Hierin wird $b \neq 0, -1, -2, \ldots$ vorausgesetzt; α, β, γ und λ sind beliebig mit

$$\lambda = 0, -1, -2, \ldots; \Re(\beta) > 0; \Re(\gamma) > 0;$$
$$\Re(1 + \alpha - \beta - \gamma + \lambda) > 0; \alpha \neq 0, -1, -2, \ldots; a + \lambda \neq 0, -1, -2, \ldots$$

Man sieht nun leicht ein, dass (7) ein Spezialfall dieses Resultats ist; man erhält nämlich (7), wenn man $\gamma = 1$ und $\lambda = 0$ setzt. Nimmt man dagegen $\gamma = 1$, $\alpha = b + \lambda$ und $\beta = a + \lambda$, so bekommt man

$$ {}_1F_1(a; b; z) = \frac{\Gamma(b)\, z^{\lambda}}{\Gamma(a)\, \Gamma(b-a+\lambda)} \int_0^1 e^{zu}\, {}_2F_1\left(\begin{matrix} \lambda, b+\lambda-1; \\ b-a+\lambda; 1-u \end{matrix}\right) (1-u)^{b-a+\lambda-1}\, u^{a+\lambda-1}\, du. \quad (20)$$

Hierin ist $b \neq 0, -1, -2, \ldots, \lambda = 0, -1, -2, \ldots, \Re(a + \lambda) > 0$ und $\Re(b - a + \lambda) > 0$.

Integraldarstellung (20), die für $\lambda = 0$ in (1) übergeht, ist in etwas andrer Gestalt schon von ERDÉLYI [19]) gegeben worden.

LITERATURVERZEICHNIS.

E. W. BARNES.

1. The asymptotic expansion of integral functions defined by generalized hypergeometric series. Proc. London Math. Soc., (2) **5**, 59—116 (1907).
2. On functions defined by simple types of hypergeometric series. Trans. Cambridge Phil. Soc., **20**, 253—279 (1908).
3. A new development of the theory of the hypergeometric functions. Proc. London Math. Soc., (2) **6**, 141—177 (1908).

T. J. I'A. BROMWICH.

4. An introduction to the theory of infinite series (second edition, 1926).

R. COURANT und D. HILBERT.

5. Methoden der mathematischen Physik, I (1924).

A. ERDÉLYI.

6. Ueber eine Methode zur Gewinnung von Funktionalbeziehungen zwischen konfluenten hypergeometrischen Funktionen. Monatshefte für Math. und Phys., **45**, 31—52 (1937).
7. Funktionalrelationen mit konfluenten hypergeometrischen Funktionen. Zweite Mitteilung: Reihenentwicklungen. Math. Zeitschrift, **42**, 641—670 (1937).
8. Der Zusammenhang zwischen verschiedenen Integraldarstellungen hypergeometrischer Funktionen. Quarterly Journ. of Math. (Oxford series), **8**, 200—213 (1937).
9. Integraldarstellungen hypergeometrischer Funktionen. Quarterly Journ. of Math. (Oxford series), **8**, 267—277 (1937).

L. POCHHAMMER.

10. Zur Theorie der EULER'schen Integrale. Math. Annalen, **35**, 495—526 (1890).
11. Ueber die lineare Differentialgleichung zweiter Ordnung mit linearen Coefficienten. Math. Annalen, **36**, 84—96 (1890).

E. T. WHITTAKER and G. N. WATSON.

12. A course of modern analysis (fourth edition, 1927).

[19]) ERDÉLYI, [7], 659, Formel (7,7); [8], 208, Formel (4.3).

Botany. — *Einfluss der Salzaufnahme auf die Wurzelatmung bei Aster Tripolium.* Von M. VAN EIJK. (Communicated by Prof. J. C. SCHOUTE.)

(Communicated at the meeting of November 26, 1938.)

§ 1. *Einleitung.*

Pflanzenzellen sind imstande gegen ein Diffusionsgefälle Salze in ihren Vakuolen aufzunehmen. In der neueren Literatur treten immer mehr Tatsachen in den Vordergrund, die darauf hinweisen, dass dieser Prozess in engem Zusammenhang mit der Atmung steht. Es ergibt sich nämlich, dass bei einem Objekte die höchste Atmung der stärksten Aufnahme und Akkumulation von Salzen entspricht. Mit einer niedrigen Atmung ist eine dementsprechend niedrigere Aufnahme verbunden.

Diese allgemeine Parallelität fanden u.a. STEWARD, HOAGLAND, ROSENFELS und LUNDEGÅRDH. Sie variierten durch verschiedene äussere Faktoren die Atmung, z.B. durch Sauerstoffzufuhr zu den Geweben oder Organen und untersuchten deren Einfluss auf die Salzabsorption mit obenerwähntem Resultat.

LUNDEGÅRDH hat aber hauptsächlich den Einfluss der Salzaufnahme auf die Wurzelatmung (bei Hafer und Tabak) untersucht. Bei diesen Versuchen werden alle die Wurzelatmung beeinflussenden Faktoren möglichst gleichmässig gehalten. Nur die Salzaufnahme wird variiert, z.B. durch Anwendung verschieden graduierter Lösungen eines bestimmten Salzes, in die die Wurzeln gebracht werden. Hieraus ergibt sich, dass die Wurzelatmung (gemessen als CO_2 Ausscheidung) im Verhältnis zu der aufgenommenen Salzmenge zunimmt. Diese Zunahme ist nach Ansicht dieses Forschers eine unmittelbare Folge der Arbeit, die bei der Aufnahme und Akkumulation der Salze durch die Zellen, in casu die Wurzel, geleistet wird.

Den Ergebnissen der Versuche von LUNDEGÅRDH, d.h. dass infolge der Aufnahme von Salzen die Wurzelatmung zunimmt, stimmen viele Forscher nicht bei.

STEWARD hat einige Versuche so angeordnet, dass sie einen etwaigen Einfluss der Salzaufnahme auf die Atmung zeigen können. Diese führten zwar zu einem negativen Resultat, jedoch können diese Versuche nur den Beweis erbringen, dass die erwähnte Erscheinung nicht bei seinem Objekt, d.h. dem Speichergewebe der Kartoffel, vorkommt.

§ 2. *Fragestellung.*

Der Zweck dieser Abhandlung ist zu untersuchen, ob auch bei einer anderen Pflanze ein Einfluss der Salzaufnahme auf die Wurzelatmung

vorkommt. Bei der Wahl des Objektes hat die Frage vorgeherrscht, ob beim etwaigen Vorkommen dieser Erscheinung, diese bei allen Pflanzenarten gleich stark auftritt oder, ob bei oekologisch verschiedenen Typen Unterschiede auftreten.

Aus diesem Grunde habe ich absichtlich als Objekt eine Pflanze gewählt, die auf stark salzhaltigem Boden vorkommt, nämlich Aster Tripolium. Bei dieser Pflanze findet, wie bei allen salzspeichernden Halophyten, während des Lebens eine starke Salzaufnahme, vor allem von NaCl, statt. Bei etwaiger Konzentrationssteigerung der Salze im Boden, wie dies an ihren natürlichen Standorten vorkommt, nehmen diese schnell grössere Mengen auf. Diese Tatsachen werden in Zusammenhang mit der osmotischen Wasseraufnahme gebracht.

Aster ist also eine Pflanze, die gewöhnlich viel Salz aufnimmt. Für sie sind eine NaCl-haltige Umgebung und Veränderungen in der Konzentration, wie sie bei meinen Versuchen vorkommen, keine abnormen Verhältnisse.

§ 3. *Methode.*

Bei den Untersuchungen habe ich eine Methode angewandt, die unter konstanten äusseren Bedingungen eine Bestimmung der Wurzelatmung (gemessen als CO_2 Ausscheidung) ermöglichte.

Die O_2-Zufuhr ist immer optimal gewählt. Auch konnte gleichzeitig die Wasseraufnahme bestimmt werden.

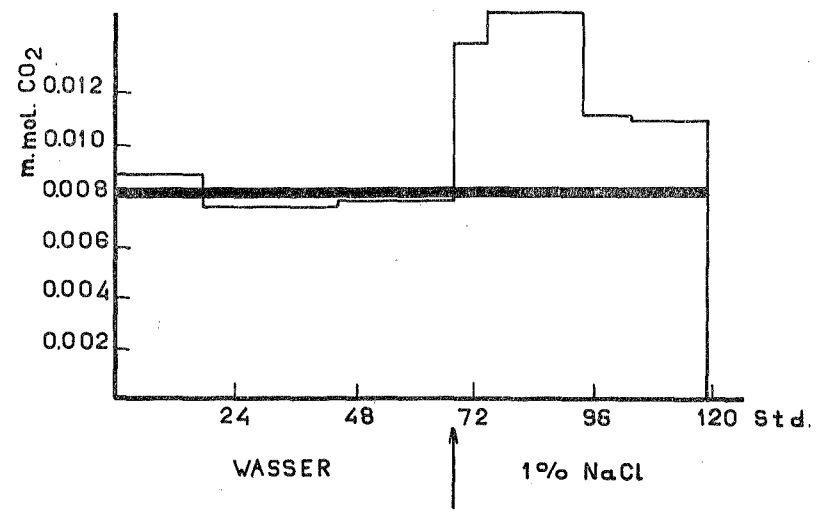
Die zu dem Versuche benutzten Pflanzen wurden in einer Nährlösung von KELLER ohne Zusatz von NaCl gezüchtet. Dennoch enthielten sie ziemlich viel Cl. aus dem Leitungswasser, womit die Pflanzen begossen wurden. Eine Beschreibung des benutzten Apparates wird in einer anderen Abhandlung veröffentlicht (VAN EIJK, 1939).

§ 4. *Einfluss der Salzaufnahme auf die Wurzelatmung bei Aster.*

Zunächst ist nun untersucht worden, ob sich ein Einfluss der Aufnahme von NaCl auf die Wurzelatmung feststellen lässt. Zu diesem Zwecke ist die Wurzelatmung fünfzehn junger Pflanzen untersucht worden, deren Wurzeln in Leitungswasser gehalten wurden. Es zeigt sich nun, dass unter konstanten äusseren Bedingungen auch die Ausscheidung von CO_2 einen konstanten Wert erreicht (s. Kurve 1). Danach wird Kochsalz bis zu einer Konzentration von etwa 1 % hinzugefügt. Die Wasseraufnahme wird durch diese plötzliche Steigerung der osmotischen Werte in der äusseren Umgebung gehemmt. Die Pflanzen nehmen nun das Salz, wie dies bei den meisten Halophyten der Fall ist, in hohem Masse auf. Die Folgen dieser Salzaufnahme auf die Wurzelatmung ist sehr positiv; sie steigt bei übrigens gleichen Verhältnissen um etwa 100 % über den Wert hinaus, die sie im Leitungswasser hat.

Aus einem anderen Versuch ergibt sich, dass diese gesteigerte Atmung eine Folge der Salzaufnahme ist und z.B. nicht durch einen stimulierenden

Einfluss des aufgenommenen NaCl auf die Atmung verursacht wird. Es stellt sich nämlich heraus, dass die Atmung wieder denselben Wert wie



Wurzelatmung bei Aster Tripolium: Die Wurzeln sind erst in Leitungswasser und ab Pfeil in einer 1-prozentigen NaCl-Lösung gehalten. Die dick gedruckte Linie zeigt die mittlere CO_2 Ausscheidung im Leitungswasser.

vor der Aufnahme hat, wenn man die Wurzeln nach einem Versuch, wie er im Vorhergehenden beschrieben wurde, wieder in Leitungswasser bringt. Nur während der Salzaufnahme ist die Atmung gesteigert. Die Ergebnisse stimmen also völlig mit den Versuchen von LUNDEGÅRDH überein.

Der Teil der Totalatmung der Wurzeln, der in engem Zusammenhang mit der Salzaufnahme steht und eine Folge derselben ist, wird von mir als „Salzatmung" von den übrigen Atmungsprozessen, die durch andere Faktoren als durch die Salzaufnahme bestimmt werden, unterschieden.

§ 5. *Anionatmung.*

Nach Versuchen von LUNDEGÅRDH wird diese gesteigerte Wurzelatmung durch die Aufnahme der Anionen verursacht, welche Erscheinung er darum „Anionatmung" nennt. Die Aufnahme von Kationen hat keinen nachweislichen Einfluss auf die Atmung. Aus quantitativen Untersuchungen folgte, dass die Grösse der Anionatmung durch die aufgenommene Menge (A) und einen bestimmten Faktor (k) bestimmt wird.

Dieser gibt an, wieviel Moleküle CO_2 durch die Anionatmung bei der Aufnahme eines Anions mehr frei werden, gegenüber der Atmung die die Wurzel in dem Augenblick hat, wo keine Aufnahme stattfindet.

Letztere Atmung hat er die Grundatmung (R_g) genannt. Diese ist also unter den Versuchsbedingungen die Atmungsintensität der Wurzeln, die von der Salzaufnahme unabhängig ist.

Die Totalatmung der Wurzel (R_t) besteht also aus zwei Komponenten und wird durch folgende Formel ausgedrückt:

$$R_t = R_g + k \, . \, A$$

Für Cl ist die Konstante unter bestimmten Bedingungen durchschnittlich 3; für SO_4 ist sie 12. Die Konstante ist von verschiedenen Faktoren abhängig. LUNDEGÅRDH fand nämlich, dass die anwesenden Kationen den Wert dieser Konstante beeinflussen. Für Cl z.B. variiert er durch den erwähnten Faktor von 2,8—9,8.

Es ergibt sich, dass bei meinen Versuchen die Grösse der „Salzatmung" und die aufgenommene Menge NaCl sich proportional entsprechen. Es gibt also einen Proportionalitätsfaktor im Sinne LUNDEGÅRDHs. Ob bei meinem Objekt die „Salzatmung" nur durch die Aufnahme des Anions und nicht teilweise durch die Aufnahme des Kations verursacht wurde, habe ich nicht weiter untersucht. Mein Ausgangspunkt war das Halophytenproblem, und die Frage, die ich mir stellte, war vor allem die Grösse der „Salzatmung" bei Halophyten, mit Rücksicht auf die Tatsache, dass diese Pflanzen an ihren Standorten eine sehr starke Salzaufnahme vorweisen, zu bestimmen. Hierbei ist es von weniger Bedeutung, ob die erwähnte Atmung nur durch das Cl verursacht wird, der k-Wert von Na also unmessbar klein ist, wie dies bei den Objekten von LUNDEGÅRDH der Fall ist, oder ob dieser auch einen bestimmten Wert hat. Die Summe der beiden ist bestimmt worden. Welcher Teil jedem Einzelnen zukommt, falls k des Kations nicht Null ist, muss durch weitere Untersuchungen bestimmt werden. Durch den geringen Einfluss der Aufnahme ist jedoch Aster im allgemeinen kein geeignetes Objekt die Erscheinung der „Salzatmung" weiter zu erforschen.

§ 6. *Das Verhältnis der aufgenommenen Menge NaCl zu der „Salzatmung" bei einer Aufnahme aus einer hohen Konzentration Kochsalz.*

Für Asterpflanzen, die in einer Nährlösung ohne Zusatz von NaCl gezüchtet worden sind, ist die angewandte Konzentration (1 % = 160 m. mol.) hier relativ hoch.

Die „Salzatmung" infolge der Salzaufnahme ist folgendermassen bestimmt. Aus der gegebenen Kurve der Wurzelatmung hat sich erwiesen, dass diese einen konstanten Wert erreicht. Dieser darf bei Aster als Grundatmung genommen werden. Hier ist nämlich die Atmung in Wasser praktisch dieselbe wie in einer Nährlösung, nachdem die erste Steigerung in derselben durch die Salzaufnahme vorbei und ein stationärer Zustand eingetreten ist. Sie erfährt im Gegensatz zu einer Aufnahme von Nährsalzen, durch das aufgenommene NaCl keine Veränderung. In dem Falle war wohl ein bleibender Einfluss auf die Grundatmung erkennbar. Die ganze Mehratmung während der Aufnahme von NaCl ist also eine Folge dieses Prozesses. Die „Salzatmung" ist also der Unterschied der gefundenen Totalatmung der Wurzel und der schon bestimmten Grundatmung während dieser Zeit.

Die Salzaufnahme ist durch Cl-Analyse der Versuchspflanze und des Kontrollematerials bestimmt worden. Das Na ist nicht unmittelbar bestimmt. Wir sehen aber dass in den untersuchten Halophyten Na und Cl im fast äquivalenten Mengen enthalten sind (s. VAN EIJK 1934). Bei diesen Versuchen kann man daher wohl annehmen, dass, vor allem in jenen Fällen in denen die Lösung nur Kochsalz enthält, die Zunahme des Cl angibt, wieviel NaCl aufgenommen worden ist.

Das Verhältnis: „Salzatmung"/Salzaufnahme, m.a.W. die Konstante k für NaCl, ist also jetzt bekannt.

Dabei ergaben sich folgende k-Werte:

$$k = 0{,}43;\ 0{,}41;\ 0{,}25;\ 0{,}65.$$

Die Salzaufnahme bei diesen Versuchen erfolgte entweder aus einer NaCl-Lösung oder aus einer Nährlösung NaCl.

§ 7. *Wertbestimmung von k für NaCl bei Aufnahme aus einer schwachen Salzkonzentration.*

Bei diesen Versuchen sind die Pflanzen in eine schwache Salzkonzentration von 2—6 milli-mol pro Liter gebracht. Diese Konzentration ist etwa von der Grössenordnung derjenigen, welche LUNDEGÅRDH bei seinen Versuchen anwandte.

Die benutzten Asterpflanzen sind für diese Versuche möglichst Cl-frei gezüchtet, z.B. durch Begiessung mit destilliertem Wasser; gebraucht man hierzu Leitungswasser, dann würden die Pflanzen das darin vorhandene Cl gierig aufnehmen, was zur Folge hätte, dass sie aus der benutzten schwachen Konzentration wenig oder überhaupt nichts aufnehmen würden.

Die aufgenommenen Cl bzw. NaCl-Mengen konnten hier, der geringen Menge in der Flüssigkeit wegen, durch Analyse dieser Flüssigkeit bestimmt werden. Hierdurch ist es möglich, bei denselben Pflanzen die totale Wurzelatmung und die Salzaufnahme während dieser Zeit wiederholt (meistens 8 mal) zu bestimmen. Aus diesen Werten sind dann die beiden Unbekannten R_g und k der Formel berechnet. Aus Versuchen wurde gefunden $k = 0{,}08$ und $0{,}25$.

§ 8. *Schwankungen der k-Werte.*

Die Werte weisen, absolut betrachtet, erhebliche Schwankungen auf. Bei LUNDEGÅRDH schwankte der Wert durch den Einfluss der in der Flüssigkeit enthaltenen Kationen; dieser Wert ist also nicht von verschiedenen Bedingungen unabhängig. Bei meinen Versuchen ist der k-Wert unter den verschiedensten Bedingungen, in bezug auf Grösse und Alter der Wurzeln, Konzentration des NaCl, Vorhandensein oder Fehlen verschiedener Nährsalze (Nährlösung nach KELLER oder nach V. D. CRONE) bestimmt worden.

Diese Bedingungen werden gewiss die Werte von k beeinflussen. Ueberdies ist der Einfluss der Salzaufnahme gering, also die „Salzatmung" verhältnismässig klein. Dies ist ein ungünstiger Umstand zur genauen Bestimmung des k-Wertes. Diesem Umstande sollen auch teilweise die gefundenen Unterschiede zugeschrieben werden müssen.

§ 9. *Der k-Wert für Na_2SO_4.*

Ueber den Einfluss der Aufnahme dieses Salzes auf die Wurzelatmung sind noch einige Versuche, bei denen die Wurzeln in einer schwachen Lösung dieses Salzes gehalten wurden, angestellt worden.

Die aufgenommen Mengen sind durch Analyse der äusseren Flüssigkeit bestimmt worden. Auch hier ist angenommen, dass äquivalente Mengen Anionen und Kationen aufgenommen wurden.

Diese Versuche ergaben die Werte $k = 0{,}33$ und 1,0.

§ 10. *Vergleichung der „Salzatmung" bei Halophyten mit der bei Nicht-Halophyten.*

Die bei meinen Versuchen gefundenen k-Werte gaben an, wieviel Moleküle CO_2 bei der Aufnahme eines Moleküls NaCl oder Na_2SO_4 mehr als bei der Grundatmung frei werden. Die von LUNDEGÅRDH gefundenen k-Werte für die Anionen Cl und SO_4 dürfen unmittelbar mit den von mir gefundenen k-Werten des Salzes verglichen werden, da bei den Objekten des genannten Forschers die Kationatmung als Null angenommen werden kann.

Es ergibt sich dann, dass die „Salzatmung" bei dem untersuchten Halophyt verhältnismässig viel geringer als bei den untersuchten Nicht-Halophyten Hafer und Tabak ist. Beim ersteren schwankt der k-Wert für NaCl von 0,08 bis 0,65, bei letzteren von 2,8 bis 9,8. Die Grössenordnung von k ist also bei Aster etwa 10 mal kleiner.

Trotz der höheren Aufnahme von NaCl, an den natürlichen Standorten durch die Asterpflanzen, wird die Wurzelatmung durch die „Salzatmung" verhältnismässig wenig gesteigert, weil der k-Wert gering ist. Dies ist ebenso der Fall bei der Aufnahme von Na_2SO_4. Der k-Wert ist hier bei Aster 0,33—1,0, während dieser bei den Objekten von LUNDEGÅRDH 12 beträgt.

Die Tatsache, dass Aster Tripolium mit verhältnismässig wenig Energie NaCl aufnehmen kann, ist gewiss von Vorteil für die Pflanze. Eine günstige Lage dieses Faktors wird im allgemeinen gewiss vorteilhaft sein für Pflanzen, die, wie dies bei Halophyten der Fall ist, auf ihren Standorten viele Salze aufnehmen und hierdurch imstande sind ihr Transspirationswasser auf osmotischem Wege zu erhalten.

Zusammenfassung.

Bei Aster Tripolium hat die Aufnahme von Salzen Einfluss auf die Wurzelatmung.

Die Grösse dieser „Salzatmung" ist von der aufgenommenen Menge, sowie von einem Faktor k, abhängig.

Ein Vergleich mit Nicht-Halophyten ergibt, dass dieser Faktor bei dem Halophyt Aster Tripolium klein ist. Diese Salzpflanze nimmt also das NaCl und auch das Na_2SO_4 bei geringem Energieverbrauch auf. Diese Erscheinung kann einer der Faktoren sein, die das Vorkommen gewisser Pflanzen auf salzhaltigem Boden ermöglichen.

LITERATUR.

EIJK, M. VAN, Versuche über den Einfluss des Kochsalzgehalts in der Nährlösung auf die Entwicklung von Salicornia herbacea und auf die Zusammensetzung der Salze im Zellinnern dieser Pflanze. Proc. Kon. Akad. v. Wetensch., Amsterdam, **37** (1934).

——— Rec. d. trav. bot. Neerl. 1939. (Im Druck).

HOAGLAND, D. R. and F. C. BROYER, General nature of the process of salt accumulation by roots with description of the experimental methods. Plant Physiol., **11** (1936).

LUNDEGÅRDH, H. und H. BURSTROM, Untersuchungen über die Salzaufnahme der Pflanze. Biochem. Zeitschrift, **261** (1933).

——— Untersuchungen über die Atmungsvorgänge in Pflanzenwurzeln. Biochem. Zeitschrift, **277** (1935).

LUNDEGÅRDH, H., Untersuchungen über die Anionatmung. Biochem. Zeitschrift, **290** (1937).

ROSENFELS, R. S., The absorption and accumulation of potassium bromide by Elodea as related to respiration. Protoplasma, **23** (1935).

STEWARD, F. C., The absorption and accumulation of solutes by living plant cells. Observations upon effects of time, oxygen, and saltconcentration by storage tissue. Protoplasma, **18** (1933).

Amsterdam, Pflanzenphysiologisches Laboratorium der Universität.