# Über die Kohlensäureassimilation submerser Wasserpflanzen in Bikarbonatund Karbonatlösungen.

Von Udo Angelstein.

### Einleitung.

### Bisherige Arbeiten und ihre Resultate.

Der Reichtum vieler Gewässer (z. B. auch des Halleschen Leitungswassers) an Bikarbonaten und die Tatsache, daß viele Wasserpflanzen Calciumkarbonat abscheiden, legt den Gedanken nahe, daß die submersen Pflanzen die Bikarbonate unter Bildung von Karbonaten für den Assimilationsprozeß verwerten. Diese Frage ist schon mehrfach von Forschern berührt worden, ohne daß eingehende Untersuchungen darüber angestellt wären. Schon Raspail¹) spricht den Gedanken aus, daß die Wasserpflanzen imstande seien, die Bikarbonate im Assimilationsprozeß auszunutzen. Auch Hanstein²), Cohn³) u. a. äußern sich in diesem Sinne.

Während diese Forscher, soweit sie überhaupt über bloße Erwägungen hinausgehen, nur das Calciumbikarbonat im Auge haben, fand Draper<sup>4</sup>), daß Wasserpflanzen auch Natriumbikarbonat für die Assimilation verwerten können. Dieses Resultat ward jedoch von Grischow angezweifelt. Hassack<sup>5</sup>), der über Kalkinkrustation bei Wasserpflanzen arbeitete, prüfte daher gelegentlich diese Frage nach. Er brachte die Pflanzen in eine Alkalibikarbonatlösung von bekannter Konzentration und stellte sie ans Licht. Nach einigen Tagen fand er, daß die Lösung deutlich alkalisch reagierte und daß 76% der Bikarbonate in einfache Karbonate übergeführt waren. Daraus schloß er, "daß die Pflanzen imstande sind, einen Teil der Kohlensäure den

<sup>1)</sup> Raspail, Nouv. système de chim. org., 1833.

<sup>2)</sup> Hanstein, Bot. Zeitung, 1873, S. 964.

<sup>3)</sup> Cohn, Abhdlg. d. schles. Ges., Bd. II, S. 52 (1862).

<sup>4)</sup> Draper, Ann. chim. phys. (3.) Tome XI, S. 223 (1844).

<sup>5)</sup> Hassack, Unters. a. d. bot. Inst. Tübingen, Bd. II, S. 472.

gelösten Alkalikarbonaten zu entziehen". Dieses Resultat ist nicht ganz einwandfrei, da sich die Bikarbonate an der Luft von selbst schon zersetzen und unter Freiwerden von Kohlendioxyd in Karbonate übergehen; nähere Untersuchungen hierüber vermissen wir.

Zuletzt hat Nathansohn¹) die Frage nach der Verwertung der Bikarbonate und Karbonate in Angriff genommen. Er weist darauf hin, daß die Meerespflanzen in einem Medium assimilieren, in dem die Kohlensäure nicht frei gelöst, sondern an Basen gebunden ist, zum Teil einfach, zum Teil doppelt. Ferner macht er darauf aufmerksam, daß ein hohes biologisches Interesse darin liegt, festzustellen, "bis zu welcher Grenze die Ausnutzung des Bikarbonats von statten geht". Doch gibt Nathansohn in dieser Arbeit außer der eingehenden Darstellung der chemisch-physikalischen Verhältnisse in Bikarbonatund Karbonatgemischen nur wenig über seine Resultate an. Ob die Angabe, daß eine Sauerstoffabscheidung am Licht in einer  $0.15\,^{\circ}/_{\circ}$  igen  $K_2CO_3$ -Lösung durch einen Zusatz von  $0.07\,^{\circ}/_{\circ}$  KHCO $_3$  hervorgerufen wurde, die Grenze angeben soll, bei der eine assimilatorische Ausnutzung des Gemisches noch möglich ist, habe ich nicht ersehen können.

Es erschien daher eine dankbare Aufgabe, die Bedeutung der Bikarbonate für die Kohlensäureassimilation der submersen Wasserpflanzen zu untersuchen. Die Ergebnisse meiner Versuche sind in dieser Arbeit wiedergegeben.

# I. Die Rolle der Bikarbonate bei der Kohlensäureassimilation. Methode der Untersuchung.

Ich verwandte zu meinen Versuchen Hydrilla verticillata, Elodea canadensis, Elodea densa, Potamogeton decipiens, Ceratophyllum submersum. Zur Prüfung des Einflusses der verschiedenen Lösungen auf die Assimilation benutzte ich die Blasenzählmethode. Wenn man dafür sorgt, daß das Wasser, in dem die Versuchspflanzen assimilieren sollen, mit Sauerstoff genügend gesättigt ist, und die Pflanzen vollständig mit Wasser bedeckt sind, ist diese Methode ganz brauchbar. Vor allem gestattet sie, Vergleiche über die Intensität der Sauerstoffabspaltung unter verschiedenen Bedingungen anzustellen. Transitorische Wirkungen, die sich durch das Herausheben der Pflanze beim Wechsel der Lösungen ergaben, suchte ich dadurch auszuschalten, daß ich die einzelnen Beobachtungen jedesmal längere Zeit, 25—30 Minuten lang, fortsetzte. Solche vorübergehende Störungen bestanden darin, daß die Pflanzen bei Übertragung in bessere Assimilationsbedingungen meist sofort nach dem Einbringen in die Flüssigkeit eine kurze Zeit, 1—2 Minuten

<sup>1)</sup> Nathansohn, Berichte über d. Verhdl. d. Kgl. sächs. Ges. d. W., Math. Phys. Kl., Bd. 59 (1907).

lang, einen sehr starken, aber rasch abnehmenden Blasenstrom ausschieden, bevor die Sauerstoffabscheidung einen konstanten Wert annahm. Umgekehrt ward bei Übertragung in schlechtere Bedingungen die Blasenzahl unter die sich bald ergebende konstante Größe herabgedrückt. Diese Störungen traten aber nicht regelmäßig auf.

Ein Maß für die Kohlensäurezerlegung gab die Zahl der pro Minute austretenden Sauerstoffblasen. Für genauere Messungen war es notwendig, daß die Blasen nicht zu groß und möglichst von gleichem Durchmesser waren. Ich erreichte dies auf die Weise, daß ich die Schnittfläche mittels einer Schere herstellte. Wechselte die Größe der Blasen innerhalb einer Versuchsreihe, so mußte der Schnitt erneuert werden, und die bis dahin gemachten Beobachtungen mußten für einen Vergleich unberücksichtigt bleiben.

Um nun bei einer Änderung der Intensität der Sauerstoffabscheidung die Wirkung der Salze von dem Einfluß anderer Faktoren zu trennen, war es zunächst nötig, die Schwankungen, die durch die wechselnde Stärke des Tageslichtes verursacht werden, auszuschalten. Ich benutzte daher als Lichtquelle eine Auerlampe. Ein weiter Glaszylinder, der mit Wasser gefüllt dicht vor die Lampe gestellt ward, diente als Lichtsammelapparat. Die Versuchspflanze befand sich in einem zweiten Zylinder von etwa 1 l Inhalt in der Brennfläche der Zylinderlinse. Um die Entfernung von der Lichtquelle konstant zu halten, befestigte ich die Pflanze an einem Glasstabe, der durch ein Stativ gehalten ward. Die Anordnung war so getroffen, daß das Gefäß unter der Pflanze fortgezogen und so die Lösungen gewechselt werden konnten. Durch das Versuchsgefäß ging ferner ein Kühlrohr, durch das Leitungswasser geleitet ward, in mehreren Windungen hindurch; dieses ermöglichte es, durch die Lampe bewirkte Temperaturerhöhungen auszugleichen und das Wasser auf einer konstanten Temperatur von 14°-16° C. zu erhalten. Die Schwankungen innerhalb einer Versuchsreihe betrugen nie mehr als 1º C.

Bei meinen Versuchen benutzte ich vielfach Leitungswasser. Dieses enthält nach den amtlichen Analysen in 1 l im Durchschnitt etwa 208 mg in Bikarbonat gebundene Kohlensäure. Da die Pflanzen stets gleichmäßig gut in diesem Wasser assimilierten, so daß gleich große Objekte zu den verschiedenen Zeiten auch ungefähr dieselbe Zahl von Sauerstoffblasen abgaben, und da, wie die Analysen zeigen, die Zusammensetzung des Wassers zu den verschiedenen Zeiten nicht wesentlich wechselt, so habe ich bei Vergleichen verschiedener Versuchsreihen, die nicht mit demselben Objekt ausgeführt waren, die CO<sub>2</sub>-Zerlegung in dem Leitungswasser als Norm zugrunde gelegt.

Es kam mir nun darauf an, den Einfluß der Bikarbonate auf die Kohlensäurezerlegung durch die Pflanzen zu untersuchen. Das Leitungswasser enthält aber eine ganze Anzahl von Stoffen, die geeignet wären, die Wirkung zugesetzter Salze zu modifizieren und so die Entscheidung der Frage, welche Rolle die Bikarbonate dabei spielen, zu erschweren. Um diesen Faktor auszuschalten, benutzte ich daher destilliertes Wasser als Lösungsmittel. Zuvor war nun nötig, den Einfluß des destillierten Wassers auf die CO<sub>2</sub>-Zerlegung festzustellen, um dann an die Behandlung der Hauptfrage gehen zu können.

### Die Wirkung des destillierten Wassers.

Das bei den Versuchen verwendete destillierte Wasser stellte ich vor der Benutzung, wo nicht anders angegeben, 4—5 Tage lang in flachen Gefäßen auf, damit es aus der Luft Kohlensäure und Sauerstoff aufnehmen konnte. Außerdem leitete ich während dieser Zeit öfters Luft mit einem Gummigebläse hindurch. Ich verglich nun die Sauerstoffabscheidung in diesem destillierten Wasser mit der in Leitungswasser. Dabei ergab sich, daß die Pflanzen, die im Leitungswasser kräftig assimilierten, im destillierten Wasser gar keine oder doch nur vereinzelte Sauerstoffblasen ausschieden, obgleich das Wasser doch reichlich mit Luft in Berührung gestanden hatte. Es galt nun, den Grund für diese Erscheinung zu suchen.

Die starke Depression der CO<sub>2</sub>-Zerlegung könnte ihre Ursache in den veränderten osmotischen Verhältnissen haben, die durch das Fehlen von gelösten Salzen bedingt sind, oder der Mangel speziell an bestimmten Nährsalzen konnte dabei eine Rolle spielen oder endlich, die aus der Luft aufgenommene und als solche gelöste Kohlensäure genügt nicht, um eine einigermaßen kräftige Sauerstoffabspaltung zu ermöglichen.

Um den Einfluß der osmotischen Verhältnisse zu prüfen, setzte ich dem destillierten Wasser solche Salze zu, die für die Assimilation indifferent sind, wie Kalisalpeter, Natronsalpeter, Kochsalz, und zwar in Lösungen, die einer  $0,1^{\circ}/_{\circ}, 0,2^{\circ}/_{\circ}\dots 1^{\circ}/_{\circ}$ igen KNO<sub>3</sub>-Lösung isosmotisch waren. Eine merkbare Veränderung in der CO<sub>2</sub>-Zerlegung konnte durch diese Zusätze nicht erreicht werden. Die osmotischen Verhältnisse scheinen also für die starke Depression der Sauerstoffabscheidung nicht von Bedeutung zu sein. Erst bei höherer Konzentration beeinflußt der osmotische Druck, aber wie später gezeigt wird, im entgegengesetzten Sinne die Assimilation.

Um die Rolle der Nährsalze zu prüfen, fügte ich die Salze in der Zusammensetzung der Sachs'schen Nährlösung zu, doch auch jetzt zeigte sich keine Änderung in der CO<sub>2</sub>-Zerlegung.

Endlich benutzte ich Leitungswasser, das abgekocht und sofort filtriert worden war. Dieses Wasser enthielt alle Bestandteile des frischen Leitungswassers, nur waren die Bikarbonate durch das Kochen zerstört und die dabei ausfallenden Karbonate durch Filtrieren entfernt worden. Dieses Wasser blieb einige Tage an der Luft stehen und ward wieder mit Kohlensäure und Sauerstoff versehen. Es ergab sich fast dasselbe Resultat wie im destillierten Wasser; Elodea schied mehrere Stunden lang in dem betreffenden Wasser nur 8 Blasen pro Minute aus, während dieselbe Pflanze in frischem Leitungswasser 80 bis 90 Blasen pro Minute produzierte.

Es bleibt also nur die Annahme übrig, daß im destillierten Wasser sich aus der Luft nicht genügend Kohlensäure löst. Im Wasser löst sich aus einem darüber befindlichen Gasgemisch:  $g=\alpha\cdot\frac{rp}{760}$ ; wobei  $\alpha$  der Absorptionskoeffizient der Kohlensäure in Wasser ist;  $\frac{rp}{760}$  ist der Partialdruck der Kohlensäure, r ist der Teil, den das zu berechnende Gas in dem Gasgemisch ausmacht, also auf 1 l bezogen r=0.0035; p ist der Atmosphärendruck. Nehmen wir diesen zu p=760 an, so ist  $\frac{rp}{760}=0.003$ . Der Absorptionskoeffizient  $\alpha$  ist nach Laudolt-Börnsteins Tabellen für  $CO_2$ :

 $\begin{array}{cccc} t & \alpha \\ 0 & 1,713 \\ 5 & 1,424 \\ 10 & 1,194 \\ 15 & 1,019 \\ 20 & 0,878 \\ \end{array}$ 

Bei  $t = 20^{\circ}$  ist also  $g = 0.878 \cdot 0.003 = 0.002634$ , d. h. in 1 l H<sub>2</sub>O sind 0,002634 l CO<sub>2</sub> gelöst, also 0,2634%. So viel Prozent wären es, wenn CO2 von 00 vorläge; bei einer Lufttemperatur von 200 ist aber statt  $\alpha = 0.878$  zu setzen: 0.878 (1  $+ 0.0037099 \cdot 20 = 0.943145$ [s. Laudolt-Börnstein, Ansdehnungskoeffizient für CO2]. Es ist also  $g = 0.9522 \cdot 0.003 = 0.00272942 \cdot 1 \cdot CO_2$  in 1 1 H<sub>2</sub>O, oder das Wasser enthält rund 0,27 Volumprozent aus der Luft stammende CO<sub>2</sub>. Das ist eine bedeutend höhere Konzentration, als sie in der Luft herrscht. Wenn die Sauerstoffabspaltung trotzdem so gering ist, so läßt sich dies vielleicht dadurch erklären, daß weniger die absolute Kohlensäuremenge, als vielmehr die CO2-Tension eine wichtige Rolle bei der Assimilation spielt. Um die Tension zu erhöhen, leitete ich durch das destillierte Wasser neben Luft kurz vor dem Versuche etwa eine Stunde lang reine Kohlensäure. Es tritt dann eine Übersättigung ein, die die CO2-Tension erhöht. Versuche mit diesem Wasser ergaben folgendes Resultat:

Hydrilla in frischem Leitungswasser, bei einer Auerlampe. Blasenzahl p. Minute.

120 120 120 120 120 121	120 121 121 120 120	119 120

Dieselbe Pflanze in destill. Wasser, das 4 Tage an Luft stand und durch das kurz vorher CO<sub>2</sub> geleitet war. Auerlicht.

10	46	50
31	48	50
40	48	51
44	50	
45	49	

Dieselbe Pflanze in destill. Wasser, das 4 Tage an Luft gestanden. Bei Auerlicht.

0			
$\begin{bmatrix} 1 & 0 \\ 0 & 0 \\ 0 & \end{bmatrix}$	0 1	1 0	1 0
	1 0 0	0	U

Dieselbe Pflanze in destill. Wasser, das 4 Tage an Luft stand. Im hellen Sonnenlichte.

8 21	53 55	70 72
39	58	73
47	61	74
51	62	74
53	65	

An den Ergebnissen fällt zunächst auf, daß die Pflanze im destillierten Wasser, das mit Luft gesättigt war, bei Auerlicht fast keine Blase abschied, im Sonnenlichte dagegen CO, zerlegte. Das spricht für die Annahme, daß die Kohlensäuretension von Bedeutung für die Sauerstoffabspaltung ist. Die Pflanzen werden im Sonnenlichte bedeutend stärker erwärmt; selbst wenn das Wasser gekühlt wird, nehmen die Pflanzenteile mehr Wärme auf als im Auerlichte. In der Nähe der Pflanze steigt die Spannung der Gase, und dieser lokale CO<sub>2</sub>-Überdruck erleichtert die Zersetzung. Erzeugte man diesen Überdruck durch reichliches Einleiten von Kohlensäure, so ging die CO<sub>2</sub>-Zerlegung auch bei der Auerlampe vor sich. Es ergab sich aber auch, daß selbst in dem destillierten Wasser, das mit CO2 übersättigt war, die O2-Abspaltung hinter der in Leitungswasser zurückbleibt. Da andere Faktoren, wie Gehalt an neutralen Salzen oder Nährstoffen nicht in Betracht kommen, lag es nahe, das im Leitungswasser befindliche Bikarbonat als Ursache anzusehen. Dieses Ergebnis führt dazu, die Wirkung der Bikarbonate auf die CO2-Zerlegung zu untersuchen.

### Der Einfluß der Bikarbonate auf die Assimilation.

Während die Pflanzen in dem mit Luft gesättigten destillierten Wasser die Kohlensäure nicht in merklichem Grade zu zersetzen vermochten, trat sofort ein Blasenstrom auf, wenn man dem Wasser nur wenig Kaliumbikarbonat zusetzte. Die Sauerstoffabgabe ließ sich durch weitere Zusätze von Bikarbonat so weit steigern, daß sie derjenigen im Leitungswasser gleichkam, ja diese noch übertraf. Es ist

### Versuchsreihe mit Hydrilla in KHCO3-Lösung.

In Leitungs- wasser	In dest. Wasser, das 5 Tge. an Luft stand und durch das kurz vorher CO <sub>2</sub> geleitet	In 0,3% iger KHCO3-Lösung	In 0,5% iger KHCO3-Lösung	In 0,7% iger KHCO <sub>3</sub> -Lösung	In 0,9% iger KHCO3-Lösung	In 1,3% iger KHCO <sub>3</sub> -Lösung	In 1,7% iger KHCO <sub>3</sub> -Lösung	In 2,5% iger KHCO <sub>3</sub> -Lösung	In 3% iger KHCO3-Lösung	In 4% iger KHCO3 Lösung	In 5% iger KHCO3-Lösung
185 185 184 184 183 183 182 182	0 0 50 69 80 77 78 79 81 85 83	131 136 140 146 150 153 156	172 178 178 176 177 177	200 200 201 200 202 201 203	211 208 210 207 205 206 206	185 178 163 165 164 166 168 167	160 164 160 159 158 156 153 150 147 145	69 40 33 35 34 34	53 47 45 43 45 46 44	64 58 54 48 45	77 48 47 48 48 47 46

Die folgende Versuchsreihe ward mit abgekochtem und filtriertem Leitungswasser ausgeführt.

## Versuchsobjekt: Hydrilla.

In frischem Leitungswasser	In abgekochtem Leitgsw., d.6Tge. an Luft stand u. m. CO <sub>2</sub> versehen	In 0,3% iger KHCO3-Lösung	In 0,5% iger KHCO <sub>3</sub> -Lösung	In 0,8% iger KHCO3-Lösung	In 10/0 iger KHCO3-Lösung	In 1,2% iger KHCO3-Lösung	In 1,4% iger KHCO3-Lösung	In 1,7% iger KHCO <sub>3</sub> -Lösung	In 2% iger KHCO3-Lösung	In 2,3% iger KHCO <sub>3</sub> -Lösung	In 2,6% iger KHCO3 Lösung
192 190 188 187 187 186 186	0 0 0 25 30 51 58 62 64 65 66 65 68 68 70 70	140 145 151 152 152 153 Nach 10 Min. 160 160	168 169 169 168 172 175 177 177 176	193 197 195 195 196 197 198 198 197 199	195 198 199 202 204 205 205 206 206 206	194 192 190 187 186 186 187 187	176 176 177 178 178 178 178	178 180 180 180 181 181 181 181	184 183 182 181 182 182 180 180	170 170 168 168 168 168	158 155 144 141 139

daraus zu ersehen, daß die CO<sub>2</sub>-Zerlegung in engem Zusammenhange mit der Konzentration der Bikarbonate steht.

Die Untersuchungen wurden in der Weise angestellt, daß die Pflanzen in destilliertes Wasser gebracht wurden, das mit Luft gesättigt war, dann ward dem Wasser Bikarbonat zugesetzt und die Konzentration allmählich gesteigert. Um eine Vergleichung der verschiedenen Beobachtungen zu ermöglichen, benutzte ich in einer Versuchsreihe stets dieselbe Pflanze, ohne innerhalb der Reihe die Schnittfläche zu ändern. Ich gebe in den Tabellen auf Seite 93 eine Anzahl der Beobachtungen wieder. Es wurde eine erheblich größere Zahl von Versuchen angestellt, deren Ergebnisse mit den mitgeteilten gut übereinstimmen.

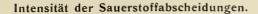
Ähulich, aber nicht ganz so günstig wie Kaliumbikarbonat wirkte das entsprechende Natriumsalz.

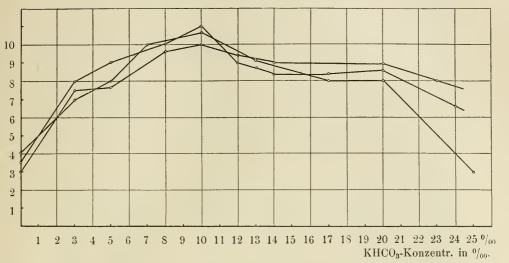
### Versuche mit NaHCO<sub>3</sub>.

Die angegebenen Konzentrationen 0,3%... bedeuten, daß die betreffende Lösung einer solchen von 0,3%. ... KHCO3 (Molekulargewicht 100) isosmotisch war. Versuchspflanze: Elodea.

In frischem Leitungswasser	In dest. Wasser, das 3 Tge. stand u. kurz vorher m. CO <sub>2</sub> beschickt	In 0,3% iger NaHCO3-Lösung	In 0,5% iger NaHCO <sub>3</sub> -Lösung	In 0,7% iger NaHCO3-Lösung	In 0,9% iger NaHCO3-Lösung	In 1º/oiger NaHCO <sub>3</sub> -Lösung	In 1,3% iger NaHCO3.Lösung	In 1,6% iger NaHCO3-Lösung	In 1,9% iger NaHCO3-Lösung
123	0	97	99	107	116	97	70	49	40
122	0	97	99	105	117	96	66	49	38
124	15	95	98	104	117	93	63	49	38
125	16	94	98	103	115	89	63	48	36
126	17	93	98	102	115	85	64	47	36
126	19	92	98	102	116	82	63	47	36
125	21	92	98	102	116	81	63	46	36
	21	91	98			81	62	46	36
	23	91	98			80	62	45	34
	24	91	98			80		45	34
	25	92	99			78		44	
	25	91				78		44	
	25							44	
	26								

Trägt man die Konzentrationen der Lösungen als Abseissen, die Sauerstoffausscheidung als Ordinaten auf, so erhält man folgende graphische Darstellung der  $\mathrm{CO_2}$ -Zerlegung in Bikarbonatlösungen. Die Kurven geben drei aus den gemachten Beobachtungen beliebig herausgegriffene Versuchsreihen wieder. Die andern Ergebnisse stimmen mit diesen gut überein.





Eine Vergleichung der Beobachtungen zeigt, daß die CO<sub>2</sub>-Zerlegung, die in dem mit Luft gesättigten, aber bikarbonatfreiem Wasser nur sehr gering war, sofort durch einen kleinen Zusatz von KHCO<sub>3</sub> oder NaHCO<sub>3</sub> vergrößert ward. Wie man sieht, steigt die Sauerstoffausscheidung mit dem Gehalt an Bikarbonat. Bei einem Zusatz von 0,7% bis 0,8% KHCO<sub>3</sub> produzierte die Versuchspflauze ungefähr dieselbe Zahl von Sauerstoffblasen, wie im frischen Leitungswasser. Die Ausscheidung konnte noch gesteigert werden und erreichte ein Maximum bei einem Bikarbonatgehalt von 1% bis 1,1%. Bei höherer Konzentration ging die CO<sub>2</sub>-Zerlegung zurück, jedoch langsamer als sie bis zum Maximum anstieg. Sie blieb auf einem ziemlich konstanten niederen Niveau bei einem Gehalt von 2,5% bis 6%.

Um festzustellen, ob die Ursache des Rückganges der Sauerstoffabgabe in der Erhöhung des osmotischen Druckes zu suchen ist, brachte ich die Pflanzen in eine Lösung von 0,5% KHCO3, dieser setzte ich KNO3 und NaNO3 in steigendem Maße zu. Der Zusatz wurde so abgemessen, daß die Lösungen mit denen der Bikarbonate in den früheren Versuchsreihen isosmotisch waren. Die Erhöhung des osmotischen Druckes bewirkte zunächst keine Änderung in der CO2-Zerlegung. Sobald aber der Druck den einer 1% igen Lösung KHCO3 überschritt, ging die Zahl der Sauerstoffblasen zurück. Dasselbe Resultat ergab sich bei Anwendung von Natriumbikarbonat und Zusatz von Salpeter. Da die zugegebenen Salze für die Assimilation indifferent sind, sie also lediglich den osmotischen Druck erhöhen, so geht daraus hervor, daß der Rückgang der CO2-Zerlegung in den Bikarbonatlösungen von höherer Konzentration als 1% KHCO3 auf

Udo Angelstein, Kohlensäureassimilation submerser Wasserpflanzen etc.

schädigende Wirkung des zu hohen osmotischen Druckes zurückzuführen ist.

Vergleicht man die Sauerstoffabgabe in äquivalenten Lösungen von  $KHCO_3$  und  $NaHCO_3$ , so zeigt sich derselbe Verlauf der  $CO_2$ -Zerlegung, jedoch produzieren dieselben Objekte in den isosmotischen Lösungen von  $NaHCO_3$ etwas weniger Blasen als in  $KHCO_3$ . Letzteres scheint demnach, wie schon aus dem Vergleich mit Leitungswasser hervorging, etwas günstiger für die Kohlensäurezerlegung zu sein. Das zeigt die folgende Versuchsreihe, bei der dasselbe Objekt einmal in einer Lösung von  $KHCO_3$  sich befand, sodann in einer isosmotischen  $NaHCO_3$ -Lösung.

0,3°/ <sub>0</sub> KHCO <sub>3</sub>	$0.3^{\rm o}/_{\rm o}$ NaHCO <sub>3</sub>	0,6°/ <sub>0</sub> KHCO <sub>3</sub>	isosmot. NaHCO <sub>3</sub>	1 º/ <sub>0</sub> KHCO <sub>3</sub>	isosı NaH
74	65	110	88	142	13
85	70	112	86	143	13
87	71	115	88	146	13
87	71	117	90	150	13
86	71	118	90	151	12
87	70	118	91	150	13
87	71	118	91	151	13
87	72	118	91	152	13
86	72		92	150	13
86	71		92	151	13
86				150	

Vergleicht man die Versuche mit den Bikarbonatlösungen und die mit bikarbonatfreiem Wasser, so scheint mir aus ihnen als ein nicht unwichtiges Ergebnis hervorzugehen, daß die Bikarbonate für die Assimilation eine größere Bedeutung haben, als bisher angenommen wurde. Die Versuche machen es wahrscheinlich, daß die Wasserpflanzen nicht nur gelegentlich ihre Fähigkeit, die Kohlensäure gelöster Bikarbonate zu zerlegen, ausnutzen, sondern daß sie da, wo solche vorhanden sind, einen wesentlichen Vorzug gegenüber anderen in bikarbonatfreiem Wasser genießen werden. Im Vergleich zu der frei gelösten Kohlensäure liefern gerade die Bikarbonate den Hauptteil des assimilierten Kohlendioxyds. Dafür spricht die geringe CO2-Zerlegung in bikarbonatfreiem Wasser und die sofortige Steigerung mit wachsendem Bikarbonatgehalt. Daß diese Steigerung der Blasenzahl nicht darauf beruht, daß etwa aus der durch Bikarbonat-Zusatz an CO, übersättigten Lösung nur die Kohlensäure durch Kontakt an der Pflanze (also durch rein physikalische Wirkung)1) schneller frei wird,

<sup>1)</sup> Devaux (Ann. scienc. nat. Ser. VII, Bd. IX, 1889) fand, daß auch im Dunkeln ein schwacher Blasenstrom aus der Schnittfläche austrat, und die Pflanze

geht daraus hervor, daß die Gasabscheidung nicht mit steigender Konzentration beständig wächst, sondern bei Überschreitung einer Konzentration von 1% sofort ein Rückgang der Blasenzahl eintritt. Außerdem müßten sich dann auch an der äußeren Oberfläche der Pflanze Blasen bilden, was nicht der Fall war.

Es ergibt sich nun die Frage, ob dieser Effekt der durch den Bikarbonatzusatz bewirkten Steigerung der CO<sub>2</sub>-Tension zuzuschreiben ist, oder ob die Kohlensäure den Pflanzen vielleicht so in einer Form geboten wird, die ihnen eine Sauerstoffabspaltung erleichtert. Die Pflanzen könnten z. B. die Bikarbonate in der Ionenform (K u. HCO<sub>3</sub>) aufnehmen und ihnen die Kohlensäure unter Bildung von Karbonaten entziehen. Diese Frage zu entscheiden ist nicht leicht. Folgender Versuch bot einen Anhalt. Ich stellte destilliertes Wasser, Leitungswasser, eine Bikarbonatlösung und eine Karbonatlösung, letztere beide in destilliertem Wasser, in flachen Gefäßen auf und ließ sie 14 Tage lang stehen, damit sie sich mit der Luft in Gleichgewicht setzen konnten. Nachdem dies geschehen war, prüfte ich die O<sub>2</sub>-Abscheidung desselben Objektes bei gleicher Belichtung in den verschiedenen Flüssigkeiten. Dabei ergab sich folgendes Resultat:

im Leitungs- wasser	im dest. Wasser	in der K <sub>2</sub> CO <sub>3</sub> - Lösung	in der KHCO <sub>3</sub> - Lösung
143	36	41	64
145	38	46	66
154	41	51	67
163	40	54	68
166	42	58	69
165	42	60	71
166	43	65	72
167	44	66	73
167	44	67	73
166	44	69	

Vergleicht man diese vier Versuche, so scheinen die Ergebnisse den früheren Beobachtungen zu widersprechen, da die O<sub>2</sub>-Ausscheidung in der Bikarbonatlösung nur wenig besser ist als im destillierten Wasser; doch ist der Widerspruch nur scheinbar. Während der langen Zeit, in der die Lösung an der Luft stand, stellte sich ein Gleichgewichtszustand zwischen Lösung und Luft her. Dabei gab das

äußerlich mit Luftblasen bedeckt wurde, wenn er das Wasser erwärmte und so eine Übersättigung des Wassers an Gasen eintrat. Er bekam also einen Blasenstrom, der rein physikalisch verursacht war und mit Assimilation nichts zu tun hatte.

Udo Angelstein, Kohlensäureassimilation submerser Wasserpflanzen etc.

Bikarbonat Kohlensäure an die Luft ab, es bildete sich einfaches Karbonat. Dieser Prozeß geht so lange vor sich, bis das Bikarbonat, das Karbonat und die Luftkohlensäure in einem bestimmten Verhältnis, dem Gleichgewichtszustande, stehen. Wir haben also jetzt gar keine reine Bikarbonatlösung mehr; eine Prüfung mit Lakmuspapier zeigte eine stark alkalische Reaktion. Die einfachen Karbonate drücken aber die CO2-Zerlegung stark herab, und so ergab sich die verminderte O2-Abscheidung. In der Karbonatlösung war der Vorgang umgekehrt, diese gab nicht Kohlensäure ab, sondern nahm welche aus der Luft auf, es bildete sich Bikarbonat, bis ebenfalls das Gleichgewicht erreicht war; beide Lösungen hatten daher die gleiche Zusammensetzung und übten die gleiche Wirkung aus. Dieser Effekt zeigt, daß die Zeit genügt hatte, die CO2-Tension der Flüssigkeiten mit der der Luft auszugleichen. Man kann wohl annehmen, daß das Leitungswasser und das destillierte Wasser gleichen Kohlensäuredruck haben. Trotzdem zeigt sich ein großer Unterschied in der CO2-Zerlegung. Diese Tatsache bestätigt das früher Gesagte; denn der Unterschied der beiden Flüssigkeiten liegt darin, daß das destillierte Wasser frei von Bikarbonat ist, während das Leitungswasser eine Calciumbikarbonatlösung darstellt. Gegenüber der KHCO3-Lösung unterscheidet sich letztere aber insofern, als das im Leitungswasser gebildete Monokarbonat ausfällt, so daß die herabdrückende Wirkung der Karbonate und auch die basische Reaktion hier wegfällt. Wenn also bei gleicher CO2-Tension die O2-Abscheidung im Leitungswasser so viel stärker ist als im destillierten, so kann dies nur daran liegen, daß die Pflanzen die Bikarbonate direkt verwenden, also von der Tension der Kohlensäure erst in zweiter Linie abhängig sind. Daß sie von dem Kohlensäuredruck nicht völlig unabhäugig sind, wurde oben gezeigt (S. 91), und dies geht auch aus den späteren Versuchen mit Karbonat- und Bikarbonatgemischen hervor. Bevor ich aber hierauf eingehe, möchte ich noch einiges über meine Versuche mit Calciumbikarbonat ausführen. Gerade dieses ist in der Natur von großer Bedeutung, da alle Gewässer mehr oder weniger davon gelöst enthalten.

Eine Schwierigkeit lag zunächst in der Herstellung einer derartigen Lösung; das mir zur Verfügung stehende Calciumkarbonat löste sich trotz Einleitens von Kohlensäure nur sehr schlecht, vermutlich, weil es zu alt und daher grob kristallinisch war. Ich benutzte daher frisch gefälltes, das ich in der Weise gewann, daß ich in 2 l destilliertem Wasser 1,11 g CaCl $_2$  löste und 1,38 g  $\rm K_2CO_3$  hinzugab. In die so erhaltene Aufschwemmung von feinkörnigem  $\rm CaCO_3$  leitete ich mehrere Stunden lang Kohlensäure. Dadurch bildete sich eine konzentrierte Lösung von Calciumbikarbonat, die dann abfiltriert und zu Versuchen benutzt ward, nachdem sie noch etwa

<sup>1</sup>/<sub>2</sub> Stunde gestanden hatte. Ich beobachtete nun die O<sub>2</sub>-Abgabe der Pflanzen in Leitungswasser, in der konzentrierten Caleiumbikarbonatlösung und in verdünnten Lösungen. Es schied die *Hydrilla*-Pflanze pro Minute folgende Anzahl Sauerstoffblasen aus:

Leitungs- wasser	konzentr. Lösung	a.d.Hälfte verdünnte Lösung	Leitun wass	·	a.d.Hälfte verdünnte Lösung
110	203	140	42	84	52
112	208	138	42	82	52
115	205	135	43	83	53
115	206	134	43	81	53
116	206	133	43	80	52
117	205	133	42	80	52
117	204	133	42	80	52
117	204				,

Die Versuche bestätigen wieder, daß die  $\mathrm{CO}_2$ -Zerlegung vom Gehalt des Wassers an Bikarbonat abhängig ist. Da in der konzentrierten Lösung noch mehr Calciumbikarbonat war als im Leitungswasser, so war in ihr die  $\mathrm{O}_2$ -Abgabe um so viel höher. Man könnte einwenden, daß durch das Einleiten von  $\mathrm{CO}_2$  in das Wasser dieses übersättigt war, und der erhöhte Kohlensäuredruck die Ursache der stärkeren  $\mathrm{CO}_2$ -Zerlegung war. Doch ist wohl anzunehmen, daß die im Überschuß aufgenommene Kohlensäure während des Filtrierens größtenteils wieder abgegeben worden war. Um aber die Berechtigung dieses Einwandes zu prüfen, leitete ich bei einem weiteren Versuche  $\mathrm{CO}_2$  gleichzeitig durch das Leitungswasser und durch die Lösung. Es ergab sich, daß die Pflanze in der konzentrierten  $\mathrm{Ca}(\mathrm{HCO}_3)_2$ -Lösung immer noch mehr Sauerstoff abschied, als in dem mit  $\mathrm{CO}_2$  gesättigten Leitungswasser. Der Gehalt an Bikarbonat war also wieder ausschlaggebend.

Die künstlich hergestellte Mischung enthielt mehr Calciumbikarbonat als das Leitungswasser; im Vergleich mit den übrigen Lösungen stellte sie die beste von allen geprüften dar. Wäre die Kohlensäure unter erhöhtem Druck eingepreßt und so eine noch größere Menge Calciumkarbonat gelöst worden, so wäre wohl eine weitere Steigerung eingetreten.

### Die CO2-Zerlegung in Gemischen von Karbonat und Bikarbonat.

Die bisherigen Versuche ergaben, daß die Wasserpflanzen einen großen Teil der Kohlensäure den im Wasser gelösten Bikarbonaten entziehen, und daß die Assimilation bei konstanter Beleuchtung in

gewissen Grenzen dem Gehalt an Bikarbonat proportional ist. Die Verhältnisse komplizieren sich aber, wenn die Pflanzen, wie in der Natur, beständig in einer solchen Lösung sind; denn durch den Assimilationsprozeß wird ein Teil der Bikarbonate in einfache Karbonate übergeführt, so daß die Pflanzen in einem Karbonat-Bikarbonatgemisch assimilieren müssen. Im Flußwasser ist der Karbonatgehalt freilich gering, da sich das hier auftretende Calciumkarbonat nicht als solches löst, sondern nur in doppelter Bindung als Bikarbonat. Anders aber ist es im Meerwasser, in dem die verschiedensten Basen in erheblicher Menge vorhanden sind. Dieser Überschuß ist an Kohlensäure gebunden. "Dittmars 1) Analysen der Wasserproben, die der Challenger in allen Teilen der Welt gesammelt hatte, zeigten, daß die Kohlensäuremenge stets größer war, als der Bindung der Basen in Form einfacher Karbonate entsprochen hätte und kleiner, als es die doppelte Bindung erfordern würde. Nur in wenigen Ausnahmefällen fand er den Kohlensäuregehält so groß, daß ein Überschuß an freier Kohlensäure vorhanden war." Ähnliche Verhältnisse haben sich auch für größere Süßwasserseen ergeben. Auch hier ist die Kohlensäure teils zu Karbonaten, teils zu Bikarbonaten gebunden2). Erstere sind natürlich nicht solche des Ca und Mg, da sich diese nicht lösen, sondern Alkali- und Ammoniumkarbonate.

Es taucht nun sofort die Frage auf, wie verhalten sich die Wasserpflanzen gegenüber den Karbonaten? Ist es ihnen möglich, die in einfacher Bindung gebotene Kohlensäure auszunutzen? Es hat sich ergeben, daß sie dazu nicht imstande sind. Bei einer oberflächlichen Prüfung könnte man allerdings zu einem entgegengesetzten Resultate kommen. Es zeigt sich nämlich, daß die Pflanzen in reinen Karbonatlösungen sehr wohl Sauerstoff abscheiden, obwohl dem Wasser jede freie Kohlensäure entzogen ist. Es könnte also scheinen, als deckten die Pflanzen, da ihnen eine andere Quelle nicht zugänglich ist, ihren Kohlensäurebedarf aus dem in den Karbonaten gebundenen Vorrat. Doch die Verhältnisse liegen hier anders. Ich machte bei anderer Gelegenheit, als ich mich mit der Frage der Diffusion des Sauerstoffes in den submersen Wasserpflanzen beschäftigte, die Beobachtung, daß Pflanzen in abgekochtem, destillierten Wasser, dem alle Kohlensäure und Sauerstoff entzogen war, noch kräftig O2 abschieden. Die Erklärung, daß es sich um Assimilation der in der Interzellularluft zurückgebliebenen Kohlensäure handelte, erschien mir nicht stichhaltig, da im Vergleich zu der lange anhaltenden, relativ kräftigen Sauerstoff-

<sup>&</sup>lt;sup>1</sup>) Nach Nathansohns Angaben, Berichte d. Kgl. Sächs. Ges. d. Wiss., 1907, Bd. 59, S. 212.

<sup>2)</sup> Forel, Le Léman II, S. 165.

abgabe, die in den Interzellularen zurückgebliebene Luftmenge zu gering war. Ich nahm an, daß die Kohlensäure einer starken intramolekularen Atmung entstamme. Kürzlich kam mir die oben erwähnte Arbeit von Nathansohn zu Gesicht. Hierin gibt er ebenfalls die Beobachtung an, daß die Pflanzen imstande waren, ohne äußere Kohlensäurezufuhr O2 abzuspalten. Er untersuchte die Verhältnisse genauer und fand, daß die Pflanzen diese Fähigkeit längere Zeit behalten, in einzelnen Fällen bis zu 48 Stunden. Danach waren sie nicht mehr imstande, ohne äußere CO2-Zufuhr Sauerstoff abzugeben. Leitete man aber im Dunkeln Kohlensäure in das Wasser, in dem sich die erschöpften Pflanzen befanden, und brachte diese nach einiger Zeit in kohlensäurefreies Wasser, so waren sie wieder fähig, im Lichte Sauerstoff abzuscheiden. Somit scheint es, daß die Wasserpflanzen die Fähigkeit haben, die Kohlensäure in größeren Mengen in irgend einer (komplexen) Form als Reserve zu speichern. Es ist also für die Versuche wichtig, die Pflanzen vor dem Einbringen in die Versuchslösung ihren Vorrat an gespeicherter Kohlensäure verbrauchen zu lassen. Zu diesem Zwecke wurden sie etwa 24 Stunden lang in kohlensäure- und sauerstoffreiem Wasser dem Lichte ausgesetzt und dann erst zu Versuchen benutzt. Verfuhr ich in dieser Weise, so war eine Sauerstoffabscheidung in reinen Karbonatlösungen nicht nachzuweisen. Die einfach gebundene Kohlensäure kann also nicht für die Assimilation verwertet werden. Im Gegenteil wird, wie die folgenden Versuchsreihen zeigen, die CO<sub>2</sub>-Zerlegung durch Zusatz von Karbonaten zu Bikarbonatlösungen stark herabgedrückt.

Zusatz von Kaliumkarbonat zu einer Kaliumbikarbonatlösung. Versuchspflanze: Hudrilla. Blasenzahl pro Minute.

1		1907000			pro min
0,7% KHCOs	0,7% KHCO <sub>3</sub> + 0,1% K <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	0,7% KHCO <sub>8</sub> + 0,2% K <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	0,7% KHCO <sub>3</sub> + 0,3% K <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	0,7% KHCO <sub>3</sub> + 0,4% K <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	0,7% KHCO <sub>3</sub> + 0,8% K <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>
225 220 223 225 227 224 223 220 218	180 192 195 201 202 200 202 201 199 200 201	143 141 142 140 140 140 136 134 130 130	33 30 29 28 27 25 24 24 24 23 22 22	15 16 18 20 21 21 21 20 20	20 20 19 19 19 18 18 18 18

Zusatz von Natriumkarbonat zu einer Natriumbikarbonatlösung.

Die angegebenen Konzentrationen 0,3 . . . °/0 NaHCO3 bedeuten, daß diese Lösung einer solchen von 0,3 . . . °/0 KHCO3 isosmotisch war.

0,3% NaliCO3	0,3 % NaHCO <sub>3</sub> +0,05% Na <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	0,3% NaHCOs + 0,1% Na <sub>2</sub> C(3	0,3% NaHCO <sub>3</sub> +0,15% Na <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	0,3% NaHCO <sub>3</sub> + 0,2% Na <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	0,3% NaHCO3 +0,25% Na <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	0,3% NaHCO <sub>3</sub> + 0,3% Na <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	0,3% NaHCO <sub>3</sub> + 0,4% Na <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	0,3% NaHCO <sub>3</sub> +0,5% Na <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>
0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3	0,3
105 106 106 105 104 103 100 100	71 67 65 65 65 66 66 66 66	35 37 38 40 41 43 44 45 46 47 47 47	26 28 31 31 29 28 29 30 30	18 19 19 20 20 19 19 19	13 14 14 13 14 13 13	5 5 4 4 4 4 4	3 3 2 2 2 2 2	2 2 2 2 2 2 2 2 2 2

In der folgenden Versuchsreihe mit KHCO $_3$  +  $K_2$ CO $_3$  wurde das destillierte Wasser vorher ausgekocht und danach mit kohlensäurefreier Luft versehen, außerdem ward eine geringere Konzentration gewählt, um die bei Überschreitung einer Gesamtkonzentration von  $1^{\circ}/_{\circ}$  sich bemerkbar machenden osmotischen Wirkungen zu vermeiden.

0,1% KHCO3	0,1% KHCO <sub>3</sub> + 0,02% K <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	0,1% KHCO <sub>3</sub> + 0,05% K <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	0,1% KHCO <sub>3</sub> +0,075% K <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	0,1% KHCO <sub>3</sub> +0,1% K <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	0,1% KHCO <sub>3</sub> +0,125% K <sub>2</sub> CO <sub>3</sub>	$0,1^{\circ}/_{0} \text{ KHCO}_{3} + 0,15^{\circ}/_{0} \text{ K}_{2}\text{CO}_{3}$
155 152 154 155 156 155 154 155	80 83 85 85 84 82	42 42 41 43 43 43	25 24 25 25 25 26 25 25 25	12 12 12 11 11 10 10 10	8 7 7 7 6 6 7 6 6 6	4 3 3 4 4 4 3 3

Es zeigt sich dasselbe Resultat. Worin kann nun der Grund des Herabdrückens der Assimilation in Bikarbonatlösungen durch Zusatz von Karbonaten liegen? Der Umstand, daß die Karbonate nicht für die Assimilation verwertbar sind, kommt offenbar nicht in Betracht. Nicht ohne Einfluß ist wohl die Basizität der Karbonate, doch spielen noch andere Momente eine große Rolle. Es ist daher notwendig, auf die chemisch-physikalischen Verhältnisse in Bikarbonat- und Karbonatgemischen einzugehen.

Solche Gemische streben einem Gleichgewichtszustande zu, der sich allmählich zwischen den Produkten der Hydrolyse einstellt. Mac Coy 1) hat die Gleichgewichte zwischen Natriumbikarbonat und Natriumkarbonat eingehend untersucht. Er fand im Gleichgewichtszustand bei einer n NaHCO3-Lösung 40,8% NaHCO3 bei dem gewöhnlichen CO2-Gehalt der Atmosphäre. Das Gleichgewicht ist abhängig vom Druck der über dem Wasser befindlichen Kohlensäure, ferner von der Konzentration. Eine Vermehrung der letzteren bewirkt eine Verschiebung zugunsten des neutralen Karbonats. Ist also ein Überschuß an Karbonaten vorhanden, so wird im Wasser gelöste freie Kohlensäure so lange zur Überführung der Karbonate in Bikarbonate verbraucht und aus der Luft aufgenommen, bis Gleichgewicht herrscht. Bei einem Überschuß an Bikarbonaten geben umgekehrt diese so lange Kohlensäure ab, bis der Gleichgewichtszustand erreicht ist. Je nach der Entfernung von diesem Zustande nach der Seite der Karbonate oder Bikarbonate hin, hat das Wasser einen bestimmten positiven oder negativen Kohlensäuredruck gegenüber der Luft. Hiernach wird es also verständlich, warum bei einem Zusatz von Karbonat die CO<sub>2</sub>-Zerlegung zurückgehen mußte.

Ich habe versucht, auch experimentell zu zeigen, wie ein Zusatz von Karbonat zu einer Bikarbonatlösung den Kohlensäuredruck herabsetzt, daß die Kohlensäure immer schwerer abgegeben wird, je weiter die Mischung vom Gleichgewichtszustande entfernt ist. Ich brachte in eine Pettenkoferröhre 100 ccm einer 1% igen KHCO3-Lösung. Vor diese Röhre schaltete ich mehrere U-Rohre mit Bimstein und Kalilauge zur Absorption der Luftkohlensäure. Hinter der Pettenkoferröhre befanden sich mehrere Trockenröhren mit Chlorcalcium, um mitgerissene Feuchtigkeit zurückzuhalten; dann folgte ein Geißlerscher Kaliapparat, der die aus der Bikarbonatlösung abgegebene Kohlensäure absorbierte, ein daran befindliches Trockenrohr hielt etwa mitgenommenen Wasserdampf zurück. Durch das Ganze ward mit Hilfe einer Saugflasche ein Luftstrom geleitet. Die von der Bikarbonatlösung abgegebene Kohlensäure ward dabei vom Kaliapparat absorbiert und konnte an der Gewichtszunahme des letzteren gemessen werden.

<sup>1)</sup> Abeggs Handbuch d. anorg. Chemie II, 1, S. 303.

Die 100 cem 1% ige KHCO2-Lösung gaben beim langsamen Durchleiten von 2,5 l kohlensäurefreier Luft 0,0265 g CO2 ab. Eine gleiche Lösung, die aber einen Zusatz von 1% K2CO3 erhielt, gab unter denselben Umständen nur 0,0162 g CO, ab. Den Versuch änderte ich ferner in der Weise ab, daß ich statt des Kaliapparates eine Waschflasche mit Barytwasser einschaltete und mittels einer Luftpumpe 15 Minuten lang Luft durch die 100 ccm 1% iger KHCO3-Lösung saugte. In dem Barytwasser trat sofort eine starke Trübung ein. Der Niederschlag ward nach dem Trocknen gewogen und betrug 0,0550 g. Dasselbe Verfahren wandte ich dann bei einer gleichen Menge KHCO3-Lösung derselben Konzentration an, der eine äquivalente Menge K<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> zugesetzt war. Die kohlensäurefreie Luft ward mit gleicher Geschwindigkeit durchgesaugt. Die Trübung war diesmal viel geringer, und das Gewicht des Niederschlags betrug nur 0,0253 g. Bei den beschriebenen Versuchen ward CO2-freie Luft durch die Lösung geleitet. Die Verhältnisse sind also etwas anders, als beim Stehen an der Luft, wo eine CO,-haltige Atmosphäre über dem Wasser ist. Der Unterschied ist aber nur relativ. Das Gleichgewicht wird dadurch verschoben, auch gibt die Lösung an völlig CO2-freie Luft immer Spuren von CO2 ab, während die Abgabe von Kohlensäure an gewöhnliche CO3-haltige Luft aufhören wird, wenn Luft und Wasser gleichen Kohlensäuredruck haben. Das aber, was der Versuch zeigen sollte, die Abnahme des Kohlensäuredruckes mit der Zunahme der Karbonate, geht klar daraus hervor.

Was folgt nun aus diesen Versuchen für die Kohlensäureversorgung der Wasserpflanzen? Wir sahen, daß die Pflanzen die Bikarbonate direkt im Assimilationsprozeß verwerten und daß die CO<sub>2</sub>-Zerlegung vom Gehalt des Wassers an Bikarbonat abhängig ist. Daß aber noch ein zweiter Faktor mitspricht, zeigen die letzten Versuche. Auch die CO<sub>2</sub>-Tension des Wassers ist von Bedeutung, was daraus hervorgeht, daß die O<sub>2</sub>-Abgabe herabgesetzt wird, wenn durch einen Zusatz von Karbonat der Kohlensäuredruck des Wassers vermindert wird. Bei Lösungen von gleichem Bikarbonatgehalte steigt also die Assimilation mit dem Kohlensäuredruck, und bei Lösungen gleicher CO<sub>2</sub>-Tension steigt sie mit dem Gehalte an Bikarbonat.

Die Bedeutung der Bikarbonate und die Richtigkeit meiner Behauptung, daß die Wasserpflanzen die Bikarbonate direkt verwenden und erst in zweiter Linie von der CO<sub>2</sub>-Tension abhängen, geht auch daraus hervor, daß, wie die Versuche mit den Gemischen ergeben, die Pflanzen imstande sind, das Gleichgewicht zwischen Bikarbonat und Karbonat zu verschieben. Meine Versuche zeigen, daß sie noch in Lösungen von einem Teil Bikarbonat und zwei Teilen Karbonat

Sauerstoffblasen ausscheiden. Das ist von großer Bedeutung, da im Meere, wie auch in großen Binnenseen, oft überhaupt keine freie Kohlensäure gelöst ist.

# II. Die Diffusion des bei der Kohlensäureassimilation abgespaltenen Sauerstoffes.

Während im ersten Teile dieser Arbeit Untersuchungen über die Gewinnung des Kohlenstoffes aus den Bikarbonaten durch Abspaltung von Sauerstoff angestellt wurden, folgen im zweiten Teile Untersuchungen über den Verbleib des abgespaltenen Sauerstoffes. Die Untersuchungen hierüber liegen zeitlich vor denen des ersten Teiles der Arbeit. Sie verdanken ihre Entstehung einer Beobachtung und Anregung des Herrn Prof. Noll. Bei dem bekannten Versuch zur Demonstration der Assimilation der Wasserpflanzen zeigte sich, daß der aus der Schnittfläche des Stengels austretende Blasenstrom des freiwerdenden Sauerstoffes plötzlich unterbrochen wurde, sobald ein größerer Teil der Pflanze aus dem Wasser herausragte. Da bei diesem Versuche ein Teil der Pflanze im Wasser war und unter normalen Bedingungen assimilieren konnte, so wäre zu erwarten gewesen, daß wenigstens dieser Teil einen, wenn auch verminderten, Sauerstoffstrom aus der Schnittfläche austreten ließe. Es fragt sich, wie diese Erscheinung zustande kommt. Von einer genaueren Untersuchung darf man einigen Aufschluß über die Diffusionsverhältnisse erwarten, der für das Verständnis des Gaswechsels submerser Wasserpflanzen, sowie solcher, die sich teilweise in Wasser, teilweise in Luft befinden, von Bedeutung wäre.

# Die Ausscheidung von Sauerstoffblasen bei Wasserpflanzen, die teilweise in Luft sind.

Methode der Untersuchung.

Als Versuchsobjekte dienten: Elodea canadensis u. E. densa, Potamogeton decipiens, Ceratophyllum submersum.

Die abgeschnittenen Sprosse wurden mit der Schnittfläche nach unten an einem Glasstabe befestigt. Mit Hilfe eines Statives konnten sie in verschiedene Höhe verschoben werden, so daß sie bald mehr oder weniger tief in einen mit Leitungswasser gefüllten Cylinder eingetaucht werden konnten. Die pro Minute austretenden Blasen wurden gezählt, es ergaben sieh dabei folgende Resultate:

### Versuch am 9. 5. 08, Vorm., bewölkt.

Elodea, 18 cm lang.

ganz ein- getaucht	1 , -	ganz ein- getaucht	$^{3/4}$ in Luft $^{1/4}$ einget.	2/3 in Luft	1/2 in Luft	ganz ein- getaucht
21	1	24	3	7	10	19
2 i	1	22	1	5	9	18
20	0	20	0	5	8	19
20	0	19	0	4	7	19
19	0	19	0	4	7	18
19	0	18	1	3	6	19
			0			

#### Versuch am 26. 5. 08, Vorm.

Elodea canadensis.

0	'/4 in Luft   3/4 in W.	. –	0	1 -	-	1 , 0	1.5
201	133	5 -	212	I	82	87	4
200	113	5	243	0	81	84	2
198	124	4	250	0	89	85	0
200	130	4	251	0	95	86	0
201	128	4	253	0	94	85	0
190	129	4	252	0	93		0

### Versuch am 3. 6. 08.

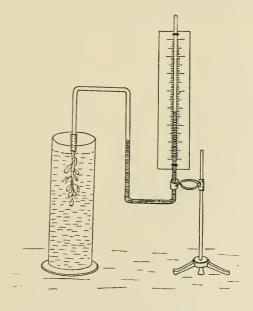
Potamogeton, Stück mit 8 Blättern.

alle Blätter in Wasser			7 Bl. in Luft 1 Bl. in W.		6 Bl. in Luft 2 Bl. in W.
104	60	41	10	114	10
104	60	38	0	110	10
103	59	36	0	108	10
104	59	36		106	11
105 105	58 57	36 35	0	106	12 12

An den Ergebnissen füllt zunächst der rasche Rückgang des Blasenstromes beim Herausheben auf. Man könnte erwarten, daß die Blasenzahl abnehmen würde in dem Maße, wie die Pflanze aus dem Wasser gehoben wird. Tatsächlich sinkt sie aber viel schneller. Während die völlig eingetauchte Pflanze z. B. 200 Blasen in der Minute ausschied, traten nur 5 Blasen aus, als die Hälfte in die Luft ragte. Während sich nach der letzten Tabelle die eingetauchten Stücke verhielten wie 4:1, verhielten sich die Zahlen der austretenden Blasen wie 10:1. Um eine Erklärung für diese Erscheinung geben zu können, müssen wir auf die physikalischen Verhältnisse näher eingehen.

Die Kohlensäure gelangt in gelöstem Zustande in die Zelle; hier spaltet die Pflanze den Sauerstoff ab. Da dieser sich sehr viel weniger als Kohlensäure im Wasser löst, tritt er gasförmig in die Interzellularen, und so entsteht ein positiver Druck in der Pflanze, der sie zunächst dehnt und dem Wasserdruck das Gleichgewicht hält, bis das Gas an der Wundstelle austritt. Nun ist aber die Epidermis der submersen Wasserpflanzen nicht undurchlässig für den bei der Assimilation entstehenden Sauerstoff; wenn er sich auch nur wenig im Wasser löst, so diffundiert doch ein Teil durch die gesamte Oberfläche der Pflanze. Bei einer angeschnittenen Pflanze wird auf diese Weise wegen des geringen Innendruckes nur wenig entweichen. Anders bei einer intakten Pflanze. Hier herrscht im Innern oft ein relativ hoher Druck. Abweichend von den Angaben Pfeffers 1), daß die sich bei Wasserpflanzen entwickelnde Gasspannung nicht sehr ansehnlich ist und nur etwa einer Wassersäule von 20 bis 30 cm entspricht, konnte ich feststellen, daß unter Umständen ein ziemlich beträchtlicher Gasdruck in den Wasserpflanzen herrscht. Ich bog eine Glasröhre von 2 mm

Durchmesser in doppelte U-Form und setzte in den kurzen nach unten offenen Schenkel eine frisch angeschnittene passende Elodea densa ein. Die Verbindungsstelle dichtete ich noch durch ein Stück feinen Kautschukschlauch ab. In dem Glasrohr befand sich Wasser, das durch das bei der CO2-Zerlegung frei gewordene Gas gehoben ward; doch zeigte sich, daß die 1 m lange Steigröhre nicht ausreichte. Ich benutzte daher Quecksilber. Steigen desselben konnte an einer Glasskala mittels



Lupe abgelesen werden. Ich konnte einen positiven Gasdruck feststellen, der außer dem Atmosphärendruck einer Quecksilbersäule von 9 bis 15 cm Höhe das Gleichgewicht hielt. Das entspricht einer Wassersäule von über 2 m Höhe. Am Abend ging der Druck mit dem abnehmenden Lichte wieder zurück bis auf etwa 3 cm Quecksilber.

<sup>1)</sup> Pfeffer, Pflanzenphys., 2. Aufl., Bd. I, S. 186.

Berücksichtigt man diese Tatsache, so kommt man zu folgender Auffassung der Diffusionsverhältnisse bei einer intakten Wasserpflanze. Nach Henrys Gesetz ist die Menge des in einer Flüssigkeit gelösten Gases proportional dem Druck, unter dem die Absorption stattfindet. Mit dem erhöhten Druck im Innern der Pflanze steigt also die Löslichkeit des Sauerstoffes; damit aber wird auch das Diffusionsgefälle zum umgebenden Wasser hin stärker, so daß schließlich der Sauerstoff ebenso schnell durch die Oberfläche diffundiert, wie er im Innern der Zelle abgespalten wird. Bei einer verletzten Pflanze dagegen ist der Gasdruck kaum höher als der Atmosphärendruck, daher diffundiert wegen der geringen Löslichkeit des Sauerstoffes nur wenig durch die Oberfläche.

Für den schnellen Rückgang des Blasenstromes einer teilweise in Luft befindlichen Pflanze können nun zwei Gründe maßgebend sein. Zunächst assimiliert die Pflanze vielleicht weniger, soweit sie sich in

Versuch am 16. 5. 08. Elodea,	Versuch am 6. 6. 08. Elodea, <sup>2</sup> / <sub>3</sub> in Luft.	Versuch am 3. 6. 08. Elodea, 1/2 in Luft.
<sup>4</sup> <sub>5</sub> in Luft, <sup>1</sup> / <sub>5</sub> in Wasser.	62	180
4	60	183
0	58	200
0	54	202 mit Leitungs-
0	mit Leitungswasser	205   wasser besprengt
mit Leitungswasser	hesprengt	214
besprengt	83	191
20	79	170
2	71	161
0	63	98 /
0	mit O2-freiem Wasser	0 mit O <sub>2</sub> -freiem
0	hesprengt	0 Wasser besprengt
mit Leitungswasser	32	188 \ mit Leitungs-
stark besprengt	0	190 \ wasser besprengt
102	0	185
16	mit Leitungswasser	163
0	besprengt	180 mit CO <sub>2</sub> -freiem
0	65	191 Wasser besprengt
mit Leitungswasser	53	181
besprengt	51	175
57	CO2-freies Wasser	163
24	72	160
5	68	38 /
0	<b>65</b>	20   mit O <sub>2</sub> -freien Wasser besprengt
0	61	27 \ Wasser besprengt
0	O2-freies Wasser	
	24	
	0	
	0	
	0	

Luft befindet; und zweitens wird das Gas in dem in Luft befindlichen Teile viel schneller durch die Oberfläche diffundieren, als wenn diese mit Wasser bedeckt wäre. Der Beweis hierfür wird in den folgenden Versuchen erbracht werden.

Ich befestige die Pflanze so, daß der untere Teil mit der Schnittfläche in Wasser tauchte, während der obere Teil in die Luft ragte. Von Zeit zu Zeit besprengte ich diesen Teil mittels eines Zerstäubers mit Wasser. Zum Benetzen benutzte ich entweder Leitungswasser oder kohlensäurefreies resp. sauerstoffreies Wasser. Letzteres gewann ich durch Abkochen und Aufbewahren unter Ölabschluß; das CO<sub>2</sub>-freie stellte ich dadurch her, daß ich Leitungswasser in einer flachen Schale mehrere Tage unter eine luftdicht schließende Glasglocke stellte und dem abgeschlossenen Raume die Kohlensäure durch Kalilauge entzog. Es ergaben sieh die umstehenden Resultate.

Man sieht, daß bei Benetzung der Oberfläche die Zahl der ausgeschiedenen Blasen sofort anwächst. Das könnte nun dadurch verursacht sein, daß die Pflanze, soweit ihre Oberfläche von Luft bespült wird, wenig oder gar keine gasförmige Kohlensäure zersetzen kann. Sobald sie aber besprengt wird, würde die Zerlegung der gelösten Kohlensäure vor sich gehen und dadurch die Steigerung der Blasenzahl verursacht werden. Es zeigt sich aber, daß der Blasenstrom ebenso stark anwächst, wenn man CO2-haltiges Wasser anwendet, wie wenn man CO<sub>2</sub>-freies Wasser benutzt. Eine stärkere CO<sub>2</sub>-Zerlegung kann also nicht die Ursache sein. Beim Besprengen mit O<sub>2</sub>-freiem Wasser dagegen nahm die Blasenzahl sehr stark ab. Das Diffusionsgefälle gegen das O<sub>3</sub>-freie Wasser ist so groß, daß der Sauerstoff ebensoleicht diffundiert wie in die Luft, so daß der gesamte, bei der Assimilation frei gewordene Sanerstoff seinen Weg durch die mit gasfreiem Wasser bedeckte Oberfläche nimmt. Ist das der Fall, so müßte der Blasenstrom nach Sättigung des Og-freien Wassers mit Sauerstoff wieder beginnen. Um dies zu prüfen, wurden mehrere Kochflaschen mit abgekochtem Wasser gefüllt und dieses durch eine Ölschicht gegen die Luft abgeschlossen. Während das Wasser der ersten Flasche unverändert blieb, ward durch das der zweiten CO2 und durch das der dritten CO2 und O2 geleitet. In jeder Flasche befanden sich mehrere Sprosse Elodea und Ceratophyllum mit frischer Schnittfläche. Die Pflanzen wurden nun in das Sonnenlicht gestellt und beobachtet. Nach etwa 3/4 Stunden traten aus den Pflanzen der dritten Flasche, deren Wasser CO2 und O2 enthielt, Blasen aus. In der Flasche, deren Wasser nur Kohlensäure enthielt, stiegen die Blasen erst nach 11/2 Stunden auf. In der Flasche mit völlig gasfreiem Wasser wurden keine Blasen beobachtet. Dieser Unterschied konnte auch bei Kontrollversuchen festgestellt werden;

je nach der kürzeren oder längeren Durchleitung von  $O_2$  traten die Blasen in  $CO_2$ -haltigem Wasser schneller oder langsamer auf. Wie hier der Sauerstoff um so besser durch die Oberfläche ins Wasser diffundiert, je weniger  $O_2$  in diesem gelöst ist, so müßte auch umgekehrt die Diffusion in Luft geringer werden, wenn der  $O_2$ -Gehalt der Luft wächst. Ieh prüfte daher:

### Die Diffusion bei Pflanzen, die teilweise in einer Sauerstoffatmosphäre sind.

Ich brachte die Pflanze in ein weites Reagensglas, das mit Wasser gefüllt und mit der Öffnung nach unten in Leitungswasser getaucht ward. Aus einem Gasometer konnte reiner Sauerstoff in das Glas geleitet werden, der das Wasser zum Teil verdrängte. Mittels eines Gummigebläses konnte eventuell auch atmosphärische Luft eingeführt werden. Ich machte dabei folgende Beobachtungen:

Versuch am 1. 6. 08.
Ceratophyllum. Blasenzahl p. Min.

Versuch am 16. 6. 08. Elodea. Blasenzahl p. Min.

ganz in Wasser			<sup>3</sup> / <sub>4</sub> in Luft <sup>1</sup> / <sub>4</sub> in W.	ganz in Wasser			<sup>3</sup> / <sub>4</sub> in O <sub>2</sub> <sup>1</sup> / <sub>4</sub> in W.	
22	26	13	0	16	16	8	6	0
22	21	5	0	16	12	7	4	0
23	20	7	0	16	12	7	3	0
24	18	6	0	15	11	. 6	3	0
24	18	6	0	15	11	6	3	()
25								

Versuch am 8. 7. 08. Elodea. Blasenzahl p. Min.

			1/2 in Gemisch Luft: O2=2:1		1/2 in Luft 1/2 in W.	
133	158	100	48	140	32	130
130	81	96	48	121	33	125
131	63	59	50	124	34	123
130	64	58	51	122	34	120
128	63	57	48	119	35	119

Versuch am 9. 7. 08.

Ceratophyllum. Blasenzahl p. Min.

ganz in Wasser	3/4 in Luft	-	$^{3/4}$ in Gemisch Luft: $O_2 = 10:1$	, -
112	0	114	28	26
113	0	111	25	24
110	0	106	23	22
108	0	105	20	20
107	0	104	18	19

Der leitende Gedanke bei diesen Versuchen war folgender. Ist der beim Herausheben der Pflanze beobachtete Rückgang des Blasenstromes dadurch verursacht, daß der Sauerstoff leichter durch die Oberfläche der Pflanze diffundiert, wenn diese in Luft ragt, so muß eine Vermehrung des Sauerstoffgehaltes der Luft die Diffusion herabsetzen und den Blasenstrom entsprechend erhöhen. Daß dies der Fall ist, geht aus den Beobachtungen hervor. Befand sich die Pflanze zur Hälfte in Luft, so ging die Zahl der Blasen auf den vierten Teil zurück. Wurde die Luft durch eine reine Sauerstoffatmosphäre ersetzt, so sank der Blasenstrom auf die Hälfte, entsprechend dem Umstande, daß ja auch nur die Hälfte der Pflanze CO2 zerlegen konnte. Im Anfang zeigte sich beim Einleiten des Sauerstoffes eine kleine Steigerung, die dadurch bedingt war, daß die Konzentration des Sauerstoffes im Innern der Pflanze jetzt geringer war als außerhalb, und die Diffusion daher bis zum Ausgleich von außen nach innen ging. Ragte die Pflanze soweit in Luft, daß der gesamte Sauerstoff in diese durch die Oberfläche diffundierte, so konnte der Blasenstrom sofort hervorgerufen werden, wenn der Luft 1/20 Raumteil O2 zugesetzt ward, weil um so weniger in die Atmosphäre diffundiert, je höher ihre O<sub>2</sub>-Tension ist.

#### Nachweis der Diffusion durch volumetrische Methode.

Besser als durch die Blasenzählmethode läßt sich die erhöhte Diffusion des Sauerstoffes in Luft auf folgende Weise zeigen und messen. Ich befestigte die Pflanzen in einem in doppelte U-Form gebogenen Glasrohr in der Weise, wie ich es S. 107 bei Beschreibung der Druckmessung des Gases angegeben habe, doch befand sich im

1.	Elodea	in	Leitungs-
	wa	esse	er.

2. Dieselbe Pflanze in Luft.

3. Dieselbe Pflanze in gasfreiem Wasser.

wasser.		111 1	J(11 0,	in Susticio	in Sustroiom (Cassot:		
Ablesung	Differenz	Ablesung	Differenz	Ablesung	Differenz		
51,2 55,8 60,7 65,3 70,0 74,5 79,1 84,2 88,7 93,1 97,8 103,2	4,6 4,9 4,6 4,7 4,5 4,6 5,1 4,5 4,4 4,7 5,4	151,0 150,1 149,1 148,5 147,6 146,5 145,6 144,6	0,9 1,0 0,6 0,9 1,1 0,9 1,0	160,1 133,5 122,4 93,2 74,1 55,5 38,4	26,6 21,1 29,2 19,1 18,6 17,1		

Manometerrohre nicht Quecksilber, sondern Wasser. Die Pflanze tauchte in Wasser und man konnte an dem Steigen der Wassersäule die Stärke der  $\mathrm{CO}_2$ -Zerlegung messen. Andererseits war es möglich, am Fallen der Wassersäule, wenn die Pflanze sich in Luft befand, genau zu messen, wie viel  $\mathrm{O}_2$  in der Minute diffundierte. Die Beobachtungstabellen geben in der ersten Reihe die Ablesungen an der Millimeterskala von Minute zu Minute, in der zweiten Reihe zeigen sie, wie viel mm die getragene Wassersäule in einer Minute stieg oder fiel.

Wie die erste Tabelle zeigt, zerlegte die Pflanze in der Minute so viel CO<sub>2</sub>, daß die Wassersäule um 4,5 mm gehoben ward, d. h. es wurden, da der Durchmesser des Glasrohres 2 mm betrug, r<sup>2</sup>πh = 14,13 mm<sup>3</sup> Sauerstoff frei. Für eine genaue absolute Messung wäre natürlich der Druck und die Temperatur noch zu berücksichtigen, doch kommt es an dieser Stelle nur auf relative Werte an. Befand sich die Pflanze in Luft, so diffundierte der unter dem Druck der Wassersäule stehende Sauerstoff durch die Oberfläche der Pflanze in die Atmosphäre, und zwar, wie aus Tabelle (2) hervorgeht, in einer Minute  $0.9 \cdot 3.14 = 2.8 \text{ mm}^3$ . Tauchte die Pflanze, nachdem die Wassersäule durch Einbringen des Sprosses in Leitungswasser gehoben war, in abgekochtes, gasfreies Wasser, so sank die Wassersäule äußerst schuell; wie aus Tabelle (3) zu sehen ist, in einer Minute um 22 mm. Daraus geht hervor, daß die Diffusion in das gasfreie Wasser erheblich schneller vor sich geht als in Luft. Ich untersuchte nun die Diffusion in Wasser, das gasfrei gemacht worden war, durch das aber dann verschieden lange Zeit Sauerstoff geleitet war, also verschiedene O2. Tension hatte. Es ergab sich, daß eine geringe Anreicherung mit O, die Diffusion sofort herabsetzte, und daß die Wirkung stieg, je länger der Sauerstoff durch das Wasser geleitet worden war.

4. Elodea in gasfreiem Wasser.

5. Elodea in gasfreiem Wasser, durch das 3 Min. lang O<sub>2</sub> geleitet war.

6. Elodea in gasfreiem Wasser, durch das 10 Min. lang O<sub>2</sub> geleitet war.

Ablesung	Differenz	Ablesung	Differenz	Ablesung	Differenz
171,5 147,2 127,2 108,5 91,7 76,5 62,0	24,3 20,0 18,7 16,8 15,2 14,5	192,0 174,5 158,4 142,3 128,0 113,5 98,3 84,5	17,5 16,1 16,1 14,3 14,5 14,2 13,8	156,0 152,5 150,0 146,8 143,5 140,5 147,5 135,0	2,5 2,5 3,2 3,3 3,0 3,0 2,5

Die O2-Säule wurde stets vorher durch Eintauchen der Pflanze in Leitungswasser hergestellt. Im weiteren Verlaufe stellte ich noch Versuche nach dieser Methode mit Gasen an. Ich brachte die Pflanze, nachdem sie eine genügende O2-Säule gebildet hatte, in eine Sauerstoffatmosphäre in der Weise, wie es auf S. 110 beschrieben ist. Die Versuche bestätigten die bei den früheren Beobachtungen über die Diffusion bei Pflanzen, die teilweise in einer Sauerstoffatmosphäre sind, festgestellten Ergebnisse. Ich gebe aus der Reihe der Beobachtungen nur die folgende wieder, die zeigt, wie beim Übertragen der Pflanze in reinen Sauerstoff dieser zunächst in die Pflanze diffundiert. Das Diffusionsgefälle ist in diesem Falle umgekehrt, die höhere Konzentration herrscht außerhalb der Pflanze, und der Sauerstoff diffundiert offenbar schneller hinein, als die andern Gase der Interzellularen heraus. Nachdem das Gleichgewicht eingetreten ist, bleibt die O2-Säule auf demselben Niveau konstant, wie aus der Tabelle zu ersehen ist. Eine Änderung durch CO<sub>2</sub>-Zerlegung kann ja nicht eintreten, da die Pflanze vollständig sich in Sauerstoff befindet.

Elodea in einer O<sub>2</sub>-Atmosphäre

Ablesung	Differenz
135,0	2,0
137,0	0,9
137,9	0,6
138,5	0,3
138,8	0,1
138,9	0,0
138,9	0,0
138,9	0,1
139,0	0,0
139,0	0,0
139,0	0,0

# Bereicherung des Wassers mit Sauerstoff, ohne daß Sauerstoffblasen austreten.

Von Bedeutung für die Frage der Diffusion des Sauerstoffes durch die Oberfläche der Pflanzen ist der Nachweis, daß das Wasser an Sauerstoff reicher werden kann, obgleich keine Blasen aus der Schnittfläche austreten. Diesem Nachweise dienen folgende Versuche. Leitungswasser, das durch Abkochen von Sauerstoff und Kohlensäure befreit war, ward noch siedend mit einer starken Ölschicht bedeckt, um die Aufnahme von O<sub>2</sub> aus der Luft zu verhindern. Nachdem das so behandelte Wasser erkaltet war, leitete ich durch einige mit ihm

gefüllte Flaschen CO2; andere Flaschen mit diesem gasfreien Wasser blieben unverändert. Sodann brachte ich langsam durch die Ölschicht hindurch angeschnittene Sprosse von Ceratophyllum in das Wasser. Es waren nun vorhanden: 1. Gefäße mit CO<sub>2</sub>-haltigem, aber O<sub>2</sub>-freiem Wasser mit und ohne Pflanzen; 2. völlig gasfreies Wasser enthaltende Gefüße mit und ohne Pflanzen. Von jeder Art ward eine Flasche ins Licht und eine ins Dunkelzimmer gestellt. Die im Lichte befindlichen wurden gut beobachtet, ob aus den Schnittstellen Gasblasen aufstiegen. Nachdem die Pflanzen je nach der Helligkeit bei den verschiedenen Versuchen 3-4 Stunden gestanden hatten, und sicher keine Blasen ausgetreten waren, versuchte ich nachzuweisen, daß trotzdem das Wasser jetzt sauerstoffreicher geworden war. Dazu benutzte ich die Eigenschaft der Pyrogallussäure, daß ihre Lösung in Kalilauge Sauerstoff absorbiert und sich dadurch braun färbt. Ich löste 12,5% Ätzkali und 5% Pyrogallussäure in siedendem, also O<sub>2</sub>-freiem Wasser. Um eine O<sub>2</sub>-Aufnahme aus der Luft zu verhüten, erhielt ich die Lösungen auf Siedetemperatur. Mit einer Pipette nahm ich von jeder Lösung 2 ccm einzeln heraus und brachte sie unter der nötigen Vorsicht in die Versuchsgefäße. Dabei ergab sich folgendes: Die Gefäße, die im Dunkeln gestanden hatten, zeigten keine Veränderung; das Wasser enthielt keine Spur von Sauerstoff. Von den Flaschen dagegen, die im Lichte gestanden hatten, färbte sich das Wasser, durch welches CO, geleitet war, und in dem sich Pflanzen befanden, sofort tiefschwarz. Das bewies, daß sich reichlich Sauerstoff gebildet hatte. Da keine Blasen aufgetreten waren, so kann er nur durch Diffusion in das Wasser gelangt sein. Das Wasser ohne Pflanzen zeigte auch im Lichte keine Färbung. Das Wasser, in dem weder CO, noch O, gewesen war und mit Pflanzen im Lichte gestanden hatte, zeigte eine leichte Rotfärbung. Es war also auch hier ein wenig Sauerstoff hinein diffundiert. Die zersetzte Kohlensäure stammte aus den Pflanzen, und zwar entweder aus der Luft der Interzellularen, oder sie war durch intramolekulare Atmung gebildet worden, oder drittens, es war gespeicherte Kohlensäure (vgl. oben S. 101). Durch eine von diesen Möglichkeiten erklärt sich die Tatsache, daß auch die im CO2-freien Wasser befindlichen Pflanzen Sauerstoff abgespalten hatten, freilich, wie der Unterschied in der Färbung zeigt, weniger als im CO3-haltigen Wasser.

Die Versuche wurden mit Elodea, Potamogeton, Cladophora wiederholt und hatten stets dasselbe Resultat.

Wie die Versuche zeigen, ist die Diffusion des Sauerstoffes durch die Oberfläche nur gering, wenn diese irgendwie verletzt ist; aber auch bei einer völlig intakten Pflanze wird die Diffusion sehr erschwert durch die Bedeckung mit Wasser. Sie wird wesentlich beschleunigt, wenn einzelne Teile der Pflanze in die Luft ragen. Diese Tatsache ist nicht ohne Bedeutung für die submers lebenden Pflanzen, wie auch für die, welche sich teils im Wasser und teils in Luft befinden. Obgleich im Wasser mehr Kohlensäure gelöst ist, als sich in der Luft befindet, wird durch die Bedeckung mit Wasser der Gasaustausch in den Pflanzen doch so verlangsamt, daß er nicht die Geschwindigkeit des Gaswechsels in Luft erreicht. Vielleicht kommt das in Betracht dafür, daß die submersen Pflanzen durch Ausbildung von zerschlitzten oder sehr dünnen Blättern ihre Oberfläche verhältnismäßig stark vergrößern, wodurch sie befähigt werden, den durch den Druck und die schwere Beweglichkeit des Wassers geminderten Gasaustausch zu erhöhen.

Da dieser aber noch mehr beschleunigt wird, wenn einzelne Teile der Pflanze in Luft sind, so mag das Auftreten von Luftblättern neben zerschlitzten submersen Blättern, wie es bei Batrachium, Cabomba etc. zu geschehen pflegt, neben andern biologischen Funktionen, denen die Schwimmblätter in erster Linie dienen, auch zur Beschleunigung des Gaswechsels beitragen. Vor allem wohl in der Weise, daß die submersen Teile die Kohlensäure der Bikarbonate zerlegen, und der unter Druck stehende abgespaltene Sauerstoff zum überwiegenden Teile durch die Spaltöffnungen der in Luft befindlichen Blätter entweicht, und so ein beständiger Diffusionsstrom entsteht.

#### Zur Kritik der Blasenzählmethode.

In dieser Arbeit verwandte ich zu meinen Untersuchungen vielfach die Blasenzählmethode. Die über die Diffusion des Sauerstoffes angestellten Beobachtungen gestatten nun eine bessere Beurteilung ihres Wertes. Auf Grund der Ergebnisse meiner Versuche läßt sich das Urteil wohl dahin zusammenfassen, daß sie genauere quantitative Messungen nur unter bestimmten Bedingungen gestattet. Da die Diffusion abhängig ist vom Diffusionsgefälle und von der Löslichkeit des Gases, so ist bei Anwendung der Blasenzählmethode erforderlich. daß das umgebende Wasser genügend mit Sauerstoff gesättigt ist. 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 Blasenzählmethode 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 O, gesättigt, so ist das Diffusionsgefälle fast Null, aller abgespaltene Sauerstoff scheidet sich in Blasenform aus, und die Methode liefert gute Werte. Ebenso ist natürlich stets darauf zu achten, daß die

Pflanze vollständig mit Wasser bedeckt ist, da durch die in Luft befindlichen Teile der Sauerstoff schnell und leicht diffundiert; wie die Versuche zeigten, ist der auf diese Weise entweichende Betrag nicht gering. Werden die erwähnten Vorsichtsmaßregeln beachtet, so ist die Methode sehr gut brauchbar, vor allem bei vergleichenden Beobachtungen, z. B. über die Abhängigkeit der CO<sub>2</sub>-Zerlegung von verschiedener Lichtintensität. Ein absolutes Maß der Assimilationstätigkeit selbst gibt die Zählung der Blasen allerdings nicht, da die Zusammensetzung des Gases nach Jahreszeit und Lichtintensität variiert. Pfeffer1) hebt hervor, "daß das Blasenzählen nicht nur die bequemste, sondern auch die genaueste Methode ist, wenn es sich um die Abhängigkeit der Gasabscheidung von Strahlen verschiedener Brechbarkeit handelt". Er weist aber auch darauf hin, daß dem Sauerstoffe "auf dem Wege, den er von seiner Bildungsstätte bis zur Wunde im absorbierten und gasförmigen Zustande zurückzulegen hat, sich die andern in der Pflanze enthaltenen Gase, Stickstoff und Kohlensäure, beimischen, und eine Ausgleichung mit ihnen wird um so vollständiger sein können, je länger der zu durcheilende Weg ist, oder je langsamer eine bestimmte Strecke durchlaufen wird". Die Blasen werden also um so sauerstoffreicher sein, je energischer die CO2-Zerlegung vor sich geht. Untersuchungen nach dieser Richtung haben dies bestätigt. Jost2) schreibt: "Genauere Gasanalyse zeigt wirklich einen hohen Prozentsatz von Sauerstoff, niemals aber findet man reinen Sauerstoff, stets Stickstoff in beträchtlicher Menge beigemischt". De Candolle3) gibt an: "Das austretende Gas ist nie reiner Sauerstoff, vor und nach Austritt mengen sich größere und kleinere Mengen Stickstoff und CO, bei. Dementsprechend wurde ein Sauerstoffgehalt von 25% bis 98% gefunden". Ich habe während des Winters und in der Vegetationszeit Untersuchungen über das austretende Gas angestellt. Bei den Analysen konnte ich nachweisen, daß im Winter bei schwacher Vegetationstätigkeit das Gas aus 24,5% O2, 1,3% CO2 und 74,2% Stickstoff bestand. Im Mai bereits bestand es aus 51,3% O2, 1,5% CO2, 47,2% Stickstoff und Anfang Juni aus 76,2% O2, 0,7% CO, 23,1% Stickstoff.

## Zusammenfassung der Ergebnisse.

1. Die submersen Wasserpflanzen verwenden die Bikarbonate nicht nur gelegentlich bei der CO<sub>2</sub>-Zerlegung, sondern diese liefern oft gerade den Hauptanteil der Kohlensäure für den Assimilationsprozeß.

<sup>1)</sup> Pfeffer, Arb. d. Bot. Inst. Würzburg I, S. 51.

<sup>2)</sup> Jost, Vorlesg. üb. Pflanzenphys. 1908, S. 117.

<sup>3)</sup> De Candolle, Pflanzenphys. 1833, Bd. I, S. 102.

- 2. Die Sauerstoffabspaltung ist nicht allein eine Funktion der CO<sub>2</sub>-Tension des Wassers, vielmehr ist sie auch abhängig von der Form, in der die Kohlensäure vorhanden ist. Die Pflanze hat die Fähigkeit, die Bikarbonate aktiv zu spalten und erreicht dadurch eine reichere Zufuhr von CO<sub>2</sub>, als in Wasser gleicher CO<sub>2</sub>-Tension ohne Bikarbonate. Sie ist also erst in zweiter Linie von dem Druck der freien Kohlensäure abhängig. Bei Lösungen von gleichem Alkali- resp. Erdalkaligehalte steigt die Assimilation mit dem Kohlensäuredruck, bei Lösungen gleicher CO<sub>2</sub>-Tension steigt sie mit dem Gehalt an Bikarbonat.
- 3. Die Karbonate drücken die Wirkung der Bikarbonate herab, einmal durch ihre Basizität, der Hauptsache nach aber durch Minderung des Kohlensäuredruckes.

In Gemischen von Bikarbonat und Karbonat stellt sich zwischen beiden ein Gleichgewichtszustand her. Die Pflanzen sind imstande, diesen zu verschieben und scheiden noch in Lösungen von einem Teil  $\rm KHCO_3$  und zwei Teilen  $\rm K_2CO_3$  Sauerstoffblasen aus.

- 4. Der bei der Zerlegung der Kohlensäure frei gewordene Sauerstoff diffundiert durch die gesamte Oberfläche der Pflanze. Bei unverletzten Pflanzen entsteht im Innern ein positiver Gasdruck, der Löslichkeit und Diffusionsgefälle so weit erhöht, daß sich  $\mathrm{O}_2$ -Ausscheidung und Diffusion das Gleichgewicht halten.
- 5. Ist das Wasser mit Sauerstoff gesättigt, so ist bei verletzten Pflanzen die Diffusion durch die Oberfläche gering. Falls das Wasser nicht mit  $\mathrm{O}_2$  gesättigt ist, kann trotz einer Verletzung eine Sauerstoffabgabe durch die gesamte Oberfläche erfolgen.

Befinden sich Teile der Pflanze in Luft, so diffundiert der Sauerstoff erheblich schneller durch die nicht mit Wasser bedeckte Oberfläche.

# ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Beiträge zur Biologie der Pflanzen

Jahr/Year: 1910

Band/Volume: 10 1

Autor(en)/Author(s): Angelstein Udo

Artikel/Article: Über die Kohlensäureassimilation submerser Wasserpflanzen in Bikarbonat- und Karbonatlösungen 87-117