

# Beiträge zum Problem der Kohlensäureassimilation.

Von

Wilhelm Benecke.

---

Um die auf den folgenden Blättern mitgeteilten Versuche, welche sich mit der Kohlensäureassimilation durch *Helodea canadensis* und einige andere Hydrophyten befassen, schlingt sich insofern ein einigendes Band, als sie zu zeigen versuchen, daß eine längst- und allbekannte Methode bei weiterer Verfeinerung und zielbewußter Anwendung berufen sein wird, auf manche Sonderprobleme der Lehre von der Kohlensäureassimilation Licht zu werfen, eine Methode, die darin besteht, daß man aus der Zeit, welche verstreicht von dem Augenblick, in welchem entstärkte Blätter oder andere grüne Pflanzenteile oder Pflanzen dem Licht exponiert werden bis zum Auftreten der ersten mikroskopisch nachweisbaren Stärkespuren in den Chloroplasten Rückschlüsse macht auf die Intensität der Assimilation unter den jeweils waltenden Bedingungen. Die Methode, die bekanntlich von Famintzin<sup>1</sup> und Kraus<sup>2</sup> in unsere Wissenschaft eingeführt und seither von vielen Forschern, — ich nenne als einen der älteren hier nur Godlewski<sup>3</sup>, als einen der jüngeren Ursprung<sup>4</sup> — mit Erfolg verwendet worden ist, sei im folgenden kurz als »Stärkemethode« bezeichnet. Daß es kritiklos wäre, ohne weiteres aus der Schnelligkeit und dem Maß der Stärkebildung, die doch von den verschiedensten, gleichzeitig verlaufenden Stoffwechselfor-

<sup>1</sup>) Jahrb. f. wiss. Bot. 1867—1868. 6, 34.

<sup>2</sup>) Ebenda. 1869—1870. 7, 521.

<sup>3</sup>) Flora. 1873. S. 378; hier u. a. auch die meines Wissens erste Andeutung der Lehre von den »limiting factors«, in dem Hinweis, daß vermehrte CO<sub>2</sub>-Zufuhr einen um so größeren assimilatorischen Effekt hat, je größer die Lichtintensität ist.

<sup>4</sup>) Ber. d. d. bot. Ges. 1917. 35, 44. 1918. 36, 86.

gängen abhängt, auf den Gang der Kohlensäureassimilation zu schließen, daß vielmehr die Stärkemethode nur in Verbindung mit andern Methoden oder solchen vorarbeitend verwendet werden darf, braucht heutigen Tags nicht besonders betont zu werden; es sei ein für alle Mal auf die Kritik bei Pfeffer<sup>1</sup> oder bei Treboux<sup>2</sup> verwiesen.

## I.

## Allgemeine Vorbemerkungen über die Stärkemethode.

Man wird zu solchen Versuchen in erster Linie amylophyll Pflanzen im Sinn Ernst Stahls verwenden, und zu diesen gehört *Helodea*<sup>3</sup>; bei ausgesprochen saccharophyllen Gewächsen können komplizierende Eigenheiten vorliegen. — Mit Vorliebe benutzte ich die Blätter einer Sippe von *Helodea canadensis*, welche Chamberlain seiner Zeit an Strasburger nach Bonn geschickt hatte, welche mir Kollege Fitting auf meine Bitte freundlichst zusandte und welche mir Kollege Glück, dem ich dafür bestens danke, als *H. canadensis* var. *angustifolia*<sup>4</sup> bestimmte; ihre dünnen Blätter eignen sich für Stärkeversuche besser, als die etwas derberen der Form *typica*, welche sich in der deutschen Neubürgerflora findet. Es standen mir ein männlicher und ein weiblicher Klon zur Verfügung, die aber hinsichtlich der hier interessierenden Fragen keinerlei Unterschiede zeigten. Sollten die Blätter entstärkt werden, so wurden die Sprosse einige Tage lang in Leitungswasser bei gewöhnlicher Temperatur ohne Zusatz von Salzen oder dergl. verdunkelt. Ging man von ziemlich stärkereichem Material aus, so waren nach 24 Stunden Blätter, die etwa 10 cm hinter der Sproßspitze saßen, basal noch voll Stärke, nach etwa 48 Stunden aber stärkeleer; Blätter, die etwas weiter spitzwärts saßen, führten auch nach 48 Stunden noch basal und längs des Mittelnerven Stärke, waren aber nach 72 Stunden ebenfalls entstärkt und konnten dann für die Versuche dienen. (Die genannten

<sup>1</sup>) Physiologie. 1, 322.

<sup>2</sup>) Flora. 1903. 92, 53.

<sup>3</sup>) Detmer, W., Bot. u. landwirtsch. Studien auf Java. 1907. S. 98.

Lidforss, B., Lunds Univ. Årsskr. 1907. No. 2. S. 1.

<sup>4</sup>) Vgl. Lebensgeschichte der Pflanzen Mittel-Europas. I I. S. 680.

Zeiten gelten für sommerliches, kräftig wachsendes Material.) Alsdann wurden die Blätter einzeln vom Stengel abgetrennt oder auch zu dritt als Quirl, in flachen Tellern, welche mit kohlenstoffhaltigem dest. Wasser, mit Leitungswasser oder mit Bikarbonatlösungen, gegebenenfalls nach Zusatz weiterer Stoffe, deren Wirkung untersucht werden sollte, gefüllt waren, dem Nordhimmel oder den Strahlen einer Halbwattlampe exponiert.

Daß für Parallelversuche immer nur Blätter eines und desselben Sprosses verwendet wurden, braucht nicht gesagt zu werden; wichtig aber war festzustellen, welche Blätter eines Sprosses nun wirklich vergleichbar waren, d. h. unter gleichen Bedingungen in der gleichen Zeit gleich viel Stärke bildeten. Daß dies für die drei Blätter eines Quirls gilt, ist klar; zum Überfluß wurde außerdem noch ermittelt, daß die Blätter, welche Knospen stützen, sich ebenso verhalten, wie die zwei anderen Blätter desselben Quirls. Benötigt man aber, und das ist fast immer der Fall, wenn man die Vorteile der Methode wirklich ausnutzen will, mehr als drei Blätter zu einem Versuch, so gilt es, vorher festzustellen, wie sich Blätter verschiedener Quirle verhalten und da zeigte sich, daß solche, sobald sie in einiger Nähe voneinander und nicht allzuweit oben oder unten am Sproß sitzen, vollkommen vergleichbar sind, sodaß es nicht die geringsten Schwierigkeiten macht, brauchbares Material für viele Parallelversuche zu beschaffen. Blätter allerdings, die weit oben am Sproß sitzen, da wo die Internodien noch nicht ganz gestreckt sind, während sie selbst ganz ausgewachsen und ebenso gefärbt erscheinen wie ältere Blätter, scheinen *ceteris paribus* etwas langsamer Stärke zu bilden als diese, sei es, daß sie trotz gleichen Chlorophyllgehalts weniger lebhaft assimilieren, d. h. daß jener in der Pflanzenphysiologie schon lange bekannte, neuerdings durch Willstätters Arbeiten wieder in den Vordergrund des Interesses getretene »plasmatische Faktor«, der außer dem Chlorophyll zur Assimilation nötig ist, noch weniger vollkommen funktioniert, sei es, daß in jüngeren Blättern Stärkebildung erst nach stärkerer Zuckerproduktion einsetzt, sei es, daß die gebildeten Kohlehydrate schneller andern Synthesen verfallen, sei es, daß stärkere Atmung mit im Spiel ist. Dieser, übrigens nur schwache Unterschied zwischen älteren und jüngeren Blättern

macht sich bei schwacher Beleuchtung und mäßiger Kohlen-säurezufuhr am deutlichsten geltend<sup>1</sup>.

Ob Blätter, welche recht lange Zeit verdunkelt gewesen sind, bei erfolgter Wiederbelichtung unter gleichen Bedingungen erst später Stärke bilden als solche Blätter, die eben erst ent-stärkt sind, war für unsere Zwecke zunächst belanglos, da wir unsere Schlüsse nur aus gleichzeitig nebeneinander herlaufenden Versuchen mit gleich lang verdunkelten Blättern zogen. Doch hat die Frage sonst Interesse und sei daher in aller Kürze gestreift, im übrigen aber einer genaueren Durcharbeitung empfohlen:

Wurden am Stengel sitzende *Helodea*blätter, die z. B. am 16. Oktober verdunkelt worden waren, am 18. Oktober nach eben erfolgter Entstärkung mittels einer Halbwattlampe von 150 Watt Stromverbrauch aus 50 cm Entfernung belichtet, so zeigte sich die erste Stärke nach Verlauf von 17 Minuten (Medium: 1proz. Kaliumbikarbonatlösung; Temperatur: 16 Grad). Benachbarte Blätter desselben Sprosses, welche noch weitere zwei bis drei Wochen verdunkelt gehalten wurden, und dann derselben Lichtquelle unter denselben — oder richtig gesagt, möglichst denselben Bedingungen, denn meine Apparatur war recht primitiv — ausgesetzt wurden, bildeten nach ziemlich genau derselben Zeit die ersten mikrochemisch nachweisbaren Stärkespuren. Ein wesentlicher Unterschied ließ sich also in diesen und in manchen andern ähnlich durchgeführten Versuchen nicht nachweisen. Dieses wie erwähnt mit komplizierterer Apparatur noch nachzuprüfende Ergebnis ist vielleicht unerwartet. Man sollte wohl glauben, daß die während längerer Zeit verdunkelt gewesenen Blätter erst nach längerer Belichtungszeit Stärke stapeln würden, weil sie ärmer geworden seien an zu veratmendem Material, welches erst wiedergebildet werden müsse, ehe Stärke transitorisch gespeichert wird. Nach dem Ausfall unserer Versuche aber müssen wir entweder annehmen, daß die Blätter auch während langer Dunkelzeit aus den Internodien soviel Material herausziehen können, daß sie gar nicht ärmer an Atemmaterial werden, als nur kurz verdunkelte Blätter. Oder aber bei unserer *Helodea* als amylophyller Pflanze arbeitet der in Stärkespeicherung gipfelnde photosynthetische Prozeß recht unabhängig vom jeweiligen Ernährungszustand der Zelle, derart, daß Stärkebildung schon bei äußerst geringer Zuckerkonzentration um die Stärkebildungszentren anhebt (vgl. auch unter III); der ursprüngliche Ernährungszustand der Pflanze würde dann erst später auf Kosten der bei Wiederbelichtung zunächst transitorisch in den Chloroplasten gespeicherten Stärke wiederhergestellt. Untersuchung und Vergleichung von Blättern, die am Stengel sitzend oder von ihm abgetrennt verdunkelt und dann wieder belichtet werden, einerseits, Vergleichung von Blättern amylo- und saccharophyller Pflanzen andererseits, würden diese Probleme zu lösen ermöglichen. Nebenbei sei noch erwähnt, daß Blätter, die infolge allzu-

<sup>1</sup>) Vgl. dazu Czapek. *Biochemie*. 2. Aufl. 1, 484: »Es ist fraglich, ob die »Zuckergrenze« für die Stärkebildung bei jungen Chloroplasten nicht eine andere ist, als bei voll entwickelten.« Dort auch weitere Lit.

langer Verdunkelung Verfärbung zeigen, für die Stärkemethode unbrauchbar sind; Blätter, die nach sehr langem Lichtenzug kein grünes Pigment mehr enthalten, sondern infolge von ausschließlichem Karotinoidgehalt ihrer Chromatophoren goldgelb aussehen, bilden am Licht überhaupt keine Stärke mehr, wenngleich die Plasmolysierbarkeit ihrer Zellen noch unverändert ist. Ob sie aus künstlich zugeführtem Zucker Amylum zu bilden vermögen, wäre zu untersuchen.

Nun noch einige Worte über Belichtung und Temperatur bei der Durchführung der Versuche nach der »Stärkemethode«: Die von mir meistens benutzten Lichtquellen sind oben bereits genannt; dienten Halbwattlampen, so passierten ihre Strahlen meist erst eine 7 cm dicke Wasserschicht, um des größten Teils ihrer Wärmestrahlen beraubt zu werden, ehe sie die Blätter trafen. Die in anderen Fällen so störenden Schwankungen im Stromkreis sind bei Stärkeversuchen ziemlich gleichgiltig, weil sie sich auf alle Blätter eines Versuchs gleichsinnig geltend machen. Systematische Versuche über die Beziehungen zwischen der Zeit, die bis zur Stärkebildung verstreicht, und der Intensität des Lichts stellte ich nicht an<sup>1</sup>. Untersuchungen über die Frage, ob die Qualität des Lichtes die chemische Qualität der Assimilate beeinflusst, liegen von Ursprung<sup>2</sup> vor, welcher fand, daß sowohl im stark, wie im schwach brechbaren Spektralteil Stärke gebildet wird. Eingehendere Untersuchungen über die Frage, ob die Zuckerkonzentration, von der die Stärkebildung bei der Assimilation abhängt, ihrerseits von der Qualität des Lichts abhängt, liegen m. W. nicht vor; so benutzte ich die Gelegenheit, mich darüber zu unterrichten: zwei Senebiersche Glocken, die eine gefüllt mit Methylenblau-, die andere mit Safraninlösung, wurden in solche, für beide Glocken verschiedene Entfernungen von einer Lichtquelle gebracht, daß ein und derselbe Helodeasproß unter beiden Glocken gleich stark assimilierte; die Intensität der Assimilation wurde am Gasblasenstrom gemessen. — Nun wurden zwei entstärkte Blattquirle ein und demselben Sproß entnommen, in 1 proz. Kaliumbikarbonatlösung unter beiden Glocken den Lichtstrahlen derart exponiert, daß diese senkrecht auf die Blattflächen fielen. — Unter beiden Glocken trat Stärke gleich-

<sup>1</sup>) Über einige Versuchsergebnisse, die darauf hinweisen, daß die, die Stärkebildung auslösende Zuckerkonzentration in der Zelle bei schwacher Belichtung vielleicht etwas höher ist, als bei stärkerer, wird unten berichtet werden.

<sup>2</sup>) Ber. d. d. bot. Ges. 1918. 36, 93.

zeitig auf. Wenn dieser Versuch in Übereinstimmung mit Ursprungs Resultaten auch keinen Anhaltspunkt dafür gab, daß der chemische Gang der Assimilation von der Qualität des Lichtes beeinflußt wird, so können erst weitere Experimente lehren, ob nicht doch unter bestimmten Bedingungen andere Ergebnisse zu erzielen wären. Denn es ist bekannt, daß manche Stoffwechselprozesse, die ihrerseits die Schnelligkeit der Stärkebildung beeinflussen dürften, von Licht verschiedener Wellenlänge in bestimmter Weise beeinflußt werden können.

Was die Temperatur angeht, so liefen meine Versuche meistens bei »Zimmertemperatur«, welche während der Dauer eines Versuchs hinreichend konstant war, und ich stellte außerdem einige orientierende Versuche bei verschiedenen Temperaturen an. Solche finden sich schon bei Kraus (1. c.). Meine Apparatur war recht einfach: Die Helodeablätter gelangten auf Teller mit 1proz. Kaliumbikarbonatlösung, die nebeneinander auf kleinen, mit verschieden temperiertem Wasser gefüllten Wasserbädern in der Entfernung von 40 cm von einer Halbwattlampe von 100 Watt standen; die Lichtstrahlen passierten eine dünne Wasserschicht, ehe sie auf die Teller gelangten. Die Kohlensäureversorgung war unter solchen Bedingungen sehr gut<sup>1</sup>, die Belichtung nur mäßig gut. Die Blätter bildeten nun innerhalb anderthalb Stunden — über längere Zeit dehnte ich die Versuche nicht aus — unterhalb 10 und oberhalb 35 Grad keine Stärke, bei 10 Grad trat die Stärkebildung nach etwa einer Stunde, bei 14 Grad nach 40 Minuten, bei 20 Grad nach 30 Minuten, bei 25 Grad nach 25 Minuten und bei 30 Grad nach einer Stunde in die Erscheinung.

Diese Versuche, besonders die bei extremeren Temperaturen, erinnern eindringlich daran, daß der komplexe Vorgang der Stärkebildung unter keinen Bedingungen schlechthin mit dem an sich schon hinreichend komplexen der Assimilation identifiziert werden darf. Zumal ist die Versuchsdauer der Parallelversuche hier sehr verschieden, so daß der bekannte »Zeitfaktor« (Blackman, Matthäi) eine unerwünschte, weil ungleich starke

<sup>1</sup>) Somit dürfte in dieser Versuchsserie der Umstand, daß in Bikarbonatlösungen die CO<sub>2</sub>-Versorgung mit steigender Temperatur wächst, belanglos sein (vgl. S. 427).

<sup>2</sup>) Kraus sah bei 5° nach 6 Stunden Stärke in den Helodeablättern auftreten.

und darum komplizierende Wirkung haben wird. Wenn ich bei 10 Grad innerhalb anderthalb Stunden keine Stärkebildung sah, während z. B. Heinrich<sup>1</sup> in seinen lange Zeit zurückliegenden Blasen-zählversuchen mit *Hottonia* noch bei 4 Grad Sauerstoffentwicklung beobachten konnte, so dürfte das z. T. daran liegen, daß bei niedriger Temperatur die für die Stärkebildung kritische Zuckerkonzentration höher liegt als bei mittlerer<sup>2</sup>, obwohl bei *Helodea* dieser Umstand nach Lidforss (l. c.) vielleicht weniger ins Gewicht fällt als bei manchen anderen Gewächsen. Bemerkenswert dürfte es sein, daß in meinen Versuchen ebenso wie in den Heinrichschen Blasen-zählversuchen, desgl. in den Kreuzlerschen Assimilationsversuchen und auch in den Reinhard und Suschkoffschen Versuchen über Stärkebildung aus exogenem Zucker das »Optimum« bei etwa 25 Grad lag. Es liegt nahe, anzunehmen, daß das Licht als begrenzender Faktor gewirkt und eine höhere Lage des Optimums verhindert habe; aber dem kann nicht so sein, da schon bei 30 Grad eine deutliche Depression sich zeigt. Es müssen also oberhalb 25 Grad andere Umstände zusammenwirken: Depression der Assimilation, Herabsetzung der Zuckerkondensation zu Stärke<sup>3</sup>, Steigerung der Atmung oder andere Vorgänge; jedenfalls dürfte die exakte Untersuchung dieser Dinge mit Hilfe kombinierter »Stärke«- und »Blasen-zähl«methode ein lohnendes Thema sein.

Ob es sich empfiehlt, auf einen so verwickelten, aus einer Kette vieler Folgereaktionen zusammengesetzten Vorgang wie die Stärkebildung das van t'Hoffsche Gesetz von der Reaktionsgeschwindigkeit anzuwenden, lasse ich dahingestellt. Aus obigen Zahlen könnte man für Temperaturen zwischen 10 und 20 Grad den Koeffizienten 2 herauslesen, wie das bekanntlich auch schon für die Assimilation geschehen ist (Matthäi). Im

<sup>1</sup>) Vers. Stat. 1871. 13, 136. — Sachs sah *Vallisneria* bei 8° nur noch langsam blasen. Cloëz und Gratiolet (*Flora*. 1851. N. F. 9, 750) fanden, daß bei *Potamogeton* und *Najas* der Blasenstrom bei 10—15° aufhörte. Das Optimum lag bei 30°. Alle solche Angaben haben wirklichen Wert nur, wenn alle anderen Faktoren nach Möglichkeit präzisiert werden.

<sup>2</sup>) Vgl. Czapek. Ber. d. d. bot. Ges. 1901. 19, 120.

<sup>3</sup>) Vgl. Reinhard und Suschkoff. Beih. bot. Centralbl. 1905. 18, 133.

übrigen vergl. man hierzu die Ausführungen bei Schroeder<sup>1</sup> und bei Warburg<sup>2</sup>. Für die im folgenden zu schildernden Versuche ergibt sich so viel aus obigen Temperaturversuchen, daß sie zum allergrößten Teil ausgeführt wurden unter Bedingungen, unter denen nicht nur Licht, sondern auch Temperatur begrenzende Faktoren waren<sup>3</sup>.

Was schließlich die Methode des Stärkenachweises anlangt, so wurde er in der bekannten Weise derart geführt, daß die sorgfältig mit Fließpapier abgetrockneten Blätter in Chloraliod kamen und untersucht wurden, sobald der Zellinhalt homogen erschien (Zeiß Obj. E., Ok. 2). Meistens wurden die Zellen der Blattoberseite ohne Rücksicht auf die des Mittelnerven und des Randes aufs Korn genommen. Die Angabe von Kraus (l. c.), daß die Zellen an der Spitze des Helodea-blattes schneller Stärke bilden als die basalen, kann ich nicht bestätigen; allerdings kann der Eindruck dadurch hervorgerufen werden, daß in den Spitzenzellen die Chloroplasten dichter lagern als in den basalen.

#### A n h a n g.

Oben war die Rede von Licht und Temperatur als zwei gleichzeitig »begrenzenden Faktoren«. Zur Erläuterung einige Worte: Die berühmte Blackmansche Lehre von den »limiting factors« wird in der Literatur häufig so

<sup>1</sup>) Die Hypothesen über die chemischen Vorgänge bei der CO<sub>2</sub>-Assimilation. 1917. S. 154.

<sup>2</sup>) Biochem. Zeitschr. 1919. **100**, 258.

<sup>3</sup>) Ich halte es nicht für ausgeschlossen, daß bei weiterer Verfeinerung der Stärkemethode auch jene von Osterhout und Haas (Journ. gen. phys. 1918. **1**, 1) einerseits, Warburg (Biochem. Zeitschr. 1920. **103**, 188) andererseits beobachtete Erscheinung, daß bei Belichtung verdunkelt gewesener Pflanzen die Assimilation unter Umständen erst im Lauf einer bestimmten Zeit zu einem konstanten Endwert steigt, zu beachten sein würde. Dann nämlich, wenn diese Induktion von der Zeit der vorhergegangenen Verdunkelung und von den bei Wiederbelichtung herrschenden Versuchsbedingungen abhängt. Daß das letztere der Fall ist, ergibt sich aus Warburgs Angabe, daß sie sich nur bei starker Belichtung geltend macht. (10 bis 20000 Lux.) — Es wäre vielleicht auch ganz interessant, die Stärkemethode vergleichsweise an Blättern zu erproben, die man durch Kohlensäureentzug entstärkt hat. — Ein interner Faktor, der nicht übersehen werden darf, ist ferner die Umlagerung der Chlorophyllkörner bei Wiederbelichtung, welche unter verschiedenen Bedingungen schneller oder langsamer vor sich gehen und so die Schnelligkeit der Stärkebildung beeinflussen könnte; in meinen Versuchen hat allerdings, wie ich mich überzeugt habe, dieser Faktor keine wesentliche Rolle gespielt.

formuliert, als ob immer nur einer der jeweils gemeinsam wirkenden Faktoren begrenzend sei. Richtiger formuliert aber u. a. Jost<sup>1</sup>: »Es kann der Fall eintreten, daß alle Faktoren bis auf einen in so reichem Ansaß geboten sind, daß jener eine Faktor dann allein die Assimilationsgeschwindigkeit bestimmt«. Die Kurve, welche die Assimilationsgeschwindigkeit in Abhängigkeit von einem variablen bei tunlichster Konstanz aller andern Faktoren darstellt, verläuft nicht derart, daß sie zunächst mit dem Ansteigen des variablen Faktors geradlinig ansteigt um dann, wenn ein anderer Faktor das weitere Ansteigen der Assimilation verhindert, einen scharfen Knick zu machen und nunmehr der Abszisse parallel weiter zu laufen, vielmehr folgt die Kurve einer logarithmischen Funktion (Mitscherlich), so etwa wie sie bei Boysen-Jensen<sup>2</sup> (S. 239) die Abhängigkeit der Assimilation von der wechselnden Lichtintensität, oder bei Warburg<sup>3</sup> (S. 257) die Abhängigkeit der Assimilation von der wechselnden Kohlensäurezufuhr bei Konstanz der anderen Faktoren versinnbildlicht: Praktisch genommen steigt sie in diesen Fällen zuerst etwa geradlinig an, annähernd proportional der Lichtintensität bzw. Kohlensäuremenge; so lange das der Fall ist, ist Licht bzw. Kohlensäure der — praktisch genommen — einzige, den Vorgang begrenzende Faktor; dann biegt sie sich mehr und mehr der Horizontalen zu; während dieser Biegung geht die Steigerung der Assimilation nicht mehr annähernd proportional einem einzigen lim. factor, vielmehr ist das die Gegend »where the other factors interact« (Boysen-Jensen), wo also mehr als ein Faktor gleichzeitig limitiert; endlich verläuft sie annähernd parallel der Abszisse, dann ist irgendein anderer als der variable Faktor, z. B. die Temperatur, oder auch ein interner Faktor der (praktisch betrachtet) einzige begrenzende.

Bezüglich der erstrebenswerten Terminologie verweise ich auf Mitscherlich<sup>4</sup>: Das Licht (oder ein anderer Vegetationsfaktor) ist im »absoluten Minimum« nur dann, wenn es ganz fehlt, d. h. wenn wir unsere Versuchspflanze verdunkeln. Beleuchten wir dann schwach und allmählich stärker, so tritt mit dem Augenblick der Beleuchtung das Licht in das »relative Minimum«, und die Assimilation folgt der steigenden Beleuchtung nach der logarithmischen Funktion so lange, bis sich das Licht im »relativen Optimum« befindet. Hierunter versteht Mitscherlich die Lichtintensität, bei welcher »der Höchstbetrag unter Konstanthaltung aller andern Faktoren lediglich durch das Maß der Beleuchtung erreicht wird«. Die Höhe dieses Betrags wird dabei bedingt »durch das gegenseitige Verhältnis aller andern Vegetationsfaktoren«. Weiter wird ausgeführt, daß sich keineswegs immer nur ein, daß sich vielmehr viele, unter Umständen alle Faktoren im relativen Minimum befinden können, und wenn unser Autor schreibt: »Ist z. B. der Stickstoff im relativen Minimum, so können wir doch bei gleicher, d. h. konstanter Stickstoffgabe die Erträge steigern, wenn wir einen der andern im relativen Minimum befindlichen Faktoren besser gestalten«, so bedeutet das dasselbe, was oben ausgeführt wurde, wenn wir in dem zitierten Satz »Ertrag« durch CO<sup>2</sup>-Assimilation, »Stickstoff« etwa

1) Bot. Zeitg. 1906. 64, II. Sp. 72.

2) Bot. Tidskrift. 1918. 36, 219.

3) Biochem. Zeitschr. 1919. 100, 230.

4) Landw. Versuchsstat. 1912. S. 437.

durch Licht und »einen der andern Faktoren«, z. B. durch »Kohlensäure«, »Temperatur« oder »Chlorophyllgehalt« ersetzen.

Mittels der Blasenählmethode kann man unschwer zahlenmäßig nachweisen, daß z. B. Licht und Kohlensäure gleichzeitig limitieren können: Ein Helodeasproß, der bei schwacher Kohlensäurezufuhr, in 0,1%  $\text{KHCO}_3$ , gehalten wird, entwickelt bei einem Abstand von 40 cm von der Lampe in 90 Sekunden 10 Blasen. Verringert man die Entfernung auf 30 cm, so steigen in 30 Sekunden 10 Blasen. Vergrößert man die Entfernung auf 50 cm, so versiegt der Blasenstrom. Jetzt ist also Licht zweifelsohne »limiting factor«. Erhöht man nun bei dieser Entfernung den Kohlensäuregehalt, indem man 1%  $\text{KHCO}_3$  bietet, so entwickeln sich wieder Blasen, und zwar z. B. in 120 Sekunden 10 Blasen. Steht also die Lampe 50 cm entfernt, so wird sowohl durch vermehrte Licht- als durch gesteigerte Kohlensäurezufuhr die Assimilation erhöht; Licht und Kohlensäure sind gleichzeitig im relativen Minimum<sup>1</sup>.

Aber auch ohne eigens dazu angestellte Versuche war dieser Schluß schon zu ziehen aus vielfältigen Erfahrungen der Pflanzenphysiologen. Z. B. aus den Erfahrungen Sapoznikows<sup>2</sup>, daß »bei Zufuhr von viel Kohlensäure trotz ungünstiger Beleuchtung Kohlehydratbildung gefördert wird«. Oder aus der Tatsache, daß Treboux<sup>3</sup>, Angelstein<sup>4</sup> und manche andere Forscher, die die Blasenählmethode verwendeten, die Assimilation trotz schwacher Beleuchtung durch reichlichere Kohlensäurezufuhr erhöhen konnten. — Es liegt mir gänzlich fern, durch diese summarischen Ausführungen die Frage auch nur einigermaßen zu erledigen, ich wollte vielmehr nur zu einer weiteren experimentellen und kritischen Behandlung derselben anregen, die, falls sie von theoretischen Botanikern ausgeht, nicht an den durch Mitscherlich inaugurierten umfangreichen Diskussionen der Agrikulturbotaniker vorbeigehen dürfte, und wenn sie von diesen behandelt wird, die Ausführungen Blackmans und seiner Nachfolger unter den theoretischen Pflanzenphysiologen zu berücksichtigen hätte<sup>5</sup>.

Die technische Schwierigkeit bei der Durchführung solcher Versuche liegt darin,

<sup>1</sup>) Damit stimmt das Ergebnis des folgenden Versuches: Beleuchte ich einen Helodeasproß nacheinander in 1proz. und in 0,1proz.  $\text{KHCO}_3$ -Lösung durch eine Lampe von 150 W. Stromverbrauch, so verhält sich die Assimilation in beiden Lösungen, gemessen am Blasenstrom, wie 1,33 zu 1; bei Beleuchtung mit einer 100 W.-Lampe wie 1,5 zu 1. Bei Beleuchtung mit einer 25 W.-Lampe aber wie 1,77 zu 1. Je schwächer die Beleuchtung, um so ungünstiger die Wirkung mangelhafter Kohlensäurezufuhr. Der Pflanzengeograph pflegt zu sagen: Ein Vegetationsfaktor kann einen anderen bis zu einem gewissen Grad vertreten. Vgl. Rübel, E., i. Hdwb. d. Natwsch., 1913, 4, 865.

<sup>2</sup>) Bot. Centralbl. 1895. 63, 246.

<sup>3</sup>) Flora. 1903. 92, 72 (zitiert weiter unten S. 441).

<sup>4</sup>) Beitr. z. Biol. d. Pflanzen. 1911. 10, 87.

<sup>5</sup>) Vgl. dazu ferner u. a. noch: Kniep, H., Hdwb. d. Naturwiss. 7, 805—806. —, Zeitschr. f. Bot. 1916. 8, 400 (Kritik an Blackman auf Grund Willstätterscher Resultate). — Schroeder, H., Die Hypothesen . . . 1917. S. 119. Anm. 3 (Kritik an Blackman auf Grund von Ergebnissen Lubimenkos und Willstätters). — Rodewald, H., Ber. d. d. bot. Ges. 1918. 36, 199. — Rippel, A., Angewandte Botanik. 1920. 2, 308. — Brown, W. H., Phil. J. sc. Bot. C. 1918. 13, 345 (mir nur dem Titel nach bekannt).

daß es unmöglich ist, alle Faktoren bis auf einen konstant zu halten, da z. B. Temperaturänderung auch die Kohlensäurezufuhr ohne Zutun des Experimentators ändert: Verwendet man Kohlendioxyd, so sinkt, verwendet man Bikarbonat, so steigt die verfügbare Kohlensäuremenge mit steigender Temperatur (Warburg, O., *Biochem. Zeitschr.* 1919. **100**, 258). — Während in solchen Fällen zahlenmäßige Korrekturen angebracht werden können, ist das unmöglich, wenn Wechsel äußerer Faktoren innere Bedingungen zwangsläufig verändert, wenn z. B. Variation der Belichtung allmähliche Chlorophyllumlagerung bedingt und dadurch die Menge des wirksamen Chlorophylls während des Versuchs nicht konstant bleibt, — anderer Reizwirkungen, auf deren komplizierenden Einfluß bekanntlich schon Blackman hinwies, gar nicht zu gedenken. —

## II.

### Der Einfluß von Ammoniumsalzen auf die Kohlensäureassimilation.

Schon bevor Willstätter und Stoll<sup>1</sup> anmerkungsweise mitgeteilt hatten, daß die Intensität der Kohlensäureassimilation von *Pelargonium*blättern durch Ammoniumbikarbonat stark herabgedrückt wird, hatte ich gefunden, daß Ammoniumsalze die Stärkebildung auch bei *Helodea* ungünstig beeinflussen. Ich war dazu durch einen Zufall gekommen und verfolgte dann die Frage weiter, zunächst um die Brauchbarkeit der »Stärkemethode« an einem Sonderfall zu erproben.

Mit Versuchen über die Ernährung der Wasserpflanzen mit Stickstoffverbindungen befaßt, wollte ich ermitteln, ob vielleicht im Nährsalzgemisch für *Helodea* der Salpeter vorteilhaft durch Ammoniumsalze ersetzt werden könne. Es ergab sich jedoch, daß beiderlei Stickstoffquellen annähernd gleich gute Ernährungsbedingungen liefern; jedenfalls wurde die Überverlängerung der Adventivwurzeln, die infolge von Mangel an Stickstoffverbindungen eintritt (Das »Etiement der Wurzeln infolge von Stickstoffhunger«) durch die beiden genannten stickstoffhaltigen Nährsalze gleichermaßen verhindert<sup>2</sup>. Ferner zeigte sich,

<sup>1</sup>) Untersuch. ü. d. Ass. der Kohlensäure. 1918. S. 168. Anm.

<sup>2</sup>) Nebenbei bemerkt, gilt das auch für *Lemna*. Ihre Wurzeln zeigen ebenfalls bei Züchtung ohne stickstoffhaltige Nährsalze Überverlängerung, die nicht zu beobachten ist, wenn man Salpeter oder Ammoniumsalze bietet. Hieraus kann geschlossen werden, daß die *Lemna*wurzeln nicht nur als Stabilisatoren dienen, sondern auch der Nahrungsaufnahme, — ein Schluß, zu dem bekanntlich auf Grund anderer Versuche Bierberg schon gekommen ist (*Flora*, 1909, **99**, 284) und der natürlich aus meinen Versuchen nur dann gezogen werden kann, wenn man in jener Überverlängerung eine Selbststeuerung zu erblicken geneigt ist.

daß unsere Pflanzen bei etwas stärkeren Gaben von Ammonsalzen die bekannte Schädigung durch diese Salze zur Schau trugen, und auch dann, wenn diese nicht ohne weiteres zu sehen war, erwiesen sie sich schon bei makroskopischer Jodprobe auffallend arm an Stärke im Vergleich mit Salpeterpflanzen oder gar mit solchen, welche ohne Stickstoffzufuhr gezüchtet worden waren. Hieraus entwickelte sich für mich die Frage, ob diese Stärkearmut bei Ammonzufuhr darauf beruht, daß die bei der Assimilation gebildeten Kohlehydrate alsbald zusammen mit den Ammoniumsalsen zu weiteren Synthesen verwendet werden, anstatt zunächst in Form von Stärke niedergeschlagen zu werden, oder ob die Ammoniumsalsen sonst irgendwie die Assimilation spezifisch beeinflussen oder schädigen. Das letzte erwies sich als zutreffend, was deshalb auffallend war, weil alle Angaben in der Literatur dahin lauten, daß Neutralsalze — von Giften im engeren Sinn abgesehen — auf die Assimilation nur nach Maßgabe ihrer osmotischen Leistung schädlich wirken<sup>1</sup>.

Ich schildere nun den Gang einiger Versuche nach der Stärkemethode. Wurden z. B. entstärkte abgetrennte Helodeablätter an einem schönen Julitag in einer 1proz. Kaliumbikarbonatlösung, welche außerdem entweder  $\frac{1}{2}$ % Natriumsulfat oder die äquivalente Menge Ammonsulfat enthielt, dem Himmelslicht exponiert, so zeigten im ersteren Fall die Blätter nach einer Stunde reichlich kleinkörnige Stärke, im letzteren aber nicht, obwohl sie durchaus frisch geblieben waren. Ähnlich hemmte z. B. Ammonchlorid in 0,5proz. Lösung die Stärkebildung auf die Dauer, Natriumchlorid aber nicht. Wurden ferner Blätter in 1proz. Kaliumbikarbonatlösung mit solchen, die in ebenso starker Ammoniumbikarbonatlösung exponiert waren, verglichen, so bildeten nur die erstgenannten Stärke. In einem weiteren Versuch wurden verglichen Blätter unserer Pflanze, welche in

<sup>1</sup>) Vgl. die Angaben bei Treboux, l. c., Jacobi (Flora, 1899, 86, 289), Pantanelli (Jahrb. f. wiss. Bot., 1904, 39, 167). Eigenartigerweise findet Kurt Noack (Zeitschr. f. Bot., 1920, 12, 340), daß sogar 2,5% Na-Azetat, trotz alkalischer Reaktion die Gasblasenzahl eines in 1%  $\text{KHCO}_3$  blasenden Sprosses nicht herabsetzt. Betreffs der günstigen Einwirkung der Salze der Knopschen Nährlösung, die G. Schmid feststellt (Flora, 1912, 104, 335), vgl. Teil III, S. 439.

1- und 2proz. Kaliumbikarbonatlösungen exponiert wurden mit solchen, die in äquivalenten Lösungen von Natrium- und von Ammoniumbikarbonatlösungen belichtet wurden; die Kalium- und Natriumblätter führten nach 40 Minuten Stärke und zwar die in 1proz. (bzw. 0,84proz.) Lösung deutlich mehr als die in der doppelt so starken, weil diese schon durch ihre osmotische Leistung schadete; die Ammoniumblätter erwiesen sich wiederum als stärkefrei. Auch Versuche, in denen die Nitrate des Kaliums, Natriums und Ammoniums verglichen wurden, führten immer zum gleichen Ergebnis. Es galt das auch für den Fall, daß schwächere Konzentrationen von Ammonsalzen, c. 0,1%, verwendet wurden, daß schwächere Bikarbonatlösungen oder auch freie Kohlensäure als C-Quelle diente oder künstliche Beleuchtung angewendet wurde. War nun durch Ammonsalzgaben, die sich etwa in der genannten Höhe hielten, unter den obwaltenden Versuchsbedingungen die Stärkebildung gänzlich zu unterdrücken, so zeigten weitere Versuche, daß man durch geringere Gaben die Stärkebildung hinauschieben kann, statt sie ganz zu hindern. Fügt man zu einer 1proz. Kaliumbikarbonatlösung, in der die Blätter exponiert werden, 0,01% Ammonsulfat zu, so läßt sich eben noch eine retardierende Wirkung im Vergleich mit ammonfreien Versuchen nachweisen. Endlich sei erwähnt, daß andere Stickstoffverbindungen, die ich noch prüfte, nämlich außer Salpeter Albumosen (Pepton-Witte) und Asparagin, in mäßigen Konzentrationen die Stärkebildung weder verzögerten noch gar unterdrückten.

Da die eben geschilderten Versuchsergebnisse vorlagen, ehe Willstätter die Hemmung der Assimilation durch Ammonsalze bekannt gegeben hatte, kam es nun zunächst darauf an, die Hintanhaltung der Stärkebildung durch diese Salze zu erklären; auch ohne Schädigung der Assimilation selbst konnte sie dadurch zustande kommen, daß die Ammonsalze den Protoplasten für Zucker permeabel machten und somit unter ihrem Einfluß die für Stärkebildung im Zellinnern nötige Zuckerkonzentration nicht erreicht wurde. Die Angaben von Wächter<sup>1</sup>, der eine Exomose von Zucker aus Zwiebelzellen unter dem Einfluß von Ammonchlorid nachgewiesen hat, ließen das möglich erscheinen.

<sup>1</sup>) Jahrb. f. wiss. Bot. 1905. 41, 192.

Immerhin gelang es mir nicht, eine solche durch Ammonsalze bedingte Exosmose nachzuweisen.

So lag es denn nahe, eine Schädigung der Assimilation durch Ammonsalze anzunehmen und den Versuch zu machen, sie mittels der Blasenählmethode nachzuweisen, wobei die kritischen Ausführungen Knieps<sup>1</sup> zu dieser Methode aufs sorgfältigste beherzigt wurden; insonderheit wurde darauf geachtet, daß der Blasenstrom wirklich »physiologisch«, nicht »physikalisch« war, d. h. bei Verdunkelung alsbald und auf die Dauer stoppte. Ferner wurde immer eine gewisse Zeit nachdem die Sprosse in neue Lösungen gebracht worden waren gewartet, ehe gezählt wurde, um etwaige Übergangsreize vorher ausklingen zu lassen. (Darüber noch einiges später in III). Ich schildere einige solche Versuche: Drei Helodeasprosse bliesen eine Zeitlang in 100 ccm einer 1 proz. Kaliumbikarbonatlösung; der erste entwickelte in 20, der zweite in 40, der dritte in 10 Sekunden je zehn Blasen. Zum ersten wurde nun 0,1, zum zweiten 0,2 g  $(\text{NH}_4)_2\text{SO}_4$  zum dritten die äquivalente Menge Kalium-plus Natriumsulfat gegeben. Es entwickelte nunmehr der erste nur mehr in 30, der zweite in 70 Sekunden je zehn Blasen, während die Blasenzahl beim dritten unverändert blieb. Bald verlangsamte sich die Blasenzahl der beiden Ammonsprosse noch weiter: der erstere ließ in 90, der zweite in 170 Sekunden zehn Blasen steigen. In einem zweiten Versuch wurde verglichen der Erfolg von Natriumchlorid, 0,6 0/0, Ammonchlorid 0,5 0/0, Dinatriumphosphat plus aq. 3,6 0/0, Diammonphosphat 1,7 0/0. Als C-Quelle diente wiederum 1 proz. Kaliumbikarbonat. Das Kochsalz hemmte in dieser Konzentration nicht merklich; das Dinatriumphosphat nicht unbeträchtlich, offenbar weil es durch seine alkalische Reaktion den Gehalt an freier Kohlensäure herabdrückte; das Ammonchlorid setzte die Blasenzahl auf die Hälfte herab, nach einiger Zeit noch mehr; Diammonphosphat hemmte noch stärker als Ammonchlorid, zweifellos addierte sich hier die alkalische Reaktion zur Ammoniumwirkung. Endlich nenne ich statt vieler noch einen dritten Versuch: Zwei Sprosse »bliesen sich ein« in 0,8 0/0 doppelkohlenurem Natrium. Der erste produzierte nach einer

<sup>1</sup>) Jahrb. f. wiss. Bot. 1915. 56, 460.

halben Stunde in 14, der zweite in 12 Sekunden je zehn Blasen. In äquivalente Lösungen von Kalium-, bzw. Ammoniumbikarbonat gebracht, veränderte der erste seine Blasenanzahl nicht, der andere aber blies nur noch zehn Blasen in 60 Sekunden. So blieb es während der nächsten 3 Stunden, da wurde der Versuch abgebrochen. In all diesen Versuchen benutzte ich künstliches Licht, eine Halbwattlampe von 150 Watt in einer Entfernung von 30 cm; zu gleichen Ergebnissen führten aber Versuche unter Benutzung vom Himmelslicht. Auch änderte sich der Erfolg nicht, wenn statt 1 proz. Kaliumbikarbonatlösung schwächere verwendet wurde, oder Lösungen von Kohlendioxyd. Entstärkte Sprosse verhielten sich nicht anders wie stärkehaltige. Bei Versuchen, das eben noch wirksame Minimum zu ermitteln, fand ich, daß 0,02 % Ammonsulfat die Blasenanzahl noch kaum merklich herabdrückte, daß aber die doppelte Menge sich deutlich bemerkbar machte. Die Stärkemethode scheint also hier empfindlicher als die Gasblasenzählmethode zu sein (vgl. S. 429). Endlich sei noch darauf hingewiesen, daß sich diese beiden Methoden gut kombinieren lassen: Zwei entstärkte Sprosse wurden ausgewählt, welche zufällig genau dieselbe Blasenanzahl in 1 proz. Kaliumbikarbonat entwickelten, nämlich alle 120 Sekunden zehn (große) Blasen; zum ersten wurde NaCl, zum zweiten NH<sub>4</sub>Cl gegeben, der erste behielt das ursprüngliche Tempo bei, beim zweiten senkte es sich auf zehn Blasen in 260 Sekunden. Der Versuch begann um neun Uhr früh; um zehn Uhr zeigte ein Blatt des Natriumsprosses bereits deutlich Stärke, des andern aber nicht. Um zwölf Uhr hatte sich die Blasenanzahl nicht geändert, der Natriumsproß zeigte jetzt sehr viel Stärke in seinen Blättern, der Ammoniumsproß aber immer noch nicht, und würde wohl auch im Lauf des Tages keine mehr gebildet haben. Somit verliefen all diese Versuche ganz eindeutig, so sehr sie auch in quantitativer Hinsicht einer weitgehenden Variation durch Kombinationen verschieden starker und genau definierter Lichtintensitäten, Kohlensäurekonzentrationen, Ammonsalzgaben usw. fähig wären und es erhebt sich nun die Frage wie die mittels zweier Methoden zweifelsfrei festgestellte Giftwirkung von Ammonsalzen auf die Kohlensäureassimilation sich erklären dürfte.

Man wird unwillkürlich daran denken, daß die schädliche Wirkung von Ammoniumsalzen auf die mannigfachsten Lebenserscheinungen der Pflanzen vielfach auf das verhältnismäßig schnelle Eindringen dieser Salze im Vergleich mit anderen Salzen zurückgeführt wird. Neuere Angaben über schnelles Eindringen der Ammoniumsalze finden sich z. B. bei Birch-Hirschfeld<sup>1</sup>, oder bei Mc Cool<sup>2</sup>, welcher Forscher die Tatsache, daß sie »extreme deleterious« sind damit erklärt, daß sie »penetrate the cells more rapidly, than do other salts«. Suchen wir solche Angaben für unsere Zwecke zu verwerten: In einer kleinen interessanten posthumen Studie weist Tröndle<sup>3</sup> im Anschluß an Overton<sup>4</sup> und Ruhland<sup>5</sup> darauf hin, daß aus Lösungen von Alkaloidsalzen nur die hydrolytisch abgespaltene Base, nicht die Salze selbst in die Zelle eindringen und führt, allerdings nur ganz kurz an, daß gleiches auch für die Ammoniumsalze gelten dürfe. Zu demselben Ergebnis war bezüglich der Ammonsalze schon vorher Boresch<sup>6</sup> gekommen: daß nämlich für ihre Wirkung lediglich das Eindringen der Base  $\text{NH}_4\text{OH}$  maßgeblich sei, nicht der  $\text{NH}_4$ -Ionen.

Wenn wir diese Gedanken auf unsere Versuche übertragen dürfen, so würden wir also zu dem Ergebnis gelangen, daß die schädigende Wirkung der Ammoniumsalze auf die Assimilation der Zellen beruht auf dem schnellen Eindringen der Base  $\text{NH}_4\text{OH}$ , oder, wie wir im Gegensatz zu Tröndle und Boresch wohl richtiger sagen, auf dem schnellen Eindringen von  $\text{NH}_3$ , da ja jene Base zum größten Teil in  $\text{NH}_3$  und  $\text{H}_2\text{O}$  gespalten ist<sup>7</sup>. Die Base  $\text{NH}_4\text{OH}$  bzw.  $\text{NH}_3$  ist in unsern Versuchen immer reichlich zugegen

<sup>1</sup>) Jahrb. f. wiss. Bot. 1920. 59, 180.

<sup>2</sup>) Cornell univ. agr. exp. stat. 1913. No. 2. S. 145.

<sup>3</sup>) Biochem. Zeitschr. 1920. 112, 259.

<sup>4</sup>) Vierteljahrsschr. natf. Ges. Zürich. 1896. 16, 391.

<sup>5</sup>) Jahrb. f. wiss. Bot. 1914. 54, 391.

<sup>6</sup>) Biochem. Zeitschr. 1920. 101, 110.

<sup>7</sup>) Zwei Möglichkeiten liegen vor: Entweder dringt  $\text{NH}_4\text{OH}$  ein; infolgedessen tritt in der Außenlösung  $\text{NH}_3 + \text{H}_2\text{O}$  wieder zusammen, bis das Gleichgewicht wieder hergestellt ist, um alsbald wieder durch den Import von  $\text{NH}_4\text{OH}$  gestört zu werden. Oder  $\text{NH}_3$  dringt ein, und im selben Maß bildet es sich aus  $\text{NH}_4\text{OH}$  neu. Das letztere scheint mir wahrscheinlicher. — Ob und wie sich die Anschauungen Pantanellis (Jahrb. f. wiss. Bot., 1915, 56, 689) mit meiner Erklärung vereinigen lassen, vermag ich nicht zu übersehen.

gewesen, selbst in denen, in welchen schwach hydrolysierte Ammoniumsalze verwendet wurden, da ja für die Assimilation immer Kohlensäure, folglich bei Zusatz jedwedes Ammonsalzes auch kohlen-saures Ammon, das stark hydrolysiert ist, zugegen war. Ob nun das Ammoniak derart die Assimilation herabdrückt, daß es besonders schnell eindringt, schneller als  $\text{CO}_2$ , und dann im Zellinnern die Kohlensäure teilweise abfängt, somit deren Konzentration herabsetzt, oder ob es noch anderweitig schädigt, möchte ich nicht entscheiden. Im ersteren Fall würde es die Assimilation nur indirekt durch Hemmung der  $\text{CO}_2$ -Zufuhr schädigen, im zweiten auch noch außerdem auf irgendeine andere Weise. Die Entscheidung darüber wäre vielleicht mit Hilfe von Assimilationsversuchen zu treffen, in welchen man absichtlich alle Faktoren außer der Kohlensäurezufuhr recht schlecht gestaltet, so daß es auf etwas mehr oder weniger Kohlensäure nicht ankommt, und unter solchen Bedingungen den Einfluß von Ammonsalzen studiert.

Suchen wir nun die Tröndleschen Gedankengänge noch weiter für unsere Zwecke zu verwerten: Tröndle nimmt einen prinzipiellen Unterschied zwischen dem Eindringen von Salzen, etwa des Kaliums oder Natriums, und dem Eindringen von Alkaloidbasen bzw. der Ammoniumbase an. Im ersteren Fall soll es sich um einen durch aktive Tätigkeit der Zelle bedingten, vom Konzentrationsgefälle unabhängigen Vorgang handeln, im zweiten aber um einen rein physikalisch definierbaren Diffusionsvorgang, der, dem Fickschen Diffusionsgesetz zufolge, proportional der Außenkonzentration vor sich geht. Im ersteren Fall gelingt es, die Aufnahme, weil sie vital bedingt ist, durch Narkotisieren der Zellen zu verhindern, im letzteren, wo es sich um einen reinen Diffusionsvorgang handelt, nicht. Wenn sich nun die Ammoniumbase in ihrem Verhalten den Alkaloidbasen anschließt, so darf Narkotisieren keinen Einfluß haben auf ihr Eindringen.

Wie verhält sich nun, — diese Frage erhebt sich —, narkotisierte *Helodea*? Wird auch ihre Assimilation durch Ammoniumsalze geschädigt oder nicht? Versuche, die ich schon anstellte bevor mir die eben referierten Gedankengänge Tröndles bekannt geworden waren, führten nun, wie nach obigem zu erwarten,

zu dem Resultat, daß auch bei narkotisierten *Helodea*sprossen die schädliche Wirkung der  $\text{NH}_4$ -Salze sich zeigt, das Eindringen von  $\text{NH}_3$  in die Zelle also nicht durch Narkose gehemmt wird<sup>1</sup>:

Ich verwendete als Narkotikum Chloralhydrat, welches in Konzentrationen von 0,2—0,5 % die Assimilation meiner *Helodea*pflanzen lange Zeit gar nicht alterierte; erst in 1proz. Lösungen verlangsamte sich die Assimilation allmählich (Blasenzählmethode). Wenn ich nun Sprosse in 1proz. Kaliumbikarbonatlösungen mit Zusatz von 0,5% Chloralhydrat blasen ließ und dann nach einiger Zeit Ammoniumsalze zusetzte, so wurde dadurch die Assimilation ganz wie bei nicht narkotisierten Sprossen herabgesetzt. Dieses Ergebnis deutet darauf hin, daß das Eintreten der Ammoniumsalze in die Zellen kein aktiver Vorgang im Sinne Tröndles ist, daß es sich vielmehr um einen einfachen Diffusionsvorgang handelt, der die Schädigung des Assimilationsprozesses einleitet<sup>2</sup>.

Allbekannt ist des weiteren die Tatsache, daß die Schädigung, welche durch bestimmte Salze, so auch die des Ammoniums, ausgelöst werden, durch Zugabe anderer Salze, zumal der Kalziumsalze, behoben werden kann. Z. B. führt Mc Cool (l. c.) an, daß Kalziumgaben den ungünstigen Einfluß der Ammoniumsalze weitgehend paralysieren können. Nun war mir aufgefallen, daß bei Versuchen nach der Stärkemethode die Behinderung der Stärkebildung durch Ammoniumsalze weniger deutlich, oft überhaupt nicht, in die Erscheinung trat, wenn die *Helodea*blätter in Leitungswasser unter Beigabe von Ammoniumsalzen assimilierten, und es lag nahe, das auf den Kalkgehalt dieses Mediums zurückzuführen. Die Richtigkeit dieser Vermutung erhärtete ich mit Hilfe von Blasenzählversuchen in

<sup>1</sup>) Mit Rücksicht auf die bekannte Erscheinung, daß Narkotika die Stärkesynthese beeinträchtigen, wäre es von Wert, unter Kombination der Blasenzähl- und Stärkemethode zu untersuchen, ob *Helodea* im chloralisierten Zustand trotz gleicher Assimilationsintensität weniger Stärke und mehr Zucker bildet, als im nicht chloralisierten. Literatur bei Grafe, V., und Richter, O., Sitzgsber. Ak. Wiss. Wien. Math.-nat. Kl. 1911. 120, I. Auch bei Reinhard und Suschkoff, Beih. Bot. Centralbl. 1905. 18, 133.

<sup>2</sup>) Interessant wäre es zu wissen, inwieweit Vorbehandlung oder Vorleben (inbegriffen jahreszeitliche Einflüsse) die Permeabilität für  $\text{NH}_4$ -Salze beeinflusst. Vgl. Tröndle, Jahrb. f. wiss. Bot. 1910. 48, 171, oder Fitting, Ebenda. 1919. 59, 114.

kalziumbikarbonathaltigen Medien: Zusatz von Ammonsalzen zu solchen beeinflußte die Assimilation nicht. Wurden dann dieselben Sprosse in Kaliumbikarbonatlösungen übertragen, so machte sich hier bei Ammonsalzzusatz wiederum die Schädigung durch diesen geltend. Wenngleich diese Versuche, die ich erst in geringer Zahl anstellte, noch weiter geführt werden müssen, so deuten sie doch entschieden darauf hin, daß Kalk auch in diesem Falle dem Ammon antagonistisch wirkt. Ohne uns an dieser Stelle weiter auf das Wesen dieses Antagonismus einzulassen, begnügen wir uns damit, hier den vielen schon bekannten Fällen solcher Gegenwirkungen einen weiteren, der sich dem Rahmen ungezwungen einfügt, zugesellt zu haben. Von Interesse wäre es, festzustellen, ob auch andere Salze den Ammonsalzen entgegenarbeiten können, wie das z. B. für Kalium- oder Natriumsalze in andern Fällen bekannt ist (vgl. z. B. Mc Cool). Dann müßte sich die schädliche Wirkung der Ammoniumsalze in quantitativer Beziehung deutlicher zeigen, wenn man in den Assimilationsversuchen Kohlendioxyd, als wenn man Bikarbonate als C-Quelle verwendet. —

Nun wäre es natürlich nicht ausgeschlossen, daß die Ammoniumsalze, abgesehen von ihrer die  $\text{CO}_2$ -Assimilation hemmenden Wirkung, die Stärkebildung auch noch dadurch verlangsamen, daß sie die Bildung und Ansammlung stickstoffhaltiger, organischer Stoffe an Stelle der Stärke befördern. Fand doch schon vor langer Zeit Sapoznikow<sup>1</sup>, daß nach längerer vorheriger Behandlung mit Nährsalzen und darauffolgender Exposition bei trübem Wetter die Kohlensäureassimilation ohne Ansammlung von Kohlehydraten verläuft, und zwar unter Bildung von Proteinen. Es müßten also unsere Versuche dahin ergänzt werden, daß man Helodeablätter erst im Dunkeln längere Zeit mit Ammon- oder andern Salzen bzw. Salzgemischen behandelt und dann dem Licht aussetzt, um nunmehr die Schnelligkeit der Stärkebildung in ihnen mit der in anderen Blättern ohne solche Vorbehandlung zu vergleichen, und zu untersuchen, inwieweit dann außer Schädigung durch  $\text{NH}_3$  auch Bildung von Proteinen o. ä. die Stärkebildung beeinträchtigt.

<sup>1</sup>) Bot. Centralbl. 1895. 63, 246. Über die entsprechenden Versuche Hansteens vgl. S. 437.

Es lag dann weiter die Möglichkeit vor, daß Ammonsalze derart wirken, daß unter ihrem Einfluß Zucker als Assimilationsprodukt sich in größerer Menge als unter normalen Bedingungen ansammelt, ehe die Stärkebildung eintritt, daß also *Helodea* unter ihrem Einfluß saccharophyll wird. Diese Möglichkeit habe ich durch einige mit Hilfe der plasmolytischen Methode durchgeführte Versuche geprüft.

Diese ergaben jedoch stets, daß bei Zufuhr von Ammoniumsalzen der osmotische Wert in assimilierenden Zellen nie höher steigt, sondern entweder niedriger oder allenfalls gleich hoch bleibt wie in solchen, die ohne Ammonzufuhr unter sonst gleichen Bedingungen assimilieren. Es kann also keine Rede davon sein, daß unter dem Einfluß von Ammonsalzen sehr viel Zucker statt Stärke sich ansammelt. Immerhin könnte aus folgenden Versuchen eine gewisse Hinneigung zur Saccharophyllie unter der Wirkung der Ammonsalze herausgelesen werden: *Helodea*-blätter werden in 1proz. Bikarbonatlösung, welcher entweder Kalium- oder Ammoniumnitrat (0,1 %) zugefügt ist, teils im Hellen, teils im Dunkeln von 9 Uhr früh bis abends gehalten. Vor Versuchsbeginn plasmolysieren die Blattzellen in 0,19 Mol. NaCl. Die dunkelgehaltenen verändern diesen Wert bis abends nicht. Die belichteten, und zwar sowohl die K- als die  $\text{NH}_4$ -Blätter plasmolysieren aber abends erst in 0,22 Mol. NaCl. Erstere haben außerdem Stärke gebildet, letztere aber nicht. Solchen Versuchen haftet wegen der Schwierigkeit der Beobachtung eine gewisse Unsicherheit an, doch lassen sie darauf schließen, daß bei Ammonzufuhr ein in geringem Maße höherer Zuckergehalt erreicht werden kann, ehe Stärke sich bildet<sup>1</sup>. Wahrscheinlich liegt hier aber gar keine spezifische Ammonwirkung vor, sondern eine Erscheinung, die sich unter allen Bedingungen zeigt, die eine nur schwache Assimilation ermöglichen. Möglicherweise würde man z. B. bei recht schwacher Beleuchtung

<sup>1</sup>) In vielen Versuchen, auf deren Ergebnisse ich in anderem Zusammenhang zurückzukommen hoffe, zeigte es sich, daß bei Assimilation unter normalen, günstigen Bedingungen, ohne  $\text{NH}_4$ -Zufuhr, die ersten Stärkespuren in entstärkten *Helodea*-blättern auftreten, bevor eine Erhöhung des osmotischen Werts nachweisbar ist; z. B. traten die ersten Stärkespuren nach  $\frac{1}{4}$  Stunde auf, während erst nach 1—2 Stunden sich eine Erhöhung des osmotischen Werts infolge der Assimilation um 0,01—0,02 Mol. NaCl plasmolytisch nachweisen ließ.

ganz dieselbe Erscheinung finden. Vielleicht handelt es sich bloß darum, daß bei starker Assimilation die Diffusion des Zuckers nicht schnell genug verläuft, um die Zuckerkonzentration in der Umgebung der Chloroplasten oder in diesen für längere Zeit unter der für Stärkeausscheidung kritischen Konzentration zu halten, während bei geschwächter Assimilation die Diffusionsgeschwindigkeit dazu ausreicht.

Somit kommen wir zum Schluß, daß es bei unserer Versuchsanordnung nicht mit Gewißheit gelingt, eine andere spezifische Beeinflussung durch Ammoniumsalze als eine Bremsung des Assimilationsprozesses festzustellen<sup>1</sup>. Eine wichtige Ergänzung würden unsere Versuche finden in solchen, bei denen die Stärkebildung durch von außen zugeführte Zuckerarten unter Anwesenheit von  $\text{NH}_4$ -Salzen studiert würde. Hansteen<sup>2</sup> hat sich in seinen bekannten Untersuchungen darauf beschränkt, aus der unter solchen Bedingungen unterbleibenden Stärkebildung auf Proteïnsynthese zu schließen, und die Möglichkeit der Behinderung einer Stärkebildung aus Zucker durch  $\text{NH}_4$ -Salze nicht in Rechnung gestellt.

Es wäre ferner von Wert zu wissen, ob vielleicht normalerweise in der grünen Pflanze Selbststeuerungen vorkommen, derart, daß reichlicher Abbau von Proteinen, verbunden mit dem Auftreten von Ammonium die Assimilation der Kohlensäure hemmt, andererseits Wiederverbrauch oder Abtransport solcher Ammonverbindungen die Assimilation selbstregulatorisch

<sup>1</sup>) Es sei noch kurz auf eine andere Möglichkeit hingewiesen, dieser Frage beizukommen: Man bringe eine Kaliumbikarbonatlösung mit und eine ohne Ammonsalzzusatz in solche Entfernung von einer Lichtquelle, — die ammonhaltige näher, die ammonfreie weiter von der Lampe entfernt —, daß sich in beiden die von ein und demselben *Helodea*sproß entwickelten Blasen gleich schnell folgen, d. h. daß in beiden gleich schnell assimiliert wird. Alsdann bringe man in beide Lösungen verstärkte Blätter und sehe zu, ob sich in beiden gleich schnell Stärke bildet. Falls das zutrifft, ist der Schluß erlaubt, daß die Ammoniumsalze die Assimilation zwar drücken, aber nicht in andere Bahnen lenken. Sollte aber trotz gleicher Assimilation bei Ammoniumzusatz sich die Stärke erst später zeigen, so wäre damit nachgewiesen, daß die Ammoniumgabe außerdem noch die chemische Qualität oder das gegenseitige Mengenverhältnis der Assimilate alteriert. Ich habe noch keine derartigen Versuche angestellt.

<sup>2</sup>) *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1899. **33**, 417.

steigen macht; doch wird es erst in der Zukunft möglich sein, solche Fragen schärfer zu präzisieren und zu beantworten.

Ich schließe diese Ausführungen mit dem Hinweis, daß es auch interessant wäre, zu untersuchen, ob die bisher nur unter physiologischen Gesichtspunkten behandelte Frage auch ökologische Bedeutung hat; ob manche grüne Hydrophyten vielleicht schmutziges Wasser nicht nur wegen der giftigen Wirkung von Ammoniumsalzen und anderen Fäulnisprodukten schlechthin, sondern besonders auch darum meiden, weil Ammoniumverbindungen die Assimilation der Kohlensäure hemmen. Um diese Frage schlüssig beantworten zu können, reichen die bisherigen Erfahrungen nicht aus.

### III.

## Über die Beeinflussung der Kohlensäureassimilation durch andere Säuren.

Wenn ich im zweiten Abschnitt einen Fall von Hemmung der Kohlensäureassimilation durch den Einfluß chemischer Stoffe besprochen habe, so soll in diesem Abschnitt eine stimulierende Wirkung behandelt werden, nämlich der begünstigende Einfluß, den unter gewissen Umständen Säuren auf die Assimilation ausüben können, m. W. der einzige in unsern neueren Handbüchern noch behandelte Fall einer begünstigenden »chemischen Reizwirkung« auf die Assimilation, nachdem durch H. Schroeder<sup>1</sup> nachgewiesen worden ist, daß die scheinbare Förderung der Assimilation durch Äther auf eine unkritische Handhabung der Blasenählmethode zurückzuführen ist.

Angaben über auslösende oder fördernde Wirkung, welche Säuren auf die Assimilation haben, gehen in frühe Zeiten zurück: Stutzer<sup>2</sup> fand, daß auch bei Kohlensäureabwesenheit durch Oxalsäure (0,025 %), Kleesalz (0,025 bis 0,05 %), saures weinsaures Kalium (gleiche Konz.) die Sauerstoffausscheidung im Licht durch submerse Gewächse, z. B. *Ceratophyllum*, angeregt werden kann. Er deutete die fragliche Erscheinung derart, daß er annahm, die genannten Säuren würden durch Atmung zu Kohlensäure oxydiert, welche dann der Assimilation verfielen,

<sup>1</sup>) Flora. 1908—1909. 99, 156.

<sup>2</sup>) Landw. Versuchsstat. 1878. 21, 93.

was Blasausscheidung zur Folge hat. Ad. Mayer<sup>1</sup> fand, daß Zugabe von saurem äpfelsaurem Kalk zu gewöhnlichem, etwas CO<sub>2</sub> enthaltenden Wasser die Assimilation (Blasausscheidung) des *Ceratophyllum* verstärkt. Er führte das zurück auf gebundene Kohlensäure, die als Bikarbonat oder »an Phosphate der Alkalien gebunden«, in der Pflanze stecken soll. Wieler und Hartleb<sup>2</sup> konnten in einer kritischen Studie keinen begünstigenden Einfluß von Salzsäurespuren auf die Assimilation nachweisen. Wohl aber hat Treboux<sup>3</sup> mittels der Blasenählmethode bei submersen Pflanzen wieder einen solchen gesehen, und die Resultate dieses Forschers als den Niederschlag vieler sorgfältiger Versuche müssen wir uns etwas genauer betrachten. Vorher sei jedoch noch erwähnt, daß Usher und Priestley<sup>4</sup> angeben, daß bei sorgfältigstem Ausschluß von Kohlensäure und Zufuhr von Ameisensäure *Helodea* assimiliere und Stärke bilde und daß endlich die günstige Wirkung, welche Günther Schmid<sup>5</sup> durch Zugabe von Salzen der Knopschen Nährlösung, welche bekanntlich wegen ihres Gehaltes an Monokaliumphosphat sauer reagiert, beobachtet hat, nach meinem Dafürhalten möglicherweise auch als Säurewirkung angesprochen werden muß.

Treboux arbeitete nach der Blasenählmethode mit *Helodea*, *Potamogeton*, *Myriophyllum*. Die Versuchstemperatur betrug 19 Grad. Lichtquelle waren zwei Auerlampen. Das Wasser, in dem er die Pflanzen beobachtete, war doppelt destilliert und konnte sich dann an der Luft wieder mit CO<sub>2</sub> beladen, enthielt also etwa 0,03 Vol.%. Meistens wurde es dann noch auf einen Gehalt von 0,1—0,3 Vol.% gebracht durch entsprechende Zugabe von mit Kohlensäure gesättigtem Wasser, um die Assimilation zu steigern. Wurde nun unter solchen Bedingungen die Gasblasenzahl ermittelt und dann Säure, z. B. Salzsäure, und zwar nur so viel, daß die Konzentration 0,0001 Mol. betrug, zugefügt — zehnmal so viel wirkte schon schädlich —

<sup>1</sup>) Landw. Versuchsstat. 1878. 21, 277.

<sup>2</sup>) Ber. d. d. bot. Ges. 1900. 18, 348.

<sup>3</sup>) Flora. 1907. 92, 49.

<sup>4</sup>) Proc. r. soc. 1906. 78B, 322.

<sup>5</sup>) Flora. 1912. 104, 335.

so stieg die Zahl der in einer bestimmten Zeit entwickelten Blasen z. B. von 36 auf 55, um dann, wenn wieder in salzsäurefreien Lösungen beobachtet wurde, auf 36 zurückzugehen. Unter der nicht streng richtigen Voraussetzung, daß die Blasenzahl der Assimilation proportional sei<sup>1</sup>, war durch die Säure also eine Steigerung um 55 % (faktisch etwas mehr) erreicht. Bei einem anderen Versuch ergab ein Zehntausendstel Mol. Salpetersäure (0,00063 %) eine Steigerung um etwa 100 % oder Schwefelsäure bei der gleichen molaren Konzentration (0,00098 %; Treboux nennt diese Konzentration fälschlich n:10000) eine fast eben so starke Förderung. Da neutrale Chloride, Nitrate, Sulfate in gleicher Verdünnung, in der sie als gänzlich dissoziiert gelten dürfen, keinerlei derartige Wirkung hatten, konnte die Förderung offensichtlich nur eine Funktion der H-Ionen sein. Es wirkten denn auch andere Säuren, Chrom-, Zitronen-, Bernsteinsäure, ferner saure Salze oder Salze schwacher Basen mit starken Säuren gleichfalls assimilationsbefördernd, und die Wirkung starker Säuren ging proportional dem H-Ionengehalt ihrer Lösungen: äquimolekulare Lösungen von Salz- und Salpetersäure wirken z. B. gleich stark, von Schwefelsäure doppelt so stark (natürlich innerhalb der wirksamen, noch unschädlichen Grenzen).

Unerklärt bleibt dabei allerdings die Beobachtung, daß auch schwache Säuren, die in den fraglichen Konzentrationen nicht als ganz dissoziiert angesehen werden können, wie etwa Zitronensäure, doch gleich intensiv wirken sollen wie starke Säuren. Willstätter und Stoll<sup>2</sup> führen darum bei Besprechung dieser Dinge aus, daß die Säurewirkung auf die Assimilation aus diesem Grund nicht mit einer enzymatischen Wirkung verglichen werden dürfe (vgl. dazu S. 447). Strikte Bedingung für die fördernde Wirkung der Säuren ist nach Treboux, daß in den Versuchen die Kohlensäure sich nicht im relativen Optimum befindet, daß vielmehr vermehrte Kohlensäurezufuhr die Assimilation gleichfalls verstärken würde. Übrigens soll unserem Autor zufolge die Kohlensäure ebenso wirken, wie die anderen Säuren: sie soll nicht nur als Vehikel für den Kohlenstoff dienen, sondern

<sup>1</sup>) Kniep, H., Jahrb. f. wiss. Bot. 1915. 56, 460.

<sup>2</sup>) Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. 1918. S. 53.

außerdem noch als Reizmittel, wenn sie in stärkeren Konzentrationen geboten wird<sup>1</sup>.

Die Treboux'schen Angaben sind bis vor kurzem weder nachgeprüft, noch auch theoretisch verwertet worden. Doch kommen Willstätter und Stoll<sup>2</sup> mehrfach auf sie zu sprechen und bezweifeln ihre Beweiskraft. »Die Arbeit Treboux«, sagen sie, »ist mit Hilfe der Gasblasenmethode ausgeführt und es lassen sich Bedenken gegen ihre Beweiskraft nicht unterdrücken. Es erscheint nicht unmöglich, daß das auf Säurezusatz lebhafter entwickelte Gas mehr oder weniger Kohlensäure statt des Sauerstoffs enthielt.« Nun hat allerdings Treboux sehr sorgfältig darauf geachtet, daß der Blasenstrom im Dunkeln aufhörte, oder er hat doch die in der Dunkelheit entweichenden Blasen in Abzug gebracht, hat auch darauf gesehen, daß die Blasen nicht infolge des Säurezusatzes ihre Größe änderten. Immerhin hat die Blasenählmethode schon zu bedenklichen Irrtümern Veranlassung gegeben, und es schien daher wichtig, die Treboux'schen Angaben nachzuuntersuchen und, falls sie sich bestätigten, den Begriff der »chemischen Reizwirkung« der Säuren auf die Assimilation, der heutigen Tags nur mehr als Schlagwort wirkt und unmöglich befriedigen kann, nach Möglichkeit aufzulösen.

Übrigens bringen Willstätter und Stoll<sup>3</sup> die Treboux'schen Angaben, für den Fall, daß sie sich doch bestätigen sollten, in Zusammenhang mit einem Vorgang, der in ihrer Assimilationstheorie eine maßgebliche Rolle spielt, nämlich mit der Befähigung der Pflanzensubstanz, Kohlensäure zu binden: »Wenn die mit der Pflanzensubstanz verbundene Kohlensäure von einer anderen Säure verdrängt wird, so ist entweder für kurze Zeit vermehrte Gasblasenabscheidung durch entweichendes CO<sub>2</sub> die Folge, oder

<sup>1</sup>) »Ist das in der Assimilation zu verarbeitende Material in genügender Menge der Pflanze zugänglich, so wirkt die darüber hinausgehende Menge Kohlensäure nur in ihrer Eigenschaft als Säure. Denn daß eine durch CO<sub>2</sub>-Zufuhr erzielte Steigerung der Assimilation nicht immer durch die Befriedigung des CO<sub>2</sub>-Mangels bedingt zu sein braucht, beweist schon der Umstand, daß die Steigerung auch möglich ist, wenn bei gleichbleibendem CO<sub>2</sub>-Gehalt durch Verstärkung des Lichtes Bedingungen für intensive CO<sub>2</sub>-Zersetzung geschaffen werden.« (Treboux, l. c. S. 72.)

<sup>2</sup>) z. B. Ber. d. chem. Ges. 1915. 48 II, 1540.

<sup>3</sup>) l. c. S. 54. Anm.

die Kohlensäure wird den Chloroplasten vorübergehend in erhöhter Konzentration geboten. In beiden Fällen ist die Wirkung keine direkte Beeinflussung der Assimilation.« Ich komme darauf noch zurück.

Meinem Programm getreu versuchte ich behufs Nachuntersuchung die Stärkemethode: Entstärkte Helodeablätter wurden auf weißen Tellern dem Licht und zwar in diesen Versuchen dem Nordhimmel exponiert. Kohlensäurequelle war nicht, wie bei Treboux kohlenstoffhaltiges Wasser, sondern Kaliumbikarbonat in 0,1—1 proz. Lösungen. In letzterer Konzentration befand sich die Kohlensäure etwa im relativen Optimum. Ich fand nun bei vielen solchen Versuchen, ganz im Einklang mit Treboux, eine Förderung der Assimilation, d. h. erhebliche Beschleunigung der Stärkebildung durch den Säurezusatz, unter der Bedingung, daß sich die Kohlensäure nicht im Optimum befand; der Säurezusatz konnte stärker bemessen werden als bei Treboux, er konnte sich, wenn die Blätter z. B. in 0,1 %  $\text{KHCO}_3$  lagen, bis auf 0,01 Mol. Schwefelsäure belaufen, ohne daß in kürzeren Versuchen irgendwelche Schädigung eintrat, während ein solcher Säuregrad auf Blätter in Wasser stark schädigend wirkt, wie die baldige Verfärbung schon dem bloßen Auge verrät. Sehr gute Ergebnisse hatte z. B. 0,001 Mol.  $\text{H}_2\text{SO}_4$ . Ein Beispiel sei statt vieler etwas genauer geschildert: Um drei Uhr p. m. wurden an einem hellen Tag Blätter exponiert in Wasser, 0,1, 0,5 und 1 %  $\text{KHCO}_3$  und zwar je ein Versuch mit, ein Parallelversuch ohne Zugabe von 0,0005 Mol. Schwefelsäure. Temperatur: 16 Grad. Nach einer Stunde war in den Blättern ohne Säure, welche 0,5 oder 1 %  $\text{KHCO}_3$  hatten, Stärke vorhanden, in denjenigen, welche in Wasser oder in 0,1 %  $\text{KHCO}_3$  lagen, aber noch nicht. Von den Blättern, welche in Bikarbonatlösungen mit Säurezusatz lagen, führten aber alle Stärke, auch die, welche in 0,1 %  $\text{KHCO}_3$  exponiert waren. Bei denen, welche in 0,5 %  $\text{KHCO}_3$  lagen, war der Säurezusatz von mäßig begünstigender Wirkung gewesen, während er bei den Blättern in 1 %  $\text{KHCO}_3$  gar keine Wirkung, vielleicht sogar einen etwas schädigenden Einfluß auf die Stärkebildung gezeigt hatte. Verglich man den Stärkegehalt von Blättern in 0,1 %  $\text{KHCO}_3$  plus Säure mit dem Stärkegehalt von Blättern,

die in 1%  $\text{KHCO}_3$  ohne Säure lagen, so war der Gehalt entweder gleich, oder aber die erstgenannten führten sogar mehr Stärke. Somit war durch den Säurezusatz bei einer Gabe von 0,1%  $\text{KHCO}_3$  die Kohlensäure aus dem relativen Minimum herausgehoben worden. Läßt man die Versuche länger laufen, so ändert sich nichts Wesentliches; nur verwischt sich die günstige Wirkung des Säurezusatzes bei Bikarbonatgaben, die sich schon ohne Säurezusatz dem relativen Optimum nähern, z. B. bei 0,5% oder mehr, allmählich. Was die untere Grenze des Bikarbonatgehaltes angeht, bei welchem sich der Schwefelsäurezusatz noch als ein die Stärkebildung beschleunigendes Moment erwies, so ermittelte ich 0,01%; bei noch geringeren Dosen war er wirkungslos. Wie ersichtlich, habe ich den Gehalt an Kohlensäure, der im Wasser von vorneherein vorhanden war (0,03 Vol. %), sowie die Tatsache, daß aus den Bikarbonatlösungen allmählich  $\text{CO}_2$  in die Luft entwich, bei diesen Versuchen vernachlässigt.

Diese Ergebnisse decken sich also mit denen Treboux's, und ich ging nun dazu über, die Versuchsanstellung der seinigen noch mehr anzunähern dadurch, daß ich, wie er, statt Bikarbonat Kohlendioxyd im Wasser löste. Zu meinem Erstaunen hatte das aber den Erfolg, daß nunmehr der Zusatz von Schwefelsäure keinen sicheren Erfolg mehr hatte, trotzdem ich genau die von Treboux empfohlenen Konzentrationen sowohl, als auch schwächere und stärkere in mannigfach variierten Versuchen anwendete. Gelegentlich schien, zumal bei etwas stärkeren Gaben von Schwefelsäure, dieser Zusatz die Stärkebildung etwas zu beschleunigen, in vielen anderen Fällen blieb aber der Erfolg ganz aus.

Bei dieser Sachlage war es geboten, die Säurewirkung noch mittels anderer Methoden zu prüfen, um so mehr, als keineswegs ausgeschlossen war, daß Säuren in geringen Dosen die Assimilation fördern, die Stärkebildung aber hemmen. Liegen doch u. a. Angaben von Nadson<sup>1</sup> vor, daß geringe Säuremengen die Bildung von Stärke aus künstlich zugeführtem Zucker oder anderen organischen Stoffen zu hindern vermögen. Ich wandte mich daher der weiteren Untersuchung der Frage an Hand der

<sup>1</sup>) Ref. in Bot. Centralbl. 1890. 42, 48.

Blasenzählmethode zu. Die Blasenzählversuche wurden im Dunkelzimmer angestellt; als Lichtquelle dienten Halbwattlampen von 150 Watt Stromverbrauch (Wotan oder Nitra) die in 20 cm Entfernung von der Pflanze standen und deren Strahlen eine 7 cm dicke Wasserschicht passierten, ehe sie die Pflanzen trafen<sup>1</sup>. Entweder Bikarbonat oder im Wasser gelöstes CO<sub>2</sub> diente als C-Quelle. Vor allem war es auch in diesen Versuchen wichtig, das relative Optimum der Kohlensäure zu ermitteln, und dann darunter zu bleiben, wenn man den etwaigen günstigen Erfolg von Säuren beobachten wollte. Was die Versuche angeht, bei denen Bikarbonat die Pflanzen mit CO<sub>2</sub> versorgte, so war auch hier die Konzentration von 1<sup>0</sup>/<sub>0</sub> optimal. Wurde Kohlendioxyd verwendet, so ging ich von einem mit diesem Gas gesättigten Wasser aus und gab davon abgemessene Mengen zu reinem destilliertem Wasser zu, z. B. einen ccm zu 99 ccm Wasser, wenn eine Lösung von zirka 1 Vol.‰ hergestellt werden sollte usw. Auch hierbei wurden also die 0,03 Vol.‰ die aus der Luft hineingelangten vernachlässigt, und auch sonst ist diese einfache Methode nicht sehr genau, da ja unsere Lösungen ganz ebenso, wie die Bikarbonatlösungen dauernd CO<sub>2</sub> an die Luft abgeben<sup>2</sup>. Für meine Zwecke aber war die Methode, die auch Treboux verwendete, genau genug, umso mehr als die Blasenzählmethode an sich schon Fehler einschließt.

Ich fand nun, daß schon ein recht geringer Zusatz von mit Kohlensäure gesättigtem Wasser, 0,1 ccm und weniger, zu 100 ccm H<sub>2</sub>O die Blasenzahl ganz erheblich steigert, daß dann bei stärkeren Gaben, wie nach Treboux und anderen Forschern zu erwarten war, die Intensität der Assimilation zunächst annähernd proportional dem Kohlensäuregehalt steigt, endlich aber langsamer, bis sie schließlich durch noch stärkere Gaben nicht mehr gefördert wird (vgl. S. 425). Bei etwa 4,5 Vol.‰ war in

<sup>1</sup>) Ich habe die Lichtintensität, welche die Pflanzen in diesen Versuchen genossen, nicht exakt bestimmt. Um eine ganz ungefähre Vorstellung der Helligkeit zu geben, erwähne ich, daß meine Pflanzen, wenn sie, statt im Dunkelzimmer durch die genannten Lampen beleuchtet, ins freie Licht des Mittagsnordhimmels gebracht wurden, ihre Assimilation um etwa ein Drittel steigerten.

<sup>2</sup>) Trotzdem Bikarbonatlösungen dauernd Kohlendioxyd an die Luft abgeben, blies *Helodea* doch in 0,1proz. KHCO<sub>3</sub>-Lösungen sechs Stunden ganz gleichmäßig, wenn die übrigen Bedingungen konstant blieben.

meinen Versuchen das Optimum erreicht. Oberhalb davon blieb die Assimilation ziemlich konstant oder sank unbedeutend. Bei 10 bis 12 Vol.-% stieg die Schnelligkeit des Blasenstroms wieder, doch war er dann nicht mehr physiologisch, hielt vielmehr im Dunkeln an.

Außer *Helodea* diente in einigen Versuchen auch noch *Ceratophyllum demersum* als Versuchsobjekt, ganz besonders aber *Potamogeton densus*, eine Pflanze, die für Blasenzahlversuche sich besonders gut eignet, wie gleich noch weiter zu begründen sein wird. Die Pflanze wurde ganz ebenso, wie *Helodea* im Aquarium gezüchtet. Sie verhielt sich im übrigen bezüglich der Kohlensäureansprüche ganz ähnlich, wie *Helodea*, das relative Optimum lag auch etwa bei 4 bis 5 Vol.-%. Eine bemerkenswerte Eigenheit der Pflanze war, daß Erhöhung des  $\text{CO}_2$ -Gehaltes bis 20 Vol.-% zwar keine Verstärkung der Assimilation, aber auch keinen aphysiologischen Blasenstrom wie bei *Helodea* auslöste<sup>1</sup>. —

Einzelne Versuche stellte ich auch unter Verwendung von abgestandenem Leitungswasser an, in welchem meine Sprosse nicht ganz so gut wie in 1proz. Bikarbonatlösungen bliesen, während Angelstein den umgekehrten Befund für Hallenser Leitungswasser verzeichnet. (Auch Weyl<sup>2</sup> fand in Erlangen günstigeren Effekt von Bikarbonat als von Leitungswasser). Zu beachten ist, wie schon anderweitig betont, daß gerade bei Verwendung von Leitungswasser die Gefahr des Auftretens physikalischer Blasenströme besonders groß ist; ich beobachtete, daß nach Verdunkelung oft der Blasenstrom zunächst erlischt;

<sup>1</sup>) Treboux, der unter ähnlichen Bedingungen arbeitete, wie ich, fand das relative Optimum bei reichlich 3 Vol.-%. Pantanelli fand, daß es bei 10 Vol.-%  $\text{CO}_2$  liegt, falls Licht von Viertelstärke des Sonnenlichts, bei 15 Vol.-%, falls Sonnenlicht, bei 20 Vol.-%, falls 4faches Sonnenlicht wirkte. (Vgl. aber die Kritik Knieps in *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1915. 56, 460.) Die Vermutung Pantanellis, daß Treboux sich geirrt habe und seine Zahl mit 10 zu multiplizieren sei (vgl. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 1904. 39, 167), kann unmöglich zutreffen. Bei Belichtung mit Himmelslicht (Nordhimmel) vermochte ich das Optimum bis auf 6—7 Vol.-% hinaufzuschrauben. Kaliumbikarbonatlösungen von 1% bis mehr als 1% wirken dann nicht ganz so günstig, da ihr osmotischer Wert den günstigen Effekt der reichlicheren Kohlensäuregabe durchkreuzt.

<sup>2</sup>) Sitzsber. phys.-med. Soc. Erlangen. 1. VIII. 1881. 13. Heft.

erst nach reichlich einer halben Minute oder mehr setzt der physikalische Strom ein, was wohl zu beachten ist, wenn anders man Irrtümern entgehen will.

Ferner ist zu beachten, daß man nach einem Wechsel der Lösungen, wenn man z. B. den Sproß aus säurefreiem in säurehaltiges Medium oder umgekehrt bringt, recht lange Zeit, mindestens fünf Minuten warten muß, ehe man die Blasenzahl notiert, wie das übrigens auch Treboux tat. Hebt man z. B. einen Sproß aus einer Lösung heraus, um ihn gleich wieder in dieselbe hineinzusenken, so wird der Blasenstrom zuerst für etwa eine halbe Minute versiegen, dann setzt er ein, um etwa eine Viertelminute lang doppelt so schnell zu erscheinen wie vorher, allmählich erst sinkt er wieder auf die ursprüngliche Schnelligkeit. Gleiches beobachtet man, wenn man die Lösung umrührt.

Ich referiere nun zuerst über meine Versuche mit *Helodea* und einige wenige mit *Ceratophyllum*, das sich im wesentlichen gleich verhält. Die Versuche, deren Objekt *Potamogeton densus* war, verspare ich aus Gründen, die gleich einleuchten werden, auf später.

Wir beginnen hier, wie oben bei der Besprechung der Tellerversuche, mit Bikarbonatlösungen und finden, daß, wie eigentlich nach dem Ausfall der früheren Versuche fast selbstverständlich war, Zugabe von Säure bei Sprossen die in 0,1%<sup>o</sup> Bikarbonat blasen, die Blasenzahl beschleunigt, nicht aber bei solchen Sprossen, die unter annähernd optimalen Bedingungen der Kohlensäurezufuhr — in 1proz. Bikarbonatlösungen — assimilieren. So entwickelte z. B. ein *Helodea*sproß in 0,1%<sup>o</sup>  $\text{KHCO}_3$  in 40 Sekunden ganz regelmäßig 10 Blasen, nach Zusatz von 0,0001 Mol.  $\text{H}_2\text{SO}_4$  aber dieselbe Zahl in 30 Sekunden. Ein anderer Sproß in 0,1%  $\text{KHCO}_3$  entwickelte in 60 Sekunden 10 Blasen, nach Zufügen von Säure aber die gleiche Zahl in 40 Sekunden. Solche und viele ähnliche Versuche gingen ganz außerordentlich glatt; die Förderung durch die Säure kann mehrere Stunden andauern; ersetzt man dann die gesäuerte durch ungesäuerte Bikarbonatlösung, so stellt sich auch wieder die alte Blasenzahl ein. — Wir versuchen jetzt dasselbe unter Verwendung von Kohlensäurelösungen statt Bikarbonatlösungen

und finden nunmehr mittels der Blasenählmethode, im Gegensatz zur Stärkemethode, dasselbe: Förderung durch Säuren bei suboptimaler Kohlensäurezufuhr. So blies ein *Ceratophyllum* in 0,2 Vol.-Proz.  $\text{CO}_2$  acht große Blasen pro Minute; Zusatz von 0,0001 Mol.  $\text{H}_2\text{SO}_4$  förderte noch nicht, wohl wegen der Massigkeit des Sprosses; wurde aber zehnmal so viel Schwefelsäure gereicht, so wurde die Blasenzahl verdoppelt. Hierbei war die Kontrolle, daß der Strom im Dunkeln erlosch, besonders streng, eine Vorsicht, die gerade bei *Ceratophyllum* (vgl. Platz er<sup>1</sup>, S. 35) sehr am Platze ist. Oder: Ein *Helodea*-sproß entwickelte in 0,2 Vol.-Proz.  $\text{CO}_2$  10 Blasen in 10 Sekunden. Zusatz von 0,0001 Mol.  $\text{H}_2\text{SO}_4$  verdoppelte die Geschwindigkeit des Stroms beinahe. —

Wie Schwefelsäure wirkten auch andere Säuren, z. B. Zitronensäure. War von dieser auch eine Konzentration von 0,0001 Mol. bei *Helodea* unwirksam, so konnte doch durch doppelt bis dreifach so große Gaben eine starke Beschleunigung des Blasenstromes erzielt werden. (Dieser Befund spricht, im Gegensatz zu Treboux's Angaben dafür, daß die Wirkung nicht dem Gehalt der Lösung an Äquivalentgewichten, sondern der H-Ionenkonzentration entspricht; eine genauere Vergleichung der Wirkung schwacher und starker Säuren wäre aber notwendig.) Endlich waren auch saure Salze wirksam, z. B. Aluminiumsulfat; 0,6 % war schon etwas zu konzentriert um sehr erhebliche fördernde Wirkung auszulösen, aber 0,5 % beschleunigte den Blasenstrom in so hohem Maße, daß man fast hätte versucht sein können, zu glauben, es liege hier außer der Wirkung der sauren Reaktion auch noch eine spezifische Reizwirkung des Aluminiums vor. —

Daß zumal bei etwas höheren Säuregaben auf die Möglichkeit des Eintretens eines physikalischen Stroms zu achten ist, liegt auf der Hand. Dafür noch einige Beispiele. Setzt man 0,005 Mol. Zitronensäure zu einer 1proz. Bikarbonatlösung, so wird der Strom z. B. von 9 auf 15 Blasen pro Minute hinaufgesetzt, die Assimilation scheint also stark gefördert zu sein. Zieht man aber die auch im Dunkeln entweichenden Blasen ab, nämlich 6 pro Minute, so kommen wir wieder auf 9 Blasen, d. h. der fragliche Zitronensäurezusatz hat keinerlei, weder hemmende noch fördernde Wirkung auf die Assimilation. Oder aber: Setzt man 0,005 Mol. Schwefelsäure zu, so zeigt sich alsbald Verdoppelung der Blasenzahl,

<sup>1</sup>) Verh. med.-phys. Ges. zu Würzburg. 1917. N. F. 45, 31.

zieht man aber die im Dunkeln entweichenden Blasen ab, so zeigt sich eine geringe Hemmung der Assimilation durch diesen allzustarken Säurezusatz. — Wie zu erwarten, erweist sich das Verhältnis des physiologischen zum physikalischen Strom als um so kleiner, je stärker der Säurezusatz gewählt wird: 4 gleichartige *Helodea*-sprosse bliesen in kohlenensäurehaltigem Wasser; dem einen war 0,01, dem zweiten 0,005, dem dritten 0,0025, dem vierten 0,00125 Mol. Schwefelsäure zugesetzt. Alle vier stoppten nicht im Dunkeln, und zwar zeigte sich, daß wenn man die Blasen bei Belichtung vermindert um die im Dunkeln entweichenden als physiologischen, die letzteren aber als physikalischen Strom buchte, daß bei 0,01 Mol. Säure das Verhältnis des physiologischen zum physikalischen Strom gleich einhalb zu eins, bei 0,005 Mol. gleich drei zu eins, bei 0,0025 Mol. gleich vier zu eins, und endlich bei 0,00125 Mol. gleich dreizehn zu eins war, um dann bald unendlich groß zu werden, dann nämlich, wenn bei noch schwächerem Säurezusatz der physikalische Strom gleich 0 wurde.

Somit bestätigte die Blasenählmethode sowohl bei Verwendung von Bikarbonat als auch von Kohlensäure die Angaben Treboux's und die Tatsache, daß die Stärkemethode nur bei Verwendung von Bikarbonat zum Ziel führte, blieb vorläufig unerklärt. Um ganz sicher zu gehen, schloß ich aber noch einige gasanalytische Versuche an; ich benutzte dabei einen Apparat, der dem von Pantanelli<sup>1</sup> beschriebenen durchaus ähnlich war und für meine Zwecke genügte. Der von Kniep<sup>2</sup> in die Pflanzenphysiologie eingeführte Krogh'sche Apparat wäre allerdings noch geeigneter und bequemer gewesen und hätte genauere Ergebnisse geliefert.

Statt die Versuche eingehend zu schildern, erwähne ich nur daß die *Helodea*-pflanzen in 0,1 %  $\text{KHCO}_3$  in Entfernung von 20 cm von einer Halbwattlampe standen (150 Watt Stromverbrauch). Sie bliesen sich zunächst längere Zeit ein, dann wurde während einer bestimmten Zeit das ausgeschiedene Gas gesammelt und analysiert, dann Säure zugesetzt und nach derselben Zeit wiederum das Gas gesammelt und analysiert. In einem Versuch wurden während 100 Minuten ohne Säure 0,13 ccm Sauerstoff ausgeschieden; dann wurden 0,001 Mol.  $\text{H}_2\text{SO}_4$  zugesetzt; nun schied der Sproß in 100 Minuten 0,35 ccm Sauerstoff aus. In einem zweiten Versuch, in dem aber nur 0,0001 Mol. Schwefelsäure zugesetzt wurde, schied der Sproß in 50 Minuten ohne Säure 0,18 ccm Sauerstoff aus, mit Säure in der gleichen Zeit 0,23 ccm Sauerstoff. Das Sauerstoffvolumen

<sup>1</sup>) Jahrb. f. wiss. Bot. 1904. 39, 167.

<sup>2</sup>) Handwörterb. d. Naturwiss. 7, 784, 785.

verhielt sich zum Stickstoffvolumen etwa wie 1 zu 2<sup>1</sup>, in den säurehaltigen Versuchen war das Verhältnis meistens etwas zugunsten des Sauerstoffs verschoben, der Kohlensäuregehalt war durchschnittlich etwa 2%. Eine ganze Anzahl von ähnlichen Versuchen führte immer zum selben Ergebnis, auch wenn als Medium Leitungswasser oder Kohlensäurelösungen dienten. Ein Eingehen auf die Versuchsergebnisse im einzelnen lohnt sich nicht.

Wie können wir nun zu einer Erklärung dieser fördernden Säurewirkung, die sich bei *Helodea* in allen genannten Versuchen — mit Ausnahme der Tellerversuche bei Verwendung von CO<sub>2</sub>-Lösungen — zeigte, gelangen? Drei Möglichkeiten sind zu berücksichtigen: Entweder wirkt die Säure auf Protoplasma oder Chlorophyll der assimilierenden Zelle, sagen wir kurz als Reiz. Oder aber sie wirkt auf die dargebotene Kohlensäure (bzw. Bikarbonat) und verändert deren Lösungszustand derart, daß er günstiger wird. Oder endlich in den Pflanzen sitzt eine Kohlensäurereserve irgendwelcher Art, aus der die Kohlensäure durch die Säure in Freiheit gesetzt wird. Die letzte Möglichkeit ist um so mehr zu bedenken, als ja, wie wir sahen Ad. Mayer eine solche Erklärung schon vor langer Zeit gab und als neuerdings Nathansohn<sup>2</sup> interessante, allerdings noch weiter zu verfolgende Angaben über einen andersartigen Kohlen-säurespeicher macht, den submerse Hydrophyten in sich tragen sollen. Treboux gibt in dieser Beziehung nur soviel an, daß die von ihm beobachtete Säurewirkung sich auch dann manifestierte, wenn der Pflanze nur ganz geringe Spuren Kohlen-säure von außen dargeboten wurden. Um nun zuerst diese Frage zu entscheiden, ging ich so vor, daß ich *Helodea*-sprosse in destilliertem Wasser, das durch längeres Kochen entkohlensäuert war, und durch welches dann behufs Wiederbeladung mit Sauerstoff ein entkohlensäuerter Luftstrom durchgeleitet worden war, in einer verschlossenen Flasche dem Licht exponierte, sodaß während des Versuchs keine Kohlensäure aus der Luft in das Wasser stürzen konnte. Ein Blasenstrom

<sup>1</sup>) Vgl. über das Verhältnis O<sub>2</sub>:N<sub>2</sub> Kniep, Jahrb. f. wiss. Bot. 1915. 56, 460. und auch Angelstein, Beitr. z. Biol. d. Pflanz. 1910. 10, 87 (u. zw. S. 116).

<sup>2</sup>) Ber. math.-nat. Kl. sächs. Ges. d. Wiss. Leipzig. 1907. 59, 211.

zeigte sich nun naturgemäß nicht. Fügte ich aber nun kleine Mengen (0,0001 Mol.) Säure ( $H_2SO_4$  z. B.) hinzu, so begann alsbald oder auch erst nach kurzer Zeit ein Blasenstrom aus der Schnittfläche zu entweichen, der im Dunkeln aufhörte, also sicher physiologisch war und einen Tag und länger anhalten konnte. Auch Stärkebildung zeigte sich, wenn man entstärkte Sprosse verwendete. Es ist das offenbar derselbe Blasenstrom, den schon Ad. Mayer, Stutzer, Usher und Priestley beobachteten und ich schließe mich der Deutung der Forscher an, welche glauben, daß aus irgendwelchen in der Pflanze vorkommenden Karbonaten, wohl aus Kalziumkarbonat, vielleicht in kolloidaler Form in den Zellwänden gespeichert (?), die Kohlensäure durch die zugesetzte Säure ausgetrieben und so für die Assimilation disponibel gemacht wird.

Zwar muß ich gleich betonen, daß es mir in einigen dazu angestellten Versuchen nicht gelang, meine *Helodea* durch längere Behandlung mit schwachen Säurelösungen von dieser Reserve zu befreien, vielmehr wurde die Pflanze durch solche Behandlung geschädigt und für weitere Versuche unbrauchbar. Hier ist also noch weitere Experimentalarbeit bis zur endgültigen Aufklärung zu leisten. Die Erscheinung nun, daß bei Verwendung der Stärkemethode keine Beschleunigung der Assimilation und Stärkebildung in  $CO_2$ -Lösungen assimilierenden Blättern durch Säuren zu verzeichnen war, möchte ich damit erklären, daß jene Reserve ganz oder doch zum größten Teil in den Internodien steckt, so daß sie bei Verwendung abgetrennter Blätter nicht mobilisiert werden kann. Möglich wäre es allerdings auch, daß jene *Helodea*sippe, welche ich zu den Stärkeversuchen verwendete, überhaupt keine Reserve gespeichert hatte. Da diese Versuche lange Zeit, bevor mir das Vorhandensein jener Reserve bekannt geworden war, angestellt worden sind, kann ich diese Frage nicht mehr sicher entscheiden. Wie dem auch sei, so viel ist sicher, daß *Helodea*, soweit sie Kohlensäure speichert, zur Erklärung der Säurewirkung kein günstiges Objekt ist, da ja ein Teil der Säurewirkung sich bei ihr auf denkbar einfachste Weise erklärt. Es mußte also sozusagen die Frage nach der Säurewirkung auf die Assimilation nochmals von vorne in Angriff genommen werden und zwar

mit Hilfe von solchen Pflanzen, die keine Kohlensäurereserve einschließen, und also in kohlensäurefreiem Wasser bei Zugabe anderer Säuren nicht blasen. Der günstige Zufall wollte es nun, daß der oben schon genannte *Potamogeton densus* eine solche Pflanze ist: In entkohlensäuertem Wasser blies sie auf Säurezusatz niemals; wurde sie z. B. in solchem Wasser während einer halben Stunde gehalten, so blies sie nicht; nach Zugabe von 0,0005 Mol. Schwefelsäure gleichfalls nicht; wurde dann 0,3 Vol. %  $\text{CO}_2$  zugegeben, so entwickelte sich sofort ein lebhafter Blasenstrom physiologischer Art. So bot sich in diesem *Potamogeton* ein gutes Objekt zur Behandlung der Frage, ob jene die Assimilation begünstigende Säurewirkung auch dann zu beobachten ist, wenn in den Pflanzen keine durch Säuren auslösbare Reserve an  $\text{CO}_2$  sitzt.

Die Tatsache, daß unser *Potamogeton* keine solche Reserve hat, trotzdem es unter günstigen Bedingungen ebenso kräftig assimiliert wie *Helodea*, ermöglicht aber zunächst eine recht wichtige Feststellung: Daß nämlich jene Kohlensäurespeicherung bei *Helodea* kein irgendwie integrierendes Glied im Assimilationsprozeß ist, wie man vielleicht anlässlich der Anschauungen Willstätters über den Chemismus des Assimilationsprozesses annehmen könnte. Natürlich bedarf es noch weiterer Untersuchung, ob jene Kohlensäurereserve von den jeweiligen Lebensbedingungen abhängt, und ob ihr unter Umständen ökologische Bedeutung zukommt; daß, wie natürlich, spezifische Eigenart mitspielt, zeigt die Erscheinung, daß sich *Helodea* und *Potamogeton densus* (andere *Potamogeton*-arten habe ich nicht geprüft) in dieser Hinsicht verschieden verhalten, obwohl sie unter ganz gleichen Bedingungen im Aquarium gezüchtet wurden<sup>1</sup>.

<sup>1</sup>) Auch *Ceratophyllum* hat eine solche Reserve. H. Plätzer (Verh. med.-phys. Ges. Würzburg. 1917. N. F. 45, 31) macht auf den großen Gehalt dieser Pflanze an kohlensaurem Kalk aufmerksam und bringt damit die Erscheinung in Zusammenhang, daß sie auch im Dunkeln zu »blasen« pflegt. Beachtenswert, wenn auch mir vorläufig nicht erklärlich, ist es, daß *Helodea*, welche eine Kohlensäurereserve hat, nach meinen oben mitgeteilten Erfahrungen bei starker Beladung des Wassers mit Kohlensäure einen physikalischen Blasenstrom entwickelt, während *Potamogeton densus*, welcher keine solche Reserve hat, unter solchen Bedingungen keine physikalischen Blasenströme zeigt.

Ich komme nun zur Besprechung von Versuchen über die Beeinflussung der Assimilation durch Säuren bei Potamogeton, beschränke mich dabei auf die Blasenählmethode und erwähne noch ausdrücklich, daß ich vor jedem einzelnen Versuch immer ermittelte, daß die Pflanzen wirklich lediglich bei exogener Zuführung von Kohlensäure assimilieren könnten.

Der Versuch nachzuweisen, daß die Assimilation auch des Potamogeton densus durch Zusatz von Säure zu 0,1 Proz. Kaliumbikarbonatlösungen gefördert wird, gelingt nun mit der »Sicherheit eines physikalischen Experimentes«: Ich zitiere folgenden Versuch: Es wurden drei Lösungen hergestellt 1. enthielt 0,1%  $\text{KHCO}_3$  und außerdem, um die zu vergleichenden Lösungen osmotisch ähnlich zu gestalten, 0,5%  $\text{NaCl}$  (ein Zusatz, der übrigens auch unterbleiben kann); 2. enthielt außerdem noch 0,0002 Mol.  $\text{H}_2\text{SO}_4$ ; 3. war eine 1proz. Lösung von  $\text{KHCO}_3$ . In einer Entfernung von 20 cm von der Halbwattlampe (150 Watt) blies nun ein und derselbe Sproß unseres Potamogeton in 1 zehn Blasen in 11 Sekunden, in 2 und 3 aber zehn Blasen in 6 Sekunden. Auf 13 cm der Lampe genähert, blies der Sproß in 1 zehn Blasen in vier, in 2 und 3 aber in drei Sekunden. Auf 30 cm entfernt blies er in 1 überhaupt nicht mehr, in 2 und 3 aber zehn Blasen in 30 Sekunden. Während solche Versuche nie versagen und im übrigen in quantitativer Hinsicht noch des weitgehendsten Ausbaus fähig wären, auch mit Hilfe der Stärkemethode, die ich auf Potamogeton bisher nicht anwandte, stößt es auf sehr große Schwierigkeiten, zu ermitteln, ob sich solche Steigerung der Assimilation des Potamogeton durch Säuren auch dann nachweisen läßt, wenn statt des Bikarbonates Kohlendioxyd als Vehikel für den C dient. Nach sehr vielen zweifelhaften Ergebnissen bin ich zu der Überzeugung gelangt, daß auch unter diesen Bedingungen eine, wengleich recht mäßige Beschleunigung zu verzeichnen ist. Blies z. B. ein Potamogetonsproß in Wasser, welches 0,3 Vol.% Kohlensäure enthielt, zehn Blasen in 30 Sekunden, so entwickelte er nach Zusatz von Schwefelsäure (0,0002 Mol.) dieselbe Blasenanzahl in 24 Sekunden. In einem weiteren Versuch, in dem sich der Sproß in 0,1 Vol.% Kohlensäure mit und ohne 0,0002 Mol.  $\text{H}_2\text{SO}_4$  befand, verhielten sich die Zeiten,

in denen zehn Blasen aufstiegen, wie 7 zu 10. In einem anderen derartigen Versuch, wie 13 zu 16. In diesen Versuchen war auf alle Fehlerquellen auf das subtilste geachtet, es wurde immer mehrfach aus der gesäuerten in die nicht gesäuerte Lösung und wieder zurück übertragen; nach jedem Übertragen wurde 5 Minuten gewartet, ehe gezählt wurde, kurz, ich kann für die Richtigkeit dieser Zahlen unbedingt einstehen, wenn auch der Unterschied vielleicht kaum aufgefallen wäre, wenn ich nicht danach gesucht hätte.

Ich fasse zusammen: Bei der Beurteilung der von Treboux beobachteten günstigen Beeinflussung der Kohlensäureassimilation submerser Pflanzen durch geringe Mengen von Säuren, die der Pflanze außer Kohlensäure geboten werden, gilt es, was Treboux nicht getan hat, zu unterscheiden zwischen solchen Gewächsen, welche, wie z. B. *Helodea*, *Ceratophyllum* eine durch Säuren in Freiheit zu setzende, übrigens keine für die Assimilation wesentliche Einrichtung vorstellende Kohlensäurereserve haben, am wahrscheinlichsten in Form von Karbonaten, und anderen Gewächsen wie *Potamogeton densus*, denen eine solche abgeht. Bei ersteren ist die Erregung bzw. die Steigerung der Assimilation jedenfalls zum Teil dadurch bedingt, daß durch Säure aus diesen Karbonaten Kohlensäure frei, für die Assimilation disponibel gemacht wird, und sich in ihrer Wirkung zu der von außen dargebotenen, falls diese sich nicht im Optimum befindet, hinzuaddiert. Für die Frage, ob abgesehen davon auch noch eine anders zu erklärende Steigerung der Assimilation durch Säuren vorkommt, sind nur Pflanzen ohne solche Reserve zu verwerten. Bei diesen, z. B. *Potamogeton densus* zeigt sich nun, daß Säurezusatz, falls sie in Bikarbonatlösungen von suboptimaler Konzentration assimilieren, einen jederzeit deutlichen, günstigen Effekt auf die Assimilation hat, während dann, wenn diese Pflanzen in kohlensäurehaltigem Wasser von suboptimalem Kohlensäuregehalt assimilieren eine Steigerung durch Säuren zwar gleichfalls nachweisbar, aber doch so gering ist, daß es oft schwer fällt, sie über allen Zweifel zu erheben.

Wir kommen nun zur theoretischen Besprechung dieser Ergebnisse:

Die Frage, warum Säurezusatz zu Bikarbonatlösungen günstig auf die Assimilation wirkt, ist leicht zu beantworten, wenn wir mit Nathansohn<sup>1</sup> annehmen, daß der »Assimilationswert« eines Wassers, welches Bikarbonate und Karbonate führt, nicht von seinem Gehalt an kohlen-sauren Salzen, sondern von dem durch diese (und durch andere Faktoren) bedingten Gehalt an freier Kohlensäure abhängt. Denn wenn die Assimilationsintensität von der Konzentration der freien Kohlensäure in Bikarbonatlösungen abhängt, so ist es klar, daß Säuren, welche den Gehalt der Bikarbonatlösungen an freier Kohlensäure steigern, auch die Assimilation steigern müssen, es sei denn, daß die Kohlensäure sich nicht im relat. Minimum befindet. So wäre denn darüber nicht mehr viel zu sagen, wenn nicht eine andere, von Angelstein<sup>2</sup> vertretene Anschauung noch in der Literatur verfochten würde, daß nämlich in Bikarbonatlösungen nicht allein die Kohlensäure-tension die Assimilationsintensität bedingen soll, sondern daß die Pflanze außerdem die Befähigung haben soll, die Bikarbonate »aktiv zu spalten«; nach diesem Forscher soll in Lösungen gleicher Kohlensäure-tension die Intensität mit dem Gehalt an Bikarbonaten steigen. Von neueren Forschern, welche ebenfalls eine ähnliche Anschauung vertreten, seien hier Osterhout und Haas<sup>3</sup> genannt, welche gleichfalls ausführen, daß die Brauchbarkeit der Mischungen von Bikarbonaten und Karbonaten für die Assimilation so groß sei, weil die Pflanzen imstand seien, diese zu spalten (»to split them«), derart, daß sie aus solchen Lösungen mehr Kohlensäure herausziehen können als man mittels Durchleiten von Wasserstoff daraus gewinnen kann<sup>4</sup>.

Was man sich unter dem Ausdruck »aktiv spalten« vorstellen soll, ist nicht ganz leicht zu sagen, wenn man nicht annehmen will, daß unsere Autoren darunter lediglich die Erscheinung verstehen, daß die Pflanze mittels ihrer sehr großen Oberfläche ein außerordentlich wirksames Vakuum für die

<sup>1</sup>) Ber. math.-nat. Kl. sächs. Ges. d. Wiss. Leipzig. 1907. 59, 211.

<sup>2</sup>) Beitr. z. Biol. d. Pflanz. 1911. 10, 87.

<sup>3</sup>) Journ. of phys. 1918. I. p. 1.

<sup>4</sup>) Es ist mir nicht bekannt, ob Versuche vorliegen, auf welche die Verff. diese Meinung gründen.

Kohlensäure herstellt, die hineinstürzt, um alsbald durch neue aus den Bikarbonaten unter Karbonatbildung sich abspaltende ersetzt zu werden. Die Bikarbonate, bezw. Bikarbonat-Karbonatmischungen spielen dabei die Rolle von »Puffern«, um ein Schlagwort der modernen Biochemie anzuziehen; die »Aktivität« der Pflanze bestünde dann in ihrer Fähigkeit, für sehr gründliche Störung des Gleichgewichts zu sorgen. Immerhin könnten Bikarbonatlösungen nicht nur durch die Eigentümlichkeit, die ihnen als Puffer eignen, sondern noch in anderer Hinsicht vor Lösungen von freier Kohlensäure Vorteile für die assimilierende Pflanze bieten. Es könnten die Bikarbonatmoleküle in den Zellsaft eindringen, wo dessen saure Reaktion Kohlensäure daraus frei macht und die Pflanze mit einer von innen her zu den Chromatophoren strömenden Kohlensäurequelle versorgt. (Dieser Vorgang ist nur dann möglich, wenn dauernd ein neutrales Alkalisalz, z. B. oxalsaures Kalium, nach außen tritt, wovon nichts bekannt ist, und könnte ferner nur dann auf längere Zeit wirksam sein, wenn die Pflanze dauernd durch dissimilatorische Bildung organischer Säuren für Aufrechthaltung der sauren Reaktion des Zellsaftes sorgen würde. Der Gewinn an organischer Substanz durch die Verstärkung der Assimilation wäre dann nur ein scheinbarer.) Oder es wäre denkbar, daß die von Nathansohn (l. c.) kurz erwähnte, m. W. aber seither nicht weiter untersuchte Tatsache, daß manche Wasserpflanzen (z. B. *Cladophora*) vorübergehend Säuren ins Wasser abscheiden, die dann eine Zeitlang aus Bikarbonaten oder Karbonaten Kohlensäure frei machten, die günstige Wirkung der Bikarbonate vor Kohlensäure erklären ließe<sup>1</sup>.

Somit schien es mir zur Klärung dieser Frage von Interesse, wenigstens einige orientierende Vergleichsversuche über die assimilatorische Wirkung von Kohlensäurelösungen einerseits, von Karbonat- und Bikarbonatlösungen von gleicher Kohlensäuretension wie jene andererseits anzustellen. Ich wählte die Blasenzählmethode und verwandte als Bikarbonat-Karbonat-

<sup>1</sup>) Eine begünstigende Wirkung der OH-Ionen der Bikarbonatlösungen in geringer Konzentration, im Gegensatz zu der notorisch schädigenden in stärkerer Konzentration, wäre schwer vorstellbar, da sie sich mit der die  $\text{CO}_2$ -Tension vermindernenden Wirkung dieser Ionen kreuzen müßte.

lösung das von Warburg<sup>1</sup> mit Nr. 10 bezeichnete Gemisch, welches 10 Teile 0,1 Mol.  $\text{Na}_2\text{CO}_3$  und 90 Teile 0,1 Mol.  $\text{NaHCO}_3$  in 100 Teilen Lösung enthält und dessen Gehalt an freier Kohlensäure nach den Berechnungen unseres Autors bei  $10^0$   $129 \times 10^{-6}$  Mol.  $\text{CO}_2$  im Liter, d. h. 0,32 Vol. proz. Kohlensäure beträgt, und verglich es in seiner assimilatorischen Leistung mit einem Wasser, welches ich herstellte durch Zufügen von 0,3 Cc mit Kohlensäure gesättigtem Wasser zu 97 Cc reinem dest. Wasser, dem so viel  $\text{NaCl}$  zugesetzt war, daß die Lösung mit jenem Karbonat-Bikarbonatgemisch etwa isosmotisch war<sup>2</sup>. Als Lichtquelle diente eine 150 Wattlampe, Temperatur war 11 Grad. Bei vergleichenden Versuchen konnte ich mich nun nicht davon überzeugen, daß die eine Lösung der andern überlegen war, die Blasenanzahl ein und desselben Sprosses war in beiden annähernd dieselbe; allzu große Genauigkeit können diese verhältnismäßig groben Versuche allerdings nicht beanspruchen.

Während bei den eben genannten Versuchen *Helodea angustifolia* Versuchsobjekt war, stellte ich einige weitere ähnliche Versuche mit *Potamogeton densus* und *Myriophyllum spicatum* an. Hier verwendete ich solche Karbonat-Bikarbonatmischungen, welche mit dem Kohlensäureteildruck der Atmosphäre im Gleichgewicht standen; das hatte den Vorteil, daß sie sich nicht durch Abgabe von  $\text{CO}_2$  an die Luft veränderten, den Nachteil, daß die Kohlensäuretension reichlich gering war, was ich dadurch etwas auszugleichen suchte, daß ich mit einer 300kerzigen Lampe beleuchtete.

Es wurden 50 Cc einer zehntelmolaren Natriumkarbonat- und 50 Cc einer ebenso starken Natriumbikarbonatlösung ge-

<sup>1</sup>) Biochem. Zeitschr. 1919. 100, 240.

<sup>2</sup>) Vorsichtshalber vergewisserte ich mich, daß in beiden Lösungen die  $\text{CO}_2$  im relativen Minimum war. Im Warburgschen Karbonat-Bikarbonatgemisch

Nr. 11	(0,7	Vol. %	$\text{CO}_2$ )	entwickelte	ein	Sproß	in	35'',
in	„	10	(0,32	„	„	„	„	66'',
„	„	9	(0,2	„	„	„	„	100'',
„	„	8	(0,09	„	„	„	„	165'',
„	„	7	(0,047	„	„	„	„	350''

10 Blasen; in Gemischen mit kleinerer  $\text{CO}_2$ -Tension bzw. höherem OH-Gehalt entwickelten sich fast keine Blasen mehr.

mischt<sup>1</sup> und dies Gemisch so lange mit Luft durchschüttelt und Luft durchgeleitet, bis vollkommener Ausgleich mit dem Kohlensäureteildruck der Atmosphäre angenommen werden konnte. Ebenso wurde verfahren mit einer isosmotischen Kochsalzlösung. In beiden Lösungen assimilierten meine Pflanzen gleich lebhaft und der Erfolg war auch kein anderer, wenn zehnmal so verdünnte Lösungen zur Verwendung kamen. Ich bilde mir nun nicht ein, mittels der für diese Zwecke wenig geeigneten oder jedenfalls bei alleiniger Verwendung nicht ausreichenden Blasenählmethode die Frage erschöpfend behandelt zu haben, möchte vielmehr ausdrücklich zu einer eingehenderen Behandlung anregen und glaube, daß u. a. auch die Stärkemethode sich hier gut bewähren würde. Jedenfalls aber dürfen wir annehmen, daß im wesentlichen die Eignung von Karbonat-Bikarbonatmischungen — die Möglichkeit geringfügiger sekundärer Beeinflussungen zugegeben — von deren Kohlensäure-tension abhängt, und somit ist der Befund der günstigen assimilatorischen Wirkung der Beigabe von Säuren zu Bikarbonatlösungen, die nicht hinreichend konzentriert sind, um an sich optimale Kohlensäurezufuhr zu bewirken, erklärt<sup>2</sup>.

<sup>1</sup>) Nach Warburg (l. c. S. 252) steht diese Lösung bei 25<sup>0</sup> annähernd mit dem CO<sub>2</sub>-Partialdruck der Atmosphäre im Gleichgewicht.

<sup>2</sup>) Die physiko-chemischen Unterlagen zum Vergleich von reinen (d. h. zu Versuchsbeginn karbonatfreien) Bikarbonatlösungen mit Lösungen von Kohlensäure fehlen mir. — Ich erwähne hier deshalb nur kurz, daß einige Versuche ergaben, daß *Helodea* in 1 Vol. proz. Kohlensäurelösungen bei Beleuchtung mit einer 150 Watt-Halbwattlampe und bei 16<sup>0</sup> einen etwa ebenso schnellen Blasenstrom zeigt, wie in einer 0,1 proz. Kaliumbikarbonatlösung. Bei Tellerversuchen nach der Stärkemethode war 0,25<sup>0</sup>/<sub>0</sub> KHCO<sub>3</sub> ebenso wirksam, wie eine 2 Vol. proz. Kohlensäurelösung. — Diese Versuchsergebnisse machen keinen Anspruch auf große Genauigkeit.

Die Frage, ob äquimolekulare Kalium- oder Natriumbikarbonatlösungen wirksamer sind, — Angelstein spricht den Kaliumsalzen einen größeren assimilatorischen Effekt zu —, habe ich nicht bearbeitet, sondern nur nebenher festgestellt, daß jedenfalls kein wesentlicher Unterschied besteht (s. S. 429). Sollte es sich bewahrheiten, daß Kaliumbikarbonatlösungen günstiger wirken als isosmotische Natriumbikarbonatlösungen, so müßte weiter untersucht werden, ob hier »Reizwirkungen« vorliegen; denn irgendwie wesentliche Unterschiede im Lösungszustand der Kohlensäure in beiderlei Lösungen sind nicht anzunehmen.

Sehr viel schwieriger ist es, die zweite Frage schlüssig zu beantworten, warum Säurezusätze auch dann, wenn Pflanzen, die keine Kohlensäurereserve in ihrem Körper tragen, in Lösungen von Kohlensäure (statt in Bikarbonatlösungen) assimilieren, eine günstige Wirkung auf die Assimilation haben, wenn man sich mit der Umschreibung der Tatsache als »chemischer Reizwirkung« nicht begnügen will. Ich halte es nun zunächst für möglich, daß auch die Pflanzen, wie *Potamogeton densus*, bei welchen wir auf die oben (S. 451) geschilderte Weise keine Kohlensäurereserve haben entdecken können, doch auch eine solche führen, die aber so klein ist, daß sie sich gar nicht geltend macht, wenn sie die einzige Kohlensäurequelle für die Pflanze ist, gleichwohl aber die Assimilation, gemessen am Blasenstrom, sichtlich beschleunigt, wenn außerdem von außen Kohlensäure dargeboten wird. Ähnlich, wie, um einen hinkenden Vergleich zu brauchen, eine schwache Lokomotive (Kohlensäurereserve, durch  $H_2SO_4$  ausgelöst) einen Zug (Blasenstrom) für sich allein nicht in Bewegung setzt, weil sie die Reibung nicht überwinden kann, wohl aber die Geschwindigkeit des Zugs erhöht, wenn sie gemeinsam mit einer stärkeren Lokomotive (äußere  $CO_2$ -Quelle) vorgespannt wird. Ob das zutrifft, müßten feinere Untersuchungsmethoden, als es die Blasenzühlmethode ist, lehren. Doch liegt noch eine andere Möglichkeit vor, die Beschleunigung der Assimilation durch Säuren zu erklären, nämlich mit der Beeinflussung des Lösungszustandes der Kohlensäure durch Zusatz anderer Säuren. Es ist bekannt, daß man in der Pflanzenphysiologie früher wohl allgemein glaubte und auch heute noch gelegentlich die Anschauung vertritt, das Kohlendioxyd liege in wäßriger Lösung als Hydrat vor, bis die neueren Erfahrungen der Chemie auch bei uns Eingang fanden<sup>1</sup>, daß vielmehr der allergrößte Teil im Wasser als  $CO_2$  gelöst ist (wenigstens bei den für unsere Zwecke in Frage kommenden Konzentrationen) und nur ein kleiner Teil als  $H_2CO_3$ , oder vielmehr, da dies so gut wie ganz ionisiert ist, als  $HCO_3$  und  $H$ . Durch Zugabe von anderen starken Säuren, d. h. Erhöhung der H-Ionenkonzentration, muß nun die Dissoziation der Kohlensäure zurückgedrückt und dadurch der Gehalt der Lösung an

<sup>1</sup>) M. W. zuerst in Schroeders Buche über die  $CO_2$ -Assimilation. 1917. S. 10.

CO<sub>2</sub> gesteigert werden. Wenn wir nun annehmen, daß CO<sub>2</sub>, nicht aber H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> oder deren Ionen, in das lebende Plasma eindringen, so würde also in Kohlensäurelösungen durch den Zusatz starker Säuren die Anzahl wirksamer Teilchen vergrößert, was sich dann in einer entsprechenden Verstärkung der Assimilation zeigen müßte.

Der Freundlichkeit meines Kollegen E. Weitz, dem ich auch für manche andere Belehrungen chemischer Art zu Dank verpflichtet bin, verdanke ich die folgenden Daten: in einer Lösung von 0,1 Vol.-% Kohlendioxyd in Wasser ist etwa 8% als HCO<sub>3</sub> und H, und etwa 92% als CO<sub>2</sub> vorhanden. In einer solchen von 0,5 Vol.-% ist 3,75% dissoziiert, der Rest aber als CO<sub>2</sub> vorhanden. In einer solchen von 1 Vol.-% aber 2,65% dissoziiert, der Rest als CO<sub>2</sub> gelöst. Zusatz von H<sub>2</sub>SO<sub>4</sub> bis zu 0,0001 Mol. drückt die Dissoziation der Kohlensäure in H und HCO<sub>3</sub> ganz zurück. Dadurch steigt also die Menge der CO<sub>2</sub> in einer Lösung von 0,1 Vol.-% im Verhältnis von 100:92 an, in den beiden andern Fällen entsprechend weniger. Die Konzentration an H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> ist bei obigen Konzentrationen immer sehr klein, weniger als 1:1000 der CO<sub>2</sub>-Konzentration. — Wenn die Anschauung, daß CO<sub>2</sub> und nicht H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> bzw. dessen Ionen ins Innere des Plasmas eindringen, zu Recht bestehen sollte, so liegen offenbar analoge Erscheinungen vor, wie wir sie oben bei der Erklärung der Wirkung von Ammoniumsalzen herbeigezogen haben, daß von diesen nicht die Ammoniumbase als solche, sondern das aus ihr hydrolytisch abgespaltene NH<sub>3</sub> eindringt. — Denkbar wäre natürlich auch der andere Fall, daß H<sub>2</sub>CO<sub>3</sub> eindringt und im selben Maße, wie es durch Endosmose aus der Außenlösung verschwindet, sich neu bildet aus CO<sub>2</sub> und HO<sub>2</sub>, um durch sofortiges weiteres Eindringen dauernd das Gleichgewicht zu stören. Dann könnte die Wirkung der Säurezusätze zu Kohlensäurelösungen nicht so erklärt werden, wie es eben versucht wurde. — Ich halte es nicht für überflüssig hinzuzufügen, daß diese Diskussionen über den Lösungszustand der Kohlensäure nur deren Zustand in der Außenlösung und in der von dieser durchtränkten Zellhaut betreffen, nicht aber im Innern des lebenden Plasmas. Über die Frage, in welcher Form die Kohlensäure im Protoplasma und in den Chloroplasten in

Reaktion tritt, sollen meine Diskussionen nichts aussagen, und berühren in keiner Weise die auf diesen Punkt bezüglichen Ausführungen Willstätters<sup>1</sup>, Wokers<sup>2</sup>, Kurt Noacks<sup>3</sup> und anderer Forscher<sup>4</sup>.

<sup>1</sup>) l. c.

<sup>2</sup>) Pflügers Archiv. 1919. **76**, 11.

<sup>3</sup>) Zeitschr. f. Bot. 1920. **12**, 273.

<sup>4</sup>) Vgl. dazu auch die treffenden Ausführungen in H. Schroeders Assimilationsbuch, S. 10.



# ZOBODAT - [www.zobodat.at](http://www.zobodat.at)

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

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

Jahr/Year: 1921

Band/Volume: [13](#)

Autor(en)/Author(s): Benecke Wilhelm

Artikel/Article: [Beiträge zum Problem der Kohlensäureassimilation.  
417-460](#)