

Über den Gasaustausch der Wasserpflanzen.

Ein Beitrag zur Kritik der Blasenzählmethode.

Von

Hans Kniep.

Unter den Methoden zum Nachweis der Kohlensäureassimilation spielt die sog. Gasblasenzählmethode ihrer großen Einfachheit und Bequemlichkeit wegen eine wichtige Rolle. Sie erweist sich nicht nur zur Demonstration des Assimilationsprozesses an sich hervorragend geeignet, sondern ist auch sehr häufig dazu verwandt worden, um über die Größe der Assimilation Anhaltspunkte zu geben. Es erscheint überflüssig, die zahlreichen Arbeiten hier zu erwähnen, die sich der Methode in diesem letzteren Sinne bedient haben, ich will auch darauf verzichten, hier im einzelnen der Frage nachzugehen, ob die Methode all den Anforderungen entspricht, die man an sie gestellt hat, und inwieweit die damit gewonnenen Ergebnisse der Kritik standhalten können. Das wird sich aus den folgenden Darlegungen von selbst ergeben. Wohl ist viel über die Verwendbarkeit der Gasblasenmethode geschrieben worden, und gewiß vieles Richtige; fast alle diese Erörterungen beruhen indessen auf mehr oder weniger hypothetischen Voraussetzungen, die experimentell nicht oder wenigstens nicht völlig ausreichend gestützt sind. Eine eingehende experimentelle Untersuchung über die Grundlagen der Methode, die allein geeignet erscheinen kann, ein Urteil über ihre Brauchbarkeit als quantitative Methode zu gewinnen, ist bisher nicht durchgeführt worden. Ohne die sehr verdienstvollen Untersuchungen von Devaux (1889), von denen im folgenden noch mehrfach die Rede sein wird, zu unterschätzen, dürfen wir sagen, daß noch zahlreiche, den Gasaustausch der Wasserpflanzen betreffende Fragen, welche für die Verwendbarkeit der Gasblasenmethode von Bedeutung sind, ungeklärt sind.

Die Lösung eines Teils dieser Fragen hängt davon ab, ob es möglich ist, sehr kleine Gasmengen mit großer Genauigkeit und ohne großen Zeitverlust analysieren zu können. Man hat sich bisher, um das zu erreichen, meist des Apparates von Bonnier und Mangin (1884) bedient. Auch Devaux hat mit diesem Apparat gearbeitet. Die Gasvolumina, die Devaux analysiert hat, betragen gewöhnlich $\frac{1}{3}$ ccm, doch gibt er an, daß man auch noch Volumina von $\frac{1}{50}$ ccm analysieren kann. Die Sicherheit der Analyse scheint indessen bei so kleinen Volumina beschränkt zu sein. Um von einer assimilierenden Wasserpflanze (etwa einem *Helodea*-Sproß) $\frac{1}{3}$ ccm Gas aufzufangen, bedarf es schon einer ziemlich langen Zeit. Das Arbeiten mit einem einzigen Sproß ist aber, wie wir sehen werden, oft notwendig, da es sich vielfach darum handelt, die Blasenzahl dauernd zu kontrollieren. Je größer nun die zum Auffangen der zu analysierenden Gasmenge notwendige Zeit ist, umso größer ist auch die Gefahr, daß sich Fehler oder Ungleichmäßigkeiten der Versuchsbedingungen (Veränderungen der Lichtintensität, der Temperatur, der Schnittfläche des Sprosses usw.) einschleichen, deren Tragweite sich nicht genau berechnen läßt. Dazu kommt, daß der Bonnier-Manginsche Apparat sich nicht dazu eignet, das zu analysierende Gas direkt aufzunehmen, sondern daß dieses zuerst in einem anderen Gefäß aufgefangen und in den Apparat übertragen werden muß, eine Komplikation, die ebenfalls die Gefahr für Fehler in sich schließt. Es ist daher nicht nur aus Bequemlichkeitsgründen eine Apparatur vorzuziehen, die ein schnelleres Arbeiten mit weit geringeren Gasmengen als der Bonnier-Manginsche Apparat gestattet und zugleich das Auffangen des Gases in einem besonderen Gefäß und das Übertragen von da in den Analysenapparat umgeht.

Diesen Forderungen entspricht der Apparat von Krogh (1908). Auf die Verwendbarkeit dieses Apparats für Assimilationsuntersuchungen habe ich schon an anderer Stelle hingewiesen (Knief [1912], dort auch Abbildung des Apparats); ich kann mich daher hier, anknüpfend an die ausführliche Beschreibung, die Krogh (1908) selbst gibt, auf einige Andeutungen beschränken. Der Apparat besteht im wesentlichen aus einem graduierten Kapillarrohr, das oben und unten erweitert ist und ein seitliches Ansatzstück hat. Dieses Ansatzstück ist in einem nach unten spitzen Winkel angeschmolzen und durch eine bewegliche Schraube verschlossen. Mit Hilfe der letzteren kann die darin befindliche

Quecksilbersäule und damit auch der Inhalt des Kapillarrohres verschoben werden. Eine in der unteren Erweiterung des Kapillarrohres aufgefangene Gasblase wird mit Hilfe der Schraube aufgesaugt und ihr Anfangsvolumen abgelesen. Darauf wird die in der unteren Erweiterung der Röhre befindliche Flüssigkeit durch Kalilauge ersetzt, die Gasskala zurückgeschoben und nach Absorption der CO_2 wieder aufgesaugt. In entsprechender Weise wird, nach Ersatz der Kalilauge durch Kaliumpyrogallat, der Sauerstoff absorbiert. Die Längendifferenz der Gasskala vor und nach der Absorption ergibt dessen Menge. Für Konstanthalten der Temperatur während des Analysierens ist durch Wasserkühlung Sorge getragen. Über die Korrektur, die bei etwa auftretenden geringen Temperaturunterschieden nötig ist, sowie über alle weiteren Einzelheiten ist die Arbeit von Krogh nachzusehen.

Ich habe mich ganz in Übereinstimmung mit den Angaben von Krogh davon überzeugt, daß man, nachdem man in der Handhabung des Apparates einigermaßen geübt ist, die Analysen mit größter Genauigkeit durchführen kann. Dabei ist das zu analysierende Gasvolumen ungemein gering. Es beträgt in maximo (wenn die ganze Länge der Skala ausgenutzt wird) etwa 6 mm, also ungefähr den 56. Teil der gewöhnlich von Devaux verwandten Gasmenge und — wenn wir den Wert von $\frac{1}{50}$ ccm heranziehen, den Devaux noch gerade für ausreichend hält, um mit dem Apparat von Bonnier und Mangin sichere Werte zu erhalten — immer noch den 3,3. Teil von diesem letzteren Volumen. Dabei ist zu bedenken, daß 6 mm ein Maximalwert ist und man noch viel geringere Gasmengen genau analysieren kann. Ich habe gewöhnlich mit 3—4 mm gearbeitet, man kann aber schon mit 2 mm hinreichend genaue Werte erhalten.

1. Der Sauerstoffgehalt der Gasblasen bei verschiedener Stärke des Blasenstroms.

Die erste Frage, die ich mir vorlegte, war die, wie es sich mit dem Sauerstoffgehalt der ausgeschiedenen Gasblasen verhält, wenn ein und dieselbe Pflanze verschiedenen Lichtintensitäten ausgesetzt wird, wobei, wie bekannt, die Stärke des Blasenstroms sich ändert. Man hat vielfach die Stärke des Blasenstroms als direktes Maß der Assimilationsgröße verwandt. Natürlich handelt es sich nur um ein relatives Maß; auch bei Berücksichtigung der

in der Zeiteinheit in den Blasen ausgeschiedenen O_2 -Menge würden sich keine absoluten Werte erreichen lassen, da bekanntlich ein Teil des O_2 durch Diffusion direkt an das Wasser abgegeben wird. Über die Verwendbarkeit der Blasenzühlmethode in der eben erwähnten Hinsicht schreibt z. B. Reinke (1883, S. 732): „Obwohl es aber längst bekannt ist, daß das im Sonnenlicht ausgeschiedene Gas nicht aus reinem Sauerstoff besteht, sondern wechselnde, aber meistens geringe Mengen von N und CO_2 beigemischt enthält, so trage ich doch keine Bedenken, die Zahl der in der Zeiteinheit hervorquellenden Gasblasen als angenähert richtiges Maß für die Lebhaftigkeit der Sauerstoffausscheidung anzusehen.“

Es ist nun von vornherein klar, daß die Annahme einer direkten Proportionalität zwischen Blasenzahl und Assimilationsgröße nur dann zulässig ist, wenn entweder das ausgeschiedene Gas reiner Sauerstoff ist oder wenigstens so viel O_2 enthält, daß die Beimengungen praktisch vernachlässigt werden können, — oder wenn der Sauerstoff in den Blasen in einem von der Stärke des Blasenstroms unabhängigen, konstanten Prozentsatz enthalten ist. Das ist nun durchaus nicht der Fall. Ein bekannter Vorlesungsversuch legt schon die Annahme nahe, daß bei schwacher Assimilation nicht nur der absolute, sondern auch der prozentische Sauerstoffgehalt der ausgeschiedenen Blasen geringer ist als bei starker Assimilation. Das von einem Bündel *Helodea*-Sprosse ausgeschiedene Gas wird unter einem Trichter aufgefangen. Ein glühender Span wird durch das Gas in Entzündung gebracht. Dieser Versuch gelingt oft recht mangelhaft, besonders im Winter, wenn die Pflanzen Bedingungen ausgesetzt sind, die nur schwache Assimilation gestatten. Allerdings läßt sich die obige Annahme aus dem Versuch nicht mit zwingender Notwendigkeit ableiten. Es könnte das Ergebnis auch darauf beruhen, daß infolge der längeren Versuchsdauer bei schwachem Licht ein Diffusionsausgleich mit dem Wasser, dessen Gasgehalt mit der Außenluft im Gleichgewicht steht, stattgefunden hat. Tatsächlich ist aber, wie wir sehen werden, das an der Schnittfläche abgegebene Gasgemisch bei schwacher Assimilation im Verhältnis ärmer an Sauerstoff als bei starker.

Schon Daubeny (1836) hat Versuche gemacht, die zu diesem Resultate führten. Die analytischen Daten, die er mitteilt, sprechen allerdings nicht ausnahmslos zugunsten dieser Annahme, aber doch im großen und ganzen. Begreiflicherweise ist die Methodik Daubenys, nach unseren heutigen Ansprüchen bemessen, eine

recht unvollkommene. Zudem hat Daubeny mit untergetauchten Blättern von Landpflanzen gearbeitet, seine Ergebnisse sind also auf die an submersen Wasserpflanzen gewonnenen nicht ohne weiteres übertragbar. In der Tat ist auch die Gleichheit der Erscheinung mit der bei Wasserpflanzen beobachteten nur eine äußerliche, denn die Erklärung ist eine ganz andere (vgl. Daubeny, S. 157/58). Wir können daher von der Arbeit Daubenys hier absehen.

Cloëz und Gratiolet (1851) haben dagegen mit Wasserpflanzen gearbeitet. Aus den mitgeteilten, mit *Potamogeton perfoliatus* gewonnenen Zahlen geht hervor, daß der prozentische Sauerstoffgehalt mit der Größe der Gasausscheidung abnimmt. Auf viele Einwände, die sich gegen die Methodik der Versuche von Cloëz und Gratiolet erheben lassen, hat bereits Pfeffer (1871, S. 5) hingewiesen. Schon die verhältnismäßig lange Versuchsdauer von 2—3 Stunden schließt verschiedene, von den Autoren nicht berücksichtigte Fehlerquellen in sich, so daß ihre Resultate nicht als völlig sichere gelten können. Ein Versuch, das Phänomen zu erklären, wird von Cloëz und Gratiolet nicht gemacht.

Auf die theoretische Seite der Frage ist erst Pfeffer (1871) eingegangen. Wir werden darauf unten kurz zurückkommen. Pfeffer hat bereits auf Grund der Diffusionsverhältnisse die Annahme ausgesprochen, daß der Sauerstoffgehalt der ausgeschiedenen Gasblasen mit der Intensität dieser Ausscheidung gleichsinnig variiert. Eine Bestätigung dieser Annahme findet Pfeffer in einem Vergleich zweier Versuchsreihen, bei deren einer, die mit Landpflanzen durchgeführt wurde, die zersetzte Kohlensäure direkt bestimmt wurde, während die andere mit Wasserpflanzen nach der Blasenählmethode ausgeführt wurde. Es zeigte sich, daß in der letzteren die Werte etwas höher waren und zwar im allgemeinen um so mehr von denen der ersten Reihe differierten, je schwächer die Assimilation war. Das würde mit der Annahme des geringeren O₂-Gehalts bei schwachem Blasenstrom stimmen.

Es schien mir trotzdem nicht überflüssig, mit einer möglichst exakten Methode, die zugleich schnelles Arbeiten und häufige Kontrolle der Gaszusammensetzung bei ein und derselben Pflanze gestattet, der Frage nochmals nachzugehen. Zur Erläuterung der Methodik meiner Versuche, die mit verschiedenen Wasserpflanzen ausgeführt worden sind und zu übereinstimmenden Ergebnissen geführt haben, schicke ich folgende kurze Bemerkungen voraus.

Die Versuchsobjekte befanden sich in einer frisch bereiteten Lösung von 1% KHCO_3 in abgestandenem, destilliertem Wasser. Nach den Untersuchungen von Angelstein (1910) erreicht in diesem Stadium die Assimilation unter sonst gleichen Bedingungen ihr Maximum. In der Tat findet in dieser Lösung eine sehr starke Blasenabgabe statt, welche die in Leitungswasser meist erheblich übertrifft. Bei Verdunkelung hört der Blasenstrom sofort auf, wenn die Temperatur der Lösung mit der der umgebenden Luft völlig übereinstimmt und keine Übersättigung an Gas vorliegt. Das Arbeiten mit frischem Leitungswasser, für das die beiden letzteren Forderungen nicht zutreffen, ist daher zu verwerfen (vgl. vor allem Devaux [1889]). Der Gasstrom pflegt hier bei Verdunkelung noch kürzere oder längere Zeit in vermindertem Grade fortzudauern, also kein reiner Assimilationsstrom zu sein. Längeres Einleiten von Kohensäure in abgestandenes Leitungswasser kann auch zur Vortäuschung ganz irriger Resultate führen, worauf ich unten noch zurückkommen werde. Will man über einen Blasenstrom verfügen, der ausschließlich durch den Assimilationsgaswechsel hervorgerufen ist, so ist es jedenfalls notwendig, ständig zu kontrollieren, ob er im Dunkeln sogleich zum Stillstand kommt.

Zum besseren Verständnis teile ich zunächst einen beliebig herausgegriffenen Versuch in extenso mit, die übrigen in etwas abgekürzter Form.

1. Versuch (14. Juli). Versuchspflanze *Cabomba caroliniana*. Aufstellung im diffusen Tageslicht an einem Westfenster. Wetter hell.

12.⁰⁰h. Zeit, in der 20 Blasen aufsteigen (gemessen mit einer Stoppuhr, die eine bis auf 0,1 Sekunden genaue Ablesung gestattet): 6,8 Sekunden.

Menge des in 2 Minuten im Analysenapparat aufgefangenen Gases: 79,2 Skalenteile.

CO_2 -Gehalt des Gases: 3,3 %,
 O_2 -Gehalt des Gases: 39,4 %¹⁾,
 N_2 -Gehalt des Gases: 60,6 %.

Die Pflanze wurde dann bis 3.³⁰h. sich selbst überlassen, das Licht nahm langsam etwas zu, 3.³⁰h. nachmittags wurden 20 Blasen

1) Die Prozente von O_2 und N_2 sind auf die Gesamtgasmenge nach Abzug der darin enthaltenen CO_2 berechnet.

in 6,2 Sekunden ausgeschieden. Blasen anscheinend etwas größer als zuvor. Menge des in 100 Sekunden im Apparat aufgefangenen Gases: 121,4 Skalenteile.

CO₂-Gehalt: 1,7 ‰,
 O₂-Gehalt: 42,37 ‰,
 N₂-Gehalt: 57,63 ‰.

3.⁴⁵ h. nachmittags wird die Pflanze etwas vom Fenster entfernt, so daß 20 Blasen in 16,4 Sekunden aufsteigen. 4.¹⁵ h. wird das Gas von neuem analysiert. Die Zeit bis zum Aufsteigen von 20 Blasen ist jetzt (da das Licht ein wenig schwächer geworden ist) 17,0 Sekunden. Menge des in 4 Minuten im Apparat aufgefangenen Gases: 110,7 Skalenteile.

CO₂-Gehalt: 1,1 ‰,
 O₂-Gehalt: 30,14 ‰,
 N₂-Gehalt: 69,86 ‰.

4.³⁰ h., gleich nach der Analyse, wird die Pflanze wieder dem Fenster näher gerückt. 20 Blasen in 6,5 Sekunden. Die Blasen-zahl hält sich in den folgenden Minuten etwa auf dieser Höhe, steigt dann langsam.

5.⁰⁵ h. 20 Blasen in 5,8 Sekunden. Erneute Analyse. Menge des in 100 Sekunden aufgefangenen Gases: 134,2 Skalenteile.

CO₂-Gehalt: 1,6 ‰,
 O₂-Gehalt: 40,7 ‰,
 N₂-Gehalt: 59,3 ‰.

Wir ersehen aus diesem Versuch, daß der O₂-Gehalt der Gasblasen sehr stark schwankt, und zwar nimmt er mit steigender Lichtintensität und Blasen-zahl zu, mit sinkender ab. Die Schwankungen betragen, auf den Gesamtgasgehalt bezogen, über 10 ‰, auf den Sauerstoffgehalt bezogen etwa 30 ‰. Das sind Werte, die weit höher sind, als daß sie bei der Blasen-zählung ohne weiteres vernachlässigt werden könnten. Andere, in ähnlicher Weise durchgeführte Versuche zeigten dasselbe.

2. Versuch (14. Juli). *Cabomba caroliniana*. Versuchsanordnung wie bei Versuch 1.

12.²⁰ h. 20 Blasen in 8,8 Sekunden. Menge des in 2 Minuten aufgefangenen Gases: 79,2 Skalenteile.

CO₂-Gehalt: 2,2 ‰,

O₂-Gehalt: 40,2 ‰,

N₂-Gehalt: 59,8 ‰.

Assimilation geht ununterbrochen weiter.

3.⁴⁰h. 20 Blasen in 11 Sekunden. Menge des in 2 Minuten aufgefangenen Gases: 63,1 Skalenteile.

CO₂-Gehalt: 1,9 ‰,

O₂-Gehalt: 35,5 ‰,

N₂-Gehalt: 64,5 ‰.

4.¹⁵h. Pflanze etwas vom Fenster entfernt. 20 Blasen in 32,4 Sekunden.

4.⁴⁵h. 20 Blasen in 34,0 Sekunden. Menge des in 8 Minuten aufgefangenen Gases: 72,3 Skalenteile.

CO₂-Gehalt: 1,5 ‰,

O₂-Gehalt: 22,8 ‰,

N₂-Gehalt: 77,2 ‰.

4.⁵⁰h. Pflanze dem Fenster wieder näher gerückt. 20 Blasen in 18 Sekunden.

5.²⁵h. (Licht etwas stärker). 20 Blasen in 13,8 Sekunden. Menge des in 2 Minuten aufgefangenen Gases: 51,4 Skalenteile.

CO₂- + O₂-Gehalt: 32,2 ‰¹⁾,

N₂-Gehalt: 67,8 ‰.

3. Versuch (28. Juni). *Ranunculus aquatilis*. Diffuses Tageslicht.

11.¹⁵h. 20 Blasen in 13,1 Sekunden. Aufgefangene Gasmenge in 32,6 Sekunden: 82,9 Skalenteile.

CO₂-Gehalt: 2,0 ‰,

O₂-Gehalt: 45,1 ‰,

N₂-Gehalt: 54,6 ‰.

12.¹⁰h. Licht hat infolge stärkerer Bewölkung in der Zwischenzeit abgenommen. 20 Blasen in 18,4 Sekunden. Aufgefangen in 92 Sekunden: 79,2 Skalenteile.

CO₂-Gehalt: 2,2 ‰,

O₂-Gehalt: 39,7 ‰,

N₂-Gehalt: 60,3 ‰.

1) Bei dieser Analyse wurde nur mit Kaliumpyrogallat absorbiert. Die Sauerstoffmenge ist also um 1—2 ‰ der Gesamtgasmenge geringer anzunehmen.

4. Versuch (8. Juli). *Ranunculus aquatilis*. Diffuses Tageslicht.
- 4.⁰⁵ h. 20 Blasen in 7,1 Sekunden. Aufgefangen in 3 Minuten: 104,1 Skalenteile.
- CO₂-Gehalt: ?
 O₂-Gehalt: 42,7 ‰,
 N₂-Gehalt: 57,3 ‰.
- 4.²⁰ h. Pflanze vom Fenster entfernt. 20 Blasen in 14,2 Sekunden.
- 4.⁴⁵ h. Licht in der Zwischenzeit unverändert. 20 Blasen in 14,2 Sekunden. Aufgefangen in 6 Minuten: 90,4 Skalenteile.
- CO₂-Gehalt: 1,5 ‰,
 O₂-Gehalt: 30,0 ‰,
 N₂-Gehalt: 70,0 ‰.
- 4.⁵⁵ h. Pflanze wieder heller gestellt. 20 Blasen in 8,2 Sekunden.
- 4.³⁵ h. 20 Blasen (wie 4.⁵⁵ h.) in 8,2 Sekunden
- CO₂-Gehalt: 1,6 ‰,
 O₂-Gehalt: 40,0 ‰,
 N₂-Gehalt: 60,0 ‰.
5. Versuch (28. Juni). *Hydrilla verticillata*. Diffuses Tageslicht.
- 11.⁰⁰ h. 20 Blasen in 6,5 Sekunden. Aufgefangen in 2 Minuten: 81,8 Skalenteile.
- CO₂-Gehalt: 2,2 ‰,
 O₂-Gehalt: 45,0 ‰,
 N₂-Gehalt: 55,0 ‰.
- Zwischen 11.⁰⁰ h. und 11.⁴⁵ h. hat die Lichtintensität und folglich die Blasenanzahl abgenommen, kurz vor 11.⁴⁵ h. ist sie wieder gestiegen.
- 11.⁴⁵ h. 20 Blasen in 6,3 Sekunden. Aufgefangen in 2 Minuten: 87,2 Skalenteile.
- CO₂-Gehalt: 1,8 ‰,
 O₂-Gehalt: 44,1 ‰,
 N₂-Gehalt: 55,9 ‰.
- Zwischen 11.⁴⁵ h. und 2.⁴⁵ h. hat die Pflanze unausgesetzt assimiliert. Die Lichtintensität hat sich etwas verringert.
- 2.⁴⁵ h. 20 Blasen in 6,3 Sekunden. (Blasen scheinen kleiner zu sein als zuvor). Aufgefangen in 2 Minuten: 83,8 Skalenteile.
- CO₂-Gehalt: 1,1 ‰,
 O₂-Gehalt: 42,0 ‰,
 N₂-Gehalt: 58,0 ‰.

3.⁴⁵h. Lichtintensität hat in der Zwischenzeit weiter abgenommen. 20 Blasen in 6,5 Sekunden. (Blasen kleiner). Aufgefangen in 2 Minuten: 64,1 Skalenteile.

CO₂-Gehalt: 1,3 ‰,
 O₂-Gehalt: 39,9 ‰,
 N₂-Gehalt: 60,1 ‰.

4.⁰⁰h. Pflanze etwas vom Fenster entfernt. 20 Blasen in 13 Sekunden.

4.³⁰h. 20 Blasen in 13 Sekunden. Aufgefangen in 3,5 Minuten: 64,1 Skalenteile (in 2 Minuten also 36,6 Skalenteile).

CO₂-Gehalt: 0,6 ‰,
 O₂-Gehalt: 32,6 ‰,
 N₂-Gehalt: 67,4 ‰.

5.¹⁵h. Licht schwächer. 20 Blasen in 15,5 Sekunden. Aufgefangen in 5 Minuten: 66,7 Skalenteile (in 2 Minuten also 26,7 Skalenteile).

CO₂-Gehalt: 1,3 ‰,
 O₂-Gehalt: 30,9 ‰,
 N₂-Gehalt: 69,1 ‰.

5.²⁰h. wird die Pflanze dem Fenster wieder genähert. Die Blasenanzahl steigt: 20 Blasen in 7,6 Sekunden. Das Licht nimmt langsam ab.

5.⁴⁰h. 20 Blasen in 10,5 Sekunden. Aufgefangen in 4 Minuten: 78,0 Skalenteile (in 2 Minuten also 39,0 Skalenteile).

CO₂-Gehalt: 1,3 ‰,
 O₂-Gehalt: 36,2 ‰,
 N₂-Gehalt: 63,8 ‰.

6. Versuch (30. Juni). *Hydrilla verticillata*. Diffuses Tageslicht, trübes Wetter.

3.³⁰h. 20 Blasen in 25,6 Sekunden. Aufgefangen in 90 Sekunden: 142,2 Skalenteile.

CO₂-Gehalt: 1,7 ‰
 O₂-Gehalt: 38,7 ‰
 N₂-Gehalt: 61,3 ‰

Nach 3.³⁰h. klärt sich das Wetter etwas auf.

4.⁰⁰ h. 20 Blasen in 14,4 Sekunden. Aufgefangen in 50 Sekunden: 96,1 Skalenteile.

CO₂-Gehalt: 2,0 ‰

O₂-Gehalt: 42,1 ‰

N₂-Gehalt: 57,9 ‰

4.¹⁵ h. Lichtintensität hat weiter zugenommen. 20 Blasen in 7,6 Sekunden. Aufgefangen in 45 Sekunden: 105,5 Skalenteile.

CO₂-Gehalt: 1,2 ‰,

O₂-Gehalt: 45,0 ‰,

N₂-Gehalt: 55,0 ‰.

7. Versuch (8. Juli). *Potamogeton polygonifolius*. Diffuses Tageslicht.

5.⁰⁵ h. 20 Blasen in 21,2 Sekunden. Aufgefangen in 2 Minuten: 92,2 Skalenteile.

CO₂-Gehalt: 1,8 ‰,

O₂-Gehalt: 27,9 ‰,

N₂-Gehalt: 66,6 ‰.

5.⁵⁰ h. Licht schwächer geworden, 20 Blasen in 60 Sekunden.

CO₂-Gehalt: 1,8 ‰,

O₂-Gehalt: 27,9 ‰,

N₂-Gehalt: 72,1 ‰.

8. Versuch (24. Juni). *Heleodea canadensis*. Diffuses Tageslicht.

1.¹⁰ h. 20 Blasen in 7 Sekunden. Aufgefangen in 2 Minuten: 140,7 Skalenteile.

CO₂-Gehalt: 0,9 ‰,

O₂-Gehalt: 49,6 ‰,

N₂-Gehalt: 50,4 ‰.

4.³⁰ h. Licht in der Zwischenzeit intensiver geworden. 20 Blasen in 5,2 Sekunden. Aufgefangen in 90 Sekunden: 96,4 Skalenteile (in 2 Minuten würden es somit sein 128,5).

CO₂-Gehalt: 0,6 ‰,

O₂-Gehalt: 54,4 ‰¹⁾,

N₂-Gehalt: 46,6 ‰.

1) Daß hier der Prozentgehalt an Sauerstoff größer ist als in der vorstehenden Analyse, obwohl die Blasenabgabe 4.³⁰ h. schwächer war, rührt wohl daher, daß kurz vor 4.³⁰ h. die Lichtintensität höher war und sich der O₂-Gehalt der Interzellularluft noch nicht auf die etwas geringere Intensität eingestellt hatte.

4.⁴⁰h. Starke Bewölkung, Licht schwächer. 20 Blasen in 14,7 Sekunden. Aufgefangen in 5 Minuten: 77,2 Skalenteile (in 2 Minuten also 30,9 Skalenteile).

CO₂-Gehalt: 1,2 ‰.

O₂-Gehalt: 36,6 ‰,

N₂-Gehalt: 63,4 ‰.

In der folgenden Zeit nimmt die Lichtintensität ständig ab.

6.³⁰h. 20 Blasen in 93,2 Sekunden. Aufgefangen in 6 Minuten: 20,4 Skalenteile (in 2 Minuten also 6,8 Skalenteile).

CO₂ - + O₂-Gehalt: 27,9 ‰,

N₂-Gehalt: 72,1 ‰.

Von der Mitteilung weiterer Versuche, die alle das gewonnene Resultat bestätigen, sehe ich hier ab. Aus der Tatsache, daß der Sauerstoffgehalt der Gasblasen umso höher ist, je stärker die Blasenabgabe ist, und umgekehrt, folgt, daß bei Veränderung der Lichtintensität die Blasenanzahl langsamer zu- und abnimmt als die Assimilationsgröße. Hieran wird auch nichts geändert durch den Umstand, daß der mit den Gasblasen aufsteigende Sauerstoff nicht der gesamte bei der Assimilation ausgeschiedene Sauerstoff ist, sondern daß ein Teil an das umgebende Wasser abgegeben wird. Diese letztere Menge wird bei hohem Sauerstoffgehalt der Interzellularen sicher nicht geringer sein als bei niedrigem. Ich will indessen auf diesen Punkt hier noch nicht eingehen.

Bevor wir an die Erklärung der Erscheinung herantreten, ist ein Einwand zu erledigen. Bei langsamer Blasenabgabe ist, wie aus obigen Versuchsdaten ersichtlich, die Zeit, während der die Gasblasen vom Analysenapparat aufgefangen werden, sich also in der unteren Erweiterung des Kapillarrohres ansammeln, entsprechend größer. Da es nun nicht möglich ist, den Analysenapparat mit einer Flüssigkeit zu füllen, deren Gasgehalt mit dem der aufgefangenen Gasblasen völlig im Gleichgewicht ist (aus dem einfachen Grund, weil der Gasgehalt der letzteren ja erst bestimmt werden soll), so wird man daran denken müssen, daß ein Diffusionsausgleich angestrebt wird, der um so mehr ins Gewicht fallen muß, je länger das Gas mit der Füllflüssigkeit in Berührung ist. Man könnte daher meinen, der geringere Gasgehalt der langsamer aufsteigenden Blasen sei zum Teil dadurch vorgetäuscht, daß während der längeren Anfangszeit mehr Sauerstoff durch Diffusion an die Füllflüssigkeit übergehe. Um diesem Einwand zu begegnen, wurden zahlreiche

Versuche in folgender Weise durchgeführt: dieselbe Pflanze wurde (wie oben beschrieben) zuerst intensivem, dann schwächerem Licht ausgesetzt oder umgekehrt. Da im intensiven Licht die Blasen-ausscheidung lebhafter ist, ist auch die Zeit zum Auffangen einer bestimmten Gasmenge geringer. Die Analyse wurde nun nicht sofort durchgeführt, sondern das aufgesammelte Gas blieb mit der Füllflüssigkeit in der unteren trichterförmigen Erweiterung so lange in Berührung, als die Differenz der Auffangszeit bei starkem und schwachem Lichte betrug. Die Zeit, während der das Gas mit der Füllflüssigkeit in Berührung war, war also in beiden Fällen dieselbe, trotzdem war das Versuchsergebnis bei intensivem Licht stets ein höherer Sauerstoffgehalt als bei schwachem.

Wie haben wir dies nun zu erklären? Wir wollen dabei einmal von dem praktisch wohl nur äußerst selten verwirklichten, theoretisch aber einfachen Fall ausgehen, die Interzellularluft befände sich im völligen Diffusionsgleichgewicht mit dem umgebenden Wasser und dessen Gasspannung stehe ebenfalls im Gleichgewicht mit der Atmosphäre. Dann wird das Wasser bei 15° und 760 mm Druck 35 % Sauerstoff und 65 % Stickstoff absorbiert enthalten, die Interzellularluft müßte dieselbe Zusammensetzung haben wie die Atmosphäre. Wir fragen uns jetzt, was tritt ein, wenn die Pflanze plötzlich beleuchtet wird und zu assimilieren beginnt? — Es ist bekannt, daß dann sogleich im Innern infolge der Sauerstoffabscheidung in die Interzellularen ein Überdruck entsteht; wenn dieser eine bestimmte Größe erreicht hat, beginnt aus der Schnittfläche die Blasenabgabe. Würde ausschließlich die in den Interzellularen befindliche Kohlensäure verarbeitet, so würde man, da der assimilatorische Quotient 1 ist, meinen können, daß ein Überdruck gar nicht zustande kommen könnte. Nun entstammt aber sicher der größte Teil der Kohlensäure dem Wasser, gelangt von hier aus durch Diffusion zu den chlorophyllführenden Zellen und wird dort zersetzt. Zweifellos wird auch ein Teil des gebildeten Sauerstoffs ins Wasser abgeschieden, es ist aber sehr fraglich, ob diese Menge der von dort stammenden CO₂-Menge entspricht. Wenn die Pflanze sich in ruhigem Wasser befindet, so wird jedenfalls sehr bald ihre Oberfläche mit einer mit Sauerstoff gesättigten oder gar übersättigten Wasserschicht überzogen sein und die Gasabgabe wird dadurch infolge der Verringerung des Diffusionsgefälles erschwert. Die Diffusion des gelösten Sauerstoffs von dieser Oberflächenschicht in das umgebende Wasser ist ohne Zweifel

viel geringer als die Neuproduktion bei einigermaßen starker Assimilation. — Andererseits ist nun nach den Interzellularen die Gasabgabe namentlich dann erleichtert, wenn sich im Innern ein in Bewegung befindlicher Gasstrom befindet. Damit dieser zustande kommt, muß aber schon ein Überdruck vorhanden sein, der an der Schnittfläche die Blasenabgabe veranlaßt. Der wichtigste, diesen Überdruck bedingende Umstand besteht zweifellos in der verschiedenen Diffusionsgeschwindigkeit der einzelnen Gase im Wasser und den mit Wasser imbibierten Zellen. Nach Exner (1875) besteht für $N_2 : O_2 : CO_2$ in Wasser das Verhältnis der Diffusionsgeschwindigkeiten $1 : 2,3 : 54,8^1$). Der Partiärdruck der im Wasser gelösten CO_2 , der in der direkten Umgebung der Chloroplasten während der Assimilation eine Verminderung erfährt, wird infolge der hohen Diffusionsgeschwindigkeit dieses Gases sogleich wieder erhöht werden und sich, wenn die Assimilation schwach ist, konstant auf einer Höhe halten, die der des im umgebenden Wasser vorhandenen Teildrucks sehr nahe kommt. In diesem Falle wird von der in den Interzellularen befindlichen CO_2 nur wenig aufgenommen werden. Anders steht es mit dem Sauerstoff. Derselbe wird sich wegen seiner viel geringeren Diffusionsgeschwindigkeit schnell in der Umgebung der Chloroplasten anreichern. In dem an die Interzellularen direkt angrenzenden Imbibitionswasser muß somit sehr bald eine Sauerstoffspannung herrschen, welche mit dem Partiärdruck des Sauerstoffs der Interzellularluft nicht mehr im Gleichgewicht steht; es muß Sauerstoff in die letztere abgegeben werden. Eine für diese Evasion gültige Regel hat Bohr (1899) aufgestellt. Nach dessen Untersuchungen, die sich allerdings nur auf Kohlensäure beziehen, vermutlich aber auch für andere Gase Geltung haben, besteht die Beziehung

$$\gamma = \alpha \beta$$

worin β der Evisionskoeffizient ist, d. h. diejenige Anzahl ccm Gas, welche in 1 Minute durch 1 qcm Oberfläche die Flüssigkeit verläßt, wenn die Dichtigkeit des Gases (d. i. der Absorptionskoeffizient) in der Flüssigkeit gleich 1 ist. α (der Absorptionskoeffizient) ist bekanntlich die in der Volumeinheit (1 ccm) der Flüssigkeit bei 760 mm Druck gelöste Gasmenge. γ ist der Invasionskoeffizient, d. h. die Anzahl ccm Gas, die in einer Minute unter 760 mm Gasdruck durch 1 qcm Oberfläche eintritt. Beiläufig bemerkt wurde die Evasion der CO_2 aus dem Wasser in der Weise bestimmt,

1) Vgl. auch Hüfner, Wiedem. Ann., Bd. 60, 1897, S. 134.

daß über eine mit CO_2 gesättigte Wassermenge von bekanntem Volumen und bekannter Oberfläche ein CO_2 -freier Luftstrom geleitet wurde. Bohr fand für β bei 0° und 760 mm Druck 0,077, für γ unter gleichen Bedingungen 0,124. Die Gleichung gilt zweifellos auch für den Fall, daß zwischen Gas und Wasser Diffusionsgleichgewicht eingetreten ist, da letzteres darauf beruht, daß in der Zeiteinheit gleichviel Gas in entgegengesetzter Richtung die Flüssigkeitsoberfläche passiert. Dieser Gleichgewichtszustand, in dem praktisch Evasion und Invasion = 0 sind, hat nun für uns wenig Interesse.

Wir haben es ja bei dem assimilierenden *Helodea*-Sproß mit einem ständigen Ungleichgewicht zu tun. Normalerweise wird hier der Maximalwert der (direkt meßbaren) Evasion niemals erreicht, denn der würde eintreten, wenn die Interzellularluft völlig O_2 -frei wäre, was nie zutrifft. Auch der Minimalwert tritt bei dem assimilierenden abgeschnittenen Sproß nicht ein, denn in diesem Falle würde gar kein Sauerstoff an die Interzellularen abgegeben werden, mithin auch den Gasdruck hier nicht erhöhen können. Für diesen Minimalwert, der gleichbedeutend mit dem Diffusionsgleichgewicht ist, gilt nun nach dem Henryschen Gesetz die Beziehung:

$$\alpha = \frac{p}{P}$$

worin α den Absorptionskoeffizient, p die Spannung des gelösten Gases, P die des ungelösten, in der Umgebung der Flüssigkeit befindlichen ist (bei der gleichen Temperatur).

Wenn auch eine experimentelle Prüfung der Frage nicht vorliegt, so dürfte doch wohl die Annahme berechtigt sein, daß die Größe der (direkt meßbaren) Evasion proportional der Abweichung von der Größe des Diffusionsgleichgewichts zu- und abnimmt. Stellen wir uns vor, das Diffusionsgleichgewicht $\frac{p}{P} = \alpha$ würde in der Richtung größerer Evasion plötzlich dadurch gestört, daß P um den Betrag x vermindert wird, so wird offenbar die Evasion proportional der Größe $p - (P - x) \alpha$ vergrößert werden.

Wir kehren nun zu unserer ursprünglichen Betrachtung zurück. Es gilt, wie wir sahen, zu erklären, weshalb bei schwacher Assimilation der Sauerstoffgehalt der Interzellularluft kleiner ist als bei starker.

Die Gasblasen, die infolge des im Innern herrschenden Überdrucks an der Schnittfläche abgegeben werden, werden zunächst natürlich prozentualiter nur wenig mehr Sauerstoff enthalten, als in

der Interzellularluft vor dem Assimilationsbeginn enthalten war. Es werden fortgesetzt Stickstoff und Kohlensäure mitgerissen. Würden die beiden Gase nicht wieder ersetzt werden, so müßte allerdings bald ein ausschließlich aus Sauerstoffblasen bestehender Strom entstehen. Wir sehen von der Kohlensäure ab, die nur zu einem geringen Prozentsatz vorhanden ist und vermöge ihres hohen Diffusionskoeffizienten schnell wieder ersetzt werden kann. Es ist klar, daß auch der Stickstoff ersetzt werden muß, sobald der Prozentgehalt des Stickstoffes in der Interzellularluft geringer wird, als der Spannung des im Wasser gelösten Stickstoffes entspricht.

Wie Pfeffer (1871, S. 52) mit Recht hervorgehoben hat, wird ein Ausgleich der Gase (d. h. eine Annäherung an die Zusammensetzung der Interzellularluft vor der Assimilation) umso vollständiger sein können, je langsamer die Blasenabgabe, je geringer also die Geschwindigkeit des interzellularen Gasstromes ist. — Steigt die Blasenzahl zu ansehnlicher Höhe, so wird pro Zeiteinheit sehr viel Stickstoff mitgerissen. Die Interzellularluft muß also stickstoffärmer werden und relativ mehr Sauerstoff enthalten. Je geringer die Stickstoffkonzentration wird, je mehr das Diffusionsgleichgewicht gestört wird, umso stärker wird andererseits das Bestreben, den entfernten Stickstoff wieder zu ersetzen. Ein solcher Ersatz kann nur durch Evasion aus dem umgebenden Wasser erfolgen. Wir beobachten nun bald bei gleichbleibender Blasenabgabe ein konstantes Verhältnis zwischen N_2 und O_2 , von dem Moment an nämlich, in welchem die in die Interzellularen durch Evasion aus dem umgebenden Wasser eintretende N_2 -Menge ebenso groß ist als die in der gleichen Zeit mit dem Blasenstrom weggespülte. Bei starker Assimilation ist trotz des geringen Prozentgehalts an N_2 doch die absolute Menge des pro Zeiteinheit abgegebenen N_2 größer als bei schwacher. Das zeigt der gleich mitzuteilende Versuch. Nur unter diesen Bedingungen ist es auch möglich, daß eine Konstanz des Mengenverhältnisses $N_2 : O_2$ bei fortwährendem Blasenstrom erzielt wird, da eine absolut größere Menge N_2 pro Zeiteinheit in die Interzellulare nur dann diffundieren kann, wenn das Diffusionsgefälle sich vergrößert.

Ein *Helodea*-Sproß wurde von zwei 20 cm entfernt stehenden Nernstlampen beleuchtet¹⁾. Die in 12 Minuten abgeschiedene Gas-

1) Bei diesem wie bei allen Versuchen wurde natürlich dafür gesorgt, daß durch die Lampe keine Erwärmung des Versuchswassers eintrat, die das Resultat hätte trüben

menge entsprach 146 Skalenteilen des Analysenapparats. Das Gas enthielt 60,3 % Stickstoff, entsprechend 88 Skalenteilen des Analysenapparats. Darauf wurde die eine Lampe gelöscht und nach einiger Zeit (20 Min.) das Gas wieder aufgefangen und analysiert. Diesmal wurde in 12 Min. eine 62,3 Skalenteilen entsprechende Menge ausgeschieden, deren Stickstoffgehalt 69,2 % betrug und 43,1 Skalenteile einnahm.

Wir sehen hieraus also: obwohl der Stickstoffgehalt bei Beleuchtung mit schwächerem Licht von 60,3 auf 69,4 % gestiegen ist, beträgt doch die absolute unter diesen Bedingungen abgegebene N_2 -Menge nicht einmal die Hälfte der bei etwa doppelt so starker Beleuchtung abgegebenen.

Ein Rückschluß von dem N_2 -Gehalt der abgegebenen Gasblasen auf den N_2 -Gehalt der Interzellularluft und auf die Größe der N_2 -Evasion in die Interzellularen ist nun, das muß noch betont werden, nur unter einer Voraussetzung möglich, die nicht immer verwirklicht ist. Es muß die Zusammensetzung der abgeschiedenen Gasblasen unter gleichen Bedingungen eine konstante sein. Das ist immer erst einige Zeit nach der Beleuchtung mit Licht von konstanter Intensität der Fall. War die Lichtintensität und somit die Blasenanzahl pro Zeiteinheit vorher geringer, der N_2 -Gehalt der Blasenluft also höher, so wird gleich nach Einsetzen der stärkeren Beleuchtung der N_2 -Gehalt der Blasen begrifflicherweise nur um weniges geringer sein als vorher, allmählich aber bis zu einem konstanten Wert abnehmen. Die Konstanz ist erreicht, wenn durch Evasion in die Interzellularen immer ebensoviel ersetzt wird als an der Schnittfläche herausgespült wird. In unserem eben zitierten Versuch ist diese Gleichsetzung von Evasion des N_2 und Abgabe in den Gasblasen in beiden Fällen, bei höherer und geringerer Intensität, zulässig, wie aus folgendem erhellt. Bei der höheren Intensität wurden 2 Analysen in einem Abstand von 13 Minuten ausgeführt. Die erste (oben zitierte) ergab 69,2 % N_2 , die zweite 69,4 %, also einen Wert, der sehr gut mit ersterem übereinstimmt. Ehe die erste Analyse ausgeführt wurde, war die Pflanze, wie oben angegeben, 20 Min. dem gleichen Licht exponiert worden. Diese Zeit reichte also zur Erzielung der Konstanz aus. Bei der

können. Die Küvette mit der Pflanze war eingesenkt in einem großen, etwa 20 l Wasser fassenden Glaskasten, in dem die Temperatur konstant gehalten wurde. Zur Kontrolle wurde die Pflanze öfter verdunkelt, wobei der Blasenstrom sofort aufhörte.

schwächeren Beleuchtung ergaben sich im Abstand von 18 Min. die Werte 60,6 und 60,3, die auch hinreichend übereinstimmen.

Es bedarf nun kaum noch der Erwähnung, daß nach Erzielung der Konstanz (aber auch nur dann) die absolute Menge des in den Gasblasen austretenden Sauerstoffs ein direkter Ausdruck für den in der gleichen Zeit an die Interzellularen abgegebenen ist. Ebenso selbstverständlich ist es aber, daß dieser Wert nicht der Assimilationsgröße gleichgesetzt werden darf. Wie schon hervorgehoben, wird ja ein Teil des Sauerstoffs an das umgebende Wasser abgegeben und dabei handelt es sich, wie die Analyse ergibt, um Mengen, die keineswegs vernachlässigt werden dürfen.

Die Methode, deren ich mich zu diesem Nachweis bediente, habe ich bereits an anderer Stelle (Handwörterbuch der Naturwissenschaften, Bd. 7, 1912, S. 784; vgl. auch V. Grafe, Ernährungsphysiologisches Praktikum der höheren Pflanzen, Berlin 1914, S. 109) kurz angegeben. Ich kann mich daher hier auf Mitteilung des nötigsten beschränken und tue das am besten an der Hand eines Versuchs. In eine 750 ccm Wasser fassende Küvette wurden sechs unverzweigte *Helodea*-Sprosse gebracht, die eine Gesamtlänge von 64 cm hatten. Die Sprosse hatten frische Schnittflächen, aus denen Blasenströme austraten: einer stellte im Verlauf des Versuchs die Blasenabgabe ein. Das Wasser war abgestandenes, kurz vor dem Versuch gut durchgeschütteltes Leitungswasser¹⁾. Die Oberfläche wurde mit Paraffinöl überdeckt, um das Herausdiffundieren von Sauerstoff aus dem Wasser in die Atmosphäre möglichst zu verhindern. Vor und nach dem Versuch wurden bestimmte Wassermengen (etwa 2×100 ccm) abgehebert und ihr Sauerstoffgehalt nach der Methode von L. W. Winkler (Ber. d. d. chem. Ges. 1888, Bd. 21, S. 2843) bestimmt. Der Versuch dauerte 5 Stunden (12^h mittags bis 5^h nachmittags): die Küvette war an einem Westfenster dem diffusen Tageslicht ausgesetzt. Der Himmel war grau bewölkt. Vor dem Versuch enthielt das Wasser pro 100 ccm 0,88 mg O, nach dem Versuch 1,41 mg. Es hat also eine Zunahme von 0,53 mg, auf den Endwert (= 1,41 mg) berechnet demnach von 37,6 % stattgefunden. Die absolute Zunahme an O₂ in dem Wasser war somit 3,98 mg. Aus diesen und mehreren anderen Bestimmungen geht hervor, daß es sich um

1) Es ist in diesem Falle nicht möglich, 1 proz. Bikarbonatlösungen zu verwenden, da sich deren Sauerstoffgehalt mit der Winklerschen Methode (s. o.) nicht bestimmen läßt.

Werte handelt, die nicht vernachlässigt werden dürfen, wenn es darauf ankommt, die absolute Assimilationsgröße zu bestimmen. Angelstein ist daher im Unrecht, wenn er (1910, S. 35) meint, es scheidet sich aller Sauerstoff in Blasenform aus, wenn das umgebende Wasser mit Sauerstoff gesättigt¹⁾ sei. Er sagt: „Bei einer intakten Pflanze herrscht im Innern ein hoher Druck, und damit steigt die Löslichkeit des Gases, so daß trotz der Sättigung des umgebenden Wassers ein Diffusionsgefälle herrscht. Bei einer angeschnittenen Pflanze dagegen, wie sie ja bei der Blasenzahlmethode allein in Betracht kommt, herrscht im Innern der Pflanze kein wesentlich höherer Druck als außen, die Löslichkeit ist auf beiden Seiten die gleiche. Ist also das umgebende Wasser mit O₂ gesättigt, so ist das Diffusionsgefälle fast Null, aller abgespaltene Sauerstoff scheidet sich in Blasenform aus, und die Methode liefert gute Werte.“ Sehen wir einmal ganz davon ab, ob im Innern einer angeschnittenen Pflanze der Gasdruck dem Atmosphärendruck annähernd gleichgesetzt werden darf oder nicht, und nehmen wir ersteres an. so leuchtet ohne weiteres ein, daß auch dann die Bedingungen für ein Diffusionsgefälle (Invasion von O₂ in das umgebende Wasser) gegeben sein können, denn dieses hängt ja nicht vom Gesamtdruck der Interzellularluft, sondern vom Partialdruck des Sauerstoffes ab und ist auch bei schwacher Assimilation schon höher als in der Atmosphäre, mit der das Wasser im Diffusionsgleichgewicht steht. Das hat Angelstein anscheinend übersehen. — Alles das gilt indessen nur, wenn man annimmt, daß das direkt an die Interzellularen grenzende Imbibitionswasser denselben Gasegehalt hat wie das Wasser außerhalb der Pflanze. Daß das irrig ist, und daß somit Angelstein schon von falschen Prämissen ausgeht, geht aber aus der näheren Betrachtung der Versuchsbedingungen leicht hervor. Bei der Assimilation wird sich das Imbibitionswasser des Plasmas in der Umgebung der Chloroplasten sehr bald mit Sauerstoff sättigen. Damit ist gegenüber der Umgebung ein Ungleichgewicht geschaffen, und es tritt eine Diffusion nach den Orten geringerer O₂-Konzentration ein. So gelangt der O₂ auch an die die Interzellularen begrenzenden Membranen und wird hier an die Interzellularen abgegeben, sofern dort (was in der

1) Unter Sättigung kann man hier wohl nichts anderes verstehen als das Gleichgewicht des im Wasser gelösten Sauerstoffs mit dem der Atmosphäre, dessen Partialdruck $\frac{1}{5}$ Atm. beträgt.

Regel der Fall ist) der Partialdruck des Sauerstoffs so gering ist, daß die Bedingungen für eine Evasion gegeben sind. In gleicher Weise diffundiert aber der O_2 von den Produktionszentren aus nach allen anderen Richtungen, also auch in das umgebende Wasser. Oben (S. 472) wurde schon darauf hingewiesen, daß sich an der Oberfläche der Pflanze der Sauerstoff anreichern muß und hier leicht eine Übersättigung entstehen kann, namentlich bei starker Assimilation, wo die Produktion von O_2 im Verhältnis zu seiner Diffusionsgeschwindigkeit im Wasser sehr groß ist.

So erklärt sich die Zunahme des Sauerstoffs im Wasser, das (gegenüber der Atmosphäre) ursprünglich mit O_2 gesättigt ist. So erklärt es sich auch, daß selbst dann, wenn der O_2 -Gehalt des Wassers durch Einleiten von O_2 erhöht und die Wasseroberfläche mit Paraffinöl bedeckt wird, im Wasser O_2 -Zunahme beobachtet wird. Um das zu zeigen, leitete ich in eine mit abgestandenem Leitungswasser gefüllte Küvette $\frac{3}{4}$ Stunden lang aus einer Bombe Sauerstoff, in den letzten drei Minuten außerdem einen CO_2 -Strom, brachte dann sechs *Helodea*-Sprosse von 61,5 cm Gesamtlänge hinein und schloß die Oberfläche mit Paraffinöl ab. Das Wasser enthielt vor dem Versuch 2,78 mg O_2 pro 100 ccm (= 1,964 ccm O bei der Versuchstemperatur von 15^0 und 760 mm Druck). Nach 5-stündiger Versuchsdauer im diffusen Tageslicht, während der die Sprosse alle aus der Schnittfläche Gasströme abgegeben hatten, enthielt das Wasser 2,93 mg O_2 (pro 100 ccm), die absolute Gesamtzunahme betrug 0,74 mg (= 0,525 ccm bei 15^0 und 760 mm Druck).

Anhangsweise sei noch erwähnt, daß auch in Wasser, das nicht mit Paraffinöl bedeckt ist, an dessen Oberfläche also ein Diffusionsausgleich stattfinden kann, eine deutliche O_2 -Zunahme festzustellen ist, wenn *Helodea*-Sprosse, die an ihren Schnittflächen Gasblasen abgeben, darin assimilieren. Das rührt daher, daß die Diffusion des O_2 nach der Oberfläche sehr langsam vor sich geht, so daß der Ausgleich noch nicht stattgefunden hat, wenn man am Ende des Versuchs Wasser abhebert und den O_2 -Gehalt bestimmt.

Man könnte vielleicht daran denken, daß man durch das Zählen und die Volumbestimmung der ausgeschiedenen Blasen einen völlig exakten Ausdruck der Assimilationsgröße bekommen müßte, wenn man dem vom Stickstoff völlig befreiten Versuchswasser so viel Sauerstoff zuführen würde, als es unter den gegebenen Temperatur- und Druck-

verhältnissen zu fassen vermag¹⁾). Daneben müßte natürlich für eine ausreichende Kohlensäuremenge gesorgt sein. Das Versuchswasser wäre in einer eine konstante Menge CO_2 enthaltenden Sauerstoffatmosphäre aufzubewahren. Auch durch diese Versuchsanordnung kann indessen das Ziel nicht völlig erreicht werden, wie folgende Überlegung zeigt. Damit sich ein Blasenstrom entwickeln kann, muß im Innern der Pflanze (Interzellulärsystem) ein Überdruck herrschen, der groß genug ist, um die der Blasenabgabe entgegenstehenden Widerstände zu überwinden (näheres hierüber s. Abschn. 3 dieser Arbeit, S. 493). Angenommen nun, die Interzellularen enthalten reinen Sauerstoff, und das Versuchswasser stehe unter Atmosphärendruck. Der Gasstrom wird sich erst dann entwickeln, wenn in den Interzellularen ein etwas höherer als Atmosphärendruck herrscht. Nun ist nach dem Henryschen Gesetz bekanntlich die Gasmenge, welche sich bei gegebener Temperatur in der Volumeinheit einer Flüssigkeit lösen kann, dem Drucke des ungelöst bleibenden Gases proportional. Erhöht sich also der Druck des Sauerstoffs in den Interzellularen, so muß auch das die Pflanze umgebende Wasser Sauerstoff absorbieren, woraus eben folgt, daß tatsächlich nicht der gesamte bei der Assimilation produzierte Sauerstoff in die Interzellularen, sondern ein, wenn auch kleiner Teil davon an das Wasser abgegeben wird. Daran zwar, daß bei dieser praktisch allerdings nicht einfach durchzuführenden Versuchsanordnung genauere Resultate erzielt werden als mit der gewöhnlichen Zählmethode, besteht kein Zweifel.

Fassen wir kurz zusammen, was sich aus diesem Abschnitt für die praktische Verwendbarkeit der Gasblasenmethode als quantitativer Methode ergibt: Unbestritten ist der Satz, daß Zu- und Abnahme der Blasenanzahl unter völlig konstanten Außenbedingungen Zu- und Abnahme der Assimilationsgröße bedeutet. Beide Größen verändern sich aber nicht proportional, da der Sauerstoffgehalt der Gasblasen bei starkem Blasenstrom größer ist als bei schwachem. Nachdem sich gezeigt hat, daß diese Schwankungen des O_2 -Gehalts sehr beträchtliche sind, müssen wir schließen, daß die Blasenanzahl als relativer Maßstab für die Assimilationsgröße nur innerhalb sehr enger Grenzen brauchbar ist. Man kommt der Wahrheit näher, wenn man den O_2 -Gehalt der Gasblasen be-

1) Eine Übersättigung muß natürlich peinlichst vermieden werden, da dadurch ein „physikalischer“ Blasenstrom erzeugt wird.

rücksichtigt, diese also analysiert. Auch dann dürften sich aber keine exakten Vergleichswerte ergeben; da nämlich der direkt an das Wasser abgegebene Sauerstoff bei ruhigem Wasser nur langsam wegdiffundiert, so wird jedenfalls bei starker Assimilation verhältnismäßig mehr Sauerstoff an die Interzellularen abgegeben als bei schwacher¹⁾.

Um die absolute Größe der Assimilation bei verschiedenen Lichtintensitäten kennen zu lernen, ist es nötig

1. das Volumen der in der Zeiteinheit in Blasenform abgegebenen Gasmengen und deren Sauerstoffgehalt zu kennen. Bleibt die Lichtintensität konstant, so bleibt auch die Blasenzahl und der Sauerstoffgehalt konstant, es ist also nicht nötig, die gesamte während der Versuchszeit abgegebene Gasmenge zu analysieren, sondern man kann sich mit Stichproben begnügen. Wesentlich ist, wie wir oben sahen, daß die erste Analyse nicht sofort nach Beginn des Versuchs ausgeführt wird:
2. ist die Sauerstoffzunahme des Wassers in der oben angegebenen Weise titrimetrisch zu bestimmen.

2. Der Einfluß der Wasserbewegung auf die Blasenabgabe.

Über den Einfluß der Wasserbewegung auf die Blasenabgabe gibt es in der Literatur Angaben, die völlig miteinander in Widerspruch zu stehen scheinen. So geben Darwin u. Pertz (1896) an, daß unter diesen Bedingungen der Blasenstrom beschleunigt wird, während Nathansohn (1907) die Beobachtung mitteilt, „daß das Überleiten einer Lösung über ein Objekt mit nicht allzu lebhafter Blasenabgabe diese gänzlich zum Stillstand bringt“. Ehe ich zur Erklärung dieses scheinbaren Widerspruchs übergehe, will ich einige eigene Beobachtungen mitteilen.

Wenn man *Helodea*-Sprosse in einer 1proz. Kaliumbikarbonatlösung, die in der üblichen Weise mit abgestandenem destilliertem Wasser hergestellt ist, assimilieren läßt und die Lösung umrührt oder, was auf das gleiche hinauskommt, die Pflanze bewegt, so hört entweder der Blasenstrom momentan auf, um alsbald wieder — zunächst in langsamerem Tempo — einzusetzen, oder er wird vorübergehend stark verlangsamt.

1) Das gilt allerdings zunächst nur für völlig ruhiges Wasser; auf den Einfluß der Wasserbewegung komme ich im folgenden Abschnitt zu sprechen.

Alle Versuche wurden mit *Helodea canadensis* gemacht, in diffusem, während der kurzen Versuchszeit praktisch konstantem Tageslicht.

Versuch 1. 20 Blasen in 6,8 Sekunden. Wasser mit Glasstab etwas bewegt. Der Blasenstrom hört einige Sekunden auf. Sofort nach Wiederbeginn werden die aufeinanderfolgenden Zeiten, in denen 20 Blasen aufsteigen, gemessen. Es ergibt sich:

15,4 9,5 8,5 7,4 6,8 6,9 7,0 6,8 Sek.

Das Wasser wird jetzt wieder bewegt, worauf der Blasenstrom wieder einige Sekunden aufhört. Nach Wiederbeginn ergaben sich folgende Zeitwerte:

14,8 9,6 8,4 7,4 6,8

Nochmals Bewegung des Wassers. Nach Wiederbeginn des Blasenstroms:

14,2 8,5 7,6 7,2 7,0 6,8

Versuch 2. 20 Blasen in 10,1 Sekunden. Wasser bewegt. Blasenstrom setzt 1,5 Sekunden aus, nach Wiederbeginn ergeben sich pro 20 Blasen folgende Zeiten:

14,9 11,5 10,6 10,1 10,2

Wasser bewegt. 1,6 Sekunden keine Blasenabgabe. Dann:
16,0 11,6 10,9 10,9 10,4 10,3

Wasser bewegt. 1,5 Sekunden keine Blasenabgabe. Dann:
15,2 11,3 10,7 10,6 10,2 10,4

Versuch 3. 10 Blasen in 18,1 Sekunden. Wasser bewegt. 3,5 Sekunden keine Blasenabgabe. Dann:

23,0 18,6 18,1 18,0

Wasser bewegt. 6 Sekunden keine Blasenabgabe. Dann:
22,4 18,7 17,9 18,0

Wasser bewegt. 5,2 Sekunden. Keine Blasenabgabe. Dann:
23,2 19,2 18,5 18,5 18,5

Wasser bewegt. 3,5 Sekunden. Keine Blasenabgabe. Dann:
24,0 20,0 19,1 18,4 18,2 18,5

Versuch 4. 10 Blasen in 16,0 Sekunden. Wasser bewegt. 4,5 Sekunden keine Blasenabgabe. Dann:

22,5 17,5 16,5 16,1 16,6

Versuch 5. 20 Blasen in 10,5 Sekunden. Wasser bewegt. 1,9 Sekunden keine Blasenabgabe. Dann:

14,0 11,5 10,7 10,5

Wasser bewegt. 1,5 Sekunden keine Blasenabgabe. Dann:

15,9 11,0 10,2 10,2

Versuch 6. 20 Blasen in 5,5 Sekunden. Wasser bewegt. 23,2 Sekunden keine Blasen. Dann:

8,8 7,2 7,0 6,2 6,2 5,5 5,6

Wasser bewegt. 21,9 Sekunden keine Blasen. Dann:

8,5 7,2 6,2 6,2 5,7 5,6 5,7

Wasser bewegt. 21,5 Sekunden keine Blasen. Dann:

8,4 6,5 6,0 5,7 5,9 5,5 5,6

Versuch 7. 10 Blasen in 11,2 Sekunden. Wasser bewegt. 6,5 Sekunden keine Blasen. Dann:

17,0 13,3 11,7 11,2 10,8 11,2

Wasser bewegt. 8,5 Sekunden keine Blasen. Dann:

18,0 13,8 13,0 12,5 12,1 13,1 11,5 11,6 12,0

Versuch 8. 20 Blasen in 4,9 Sekunden. Wasser bewegt. Der Blasenstrom wird nicht deutlich unterbrochen, jedoch verlangsamt:

8,6 5,3 5,2 5,0 4,9

Wasser bewegt:

8,4 5,4 5,2 5,0

Wasser bewegt:

8,8 5,4 4,9

Versuch 9. 10 Blasen in 11,2 Sekunden. Wasser bewegt. 4,6 Sekunden keine Blasen. Dann:

12,5 11,2 10,9 11,1 10,9

Wasser bewegt. 7,0 Sekunden. Keine Blasen. Dann:

12,7 11,9 11,4 11,3 11,2 11,2

Versuch 10. Anstatt der KHCO_3 -Lösung wurde abgestandenes Leitungswasser genommen. 20 Blasen in 9,2 Sekunden. Wasser bewegt. 2,1 Sekunden keine Blasen. Dann:

12,4 9,7 9,2 9,1 9,2

Wasser bewegt. 2,8 Sekunden keine Blasen. Dann:
11,4 9,6 9,1

Wasser bewegt. 3,8 Sekunden keine Blasen. Dann:
10,9 9,8 9,1 9,1

Die mitgeteilten und viele andere in derselben Weise durchgeführten Versuche stehen also in Einklang mit der Angabe von Nathansohn und führten zu einem gegenteiligen Ergebnis wie die Beobachtungen von Darwin und Pertz. Die Richtigkeit der letzteren will ich damit durchaus nicht in Zweifel ziehen; wir werden gleich sehen, wie sich der Widerspruch aufklärt.

Was zunächst die Deutung meiner Versuche anlangt, so dürfte folgende Erklärung den Tatsachen gerecht werden. Es ist schon mehrfach hervorgehoben worden, daß bei der Assimilation der Sauerstoff nur zum Teil in die Interzellularen, zum andern Teil in das umgebende Wasser abgegeben wird, und daß wegen der im ruhigen Wasser langsam vor sich gehenden Diffusion die Oberfläche der Pflanze von einer mit Sauerstoff gesättigten oder übersättigten Wasserschicht überzogen sein muß. Durch die Wasserbewegung wird nun diese Schicht weggespült und durch O₂-ärmeres Wasser ersetzt. Das hat zweierlei Konsequenzen: Einmal wird momentan von dem bei der Assimilation entstehenden O₂ verhältnismäßig mehr nach außen, weniger nach den Interzellularen abgegeben. Zweitens wird von dem unter ziemlich hohem Partiärdruck stehenden O₂ der Interzellularen etwas nach außen diffundieren. Beide Momente wirken dahin, daß der Gesamtdruck der Interzellularluft erniedrigt wird, und das führt vorübergehend zum Aussetzen bzw. Verlangsamten des Blasenstroms.

Gleichzeitig werden nun durch die Wasserbewegung Bedingungen geschaffen, die gerade im entgegengesetzten Sinne wirken, den Gasblasenstrom also zu beschleunigen trachten. Wenn letzterer tatsächlich zeitweise verlangsamt wird, so rührt das nur daher, daß die verlangsamenden Faktoren die beschleunigenden überwiegen. Indem das die Oberfläche der Pflanze umgebende Wasser ersetzt wird, wird hier der O₂-Gehalt zwar herabgemindert, der CO₂-Gehalt aber erhöht. Damit wird die Assimilation und vielleicht auch der CO₂-Gehalt der Interzellularen gesteigert. Diese beiden Momente bewirken also Erhöhung des Interzellulardrucks. Wie es kommt, daß dennoch eine Unterbrechung oder Verlangsamung des Blasenstroms resultiert, ist leicht verständlich. Die Diffusions-

geschwindigkeit der CO_2 im Wasser ist ungleich viel größer (vgl. S. 473) als die des Sauerstoffs. Infolgedessen wird die verbrauchte CO_2 immer sehr schnell wieder aus dem umgebenden Wasser ersetzt werden. Auch der in den im 1. Abschnitt mitgeteilten Analysen gefundene CO_2 -Gehalt der Interzellularen beweist, daß an CO_2 kein Mangel herrscht. Wenn also die Assimilation nicht sehr intensiv ist, so wird unter den Versuchsbedingungen der bei Bewegung des Wassers stattfindende CO_2 -Ersatz und die damit zusammenhängenden Erscheinungen keine Rolle spielen, die irgendwie ins Gewicht fällt.

Es muß noch hervorgehoben werden, daß in allen obigen Versuchen der Blasenstrom sofort zum Stillstand kam, wenn die Pflanze verdunkelt wurde. Es handelte sich also immer um einen durch die Assimilation hervorgerufenen Gasstrom.

Den gegenteiligen Effekt wie in obigen Versuchen, also Erhöhung der Strömungsgeschwindigkeit bei Bewegung des Wassers, erzielt man mit Sicherheit, wenn man frisches Leitungswasser wählt. Folgende Beispiele mögen das erläutern:

Versuch 11. 20 Blasen in 10,7 Sekunden. Wasser bewegt; jetzt
20 Blasen in:

6,2 6,4 7,3 8,3 9,5 9,8 10,5 10,7 10,7 Sekunden.

Wasser bewegt:

5,7 6,2 7,2 8,0 8,4 8,7 9,8 9,5 9,5 10,1 10,5 10,5

Wasser bewegt:

6,0 6,3 7,5 7,5 8,7 9,2 9,3 10,7 10,7

Versuch 12. 20 Blasen in 13,0 Sekunden. Wasser bewegt:

8,5 10,0 11,4 12,6 13,0

Wasser bewegt:

9,8 12,2 13,1

Versuch 13. 20 Blasen in 10,2 Sekunden. Wasser bewegt:

7,8 9,4 10,5

Versuch 14. 10 Blasen in 10,7 Sekunden. Wasser bewegt:

8,5 9,5 9,6 9,6 9,9 10,8

Wasser bewegt:

8,2 8,9 9,5 9,5 9,9 9,9 (Licht ist etwas stärker geworden).

Wasser bewegt:

6,0 7,9 8,3 8,4 9,2 9,3 9,5

Versuch 15. 20 Blasen in 10,2 Sekunden. Wasser bewegt:

8,4 9,1 9,5 9,8 10,3 10,2

Wasser bewegt:

7,3 8,9 9,4 10,1 10,1

Wasser bewegt:

8,0 8,6 9,6 9,9 10,3 10,0 10,2

Wasser bewegt:

7,5 8,0 9,3 9,9 10,1 10,2

Für die Versuche 10—15 ist charakteristisch, daß nach Verdunkelung der Blasenstrom nicht gleich aufhört, sondern nur verlangsamt wird und erst nach mehr oder weniger langer Zeit zum Stillstand kommt. Hier liegt also kein reiner „Assimilationsstrom“ vor, und darin liegt auch der Grund dafür, daß der Blasenstrom nach Bewegung des Wassers nicht, wie im Versuch 1—9 verlangsamt, sondern beschleunigt wird. Die Erklärung liegt auf rein physikalischem Gebiet. Das frische Leitungswasser pflegt sich im Zimmer sehr bald mit Gasen zu übersättigen, da seine Temperatur meist beträchtlich geringer ist als die Zimmertemperatur. Eine Folge davon ist, daß sich an den Gefäßwänden und an der Oberfläche der Pflanze Gasblasen abscheiden; eine weitere die, daß die ursprünglich (bei Einbringen der Pflanze in das Wasser) unter Atmosphärendruck stehende Interzellularluft einen Zuwachs aus dem umgebenden Wasser erfährt, da dessen Gasspannung höher ist als dem Atmosphärendruck entspricht. Dieser Druckzuwachs der Interzellularluft bedingt eine gesteigerte Gasabgabe an der Schnittfläche, und da dadurch der Innendruck wieder vermindert wird, muß von neuem aus dem Wasser an die Interzellularen Gas abgegeben werden. So wird ohne Mitwirkung des Lichts der Gasblasenstrom zustande kommen können, wie das namentlich seit Devaux' Untersuchungen bekannt ist.

Überläßt man die Pflanze im Dunkeln ruhig sich selbst, so wird dieser Blasenstrom allmählich schwächer und hört schließlich auf¹⁾. Die Zeit, nach der das auftritt, hängt naturgemäß in erster

1) Es ist sehr wohl möglich, daß in stark übersättigtem Wasser der Blasenstrom im Dunkeln sehr lange anhält. Die Beobachtung Van Tieghems (1869), daß dies mehrere Stunden dauern kann, ist wohl so zu erklären. Jedenfalls ist Pantanelli (1904, S. 168) im Unrecht, wenn er meint, daß diese Angabe gewiß auf einer Täuschung beruhe. Zwar hat Van Tieghem seinen längere Zeit dem direkten Sonnenlicht ausgesetzten Pflanzen eine Wasserkühlung vorgeschaltet, es ist jedoch bei der Art der Versuchsanstellung in

Linie davon ab, wie stark das Wasser übersättigt ist. Durch denselben Faktor wird auch bestimmt, um wieviel die tatsächliche Blasenabgabe diejenige übertrifft, die dem reinen Assimilationsstrom entsprechen würde.

Indem nun das in dem übersättigten Wasser befindliche Gas die Pflanze passiert und in die Interzellularen abgegeben wird, muß sich der Gasgehalt des Wassers in der direkten Umgebung der Pflanze gegenüber weiter entfernten Wassergebieten vermindern, da der Diffusionsnachschieb im Wasser nicht so schnell vor sich geht, als daß sofort Ausgleich geschaffen würde. Der Umstand, daß es bei Anwendung größerer Wassermengen ziemlich lange dauert, bis der Punkt erreicht ist, wo der abgegebene Blasenstrom ein reiner Assimilationsstrom ist, beweist immerhin, daß die Diffusion ausreicht, um das Wasser in der direkten Umgebung der Pflanze im übersättigten Zustande zu erhalten, wenn auch hier, wie gesagt, die Übersättigung geringer ist als in weiterer Entfernung von der Pflanze. Eine Bewegung des Wassers ruft nun eine plötzliche Störung dieses Zustands hervor. Wie ohne weiteres ersichtlich, wird dadurch stärker übersättigtes Wasser in die direkte Umgebung der Pflanze gebracht, das schwächer übersättigte weggespült bzw. mit dem andern gemischt. Das muß eine Erhöhung des Blasenstroms zur Folge haben, die auch tatsächlich beobachtet wird.

Genau so wie bei Versuch 1—9 müssen unter diesen Bedingungen der CO_2 -Gehalt und damit auch die Assimilation ein wenig erhöht werden. Dieser Einfluß addiert sich hier zu ersterem, er spielt ihm gegenüber aber wohl nur eine sehr geringe Rolle.

Wenn wir die erwähnten Versuche von Darwin und Pertz mit Rücksicht auf diese Erörterungen ansehen, so werden wir, ohne fehlzugehen, annehmen dürfen, daß sie mit übersättigtem Wasser angestellt worden sind. In der Tat geben D. u. P auch bei den meisten Versuchen an, daß sie frisches Leitungswasser verwendet haben. Da wo abgestandenes Wasser benutzt wurde, war eben vermutlich die Übersättigung noch nicht gewichen, oder es spielen Temperaturveränderungen mit, die sie von neuem herbeigeführt hat. Es ist ja klar, daß man denselben Effekt erzielen muß, wenn man ge-(aber nicht über-)sättigtes Wasser nimmt, das man etwas erwärmt. Ich habe auch unter diesen Bedingungen Versuche ge-

hohem Grade zweifelhaft, ob diese ausgereicht hat, einer Temperatursteigerung vorzubeugen.

macht, die ganz der Erwartung entsprechend ausgefallen sind. In praktischer Beziehung erhellt daraus zugleich, daß man bei den Versuchen mit peinlichster Sorgfalt darauf achten muß, daß sich die Temperatur des Versuchswassers konstant hält. Schon eine Erwärmung um $0,2^{\circ}$ pflegt die Gleichmäßigkeit der Resultate zu beeinflussen.

Darwin und Pertz geben auch bereits der Meinung Ausdruck, daß die von ihnen beobachtete Erscheinung ein rein physikalisches Phänomen ist und führen als Beweis dafür an, daß man bei Pflanzen, die im Dunkeln die Blasenabgabe eingestellt haben, wieder einen Blasenstrom erzeugen kann, wenn man das Wasser bewegt. Solche Versuche gelingen in der Tat ohne Schwierigkeit, wenn das Wasser mit Gasen übersättigt ist. Auch die Annahme von Darwin und Pertz, daß es sich um Diffusionsvorgänge handelt, ist ganz richtig; wie sie sich das im einzelnen vorstellen, geben sie allerdings nicht näher an.

Ich kann noch hinzufügen, daß man die Erscheinung auch bei abgetöteten Pflanzen beobachten kann, wenn man z. B. Wasser wählt, in das längere Zeit aus einer Bombe Kohlensäure eingeleitet worden ist¹⁾. Unter diesen Bedingungen kann bei der lebenden Pflanze der „physikalische Blasenstrom“ so stark sein, daß der Assimilationsstrom demgegenüber fast verschwindet und man im Hellen und Dunkeln nur geringe Unterschiede der Blasenzahl beobachtet²⁾. In einem Versuch, im welchem das Wasser mit CO_2 stark angereichert und mit Paraffinöl überdeckt³⁾, die Pflanze durch Zugabe einiger Sublimatkristalle abgetötet war, habe ich den „physikalischen Blasenstrom“ volle 15 Tage beobachten können. Bei jedesmaliger Bewegung des Wassers trat Verstärkung des Stromes ein; gegen Ende der Versuchszeit wurde er langsamer und hörte schließlich auf; auch dann war es während einiger Zeit noch möglich, ihn wieder hervorzurufen, wenn das Wasser bewegt wurde.

1) Ähnliche Beobachtungen hat schon Van Tieghem (1869, S. 531) gemacht.

2) Es ist möglich, daß der hohe CO_2 -Gehalt des Wassers eine narkotische Wirkung auf die Pflanze ausübt und die Assimilation hemmt. Aus den vorliegenden, ziemlich zahlreichen Untersuchungen über den Einfluß verschiedener CO_2 -Spannung auf die Assimilation geht jedenfalls hervor, daß die letztere mit zunehmendem CO_2 -Gehalt zuerst ansteigt, dann aber wieder sinkt.

3) Obwohl Paraffinöl Kohlensäure absorbiert, bildet es doch einen ganz guten Abschluß, da die Absorption sehr langsam vor sich geht.

Die Pflanze hatte schon wenige Tage nach der Vergiftung völlig bleiches Aussehen angenommen.

Ich muß es dahingestellt sein lassen, ob die obige Erklärung ausreicht, um in diesem besonderem Falle die auffallend lange Gasabgabe restlos zu erklären. Vielleicht spielen hier noch besondere Tatsachen mit, die sich noch nicht übersehen lassen. Mit dem zuletzt von Ohno (1910) und Ursprung (1912) näher behandelten Phänomen der Gasausscheidung aus Blättern hat die Erscheinung jedenfalls nichts zu tun, da die Versuchsbedingungen dort völlig andere sind.

Für die Praxis ergibt sich aus dem Versuch die Lehre, daß man mit dem Einleiten von Kohlensäure in das Versuchswasser sehr vorsichtig sein muß, wenn es sich darum handelt, zu demonstrieren, daß der Assimilationsstrom im Dunkeln aufhört. Vorsichtiges Einblasen von CO_2 -reicher Luft schadet zwar nichts, ist im Gegenteil, wenn CO_2 -armes Wasser vorliegt, förderlich, längeres Einleiten von CO_2 , etwa aus einer Bombe, muß aber vermieden werden.

Daß sich die Gasblasenmethode für die Untersuchung des Einflusses hoher CO_2 -Spannungen auf die Assimilation wenig eignet, dürfte aus dem Gesagten ohne weiteres hervorgehen. Das läßt sich auch aus den Angaben Pantanellis (1904) ersehen, der sich der Methode zu diesem Zwecke bediente. Pantanelli hat u. a. auch festgestellt, daß bei starker CO_2 -Zufuhr die ausgeschiedenen Blasen prozentualiter sehr viel CO_2 enthalten. Er teilt trotzdem einige Versuchsreihen mit, in denen es „unter Vornahme gewisser Maßregeln gelang, schöne Kurven der CO_2 -Einwirkung bei verschiedener Lichtintensität zu gewinnen, ehe der physikalische Strom in Tätigkeit trat (S. 194).“ Welche Maßregeln das sind, wird leider nicht angegeben. Nach meinen Erfahrungen erscheint es mir sehr zweifelhaft, ob es möglich ist, mit *Helodea*-Sprossen in kohlensäurereichem Wasser zu arbeiten, ehe der physikalische Strom in Tätigkeit tritt. Angaben darüber, wann das geschieht, werden nicht gemacht. Infolge der sehr schnellen Diffusion der Kohlensäure tritt letzterer jedenfalls sehr bald ein. — Übrigens ist es auch Pantanelli aufgefallen, daß durch Stöße (beim Verdunkeln usw.), also durch Bewegung der Pflanze oder des Wassers der Blasenstrom bei starkem CO_2 -Gehalt erhöht wird. Er vermutet, daß dies durch „Aufführen der eingeschlossenen Gase“ bewirkt wird (S. 197). Diese Vermutung erledigt sich wohl durch die

obigen Erörterungen (S. 486 dieser Arbeit). Aus der Bemerkung geht zugleich hervor, daß Pantanelli mit Pflanzen gearbeitet hat, die im Dunkeln den Blasenstrom nicht eingestellt haben.

Es soll mit dem Vorstehenden nicht gesagt sein, daß die Gasblasenmethode für das Studium des Einflusses der CO_2 -Konzentration auf die Assimilation unter allen Umständen untauglich sei. Wenn es sich um eine konstante CO_2 -Menge im Versuchswasser handelt, so kann der physikalische Strom als konstanter Faktor eingesetzt werden und die gefundenen Werte sind untereinander vergleichbar. Zu vermeiden ist dabei allerdings jede Erschütterung der Pflanze, die bei Entfernung und Annäherung an die Lichtquelle kaum zu umgehen ist. Wenn die Wirkung verschiedener CO_2 -Konzentrationen verglichen werden sollen, so kann der physikalische Strom natürlich nicht als Konstante gesetzt werden. In diesem Falle muß er mindestens für jede Konzentration ermittelt und als Korrektur angebracht werden, was Pantanelli versäumt hat.

3. Die Unterbrechung des Blasenstroms durch zeitweilige Verdunkelung und der Wiederbeginn desselben.

Wenn man den Blasenstrom eines assimilierenden *Helodea*-Sprosses durch plötzliche Verdunkelung unterbricht und nach einiger Zeit mit derselben Lichtintensität wieder beleuchtet, so setzt die Blasenabgabe nicht sofort wieder ein. Der Wiederbeginn erfolgt vielmehr um so später, je länger die vorübergehende Verdunkelung ist. Voraussetzung dabei ist natürlich, daß der Blasenstrom am Licht ein reiner Assimilationsstrom ist, der bei Verdunkelung sofort zum Stillstand kommt. Ehe ich versuche, die Erscheinung zu erklären, will ich einen Teil der Versuche mitteilen, die obigen Satz beweisen. Da sie alle übereinstimmend ausfielen, sehe ich von einer Wiedergabe sämtlicher Protokolle ab.

Als Lichtquelle diente bei Versuchen, die nur kurze Zeit dauerten, das diffuse Tageslicht, sofern es sich als gleichmäßig genug erwies, also nur dann, wenn der Himmel völlig wolkenfrei oder von einem gleichmäßigen Wolkenschleier bedeckt war. Als beste Kontrolle für die Konstanz des Lichtes diente die Blasenanzahl selbst, die häufig kontrolliert wurde. Außerdem verwandte ich zwei Auerbrenner. Um die infolge der Schwankungen des Gasdrucks eintretenden Intensitätsänderungen des Lichtes auszuschalten,

war den Brennern ein Gasdruckregulator (nach Moitessier) vorgeschaltet, der die Lichtschwankungen praktisch völlig ausgleicht. Einer Erwärmung des Versuchswassers war natürlich durch geeignete Kühlung vorgebeugt. Versuchsobjekt war *Helodea canadensis*.

Versuch 1. 20 Blasen in 4,8 Sekunden.

Dauer der Verdunkelung in Sekunden	20 ¹⁾	20	80	180	300	600
Zeit bis zum Beginn des Blasenstroms nach Wiederbelichtung; in Sekunden	4,1	4,0	9	13,2	17,2	25,8

Versuch 2. 20 Blasen in 5,4 Sekunden.

Dauer der Verdunkelung in Sekunden	20	20	40	40	80	300	300	600
Zeit bis zum Beginn des Blasenstroms nach Wiederbelichtung; in Sekunden	8	8,2	13,2	13,0	18,2	60,0	61,0	93,5

Versuch 3. 20 Blasen in 8,0 Sekunden.

Dauer der Verdunkelung in Sekunden	15	15	30	30	60	60	30	120	15	15	15
Zeit bis zum Beginn des Blasenstroms nach Wiederbelichtung; in Sekunden	12,6	12,6	21,5	20,7	35,5	33,2	20,3	51,2	12,2	11,6	11,8

Versuch 4. 20 Blasen in 6,5 Sekunden.

Dauer der Verdunkelung in Sekunden	15	15	30	30	30	15	30	60	60
Zeit bis zum Beginn des Blasenstroms nach Wiederbelichtung; in Sekunden	10,2	10,2	17,7	18,2	18,5	10,8	17,2	28,6	27,9

1) Aus Gründen, die erst im folgenden auseinandergesetzt werden können, sind die Werte für die Zeiten des Wiederbeginns des Gasstroms nur dann direkt miteinander vergleichbar, wenn der Sproß zwischen den einzelnen Dunkelperioden mehrere (mindestens 3) Minuten normal assimiliert.

Versuch 5. 20 Blasen in 16,2 Sekunden.

Dauer der Verdunkelung in Sekunden	30	60	60	60	30	120	30	120	30	120
Zeit bis zum Beginn des Blasenstroms nach Wiederbeleuchtung; in Sekunden	6,2	9,6	9,8	10,0	6,1	14,2	5,9	14,5	6,1	15,0

Versuch 6. 20 Blasen in 8,5 Sekunden.

Dauer der Verdunkelung in Sekunden	30	30	60	960	30	3600
Zeit bis zum Beginn des Blasenstroms nach Wiederbeleuchtung; in Sekunden	6,5	6,9	11,5	73,5	6,5	139,5

Versuch 7. 20 Blasen in 6,7 Sekunden.

Dauer der Verdunkelung in Sekunden	30	120	30	240	30	480	30	30	960	30	30	1920	30	30	60
Zeit bis zum Beginn des Blasenstroms nach Wiederbeleuchtung	14,5	38,6	14,5	72,4	15,0	110,8	15,7	15,1	164,0	15,8	15,5	213,5	16,5	16,3	25,4

Aus diesen Versuchen geht, wie oben bemerkt, hervor, daß der Beginn der Gasblasenabgabe nach Beleuchtung um so später einsetzt, je länger die vorausgehende Verdunkelung war. Die nähere Durchsicht der Zahlen zeigt zugleich, daß keineswegs eine Proportionalität zwischen der Dauer der Verdunkelung und der Zeit bis zum Wiederbeginn des Gasstroms besteht. Letztere ist vielmehr relativ um so kürzer, je länger die vorausgehende Dunkelperiode gewesen ist. Es scheint, als nähern sich die Werte der Reihe II langsam einer konstanten Größe, die bei einer gewissen, ziemlich langen Dauer der vorausgehenden Verdunkelung erreicht wird, so daß dann eine weitere Verlängerung dieser Verdunkelungszeit ohne Einfluß auf die Zeit des Wiederbeginns des Gasstroms wäre. Ich habe versucht, die Verdunkelungszeit, bei der dieser maximale Wert für die Zeit des Wiederbeginns erreicht ist, festzustellen, bin dabei aber leider auf bisher unüberwindliche Schwierigkeiten gestoßen. Nach zwei Stunden ist sie sicher noch nicht erreicht. Wenn man die Versuche längere Zeit fortsetzt und lange

Dunkelperioden zwischenschaltet, so zeigt sich nur zu oft, daß die Pflanze schließlich pro Zeiteinheit nicht mehr die gleiche Zahl Gasblasen abgibt wie zu Beginn des Versuchs; die gewonnenen Zeitwerte lassen sich also nicht mehr vergleichen. Sehr leicht verändert sich unter diesen Umständen die Größe der Blasen, was auf eine, durch irgendwelche unkontrollierbaren Einflüsse hervorgerufene Veränderung der Schnittfläche hindeutet.

Zur Erklärung der Erscheinung gehen wir von folgender einfacher Betrachtung aus. Damit an der Schnittfläche Blasen abgegeben werden, muß sich die Interzellularluft unter Überdruck befinden, denn es müssen erstens die Reibungswiderstände, die dem Blasenaustritt entgegenstehen, überwunden werden, zweitens das Gewicht der kapillaren Wassersäule, die an der Schnittfläche in die Interzellularkanäle eindringt, wenn innen Atmosphärendruck herrscht, drittens der Druck der über der Schnittfläche befindlichen Wassersäule, der naturgemäß um so größer ist, je tiefer die Schnittfläche unter dem Wasserspiegel liegt. Die beiden letzteren Größen lassen sich leicht berechnen. Wir bezeichnen die Entfernung der Schnittfläche des *Helodea*-Sprosses von der Wasseroberfläche mit h , den Radius des kapillaren Interzellulargangs, aus dem die Gasblasen austreten, mit r , den Atmosphärendruck mit P , den Druck in den Interzellulargängen mit P' und das spezifische Gewicht des Wassers mit s . Dann gilt folgende Beziehung:

$$P \cdot r^2 \pi + h s r^2 \pi + \frac{2 \alpha}{s \cdot r} \cdot s \cdot r^2 \pi = P' \cdot r^2 \pi,$$

worin $h s r^2 \pi$ das Gewicht des über der Kapillaröffnung liegenden Wasserzylinders ist, $\frac{2 \alpha}{s \cdot r} \cdot s \cdot r^2 \pi$ das Gewicht des in den Interzellulargang infolge der Kapillarität eingedrungenen Wasserzylinders. In letzterem Ausdruck ist α eine Konstante, die gewöhnlich Oberflächenspannung genannt wird: der Ausdruck $\frac{2 \alpha}{s}$ wird auch als a^2 bezeichnet, und diese Größe ist die Kapillaritätskonstante oder spezifische Kohäsion. Sie ist definitionsgemäß die Steighöhe einer gegebenen Flüssigkeit in einer Röhre vom inneren Durchmesser 1. Nach dem Gesetz von Jurin ist nun die Steighöhe einer Flüssigkeit in einer Kapillarröhre dem Radius der letzteren umgekehrt proportional. In unserem Falle hätten wir also für die Steighöhe zu setzen $\frac{a^2}{r} = \frac{2 \alpha}{s \cdot r}$ und das Gewicht des kapillar aufgesaugten

Zylinders wäre $\frac{2}{s} \frac{\alpha}{r} \cdot s \cdot r^2 \pi = 2 \alpha \cdot r \pi$. Aus obiger Gleichung ergibt sich für P' :

$$P' = P + hs + \frac{2 \alpha}{r}.$$

Davon sind s und die Konstante α bekannt, P , h und r direkt meßbar. Für letztere Größe fand ich als Durchschnittswert etwa 0,12 mm.

Bei einer Temperatur von 16° ist für Wasser $\alpha = 7,45$ mg/mm. Nehmen wir den Druck P zu 760 mm Hg an, und setzen wir voraus, daß die Schnittfläche der Pflanze sich 30 mm unter der Oberfläche befinde und $r = 0,12$ mm betrage, so ergibt sich für P' in mm Hg ausgedrückt

$$P' = 771,3.$$

Dieser Berechnung liegt die (gewiß berechnete) Annahme zugrunde, daß die Wandung des kapillaren Interzellularkanals von Wasser vollständig benetzbar ist, daß also der Randwinkel der aufgesaugten Wassersäule = 0 ist.

Sobald nun eine assimilierende Pflanze verdunkelt wird, muß der Überdruck in dem Interzellularsystem zurückgehen. Das geschieht durch Diffusion der Gase in das umgebende Wasser: parallel damit geht natürlich die kapillare Aufsaugung von Wasser an der Schnittfläche. Man könnte nun meinen, daß der Ausgleich ziemlich schnell vor sich gehen müßte, und daß daher schon nach relativ kurzer Verdunkelung die Zeit des Wiederbeginns des Gasstroms bei darauffolgender Belichtung einen konstanten Wert erreichen müßte. Das ist, wie wir sahen, nicht der Fall. Bei näherem Zusehen ergibt sich auch sofort, daß die Diffusion nicht etwa aufhört, wenn der Gasdruck im Innern im Gleichgewicht mit dem Außendruck steht, sondern daß sie weitergehen muß, bis im Innern ein Unterdruck entsteht. Das erhellt ohne weiteres, wenn man bedenkt, daß der Innendruck sich aus mehreren Partiärdrücken zusammensetzt, und die Diffusion der Gase eines Gemischs unabhängig voneinander, proportional dem Gefälle der Partiärdrucke vor sich geht. Nach lebhafter Assimilation ist ja der Partiärdruck des Sauerstoffs, verglichen mit dem in der Atmosphäre (und im umgebenden Wasser, das bezüglich seines Gasgehalts als mit der Atmosphäre im Gleichgewicht befindlich angenommen werden soll) sehr hoch, der des Stickstoffs sehr gering. Es muß also Sauerstoff nach außen, in das umgebende Wasser, Stickstoff in um-

gekehrter Richtung diffundieren. Da nun ferner, wie wir bereits in Abschnitt I (S. 473) sahen, die Diffusionsgeschwindigkeit des Sauerstoffs erheblich größer ist als die des Stickstoffs, so wird für Sauerstoff der Gleichgewichtszustand früher erreicht sein als für den Stickstoff, d. h. es wird in dem Gasgemisch so lange Unterdruck herrschen müssen, bis der Ausgleich auch für den Stickstoff ein vollständiger geworden ist. Man sollte daher erwarten, daß die Kurve für die Zeit des Wiederbeginns des Blasenstroms nach verschieden langer Verdunkelung, ehe sie in eine gerade Linie übergeht, eine Senkung unterhalb dieser Geraden erfährt. Ich habe dies aus obigen Gründen im Versuche leider nicht feststellen können.

Fassen wir das eben Gesagte zusammen, so können wir wohl sagen, daß die herangezogenen physikalischen Momente völlig ausreichen, um das Ergebnis der Versuche 1—7 (S. 491 ff.) zu erklären; es bedarf jedenfalls nicht notwendigerweise der Annahme, die vielleicht auf den ersten Blick nahe liegen könnte, daß die Pflanze durch Verdunkelung in ihrer physiologischen Beschaffenheit beeinflusst wird, derart, daß ihre Assimilationsfähigkeit nach Wiederbeleuchtung anfangs eingeschränkt ist und erst allmählich regeneriert wird (und zwar umso langsamer, je länger die vorausgehende Dunkelperiode war). Ausgeschlossen ist freilich die letztere Annahme nicht; für sehr lange Verdunkelung ist es sogar sehr wahrscheinlich, wenn nicht sicher, daß derartige Schädigungen eintreten. Das eine allerdings ist immer im Auge zu behalten: der Mangel der Blasenabgabe ist kein Zeichen dafür, daß die Pflanze nicht assimiliert. Wenn die Assimilation so gering ist, daß der in den Interzellularen entstehende Überdruck nicht ausreicht, um die oben genannten Widerstände zu überwinden, so werden eben keine Blasen aus der Schnittfläche abgegeben. Wenn demnach, wie das nach Verdunkelung aus den auseinandergesetzten Gründen der Fall ist, in den Interzellularen ein Unterdruck entsteht, so muß dieser, wenn die Assimilation wieder einsetzt, erst überwunden werden, es muß also einige Zeit vergehen, ehe der Blasenstrom beginnt.

Zur Illustration der obigen Erklärung dienen nun noch eine Reihe von Versuchen, die ich hier folgen lassen will. Wenn man nämlich Dunkelperioden von gleicher Länge (z. B. 30 Sekunden) sehr schnell aufeinanderfolgen läßt, etwa mit einer Unterbrechung, die gerade genügt, um den Wiederbeginn der Blasenabgabe und deren Einstellung auf die ursprüngliche Höhe zu konstatieren, so beobachtet man die merkwürdige Erscheinung, daß die Zeit bis

zum Wiederbeginn des Gasstroms immer kürzer wird, bis sie schließlich einen annähernd konstanten, minimalen Wert erreicht. Als Beweis hierfür dienen die folgenden Versuchsreihen:

Versuch 8. 20 Blasen in 6,1 Sekunden. Jeweilige Dauer der intermittierenden Verdunkelung 30 Sekunden. Zeit bis zum Wiederbeginn des Blasenstroms (in Sekunden):

5,0; 4,3; 4,2; 3,5; 2,9; 2,2; 2,3; 2,1; 2,1; 2,0.

Nachdem der Wert 2,0 Sekunden erreicht war, wurde die Pflanze nicht sofort wieder verdunkelt, sondern ununterbrochen 5 Minuten beleuchtet. 20 Blasen (wie vorher) in 6,1 Sekunden. Darauf wieder intermittierende Verdunkelung von 30 Sekunden. Zeit bis zum Wiederbeginn des Blasenstroms: 3,5; 2,9; 2,7; 2,1; 1,8.

Versuch 9. 20 Blasen in 10,9 Sekunden. Dunkelperiode 30 Sekunden. Zeit bis zum Wiederbeginn des Blasenstroms (in Sekunden):

17,0; 15,2; 16,0; 15,0; 15,0; 14,5; 13,4; 13,5; 13,5; 13,4; 12,2; 12,0.

Versuch 10. 20 Blasen in 7,0 Sekunden. Dunkelperiode 30 Sekunden. Zeit bis zum Wiederbeginn des Blasenstroms:

13,6; 12,0; 10,1; 9,9; 8,9; 8,5; 8,5; 8,4.

Von jetzt ab 5 Minuten ununterbrochen beleuchtet. 20 Blasen in 6,8 Sekunden. Darauf wieder je 30 Sekunden intermittierend verdunkelt. Zeit bis zum Wiederbeginn des Blasenstroms:

14,0; 13,4; 11,8; 11,0; 10,2; 9,8; 9,5; 9,6; 9,6; 9,4; 9,3; 9,3; 9,5; 9,5.

Jetzt 7 Minuten ununterbrochen beleuchtet. 20 Blasen in 6,8 Sekunden. Dann wieder je 30 Sekunden intermittierend verdunkelt. Zeit bis zum Wiederbeginn des Blasenstroms:

14,2; 13,5; 12,9; 11,7; 10,8; 10,3; 10,4; 10,3; 10,1; 10,1; 9,8.

Versuch 11. 20 Blasen in 8,5 Sekunden. Dunkelperiode 30 Sekunden. Zeit bis zum Wiederbeginn des Blasenstroms:

29,5; 27,6; 26,5; 25,8; 24,8; 24,8; 23,5; 22,3.

Jetzt 2 Minuten ununterbrochen beleuchtet. 20 Blasen in 8,2 Sekunden. Dann wieder je 30 Sekunden intermittierend verdunkelt. Zeit bis zum Wiederbeginn des Blasenstroms:

22,9; 22,9; 21,9; 21,0; 21,1; 20,2.

Andere, in ähnlicher Weise durchgeführte Versuche ergaben das gleiche Resultat.

Wenn wir uns nun nach der Erklärung dieser eigenartigen Erscheinung fragen, so könnte man vielleicht zunächst daran denken, daß eine Art Adaptation der Pflanze vorliegt, etwa in der Weise, daß die Assimilation, die nach einmaliger Verdunkelung nicht sofort in voller Stärke einsetzt, nach mehrmaliger Wiederholung der Verdunkelung sogleich mit der der Lichtstärke entsprechenden Intensität beginnt, wodurch ein früheres Eintreten des Blasenstroms bedingt wäre. Eine solche Annahme ist jedoch von vornherein nicht sehr wahrscheinlich. Wenigstens liegen m. W. bisher keinerlei Tatsachen vor, aus denen zu schließen wäre, daß eine so kurze Verdunkelung von 30 Sekunden nach erstmaliger Einwirkung den Wiederbeginn der Assimilation erheblich beeinflußt; es wäre eher anzunehmen, daß das nach häufiger Wiederholung der Verdunkelung im Sinne einer Verringerung der Assimilation geschieht, und danach sollte man vermuten, daß sich in diesem Falle die Zeit bis zum Wiederbeginn des Gasstroms eher verlängere als daß sie sich verkürzt. Wie schon oben angedeutet, gewinnen wir eine völlig ungezwungene Erklärung für den Ausfall der Versuche, wenn wir an die geschilderten Diffusionsverhältnisse anknüpfen. Gehen wir von der ersten Dunkelperiode aus, so werden sich während der 30 Sekunden die Partialdrucke des Sauerstoffs und Stickstoffs der Interzellularluft in der Weise verändern, daß ersterer ab-, letzterer zunimmt. Sobald nach darauffolgender Belichtung die Assimilation wieder einsetzt, erhöht sich der Sauerstoffdruck wieder, und die Blasenabgabe beginnt in dem Augenblick, in dem der Gesamtdruck der Interzellularluft die Höhe erreicht, die er vor der ersten Verdunkelung hatte. Da während der Verdunkelung die Interzellularluft stickstoffreicher geworden ist, wird jetzt anfangs ein stickstoffreicheres und sauerstoffärmeres Gas ausströmen. Erst allmählich reichert es sich wieder zur ursprünglichen Höhe an Sauerstoff an (s. hierüber Abschnitt 1, S. 476). Soweit kommt es aber in unserem Versuch nicht, da sehr bald nach Beginn der Blasenabgabe von neuem 30 Sekunden verdunkelt wird. Das Gasgemisch ist also bei Beginn der zweiten Verdunkelung sauerstoffärmer und stickstoffreicher als bei Beginn der ersten, dasselbe gilt für die dritte Verdunkelung im Vergleich zur zweiten, für die vierte im Vergleich zur dritten usw. Das Diffusionsgefälle für beide Gase wird dabei immer geringer, damit auch die pro Zeiteinheit diffundierenden Gasmenngen und schließlich werden während der kurzen Zeit von 30 Sekunden nur noch sehr geringe Diffusionsänderungen statt-

finden. Wir verstehen so, weshalb nach wiederholter Verdunkelung die Zeit bis zum Wiederbeginn des Blasenstroms kürzer wird. Dieser Wiederbeginn tritt ein, wenn der Gesamtdruck des interzellularen Gasmisches eine bestimmte Höhe erreicht, und diese Höhe wird umso früher erzielt, je höher der Druck am Ende der jeweiligen Dunkelperiode war. Diese letztere Druckhöhe hängt nun ab von der Verminderung des Drucks während der Verdunkelung, und die Verminderung wiederum muß umso größer sein, je höher der Partialdruck des Sauerstoffs bei Beginn der Verdunkelung war. Dieser ist aber, wie wir sahen, am höchsten vor der ersten Verdunkelung und nimmt von Dunkelperiode zu Dunkelperiode etwas ab. Dazu kommt, daß der Stickstoffgehalt von Dunkelperiode zu Dunkelperiode etwas zunehmen muß, was eben bewirkt, daß der Gesamtdruck am Ende der späteren Dunkelperioden höher ist als am Ende der ersten. Demnach muß die Zeit bis zum Wiederbeginn des Gasstroms nach wiederholter Verdunkelung abnehmen und sich, wie auch leicht einzusehen ist, langsam einem konstanten Wert nähern.

Wenn diese Ausführungen richtig sind, so muß sich die Veränderung der Interzellularluft auch auf analytischem Wege feststellen lassen. Das ist auch der Fall, wie folgender Versuch beweist. Ein *Helodea*-Sproß gab in 9,0 Sekunden 20 Blasen ab. (Beleuchtung 2 Auerbrenner. Gasdruckregulator. Kühlung. Die Temperatur des Versuchswassers schwankte zwischen 21° und $21,05^{\circ}$ C.) Das aufgefangene Gas enthielt (nach Abrechnung der CO_2) $37,74\%$ O_2 und $62,26\%$ N_2 . Der Sproß wurde dann intermittierend 16mal je 30 Sekunden verdunkelt, wobei die Zeit bis zum Wiederbeginn des Gasstroms von 12,5 Sekunden bis 7,5 Sekunden abnahm. Dann wurde, um die Zusammensetzung der Interzellularluft im gleichen Sinne weiter zu ändern, zweimal je 2 Minuten verdunkelt. Wiederbeginn des Blasenstroms nach 20 resp. 20,7 Sekunden. Darauf wiederum Verdunkelung von 30 Sekunden (zweimal). Wiederbeginn nach 6,8 bzw. 6,3 Sekunden. Dann wurde das ausströmende Gas sofort analysiert. Es ergaben sich $31,04\%$ O_2 und $68,96\%$ N_2 , also Abnahme des O_2 -Gehalts um $17,8\%$ (auf den Anfangsgehalt an O_2 berechnet). Der Sproß wurde dann sich selbst überlassen und assimilierte in gleicher Stärke weiter. Nach 15 Minuten wurde nochmals analysiert. Der O_2 -Gehalt betrug jetzt $36,94\%$, war also fast bis zur ursprünglichen Höhe gestiegen.

Zum Überfluß mögen hier noch ein paar Versuche Erwähnung finden, die eine Modifikation der Versuche 1—7 (S. 491 f.) darstellen. Sie unterscheiden sich von letzteren darin, daß Licht von verschiedener Intensität angewandt wurde.

Versuch 12. Diffuses Tageslicht. Wolkenfreier Himmel.

20 Blasen in 16,9 Sekunden. 30 Sekunden verdunkelt. Wiederbeginn des Blasenstroms nach 7,1 Sekunden.

Der *Helodea*-Sproß wird jetzt durch einen schräg vorgehaltenen dunklen Schirm beschattet. 20 Blasen in 24,1 Sekunden. 30 Sekunden verdunkelt. Wiederbeginn nach 9,9 Sekunden. Verdunkelung nach 2 Minuten wiederholt. Wiederbeginn nach 9,4 Sekunden.

Beschattung entfernt. 20 Blasen in 18,1 Sekunden. 30 Sekunden verdunkelt. Wiederbeginn nach 7,2 Sekunden. Verdunkelung nach 2 Minuten wiederholt. Wiederbeginn nach 6,8 Sekunden.

Nochmals beschattet. 20 Blasen in 27 Sekunden. 30 Sekunden verdunkelt. Wiederbeginn nach 10,7 Sekunden. Verdunkelung nach 2 Minuten wiederholt. Wiederbeginn nach 10,2¹⁾ Sekunden.

Versuch 13. Diffuses Tageslicht. Wolkenfreier Himmel.

20 Blasen in 5,0 Sekunden. 30 Sekunden verdunkelt. Wiederbeginn nach 9,0 Sekunden. Verdunkelung nach 3 Minuten wiederholt. Wiederbeginn nach 9,2 Sekunden. Beschattet. Jetzt 20 Blasen in 7,5 Sekunden. 30 Sekunden verdunkelt. Wiederbeginn nach 15,7 Sekunden. Verdunkelung nach 3 Minuten wiederholt. Wiederbeginn nach 15,2 Sekunden.

Beschattung entfernt. 20 Blasen in 5,1 Sekunden. 30 Sekunden verdunkelt. Wiederbeginn nach 8,9 Sekunden.

Versuch 14. Diffuses Tageslicht. Wolkenfreier Himmel.

20 Blasen in 11,7 Sekunden. 30 Sekunden verdunkelt. Wiederbeginn nach 5,4 Sekunden. Verdunkelung nach 3 Minuten wiederholt. Wiederbeginn nach 5,2 Sekunden. Beschattet. Jetzt 20 Blasen in 29,0 Sekunden. 30 Sekunden verdunkelt. Wiederbeginn nach 15,7 Sekunden. Verdunkelung nach 3 Minuten wiederholt. Wiederbeginn nach 15,2 Sekunden.

1) Obwohl in diesem Versuch die zweite Verdunkelung in allen Fällen von der ersten durch einen Zeitraum von 2 Minuten getrennt war, erfolgte doch der Wiederbeginn des Blasenstroms früher als nach der ersten, ein Zeichen, daß 2 Minuten noch nicht ausreichen, um die Zusammensetzung der Interzellularluft zu regulieren.

Aus diesen 3 Versuchen geht hervor, daß bei schwächerer Lichtintensität der Wiederbeginn des Blasenstroms nach einer vorübergehenden Verdunkelung von 30 Sekunden verzögert wird. Das Ergebnis war vorauszusehen, denn es ist ohne weiteres klar, daß bei geringer Lichtintensität der Druck in dem Interzellulärsystem infolge der geringeren Sauerstoffproduktion langsamer zunimmt. Als Maßstab für die Assimilationsgröße bietet die Zeit des Wiederbeginns bei verschiedener Lichtintensität gegenüber der einfacheren Blasen-zählung keine Vorteile, da das Verhältnis dieser Zeiten bei verschiedenen Lichtintensitäten etwa dasselbe ist wie das Verhältnis der Blasen-zahlen. In dieser Hinsicht ist also die Methode mit ebenso großen Fehlern behaftet wie die Blasen-zählmethode, über die im Abschnitt I näheres mitgeteilt worden ist.

Noch eine, unter Umständen praktisch wichtige Konsequenz ergibt sich aus den in diesem Abschnitt mitgeteilten Resultaten. Die Druckverminderung in den Interzellularen, die während der nach stattgefundenen Assimilation einsetzenden Verdunkelung sich geltend macht, muß, wenngleich in schwächerem Maße, auch eintreten, wenn an Stelle der Verdunkelung eine schwächere Beleuchtung tritt. Ist diese Beleuchtung noch so groß, daß sie Blasen-ausscheidung veranlaßt, so ist zu erwarten, daß der Blasenstrom zuerst eine Depression erfährt, die ihn auf ein niedrigeres Niveau herabdrückt als der beleuchtenden Lichtstärke entspricht. Sehr bald wird dann eine Erhöhung der Blasen-zahl bis zu einem konstanten Werte eintreten. Auf Grund der oben (S. 494) geschilderten Diffusionsverhältnisse ist das leicht einzusehen. Sofort nach Verminderung der Lichtintensität sucht sich der relativ hohe Sauerstoffdruck in den Interzellularen durch Diffusion durch die Pflanze in das umgebende Wasser auszugleichen. Dieser Druckverminderung wirkt zwar die (gegenüber der ursprünglichen geringere) Neuproduktion von O_2 und eine schwache Zufuhr von Stickstoff aus dem umgebenden Wasser entgegen, doch ist die Druckverminderung so groß, daß sie den Blasenstrom zunächst auf ein ziemlich tiefes Niveau herabdrückt, von dem aus dann (wenn das große Diffusionsgefälle des Sauerstoffs in der Richtung des umgebenden Wassers allmählich abgenommen hat) langsam eine Steigerung bis zu einer konstanten Höhe zu beobachten ist. Ich habe diese Erscheinung mit Pflanzen, die auf Verdunkeln durch sofortiges Einstellen der Blasenabgabe reagierten, ausnahmslos beobachtet und teile hier nur einige beliebig herausgegriffene Versuche mit.

Versuch 15. *Helodea canadensis*. Die Beleuchtungsintensität wurde durch schnelles Verschieben der Lichtquelle (100-kerzige Wotanlampe) geändert.

Entfernung der Lichtquelle von der Pflanze 10 cm. 20 Blasen in 7,2 Sekunden.

Entfernung der Lichtquelle von der Pflanze 20 cm. 20 Blasen in 22,4; 15,0¹⁾; 13,2; 12,8; 12,6; 12,5; 12,2; 12,2; 12,2 Sekunden.

Entfernung der Lichtquelle 10 cm. 20 Blasen in 6,4; 6,7; 6,9; 7,0; 7,3; 7,6; 7,4; 7,3; 7,0; 7,4; 7,2; 7,2 Sekunden.

Entfernung der Lichtquelle 20 cm. 20 Blasen in 18,0; 13,4; 12,2; 11,5; 10,9; 11,1; 11,1; 10,8; 11,0; 10,8; 11,0 Sekunden.

Entfernung der Lichtquelle 10 cm. 20 Blasen in 6,1; 6,3; 7,0; 7,0; 7,4; 7,2; 7,1; 7,0; 7,0 Sekunden.

Entfernung der Lichtquelle 20 cm. 20 Blasen in 16,7; 12,9; 11,3; 10,5; 10,8; 10,8 Sekunden.

Versuch 16. *Helodea canadensis*. 100-kerzige Wotanlampe.

Entfernung der Lampe 20 cm. 5 Blasen in 9,8 Sekunden.

Entfernung der Lampe 12,5 cm. 5 Blasen in 4,7; 5,3; 5,4; 5,4; 5,4 Sekunden.

Entfernung der Lampe 20 cm. 5 Blasen in 13,3; 11,4; 10,4; 10,2; 10,0; 10,1; 9,8; 9,8; 10,0; 9,8 Sekunden.

Entfernung der Lampe 12,5 cm. 5 Blasen in 4,4; 4,8; 4,9; 5,2; 5,2; 5,4; 5,2; 5,4; 5,4 Sekunden.

Entfernung der Lampe 20 cm. 5 Blasen in 13,4; 11,3; 10,4; 10,2; 9,9; 9,9; 9,8; 9,8 Sekunden.

Entfernung der Lampe 12,5 cm. 5 Blasen in 4,6; 4,8; 5,1; 5,2; 5,4; 5,4; 5,3; 5,4 Sekunden.

Versuch 17. *Helodea canadensis*. 100-kerzige Wotanlampe.

Entfernung der Lampe 10 cm. 20 Blasen in 4,6 Sekunden.

Entfernung der Lampe 15 cm. 20 Blasen in 9,8; 7,9; 6,7; 6,3; 6,5; 6,2; 6,2; 6,2 Sekunden.

Entfernung der Lampe 10 cm. 20 Blasen in 3,9; 4,1; 4,3; 4,4; 4,4; 4,4; 4,4 Sekunden.

Entfernung der Lampe 15 cm. 20 Blasen in 10,0; 8,1; 6,2; 5,8; 5,7; 5,7; 5,7; 5,7 Sekunden.

1) Die Zählungen wurden so schnell wie möglich hintereinander gemacht, etwa in Abständen von 2 Sekunden, die zum Notieren der gefundenen Werte nötig sind.

Entfernung der Lampe 10 cm. 20 Blasen in 3,3; 3,9; 4,2; 4,4; 4,2; 4,2: 4,2 Sekunden.

Entfernung der Lampe 15 cm. 20 Blasen in 9,6; 8,4; 7,2; 6,5; 5,8; 5,5; 5,5; 5,7 Sekunden.

Versuch 18. *Helodea canadensis*. 100-kerzige Wotanlampe.

Entfernung der Lampe 10 cm. 20 Blasen in 6,8 Sekunden.

Entfernung der Lampe 20 cm. 20 Blasen in 12,9; 10,6; 9,7; 8,9; 8,7; 8,6; 8,6; 8,5; 8,6 Sekunden.

Entfernung der Lampe 10 cm. 20 Blasen in 5,6; 6,2; 6,3; 6,4; 6,7; 6,8; 6,7; 6,8 Sekunden.

Entfernung der Lampe 20 cm. 20 Blasen in 12,0; 10,2; 9,3; 8,7; 8,6; 8,5; 8,6 Sekunden.

Entfernung der Lampe 10 cm. 20 Blasen in 6,0; 6,5; 6,8; 6,8; 6,8 Sekunden.

Entfernung der Lampe 20 cm. 20 Blasen in 14,4; 10,2; 8,9; 8,5; 8,6 Sekunden.

Ähnliche Versuche führten alle zu dem gleichen Ergebnis, daß bei plötzlicher Abschwächung der Lichtintensität die Blasenanzahl zuerst stark verlangsamt wird und dann bis zu einer konstanten Höhe steigt. Es soll hier nur noch ein Versuch mitgeteilt werden, der zeigt, daß, wenn die Abschwächung der Lichtintensität genügend groß ist bzw. die Pflanze aus irgend welchen physikalischen oder physiologischen Gründen nur einen schwachen Blasenstrom abgibt, man es leicht erreichen kann, daß nach der Intensitätsverminderung die Pflanze während längerer Zeit aufhört, Blasen auszuscheiden, dann aber der Blasenstrom mit langsam zunehmender Energie wieder einsetzt. Die Erklärung hierfür ergibt sich aus dem oben Gesagten von selbst.

Versuch 19: *Helodea canadensis*. 100-kerzige Wotanlampe.

Entfernung der Lampe 15 cm. 20 Blasen in 7,3 Sekunden.

„ „ „ 25 „ Es werden während 31,0 Sekunden keine Blasen abgegeben; dann 20 Blasen in 34,4; 27,6; 27,6; 25,4; 23,8; 24,2; 25,0; 24,4 Sekunden.

Entfernung der Lampe 15 cm. 20 Blasen in 6,4; 6,9; 6,8; 7,1; 7,0; 7,2; 7,2 Sekunden.

Noch eine zweite Erscheinung, auf die oben nicht hingewiesen wurde, tritt in den Versuchen zutage. Nach plötzlicher Steigerung der Lichtintensität nimmt der Blasenstrom plötzlich sehr

stark zu, um alsbald auf ein konstantes Niveau herabzusinken. Es tritt also genau das Umgekehrte ein als nach Abschwächung der Lichtintensität. Die Erklärung hierfür dürfte folgende sein: Bei Einsetzen der starken Beleuchtung ist der Partialdruck des Sauerstoffs in den Interzellularen infolge der vorausgehenden schwachen Assimilation verhältnismäßig gering. Dadurch wird die Sauerstoffaufnahme in die Interzellularen wegen des starken Gefälls in Richtung der Interzellularen bei plötzlich einsetzender verstärkter Assimilation erleichtert. Der bei der Assimilation produzierte Sauerstoff muß also zu einem höheren Prozentsatz nach innen, zu einem geringeren in das umgebende Wasser abgegeben werden, als das der Fall sein würde, wenn im Innern von vornherein ein höherer Sauerstoffdruck herrschte. Daher die momentane Steigerung und das schnell folgende Sinken des Blasenstroms bei plötzlicher Erhöhung der Lichtintensität.

Man wird an den beobachteten Erscheinungen nicht vorbeigehen dürfen, wenn man sich der Gasblasenmethode bedienen will, um den Einfluß verschiedener Lichtintensität auf die Assimilation zu untersuchen. Bei Reinke (1883), der das getan hat, findet sich S. 715 die Bemerkung, daß die Versuchspflanzen in jeder Intensität $\frac{1}{2}$ —1 Minute verweilen, ehe abgelesen wurde. Das dürfte nicht in allen Fällen zur Einstellung der Blasenzahl auf ein konstantes Niveau hinreichen. Pantanelli schreibt (1904, S. 177), daß in seinen Versuchen beim plötzlichen Übergang von starkem zu schwachem Licht in der Mehrzahl der Fälle die Blasen- zahl zuerst unterhalb den den neuen Beleuchtungsbedingungen entsprechenden Wert sank, in 21,2 % der Fälle dagegen war sie zuerst größer und sank erst allmählich. Im umgekehrten Ver- suche fiel das Resultat meist so aus, wie ich es auch gefunden, in 26,1 % der Fälle war die Blasen- zahl aber beim Übergang zur höheren Intensität anfangs zu niedrig.

Demgegenüber muß ich hervorheben, daß meine Resultate immer einheitlich ausgefallen sind. Wie sich der Widerspruch aufklärt, läßt sich begreiflicherweise mit Bestimmtheit nicht sagen. Daß die Versuchsbedingungen Pantanellis nicht ganz einheitliche waren, unterliegt wohl keinem Zweifel. Ich will hier nur auf eine Möglichkeit hinweisen, die Pantanellis Ergebnis erklären könnte. Pantanelli hat die Beleuchtung mit verschiedener In- tensität nicht durch Bewegung der Lichtquelle (was in diesem Falle nicht möglich war), sondern der Pflanze erzielt. Dabei statt-

findende leichte Erschütterungen könnten es z. B. bewirkt haben, daß beim Übergang zu stärkerem Licht die Blasenzahl zunächst gering ausgefallen ist (vgl. Abschnitt 2 dieser Arbeit). Ob die Pflanzen in Pantanellis Versuchen bei Verdunkelung immer durch sofortiges Einstellen des Blasenstroms reagiert haben, ist nicht angegeben. Angenommen, das Versuchswasser sei in einigen Fällen ein wenig mit Gasen übersättigt gewesen, so hört die Blasenausscheidung nach Verdunkelung nicht momentan auf: bei Erschütterung der Pflanze oder Bewegung des Wassers tritt dann vorübergehend Erhöhung der Blasenzahl ein. So ist es möglicherweise zu erklären, daß bei plötzlicher Entfernung von der Lichtquelle der Blasenstrom in 21,2 % der Fälle zuerst stärker war, als der verminderten Lichtintensität entspricht.

4. Eine neue Methode zur Feststellung der (minimalen) Lichtintensität, die zum Eintritt der Assimilation nötig ist.

Die Frage, welche Lichtintensität gerade hinreicht, um die Assimilation hervorzurufen oder besser, die Pflanze zur Produktion einer Sauerstoffmenge zu veranlassen, welche den O_2 -Verbrauch bei der Atmung gerade kompensiert, hat in physiologischer und ökologischer Hinsicht ein gewisses Interesse. Eingehendere Untersuchungen, die sich speziell dieser Frage widmen, liegen m. W. nicht vor. Nach Kreuslers Angaben beträgt die bei der Atmung abgegebene Kohlensäuremenge etwa den 10.—40. Teil derjenigen, die bei gemäßigtem Tageslicht von der Pflanze zersetzt wird. Es ist zu erwarten, daß der Wert bei verschiedenen Pflanzen sehr verschieden ist. Nehmen wir an, daß die Assimilation proportional der Lichtintensität zu- und abnimmt, so würde eine Intensität, die dem 10.—40. Teil des gemäßigten Tageslichtes gleich ist, dem Punkt entsprechen, bei welchem Assimilation und Atmung sich gerade das Gleichgewicht halten, und ein äußerlich nachweisbarer Gasaustausch nicht stattfindet.

Um diesen Punkt zu bestimmen, war man bisher auf die quantitative Analyse und diejenigen Methoden angewiesen, die dazu dienen, die Produktion geringer Sauerstoffmengen nachzuweisen (Bakterienmethode, Indigomethode, Aufleuchten des Phosphors, Oxyhämoglobinspektrum, Leuchtbakterien). Jede dieser Methoden hat ihre Vorzüge und Nachteile; die Phosphormethode eignet sich z. B. nur für in Luft befindliche Objekte, die Indigo- und Bakterien-

methode nur für Wasserpflanzen: letztere hat außerdem den Nachteil, daß die Bestimmung des Grenzwertes dem subjektiven Ermessen überlassen ist und es sehr schwer ist, auch bei möglichst gleichmäßigem Bakterienmaterial zu exakten Werten zu gelangen. Aus den im vorigen Abschnitt mitgeteilten Versuchen ergibt sich nun eine neue Methode, die allerdings nur für Wasserpflanzen mit Interzellularsystem brauchbar ist, aber den Vorteil hat, bei sehr einfacher Handhabung recht exakte Werte zu geben.

Wir haben gesehen, daß es bei einem *Helodea*-Sproß nach einer bestimmt bemessenen Verdunkelung und darauffolgender Beleuchtung eine bestimmte Zeit dauert, bis der Überdruck in den Interzellularen durch die Assimilation so weit gestiegen ist, daß die Blasenabgabe beginnt. Diese Zeit hängt in erster Linie ab von der Lichtintensität und nimmt, wie wir sahen, zu, wenn letztere schwächer wird. Wenn man nun die Pflanze, anstatt sie plötzlich zu verdunkeln, plötzlich mit einer Intensität beleuchtet, die sehr schwach ist, so wird sich äußerlich zunächst derselbe Effekt ergeben wie bei Verdunkelung: der Blasenstrom wird momentan aufhören. Ob aber bei dieser geringen Lichtintensität auch die Assimilation aufhört, das ergibt sich erst, wenn man wieder mit der ursprünglichen, stärkeren Intensität belichtet und bestimmt, welche Zeit nunmehr bis zum Wiederbeginn des Blasenstroms verstreicht. Ist diese Zeit kürzer als nach Verdunkelung, so hat die Pflanze bei der schwachen Intensität assimiliert, denn dann ist der Druck in den Interzellularen während der Einwirkung des schwachen Lichts nicht auf das Niveau gesunken, das er bei Dunkelheit erreicht, weil eine, wenn auch geringe Sauerstoffproduktion stattgefunden hat. Ist die Zeit ebenso lang als nach Verdunkelung, so hat die Pflanze nicht assimiliert, und es gilt nun, diejenige Intensität zu finden, bei welcher die Zeit bis zum Wiederbeginn des Gasstroms gerade ein wenig kürzer ist als nach Verdunkelung. Sie ist als die minimale Lichtintensität anzusprechen, bei der die Sauerstoffabgabe an absolutem Wert die Sauerstoffaufnahme bei der Atmung eben übertrifft ¹⁾.

1) Man könnte vielleicht den Einwand erheben, daß bei sehr schwacher Assimilation eventuell gar kein Sauerstoff in die Interzellularen, sondern allein direkt nach außen, in das umgebende Wasser abgegeben wird und infolgedessen auch dann, wenn die Zeit bis zum Wiederbeginn des Blasenstroms nach schwacher Beleuchtung sich als ebensgroß ergibt wie nach Verdunkelung, doch eine geringe Assimilation bei der schwachen Beleuchtung stattfinden könnte. Abgesehen davon, daß diese Eventualität

Ich habe zunächst einige ganz rohe Versuche gemacht, um die Brauchbarkeit der Methode zu erweisen.

Ein *Helodea*-Sproß, der 20 Blasen in 7,9 Sekunden abgab, wurde 15 Sekunden verdunkelt. Wiederbeginn des Blasenstroms nach 11,8 Sekunden. Nunmehr wurde nach einigen Minuten ein schwarzer Schirm vorgehalten, der den Sproß zwar beschattete, aber doch noch viel Licht von der Seite zuließ. Der Blasenstrom hörte bei der Beschattung ebenso wie nach der Verdunkelung sofort auf. Nach Wegnahme des Schirms begann er aber wieder nach 4,5 Sekunden, also 2,62 mal früher als nach gleichlanger Verdunkelung. Derselbe Sproß begann bei 30 Sekunden langer Verdunkelung mit der Blasenabgabe nach 21,0 Sekunden: wurde er an Stelle der Verdunkelung 30 Sekunden beschattet, so setzte der Gasstrom nach 7,5 Sekunden ein. Das Zeitverhältnis ist hier 2,8, also etwa dasselbe wie oben¹⁾.

In einem anderen Versuch war die Beschattung schwächer, jedoch noch völlig ausreichend, um sofortige Unterbrechung des Blasenstroms herbeizuführen. 20 Blasen in 6,5 Sekunden. Wiederbeginn des Blasenstroms nach 60 Sekunden langer Verdunkelung in 27,9 Sekunden, nach 60 Sekunden langer Beschattung in 6,0 Sekunden. Hier hat also während der Beschattung eine ziemlich starke Assimilation stattgefunden, ohne daß es zur Blasenabgabe gekommen ist.

Weitere Versuche wurden, um für die absolute Größe der Lichtintensität und die durch die Beschattung bewirkte Abschwächung derselben einen Maßstab zu gewinnen, in folgender Form angestellt. Als Lichtquelle diente eine 100-kerzige Wotanlampe. Der *Helodea*-Sproß befand sich in einem lichtdicht schließenden Kasten, an dessen Vorderseite eine Durchbrechung in Gestalt eines kassettenartigen Rahmens in der Größe 13×18 cm angebracht war. Zur völligen Verdunkelung des Sprosses wurde in diesen Rahmen eine schwarzlackierte Eisenblechplatte eingesetzt. Zur Beschattung dienten verschiedene Rauchgläser von bekannter Lichtdurchlässigkeit

sehr unwahrscheinlich ist, müßte sich auch in diesem Falle eine Beschleunigung des Wiederbeginns geltend machen, weil die Sauerstoffabgabe in das umgebende Wasser eine Verlangsamung der Gasdiffusion aus den Interzellularen in der gleichen Richtung bedingen muß.

1) Eine genaue Übereinstimmung war bei der Art der Versuchsanstellung nicht zu erwarten, läßt sich aber ohne große Schwierigkeit erzielen.

keit¹⁾. Um die Verdunkelung und Beschattung plötzlich eintreten lassen und unterbrechen zu können, war dafür gesorgt, daß die Kassette schnell ein- und ausgeklappt werden konnte.

Der erste Versuch, den ich in dieser Weise machte, war folgender: Lichtquelle in 30 cm Entfernung von der Pflanze. 20 Blasen in 11,5 Sekunden.

Wiederbeginn der Blasenabgabe nach 30 Sekunden Verdunkelung in 20,3 Sekunden.

Wiederbeginn der Blasenabgabe nach 30 Sekunden Beschattung mit Scheibe III in 10,8 Sekunden.

Wiederbeginn der Blasenabgabe nach 30 Sekunden Beschattung mit Scheibe V in 15,3 Sekunden.

Der Blasenstrom erreichte bei voller Beleuchtung immer wieder die gleiche Höhe. Zwischen den einzelnen Verdunkelungs- bzw. Beschattungsperioden assimilierte die Pflanze stets mehrere (4—6) Minuten bei voller Intensität: es ist oben (S. 497) erörtert worden, weshalb das nötig ist. Nach einer Beschattung mit Scheibe III (die 97 % des Lichts durchläßt) hört die Blasenabgabe bereits sofort auf. Der Versuch zeigt, daß die Pflanze trotzdem noch ziemlich stark assimiliert, da die Blasenabgabe nach Beleuchtung mit der vollen Intensität schon nach 10,8 Sekunden wieder einsetzt, während das nach Verdunkelung fast doppelt so lange dauert. Auch in dem bis auf 2,5 % abgeschwächten Licht (Scheibe V) ist die Assimilation noch deutlich.

In einem zweiten Versuch befand sich die Lampe in 25 cm Entfernung von der Pflanze. Temperatur des Versuchswassers 15,6°. 20 Blasen in 9,6 Sekunden.

Wiederbeginn der Blasenabgabe nach 15 Sekunden Verdunkelung²⁾ in 8,6 Sekunden.

Wiederbeginn der Blasenabgabe nach 15 Sekunden Beschattung mit Scheibe V in 6,4 Sekunden.

1) Die Rauchgläser habe ich von der Firma Krüß in Hamburg bezogen, die dieselben auch geeicht hat. Die Lichtdurchlässigkeit der 5 mir zur Verfügung stehenden Gläser betrug (in %): 41 (I); 27 (II); 17 (III); 7 (IV); 2,5 (V).

2) Dieser Verdunkelungsversuch muß zur Kontrolle während der Versuchsreihe häufig wiederholt werden. Die einzelnen nach Beschattung gewonnenen Werte für den Wiederbeginn des Blasenstroms sind natürlich nur dann miteinander vergleichbar, wenn die Zeit des Wiederbeginns nach Verdunkelung sich als konstant erweist. Für das Auge unmerkliche Schwankungen des elektrischen Stroms können da schon äußerst störend wirken.

Wiederbeginn der Blasenabgabe nach 15 Sekunden Beschattung mit Scheibe III und V in 7,9 Sekunden.

Wiederbeginn der Blasenabgabe nach 15 Sekunden Beschattung mit Scheibe IV und V in 8,2 Sekunden.

Hinter Scheibe I schied die Pflanze noch Blasen aus, wenn auch viel langsamer als bei voller Beleuchtung. Hinter allen übrigen Scheiben dagegen fand keine Blasenabgabe mehr statt. Nach Beschattung mit Scheibe II oder III wurde der Blasenstrom allerdings nicht momentan unterbrochen, sondern es wurde von der beschatteten Pflanze noch eine Blase abgeschieden. Das kommt daher, daß die Abnahme des Gasdrucks in den Interzellularen hier ziemlich langsam erfolgt und sich im ersten Moment noch die Wirkung des vorher hohen Drucks geltend machen kann.

Wir sehen aus dem Versuch, daß selbst bei Beschattung mit Scheibe IV und V noch Assimilation stattfindet, wenn auch der Wert 8,2 dem Wert 8,6, der der völligen Verdunkelung entspricht, schon nahe kommt. Da Scheibe IV 7 %, Scheibe V 2,5 % Licht durchläßt, so wird die Pflanze bei Kombination beider Scheiben von einer Lichtintensität beleuchtet, die nur 0,17 % der vollen Beleuchtung beträgt. Da die Entfernung der 100-kerzigen Lampe von der Pflanze 25 cm betrug, so wirkte bei voller Beleuchtung eine Intensität von 1600 Kerzen, bei Beschattung mit Scheibe IV und V eine solche von 2,8 Kerzen. Letztere Intensität liegt vom Minimum, bei dem die Assimilation gerade die Atmung überwiegt, nicht mehr weit entfernt.

Der Versuch zeigt zugleich schlagend, wie verkehrt es wäre, anzunehmen, daß Aufhören des Blasenstroms und Aufhören der Assimilation gleichbedeutend sei. Wir sahen, daß der Blasenstrom bereits hinter Scheibe II aufhört, die noch 27 % des Lichts der Wotanlampe durchläßt, während die Pflanze noch bei 0,17 %, also bei einer nahezu 160mal schwächeren Intensität deutlich assimiliert.

Zwei weitere Versuche, in denen anstatt 15 Sekunden 20 Sekunden verdunkelt bzw. beschattet wurde, ergaben folgendes:

- a) 20 Blasen in 14,6 Sekunden. Lichtintensität 1600 Kerzen.
 Wiederbeginn des Blasenstroms nach
 Verdunkelung in 7,3 Sekunden.
 - Wiederbeginn des Blasenstroms nach
 Beschattung mit Scheibe IV und V „ 6,6 „

- b) 20 Blasen in 17,5 Sekunden. Lichtintensität 1600 Kerzen.
Wiederbeginn des Blasenstroms nach
Verdunkelung in 12,6 Sekunden.
Wiederbeginn des Blasenstroms nach
Beschattung mit Scheibe IV und V „ 10,8 „

Hier ist die Differenz, also die Assimilation der beschatteten Sprosse noch größer. Der Grenzwert ist sicher individuellen Schwankungen unterworfen und ohne Zweifel auch von der Art der Vorbehandlung der Pflanzen abhängig. Die von mir verwandten Pflanzen waren in einem an einem Nordfenster aufgestellten Aquarium kultiviert worden. Die Versuche wurden im November ausgeführt.

Es war zunächst nur meine Absicht, eine Orientierung zu gewinnen. Über weitere Versuche zur genaueren Bestimmung des Assimilationsminimums und andere Anwendungsmöglichkeiten der Methode soll später berichtet werden.

Würzburg, Botanisches Institut.

Literatur.

1. Angelstein, U. 1910. Untersuchungen über die Assimilation submerser Wasserpflanzen. Cohns Beitr. z. Biol. d. Pfl. Bd. 10, S. 87 (auch Diss. Halle).
2. Bohr, Chr. 1899. Definition und Methode zur Bestimmung des Invasions- und Evasionskoeffizienten bei der Auflösung von Gasen in Flüssigkeiten. Ann. d. Phys. u. Chem., N. F., Bd. 68, S. 500.
3. Bonnier, G. und Mangin, L. 1884. Recherches sur la respiration des tissus sans chlorophylle. Ann. scienc. nat. Botanique, 6. Serie, Bd. 18, S. 293.
4. Cloëz, S. und Gratiolet, P. 1851. Recherches expérimentales sur la végétation des plantes submergées. Ann. de chimie et de physique, 3. Serie. Bd. 32, S. 41.
5. Darwin, Fr. und Pertz, D. F. M. 1896. On the Effect of Water Currents on the Assimilation of aquatic Plants. Proc. of the Cambridge Philosoph. Society, Bd. IX, Teil II, S. 76.
6. Daubeny, Ch. 1836. On the Action of Light upon Plants, and of Plants upon the Atmosphere. Philos. Transactions London, Jahrg. 1836, Teil I, S. 149.
7. Devaux, H. 1889. Le mécanisme des échanges gazeux chez les plantes aquatiques. Ann. scienc. nat. Botanique. 7. Serie, Bd. 9, S. 35.
8. Exner, F. 1875. Über den Durchgang der Gase durch Flüssigkeitslamellen. Ann. d. Phys. u. Chem., Bd. 155, S. 321.
9. Kniep, H. 1912. Photosynthese. Handwörterb. d. Naturw., Bd. 7, S. 781.
10. Kreuzler, U. 1885. Über eine Methode zur Beobachtung der Assimilation und Atmung der Pflanzen und über einige diese Vorgänge beeinflussende Momente. Landwirtsch. Jahrb., Bd. 14, S. 913 ff.
11. Krogh, A. 1908. On the Mikro-Analysis of Gases. Skand. Archiv. f. Physiol., Bd. 20, S. 279.
12. Nathansohn, A. 1907. Über die Bedingungen der Kohlensäureassimilation in natürlichen Gewässern, insbesondere im Meere. Ber. üb. d. Verh. d. kgl. sächs. Ges. d. Wiss., Leipzig, Bd. 59, S. 711.
13. Ohno, N. 1910. Über lebhafte Gasausscheidung aus den Blättern von *Nelumbo nucifera*. Zeitschr. f. Bot., Bd. 2, S. 641.
14. Pantanelli, E. 1904. Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen von äußeren Bedingungen. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 39, S. 167.
15. Pfeffer, W. 1871. Die Wirkung farbigen Lichts auf die Zersetzung der Kohlensäure in Pflanzen. Arb. d. bot. Inst. Würzburg, Bd. 1, S. 1.
16. Reinke, J. 1883. Untersuchungen über die Einwirkung des Lichtes auf die Sauerstoffausscheidung der Pflanzen. Bot. Zeitg., Bd. 41, S. 697.
17. Ursprung, A. 1912. Zur Kenntnis der Gasdiffusion in Pflanzen. Flora, Bd. 104, S. 129.
18. Van Tieghem, P. 1869. Respiration des plantes submergées à la lumière d'une bougie, lieu de formation des gaz. Comptes Rendus de l'Ac. d. scienc. Paris, Bd. 69, S. 482.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik](#)

Jahr/Year: 1915

Band/Volume: [56](#)

Autor(en)/Author(s): Kniep Hans

Artikel/Article: [Über den Gasaustausch der Wasserpflanzen. Ein Beitrag zur Kritik der Blasenählmethode. 460-510](#)