0,1087		d 0,0082	0,0856	0,0149	0,1005	12,26:1
				1,594		0,1202	1,2550	0,2188	1,4738	
				0,1166		0,0088	0,0917	0,016	0,1078	
139 M 18a		7,56		0,1136		0,0089		0	0,1047	11,78:1
				1,504		d 0,1176		1,3864		
				0,1229		0,0096		0,1133		
140 J 15		8,61		0,0607		0,0135		0	0,0472	3,49:1
				0,7056		0,1570		0,5486		
				0,0665		0,0148		0,0517		
141 J 18		7,57		0,6844		0,0117		0	0,0801	6,8:1
				0,9041		0,1551		1,0573		
				0,0740		0,0127		0,0866		
142 J 18a		8,62		0,0762		—		0		
				0,8844						
				0,0834						

Haupttabelle II. (Fortsetzung).

An. Nr.	Wetter	Tro in % d. Fri	Fr. S.	Geb. S.	Ges. S.	I A	RA	B	RS	RS:oa A
---------	--------	-----------------	--------	---------	---------	-----	----	---	----	---------

29. V. 1928.

143 M 16		7,52		0,1716		d 0,0037		0	0,1679	43:1
				2,2818		0,0496			2,1322	
				0,1856		0,0040			0,1816	
144 M 5 a	s.	8,16		0,2463		0,0502		Nicht	0,1961	3,9:1
	7°			3,0184		0,6145		be-	2,4039	
				0,2682		0,0546		stimmt	0,2136	

b) *Mesembrianthemum* und *Bryophyllum*.

Analyse Nr.	Wetter	Tro in % d. Fri	Fr. S.	Geb. S.	Ges. S.	A	O	A:O
-------------	--------	-----------------	--------	---------	---------	---	---	-----

Mesembrianthemum cordifolium. 2. X. 1927.

154 Aa	b. s. w.	5,95		0,1491		0,0447	0,1044	0,32:1
	17 ^h			2,5055		0,5574	1,7537	
				0,1585		0,0352	0,1109	
155 Am	r. 5 ¹ / ₂ ^h	5,29		0,1181		0,0243	0,0938	0,26:1
				2,2317		0,4581	1,7736	
				0,1247		0,0256	0,0991	
156 Ama	—	—	—	—	—	—	—	0,25:1
			0,0172	2,6864	2,7036	0,539	2,1478	
			—	—	—	—	—	
157 Ma		6,34		0,1619		0,0348	0,1271	0,27:1
				2,5539		0,5488	2,0051	
				0,1729		0,0372	0,1357	
158 Mm		5,43		0,1234		0,0315	0,0919	0,34:1
				2,2718		0,579	1,6928	
				0,1304		0,0332	0,0972	
159 Mma		—		—		—	—	0,17:1
				2,1838		0,3147	1,8691	
				—		—	—	
160 Ja		7,74		0,2109		0,0667	0,1442	0,46:1
				2,725		0,861	1,864	
				0,2286		0,0722	0,1564	
161 Jm		6,—		0,1442		0,0594	0,0849	0,7 :1
				2,443		1,029	1,4136	
				0,1534		0,0632	0,0902	
162 Stiel a		9,54	0,0082	0,1840	0,1922	0,073	0,1108	0,66:1
			0,0857	1,9283	2,0140	0,766	1,1622	
			0,0102	0,2286	0,2388	0,106	0,1225	

Haupttabelle II. (Fortsetzung.)

Analyse Nr.	Wetter	Tro in % d. Fri	Fr. S.	Geb. S.	Ges. S.	A	O	A:O
163 Stiel m		—	—	—	—	—	—	0,7 : 1
			0,1300	2,1786	2,3086	0,889	1,2898	
			—	—	—	—	—	

Analyse Nr.	Wetter	Tro in % d. Fri	Fr. S.	Geb. S.	Ges. S.	±
-------------	--------	-----------------	--------	---------	---------	---

Bryophyllum calycinum. 22. XI. 1927.

164 Aa 15 ^{1/2} ^h	Gewächshaus b. 16°	4,9		0,0804			
				1,6356			
				0,0846			
165 Am 7 ^{1/2} ^h		4,37		0,0759		- 5,6	
				1,735		+ 6,08	
				0,0794		- 6,14	
166 Ama		7,—	0,0038	0,1184	0,1222	+ 47,26	
				0,0542		1,6892	+ 3,28
				0,0041		0,1273	0,1314
167 Ma		4,56		0,068			
				1,4903			
				0,0713			
168 Mm		6,70		0,0806		+ 18,43	
				1,2029		- 19,25	
				0,0864		+ 21,18	
169 Mma		7,7		0,149		+ 118,68	
				1,9299		+ 29,75	
				0,1614		+ 126,37	
170 Ja		4,6		0,0735			
				1,5715			
				0,076			
171 Jm		4,3		0,0728		+ 1,6	
				1,6911		+ 7,61	
				0,0761		konst.	
172 Jma		7,9		0,1362		+ 85,3	
				1,7244		+ 9,67	
				0,1478		+ 94,48	

21. XII. 1927.

173 AM 16	Gewächshaus 18°	5,04		0,0992			
				1,9663			
174 AM 8 ^{1/2}	18°	4,3		0,1045			
				0,0840			- 15,33
				1,9526			- 0,70
				0,0878		- 15,98	

Haupttabelle II. (Fortsetzung.)

c) *Orchideen* und *Bromeliaceen*.

An. Nr.	Tro in % d. Fri	Fr. S.	Geb. S.	Ges. S.	O	1 A	RA	Fr. S. ±	Geb. S. ±
<i>Cypripedium villosum.</i> 30. I. 1928. Gewächshaus.									
175 Aa	15,7	0,0365	0,0187	0,055	Spur.	0			
		0,232	0,123	0,355					
		0,043	0,022	0,065					
176 Am	17,4	0,0110	0,0103	0,0213	Spur.	0		- 70,0	- 70,0
		0,0610	0,0583	0,1193				- 70,0	- 66,0
		0,0130	0,0126	0,0256				- 70,00	- 65,00
177 Ja	13,4	0,0239	0,0261	0,05	0	0			
		0,1753	0,1938	0,3691					
		0,0276	0,0302	0,0578					
178 Jm	13,2	0,0075	0,0078	0,0153	0	0		- 68,62	- 71,27
		0,0567	0,0588	0,1155				- 67,7	- 69,7
		0,0086	0,0089	0,0175				- 68,8	- 70,5
<i>Oncidium sphacelatum.</i> 31. I. 1928.									
179 Aa	7,28		0,0965		0,0158	0,0051	0,0756		
			1,280		0,1711	0,0701	1,0388		
			0,1041		0,0171	0,0055	0,0815		
180 Am	12,48		0,0655		0,0201	0,0070	0,0384		- 32,1
			0,5249		0,1609	0,0562	0,3078		- 59,—
			0,0749		0,0230	0,0080	0,0439		- 28,05
181 Ja	3,91		0,0951						
			0,2432						
			0,0989						
Stengelstück.									
182 a	2,87	0,0002	0,0103	0,0105	Spur.				
		0,025	0,358	0,383					
		0,0007	0,0106	0,0113					
183 m	3,55	0,0064	0,0082	0,0146	Spur.			+ 78,89	- 20,4
		0,1806	0,2298	0,4104				+ 62,65	- 35,82
		0,0066	0,0085	0,0151				+ 79,19	- 19,81
<i>Epidendron ciliare.</i> 1. II. 1928.									
184 a 4 ¹ / ₂	12,3		0,0191		Die Säure liegt als i-Äpfelsäure vor				
			0,155						
			0,0218						
185 m 8	13,2		0,0304					+ 59,17	
			0,2296					+ 58,13	
			0,0350					+ 60,55	

Haupttabelle II. (Fortsetzung.)

An. Nr.	Tro in % d. Fri	Fr. S.	Geb. S.	Ges. S.	O	dA	RA	Fr. S. ±	Geb. S. ±
<i>Vanilla planifolia.</i> 2. II. 1928.									
186 Aa 16	6,5	0,0298	0,0746	0,1044	0	d 0,0117	0,0629		
		0,459	1,2245	1,6835	vorh.	0,1805	1,0440		
		0,0319	0,0851	0,1170		0,0125	0,0726		
187 Am 8	6,1	0,0432	0,0862	0,1294	0,014	d 0,0149	0,0571	+ 44,97	+ 15,55
		0,708	1,4147	2,1227	0,233	0,2446	0,9371	+ 54,25	+ 15,53
		0,0460	0,0919	0,1379	0,015	0,0159	0,0608	+ 44,21	+ 14,90
188 Ja	4,8	0,0338	0,1463	0,1801					
		0,704	3,068	3,772					
		0,035	0,1785	0,224					
189 Jm	5,—	0,0585	0,1627	0,2212	0,0036		0,1591	+ 73,08	+ 13,3
		1,17	3,2233	4,3933	0,071		3,1523	+ 66,2	+ 5,06
		0,0616	0,1714	0,2333	0,0038		0,1676	+ 73,46	- 3,98
<i>Billbergia thyrsoidea.</i> 14. II. 1928.									
190 Aa 16	12,6		0,0447		0,0256		0,0191		
			0,355		0,2037		0,1513		
			0,051		0,0294		0,0218		
191 Am 8	13,6		0,0630		0,0330		0,0300		+ 40,94
			0,463		0,2423		0,2207		+ 30,42
			0,0729		0,0382		0,0347		+ 41,8
192 Ja	11,8		0,0426		O: A ist abends 1,3:1 morgens 1,1:1				
			0,361						
			0,0483						
193 Jm	11,7		0,1175						+ 175,8
			1,0041						+ 178,1
			0,1331						+ 175,6
<i>Nidularia fulgens.</i> 15. II. 1928.									
An. Nr.	Tro in % d. Fri	Fr. S.	Geb. S.	Ges. S.	O	aA	RA	A:O	Geb. S. ±
194 Aa	18,4		0,106		0,0329		0,0731	2,4:1	
			0,576		0,1695		0,4065		
			0,1299		0,0403		0,0896		
195 Am	—		—		—		—		—
			0,5333		0,1111		0,4222	3,8:1	- 7,47
			—		—		—		—
196 Ja	14,7		0,0481						
			0,327						
			0,0485						
197 Jm	13,—		0,0688						+ 43,—
			0,529		O deutl. vorh.				+ 61,8
			0,0791						+ 63,1

Haupttabelle II. (Fortsetzung.)

An. Nr.	Tro in % d. Fri	Fr. S.	Geb. S.	Ges. S.	O	aA	RA	A:O	Geb. S. ±
<i>Portea Kerm.</i> 16. II. 1928.									
198 Aa	18,2		0,0375 0,206 0,0458		0,0165 0,0904 0,0201		0,021 0,1156 0,0257	1,28:1	
199 Am	18,9		0,0866 0,458 0,1067		0,0334 0,1764 0,0411		0,0532 0,2816 0,0656	1,59:1	+ 130,93 + 122,34 + 132,97
200 Ja	15,2		0,0641 0,422 0,0757						
201 Jm	15,8		0,0986 0,624 0,1171						+ 53,8 + 47,87 + 54,7
202 JJm	11,7		0,0750 0,651 0,0849						

An. Nr.	Tro in % d. Fri	Geb. S.	O	1A	RA	RA:1A	Geb. S. ±
<i>Tillandsia Lind.</i> Gewächshaus. 23.—24. II. 1928.							
203 Aa	10,1	0,0396 0,392 0,044					
204 Am	10,3	0,0264 0,256 0,0294					- 33,3 - 34,7 - 33,2
205 Ja	8,76	0,0453 0,5354 0,0558		0,007 0,082 0,0086	0,0383 0,4734 0,0472	5,8 : 1	+ 46,4 + 45,5 + 39,5
206 Jm	8,3	0,0845 1,0186 0,0922					
<i>Cryptanthus acavilis.</i> Gewächshaus. 29. II.—1. III. 1928.							
207 Aa	18,4						
208 Am	17,6	0,1252 0,7114 0,1519	0,0205 0,1167 0,0248	0,0025 0,0140 0,0030	0,1022 0,5807 0,1241	41,5 : 1	
209 Ja	13,7	0,0737 0,5379 0,0854					
210 Jm	12,6	0,08 0,6346 0,0915		0,0089 0,0709 0,0102	0,0711 0,5637 0,0813	7,96 : 1	+ 8,55 + 17,98 + 7,14

Lebenslauf.

Ich bin am 26. September 1898 in Walterkehmen (Ostpreußen) als Tochter des Bauunternehmers Otto Bendrat und seiner Frau Minna geb. Brombach geboren. In Insterburg besuchte ich das Oberlyzeum bis zur Reifeprüfung und darauf die Seminarklasse. Nach der Lehramtsprüfung Ostern 1918 war ich Lehrerin zuerst in Dessau i. Anh., dann in Meldorf in Holstein und von Ostern 1922 ab an der Mädchen-Berufsschule in Marienberg i. Sa. Während dieser Zeit bestand ich die sächsische Wahlfähigkeitsprüfung. Im April 1925 legte ich am Realgymnasium zu Glauchau die verkürzte Reifeprüfung ab. Seit dem 1. Mai 1925 studiere ich in Leipzig Botanik, Chemie, Zoologie und Völkerkunde. In den letzten drei Semestern war ich im Botanischen Institut unter Leitung von Herrn Professor Dr. Ruhland vornehmlich mit experimentell-physiologischen Arbeiten beschäftigt.