

Sobre o papel do Potássio na Photosynthese aquatica e aerea

(Ueber eine Funktion des Kaliums bei der Photosynthese von Wasser- und Luftblättern)

por *Karl Arens*

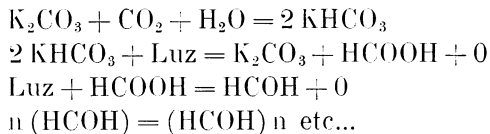
(Departamento de Botanica da Universidade de São Paulo)

com 8 figuras no texto

INTRODUÇÃO

E' sabido que o potássio tem um papel importantissimo, tanto no organismo animal como no vegetal. Entretanto, não foi possível, até hoje, indicar exactamente quaes as suas funções no metabolismo da planta. Para poupar espaço, deixamos de entrar, aqui, em todas as minucias sobre a immensa literatura que trata do assumpto do ponto de vista theorico e experimental, porquanto *Schmalzfuss* (1936) publicou um apanhado minucioso sobre a questão.

Sempre se suppoz que o potássio, desempenhasse entre outras, uma função na photosynthese. Com razão nota *Schmalzfuss* que em todas as theorias estabelecidas sobre o problema reina grande confusão. *Mittelstaedt* (1898) acredita, por exemplo, que o potássio exerce a função de transmissor de energia, na condensação do formaldehydo para glucose, durante a photosynthese. Essa hypothese foi seguida e desenvolvida por *Stoklasa* e seus collaboradores (*Stoklasa*, 1908, 1912, 1916, 1929). Como as idéas de *Stoklasa* são de importancia para as nossas considerações futuras, damos a seguir a sua representação:



Stoklasa supõe, portanto, que no interior da folha haja formação de K_2CO_3 , durante a photosynthese. O K_2CO_3 fixa o CO_2 do ar, transformando-se em $KHCO_3$. Este é reduzido dando acido formico, que se transforma em HCOH. Em seguida, ha uma polymerisação do HCOH em assucar. Neste processo forma-se novamente K_2CO_3 , o qual, por sua vez, se transforma em $KHCO_3$ pela fixação de CO_2 . Desse modo o cyclo se repete constantemente.

Zwaardemaker (1919) attribue grande significação á radioactividade do potássio na photosynthese. Segundo *Jacob* (1928), o effeito electrico luminoso do potássio tem uma função de grande importan-

cia. Para reforçar esta ou aquella hypothese foram feitas innumerables experiencias de adubação com potassio, por meio de um aparelho de grandes proporções. O principio de taes experiencias consiste em cultivar plantas em substratos naturaes ou artificiaes, variando-se gradativamente o conteúdo de potassio, desde a ausencia completa até o excesso. Mas, como faz notar *Schmalzfuss*, a experiencia por meio de adubações é um methodo de pesquisa pouco proprio, para se poder tirar conclusões sobre processos physiologicos especiaes. Com esses methodos podem ser resolvidas questões de adubação, mas não questões de metabolismo, porquanto a ausencia completa no meio de cultura de um factor tão importante como o potassio, ou a sua presença em excesso influenciam o metabolismo geral da planta. O mesmo acontece quando ha falta ou excesso de outro qualquer factor como, por exemplo, o nitrogenio. Observamos, então, consequencias analogas ás das experiencias correspondentes com potassio. Portanto, de experiencias de adubação não é possivel tirar conclusões sobre a função do potassio na photosynthese.

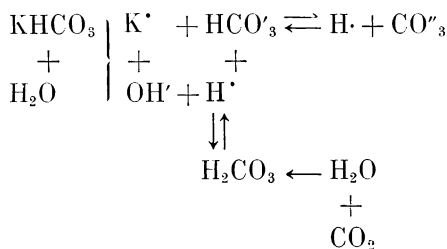
Tivemos occasião de constatar (*Arens*, 1933, 1936) uma função especial do potassio na photosynthese de plantas aquaticas, que tambem pode ser attribuida a plantas terrestres. As pesquisas posteriores desse problema foram muito facilitadas, empregando-se a variedade brasileira de *Potamogeton fluitans* que possui todos os typos de transição, desde folhas submersas até terrestres.

Transformações de uma solução de KHCO_3 durante a photosynthese de plantas aquaticas

Sabemos que as plantas terrestres, durante a photosynthese, absorvem CO_2 do ar e transformam o carbono em hydratos de carbono, eliminando O_2 . Mas, até agora, não sabemos sob que forma absorvem as plantas aquaticas o carbono, quando fazem a photosynthese numa solução de bicarbonato, o que geralmente se observa na natureza. Embora as experiencias fundamentaes sobre a photosynthese das plantas tenham sido feitas com plantas aquaticas (como por exemplo por *Warburg* e outros), essas experiencias têm como base apenas uma hypothese não comprovada, hypothese essa formulada por *Nathansohn* (1907, 1910).

Segundo tal hypothese, as plantas aquaticas, em analogia com as terrestres, absorveriam somente CO_2 .

O que aconteceria se uma planta assimilasse numa solução de bicarbonato de potassio? Para podermos comprehender mais exactamente o problema, é preciso familiarisar-nos melhor com a composição de uma solução de bicarbonato de potassio. Em tal solução encontram-se os mais diversos componentes, que podemos ver no eschema seguinte:



O KHCO_3 se dissocia em K^+ e HCO_3^- e os ionios HCO_3^- se dissociam novamente em H^+ e $\text{CO}_3^{''}$. O KHCO_3 não só se dissocia, como também hydrolysa, por ser um sal de base forte com um acido fraco, como é o acido carbonico. Com os ionios da agua forma-se KOH e H_2CO_3 . Este ultimo se decompõe em H_2O e CO_2 . Como uma parte do acido é deshydratada e apparece na solução sob a forma de gaz, a solução reage alcalinamente. O CO_2 assim formado na solução tem uma certa pressão gazosa. Se a pressão de CO_2 do ar fôr menor, o CO_2 da solução passa para o ar. Caso contrario, dá-se o inverso.

A planta tem, portanto, a possibilidade de absorver carbono sob as seguintes formas: KHCO_3 — HCO_3^- — H_2CO_3 — K_2CO_3 — $\text{CO}_3^{''}$ — CO_2 . Se absorve ionios, deve eliminar também ionios da mesma carga para não perturbar a neutralidade electrica da solução.

Portanto, segundo *Nathansohn*, como já dissemos, a planta aquatica, como a terrestre, deve absorver somente CO_2 . Mas, pelos methodos de observação até agora usados, não foi possível fornecer uma prova para esta concepção (compare *Arens*, 1933). Poderemos comprehender melhor a razão dessa impossibilidade, se considerarmos as transformações que soffre uma solução de bicarbonato de potassio, quando nella desaparece o CO_2 .

A fig. 1 representa algumas transformações de uma solução $\frac{1}{100}$ normal de KHCO_3 , quando se retira o CO_2 dessa solução de modo que se transforme numa solução de KOH $\frac{1}{100}$ normal. Durante esse phenomeno, a concentração dos ionios de potassio permanece sempre a mesma. Essas transformações se verificam, quando se conduz um gaz livre de CO_2 , atravez da solução de KHCO_3 ou, no caso theorico, quando uma planta aquatica assimila nessa solução, isto é, quando absorve CO_2 . A proporção das combinações de KHCO_3 com K_2CO_3 e de K_2CO_3 com KOH é expressa em porcentagem nas abscissas. Vemos, da esquerda para a direita, que pela perda de CO_2 os ionios de HCO_3^- diminuem cada vez mais, com augmento dos ionios de $\text{CO}_3^{''}$; estes, por sua vez, são substituidos por ionios de OH^- , devido a perda de CO_2 . Entretanto, nesse interim, também se observam outras transformações na solução. Em ordenadas está indicado o valor do carbono, em miligrammas por litro e o pH; c_{20} representa a conductibilidade electrolytica á temperatura de 20 graus. Podemos verificar que o valor

de pH aumenta rapidamente até atingir o valor correspondente da solução $\frac{1}{100}$ normal de KOH; do mesmo modo, aumenta a condutibilidade electrolytica, em consequencia do aumento dos ionios OH. O conteúdo relativamente pequeno em CO_2 , diminui muito mais rapidamente, quando a planta absorve somente CO_2 , do que quando pode tambem usar outros componentes que contêm carbono. Comparando as curvas do carbono total e do carbono sob a forma de CO_2 , nota-se que a solução contém quantidades ainda consideraveis de carbono (total), tendo já descido a concentração do CO_2 quasi até zero.

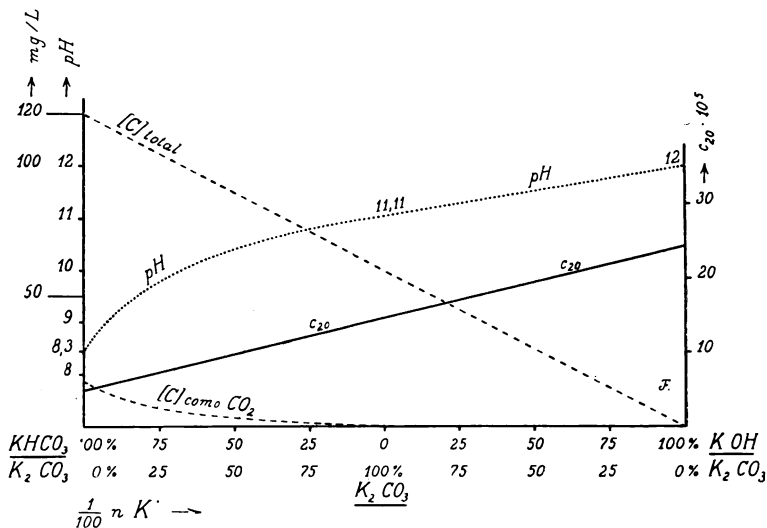


Fig. 1

Fig. 1 — As curvas representam algumas transformações que se operam numa solução de KHCO_3 a $\frac{1}{100}$ n da qual foi retirado o CO_2 .

As ordenadas representam as concentrações sob a forma de mg/L e de pH, assim como a capacidade de conductibilidade electrolytica sob a forma de c_{20} . As abscissas representam a passagem de KHCO_3 para K_2CO_3 e para KOH, sob a forma de soluções percentuaes dos saes correspondentes.

Die Kurven geben einige Veraenderungen wieder, die eine $\frac{1}{100}$ n KHCO_3 Loesung bei Entzug von CO_2 erfahrt. Auf den Ordinaten sind Konzentrationen als mg/L und als pH sowie die elektrolytische Leitfaehigkeit als c_{20} aufgetragen. Die Abzisse gibt den Uebergang von KHCO_3 in KOH als prozentige Loesung des betreffenden Salzes an.

Mas, se a planta absorve, por exemplo, ionios HCO_3 ou moleculas H_2CO_3 ou ionios CO_3 ou todos os componentes em conjuncto, observam-se as mesmas transformações da solução, apenas com maior ou menor rapidez da photosynthese. Até agora foi impossivel, quer por meio de determinações analyticas do pH, quer pela conductibilidade electrolytica, ou pela diminuição da pressão de CO_2 ou pela produção de O_2 pela planta, determinar o que a planta retira da solução.

Experiencias com folhas physiologicamente polarizadas

Uma nova possibilidade de atacar o problema foi dada por uma descoberta do Autor, que encontrou uma polaridade physiologica bem marcada nas folhas de algumas plantas aquaticas (*Arens*, 1930, 1933, 1936). Essa polaridade physiologica se manifesta primeiramente pelo facto de que, numa soluçãõ de KHCO_3 , sob a influencia da luz, o pH augmenta somente na face superior da folha e nunca na face inferior.

Como acabamos de ver pelas curvas, o pH augmenta numa soluçãõ de KHCO_3 , quando della é retirado o CO_2 . Poderia-se, pois, supôr que só a face superior da folha absorve CO_2 .

Em novas experiencias, pudemos constatar quaes os phenomenos que, de facto, se produzem, durante a photosynthese. Usamos, para analyse quantitativa: 1.º) a micro-analyse de ionios de potassio; 2.º) a medida de pH; 3.º) a medida da conductibilidade electrolytica. Como os equilibrios physico-chimicos são fortemente alterados em taes soluções, por variações de temperatura, fizemos as medições num thermostato automatico, da precisãõ de \pm ou $-\frac{1}{50}$ de grau Celsius. Em frente ao thermostato foi collocada uma lampada de 500 a 1000 velas, para que as plantas de experiencia pudessem fazer photosynthese. A fig. 2 mostra uma das duas duplas camaras que serviram para a

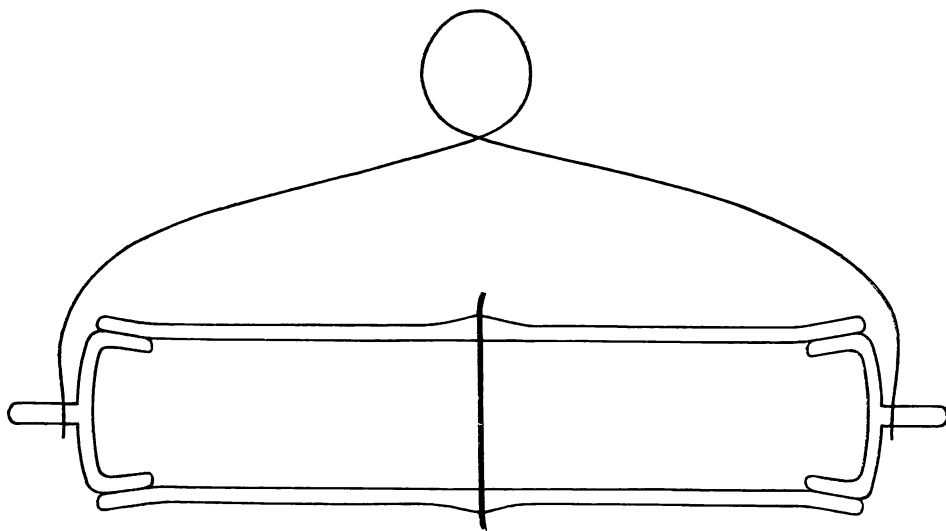


Fig. 2

Fig. 2 — Camara dupla com uma folha collocada no meio que tem o papel de membrana separadora.

Doppelkammer mit einem Blatt in der Mitte als trennende Membran.

experiencia. No meio, entre as duas camaras, foi collocada uma folha de uma planta aquatica, para servir de membrana separadora. A fig. 3 nos mostra uma dupla camara especialmente construida para as experiencias. Cada camara possui dois electrodos de platina e duas aberturas para introducção das soluções. A camara, munida para a experiencia com uma folha no centro, foi collocada no thermostato.

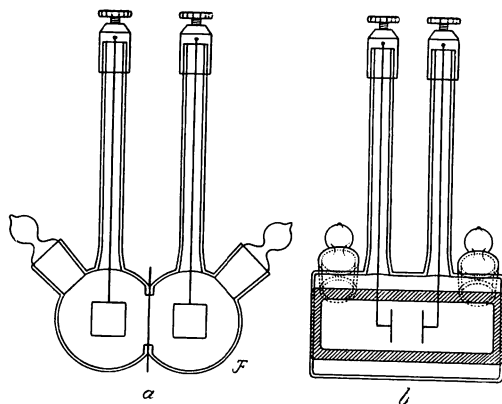


Fig. 3

Fig. 3 — a e b — Camara dupla com electrodos de platina que permite medir a capacidade de conductibilidade electrolytica durante a experiencia. a) Camaras duplas com uma folha no centro, corte transversal; b) Uma camara vista da parte interna.

Doppelkammer mit Platinelektroden, die gestattet waehrend des Versuchs die elektrolytische Leitfaehigkeit zu messen. a) Doppelkammern mit einem Blatt in der Mitte im Querschnitt; b) eine Kammer von der Innenseite.

Eschematisando, a fig. 4 registra, em abcissas, o tempo; em ordenadas, a concentraçõ de potassio, o pH e o valor da conductibilidade electrica. O lado esquerdo mostra a soluçõ da camara na face inferior da folha. Dos dois lados da folha é introduzida uma soluçõ $\frac{1}{100}$ normal de bicarbonato de potassio. O traço preto, na ab-

cissa, indica obscuridade. Como vemos, a soluçõ só se transforma desde o inicio de illuminaçõ. Consideremos, primeiramente, as transformações da soluçõ, na face interior da folha. Vemos que, desde o inicio da illuminaçõ, a conductibilidade electrolytica diminue e assim tambem a curva de concentraçõ de potassio. Ao contrario, o pH permanece mais ou menos constante. Na face superior, a soluçõ tambem não se modifica no escuro; mas, logo depois do inicio da illuminaçõ, sobre o pH, a concentraçõ de potassio e a conductibilidade electrica. Como podemos explicar taes phenomenos? Na parte inferior desaparecem ionios de potassio e na parte superior a concentraçõ dos ionios de potassio augmenta; a superficie inferior da folha deve, portanto, absorver potassio sob a influencia da luz e eliminar potassio pela face superior. Na parte inferior diminue a conductibilidade ele-

étrica e a concentração de potássio, o que significa, que a solução se dilue. Se diluirmos, experimentalmente, uma solução de KHCO_3 , não haverá praticamente uma mudança de pH, sem levar em conta transformações mínimas que são inevitáveis, em consequência da saída de CO_2 . Uma solução de KHCO_3 se comporta como um tampão fraco. O resultado é que a parte inferior da folha absorve simultânea e uniformemente todos os componentes da solução de bicarbonato, isto é, a folha diminui a concentração na parte inferior.

Se a parte inferior da folha só absorvesse CO_2 , o valor do pH deveria subir, como vimos há pouco no esquema da fig. 1. Vemos, entretanto, que o valor do pH aumenta na parte superior da folha.

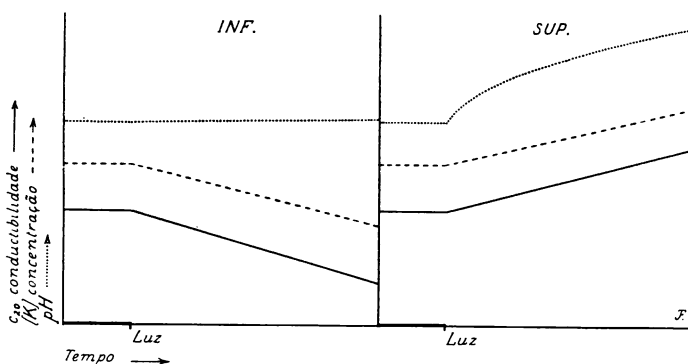


Fig. 4

Fig. 4 — A figura mostra uma experiência com a câmara dupla (fig. 3). À esquerda a transformação de uma solução de KHCO_3 na face inferior de uma folha e à direita na face superior. O traço preto na abscissa significa obscuridade.

Die Figur zeigt einen Versuch mit der Doppelkammer (Fig. 3) und zwar links die Veränderung einer KHCO_3 Lösung an der Unterseite eines Blattes und rechts an der Oberseite. Der dunkle Strich auf der Abszisse bedeutet Dunkelheit.

Logo, poderíamos supor que só a parte superior da folha absorve CO_2 , visto que no primeiro esquema verificamos que no caso de absorção de CO_2 o pH e a condutibilidade electrolytica augmentam numa solução de bicarbonato. Mas, nesse caso, a concentração de potássio permaneceria inalterada. Vemos, porém, que na parte superior da folha também augmenta a concentração do potássio. Pelas determinações analyticas pode-se constatar que a concentração de potássio augmenta na parte superior, na mesma proporção que diminui na parte inferior. Devemos, pois, concluir que o potássio, na parte superior, é eliminado em forma alcalina, o que determina o augmento do valor do pH e da condutibilidade electrolytica.

O methodo mais simples para determinar o que é eliminado na parte superior da folha consiste em collocar agua distillada na parte superior da câmara. As curvas do lado direito da fig. 5 representam as transformações da agua distillada, observadas na face superior da

folha, durante a experiencia. O pH, a concentração do potássio, e a conductibilidade electrolytica augmentam muito, como vemos pela curva do lado da agua distillada. As curvas do lado esquerdo mostram as mesmas transformações da solução de bicarbonato, em contacto com a face inferior da folha, como na fig. 4. De accordo com os valores obtidos para a concentração de potássio, do pH e para a conductibilidade electrolytica, baseados em valores physicos e chimicos conhecidos, podemos calcular que na parte superior é eliminado K_2CO_3 . Podemos, pois, determinar que quando a folha faz photosynthese com auxilio da energia da luz, absorve, pela parte inferior, todos os componentes da solução de bicarbonato de potássio, consumindo no seu

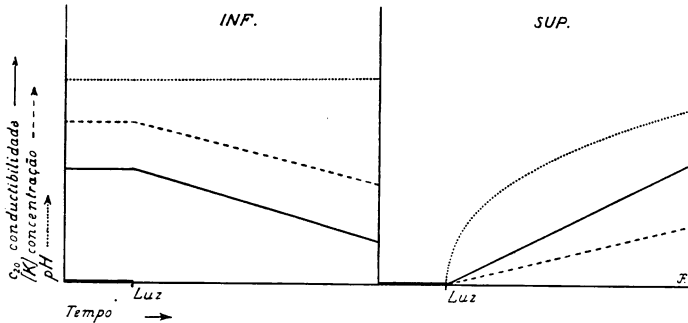


Fig. 5

Fig. 5 — Experiencia com a camara dupla. Na face inferior da folha ha uma solução de $KHCO_3$, na face superior ha agua distillada.

Versuch mit der Doppelkammer. An der Blattunterseite befindet sich eine $KHCO_3$ Loesung, an der Oberseite Aqua distillata.

interior metade do conteúdo em carbono e eliminando, pela parte superior K_2CO_3 , como producto de decomposição. É facilmente comprehensivel que, nessas condições, a folha deva absorver permanentemente, na parte inferior, a mesma quantidade de potássio que elimina na parte superior. Sendo estrictamente polarizados o transporte, a absorção e a eliminação, a folha exuda somente na superficie superior e absorve somente na superficie inferior. Temos, deste modo, uma passagem e simultaneamente uma transformação de bicarbonato em carbonato de potássio.

Quando uma folha de uma planta aquatica, physiologicamente polarizada, se comporta da maneira caracteristica acima demonstrada, absorvendo pela sua face inferior e eliminando pela superior, deve-se fazer, continuamente, atravez da folha, um transporte numa determinada direcção. Portanto, no interior da folha faz-se o transporte continuo de uma certa quantidade de $KHCO_3$ que, depois de transformado em K_2CO_3 , é novamente eliminado. Se collocarmos essa folha (que já assimilou numa solução de $KHCO_3$ e que portanto possui uma reserva de $KHCO_3$) entre as duas camaras de experiencia, tendo o cuidado de enche-las com agua distillada sem CO_2 , então a folha elimi-

ará, pela sua face superior, sob a influencia da luz, uma certa quantidade de K_2CO_3 , sem poder substituir nessa solução o $KHCO_3$ pela face inferior. O K_2CO_3 eliminado deve ser proveniente da reserva de $KHCO_3$ que a folha possui no seu interior. Aliás, a eliminação cessa depois de um certo tempo. Isto tambem se comprehende facilmente, pois no interior da folha existe apenas uma quantidade limitada de $KHCO_3$. A fig. 5, do lado direito, tambem mostra as transformações da agua distillada, em contacto com a face superior da folha. As curvas mostram que a concentração de potassio, a conductibilidade electrolytica e o pH augmentam fortemente.

Se em vez de mergulharmos uma folha, n'agua distillada, a collocarmos em agua saturada de CO_2 sob pressão atmospherica, as cousas se modificam. Então observaremos um pequeno augmento do pH, o que se explica pela absorpção de CO_2 . Neste caso, o CO_2 da agua penetra na folha e ahi, absorvendo agua, combina-se com o K_2CO_3 já formado, dando $KHCO_3$ ($CO_2 + H_2O + K_2CO_3 = 2KHCO_3$). Esse $KHCO_3$ pode transformar-se, novamente, pela photosynthese, em K_2CO_3 ($12KHCO_3 = 6K_2CO_3 + C_6H_{12}O_6 + 6O_2$), de modo que todo o processo pode se renovar no interior da folha. O K_2CO_3 proveniente das reservas internas de $KHCO_3$ não precisa ser eliminado em presença de CO_2 , porque pode transformar-se novamente em $KHCO_3$. Parece que quantidades maiores de K_2CO_3 , devido á reacção fortemente alcalina que determinam, são prejudiciaes á cellula, de modo que esta, na falta de possibilidades de neutralização pelo CO_2 , elimina K_2CO_3 . Mas, pela simples presença de CO_2 na solução, dá-se no interior da folha, um cyclo de $KHCO_3$; este, sob a influencia da photosynthese, se transforma em K_2CO_3 , sendo novamente transformado em $KHCO_3$, pela absorpção do CO_2 do meio.

Transição da photosynthese aquatica para a aerea

Quanto ás plantas terrestres, é de suppôr por varias razões que o mesmo phenomeno não só é possível, mas, tambem, é provavel. Até hoje permaneceu completamente desconhecido o processo de combinação do CO_2 (a formação do primeiro composto do CO_2) nas plantas terrestres (Stoll, 1936). Mas, como acima demonstramos, foi possível constatar nas plantas aquaticas que o CO_2 pode ser combinado sob a forma de $KHCO_3$ e assim pode ser accumulado em reservas. Seja dito de passagem que, por razões physicas e chimico-colloidaes, devemos attribuir aos bicarbonatos dos alcalis terrosos um papel analogo ao do bicarbonado de potassio.

Mencionamos acima a hypothese de *Stoklasa*, formulada para as plantas terrestres e segundo a qual o $KHCO_3$ se transforma em K_2CO_3 , sob a acção da energia solar, sendo que o K_2CO_3 formado se combina com o CO_2 atmospherico e H_2O e se transforma novamente em $KHCO_3$. Vemos, pois, comparando o eschema da pag. 26, que *Stoklasa* postulou

para as plantas terrestres um processo cuja existencia pudemos demonstrar nas plantas aquaticas. Naturalmente, as experiencias só dão uma representação do mecanismo da fixação do acido carbonico e não procuram saber se o acido formico é ou não o primeiro producto que se forma.

Não se pode provar, até hoje, que os mesmos phenomenos se produzem nas plantas terrestres, como o quer a hypothese de *Stoklasa*, porque as folhas de plantas terrestres, devido á sua organização, não podem ser mergulhadas na agua durante as experiencias. Além disso, o comportamento das plantas aquaticas não era conhecido. Mas, tendo-se esclarecido essa questão, as plantas aquaticas nos prestam grande auxilio, porque formam folhas aquaticas e aereas e até mesmo numa só planta. A fig. 6a mostra um corte de uma folha submersa e a fig.

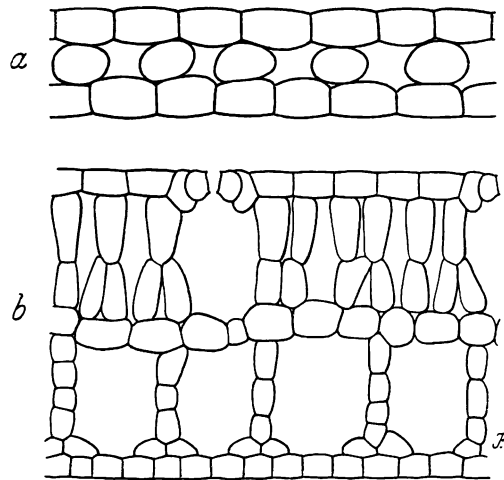


Fig. 6

Fig. 6 — *a* e *b* — Corte transversal através de uma folha submersa (*a*) e de uma folha fluctuante (*b*) de uma especie brasileira de *Potamogeton*.

Querschnitt eines submersen Blattes (*a*) und eines Schwimmblattes (*b*) einer brasilianischen *Potamogeton*-Art.

6b o de uma folha fluctuante da variedade brasileira de *Potamogeton*. As folhas submersas dessa variedade são physiologicamente polarizadas, ao passo que as folhas sobrenadantes estão adaptadas para a absorpção do CO_2 atmosferico. Um typo de folha está adaptado para a photosynthese dentro da agua, o outro para a photosynthese no ar. Experimentando com essa variedade de *Potamogeton*, constatamos que possui todos os estados intermediarios, desde folhas submersas até fluctuantes e até mesmo terrestres. Os processos da assimilação aerea e aquatica a que nos referimos podem dar-se numa mesma folha, tendo uma das partes a estrutura do typo submerso e a outra a da folha fluctuante normal. Taes estados de transição

não são determinados nem anatomica nem physiologicamente; observa-se, portanto, desde a photosynthese typica das plantas aquaticas até a photosynthese typica das plantas terrestres. Na figura seguinte será demonstrado como esses estados de transição, que consistem num cyclo externo do potassio pela absorpção unilateral de KHCO_3 e eliminação de K_2CO_3 , conduzem a um ciclo interno.

Vemos na figura 7 uma planta do typo mencionado. As folhas submersas se comportam de accordo com o mecanismo de polarização physiologica. Absorvem pela face inferior KHCO_3 e eliminam K_2CO_3 pela face superior. Como vimos acima, as folhas physiologicamente polarizadas, em agua distillada que só contém CO_2 podem trans-

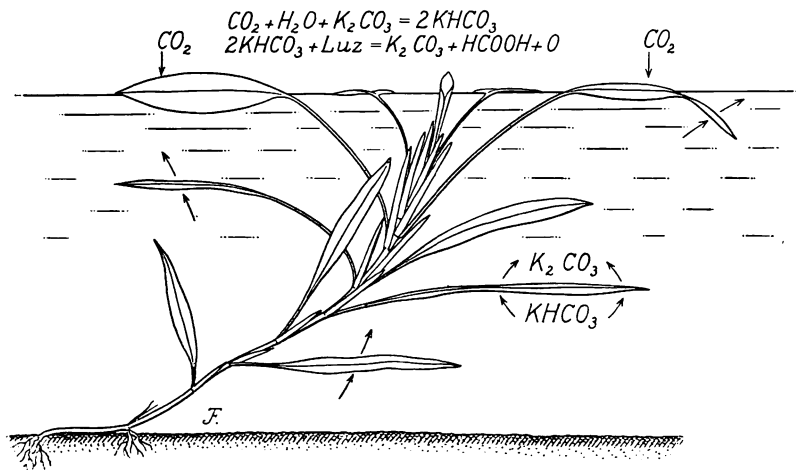


Fig. 7

Fig. 7 — Representação de um Potamogeton brasileiro com folhas submersas e flutuantes. Eschema do comportamento das folhas submersas e flutuantes. As equações representam a primeira parte do processo da photosynthese, a unica cuja importancia nos interessa. (segundo Stoklasa).

Darstellung eines brasilianischen Potamogeton mit submersen und schwimmenden Blaettern. Schematische Wiedergabe des Verhaltens der submersen und der schwimmenden Blaetter. Die Gleichungen geben nur den in diesem Zusammenhang wichtigen ersten Teil des Verlaufs der Photosynthese nach Stoklasa an.

formar o K_2CO_3 , proveniente da reserva interna de KHCO_3 , novamente em KHCO_3 , pela absorpção de CO_2 , sem eliminar K_2CO_3 . Temos, portanto, um cyclo interno. As folhas sobrenadantes, que absorvem o CO_2 atmosferico, possuem o mesmo cyclo interno. Em determinadas condições essas folhas sobrenadantes são capazes, quando collocadas na camara de experiencia, de absorver KHCO_3 por sua face inferior e de eliminar K_2CO_3 pela sua face superior. Podem igualmente accumular reservas de KHCO_3 , durante a assimilação, para formar K_2CO_3 . Somos, pois, levados a afirmar que as folhas sobrenadantes se com-

portam como as folhas submersas que, mergulhadas na agua, não dispõem de bicarbonato, mas, somente de CO_2 .

Como a folha fluctuante do lado direito da fig. 7 mostra, podemos collocar uma «folha de transição» de tal modo que uma parte fique submersa na agua e outra fluctue. Em seguida, podemos verificar que a parte submersa absorve KHCO_3 e elimina K_2CO_3 , tem portanto um cyclo exterior. A parte fluctuante da mesma folha absorve, atravez dos estomatos, o CO_2 do ar. Tambem se observa na natureza o caso de folhas cuja parte basal assimila como o typo de folhas submersas e cuja parte apical absorve o CO_2 do ar. Experimentalmente, pode-se mostrar que não são apenas duas partes de uma mesma folha que podem assimilar de dois modos diferentes. Pode-se conseguir que a superficie toda da folha apresente esses dois typos de assimilação. Se dividirmos, por exemplo, uma folha de Potamogeton em 10 ou mais zonas (Fig. 8), de modo que as partes submersas alternem

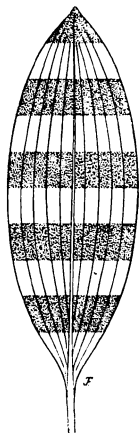


Fig. 8

Fig. 8 — Folha de transição de Potamogeton, capaz de assimilar, nas zonas cobertas de agua, (pontuadas) conforme o typo submerso e, nas partes em contacto com o ar (em branco), de absorver CO_2 .

Uebergangsblatt von Potamogeton, das imstande ist an den mit Wasser bedeckten Zonen (punktiert) nach dem submersen Typus zu assimilieren und an den im Kontakt mit der Luft befindlichen Teilen (weiss) CO_2 aufzunehmen.

com as fluctuantes, então aquellas apresentarão o cyclo exterior, ao passo que nestas, devemos suppôr o cyclo interior. Se invertermos a ordem das partes, submergindo as fluctuantes e fazendo fluctuar as submersas, observaremos o comportamento correspondente. *Todas as partes das folhas, conforme suas condições externas, podem absorver KHCO_3 e eliminar K_2CO_3 ou absorver o CO_2 do ar.* O cyclo externo, isto é, a exsudação de K_2CO_3 na face superior pode ser demonstrado com facilidade pelo augmento do pH e pela formação de precipitados de manganéz.

E' difficil suppôr que numa mesma folha se desenrolem dois processos photosyntheticos fundamentalmente diferentes. O processo da photosynthese, nas diversas partes da folha, deve ser em principio comparavel e na parte fluctuante devemos postular um cyclo interno analogo de K_2CO_3 para $KHCO_3$ e vice-versa. Este cyclo interno não pode ser diferente do que ficou demonstrado na pag. 30 para a folha submersa que é exposta á agua rica em CO_2 . Não pode haver differença quer a superficie folhear confine com a atmospherica ou com agua rica em CO_2 .

Entretanto, poderiamos objectar que o que é valido para folhas fluctuantes, embóra adaptadas á assimilação do CO_2 do ar, não deve necessariamente ser valido tambem para todas as folhas aereas. Pois bem, o Potamogeton mencionado representa não somente todos os typos de transição de folhas submersas até fluctuantes, como tambem é capaz de formar folhas aereas perfeitas, caso se desenvolva num solo humido, em vez de crescer na agua.

Com isso, tornou-se evidente a hypothese de *Stoklasa* para as folhas de Potamogeton. Partindo do Potamogeton, interessantissimo typo de transição do ponto de vista physiologico, é facil attribuir as idéas esboçadas ás demais folhas aereas. A differença entre a photosynthese da folha aerea e a da folha submersa consiste apenas na existencia de um cyclo exterior em relação a um interior.

De accordo com o que ficou dito, existe, durante a photosynthese das plantas terrestres, um cyclo interno do potassio, de $KHCO_3$ para K_2CO_3 , e inversamente, ha uma volta para o $KHCO_3$, pela absorpção do CO_2 atmospherico. Assim se esclarece uma funcção do potassio no metabolismo da planta.

Outras funcções problematicas do potassio ficam ligadas ao nosso problema:

Pelas constatações que fizemos em nossas experiencias, o potassio seria secundado pelo calcio nesse processo, porquanto o calcio pode exercer a funcção correspondente (*Arens*, 1936). Além do papel que tem na fixação do acido carbonico, o potassio certamente tem ainda papel preponderante em varios outros processos physiologicos. Suppõe-se, por exemplo, que influencie o estado colloidal e exerça efeitos indirectos sobre o processo da photosynthese.

Nas plantas aquaticas, durante a photosynthese, ha um transporte activo de substancias que, certamente, se dá no protoplasma. Tambem se pode suppôr que tal processo exista nas plantas terrestres. Para o transporte de substancias atravez do protoplasma, o estado colloidal das mesmas é um factor importante. O potassio é capaz de provocar a liquefacção dos colloides. Essa propriedade já foi demonstrada quanto aos colloides do plasma por numerosas experiencias. Para o transporte de substancias durante a photosynthese, um plasma hidratado seria um meio muito mais apropriado do que se fosse solidificado sob a influencia de outros ionios.

Todas estas possibilidades devem ser tomadas em consideração para o julgamento do papel do potassio na photosynthese.

ZUSAMMENFASSUNG.

Die vorliegenden Ausfuehrungen befassen sich mit dem Nachweis einer Funktion des Kaliums bei der Photosynthese von Wasserpflanzen. Die dabei gewonnenen Vorstellungen werden auf die Landpflanzen uebertragen.

Der erste Teil der Arbeit legt die verwickelten Gleichgewichtsverhaeltnisse in KHCO_3 - Loesungen und deren Veraenderung bei Verlust von CO_2 dar (Fig. 1). Die KHCO_3 - Loesung geht in eine solche von K_2CO_3 ueber und diese verwandelt sich weiter in eine KOH — Lauge von entsprechender Konzentration. Bei diesem Vorgang aendert sich der ph -Wert und die elektrolytische Leitfaehigkeit. Der Gehalt an Kohlenstoff nimmt ebenfalls ab und zwar die Konzentration von freiem CO_2 sehr viel schneller als die Gesamtmenge an $\text{C}(\text{CO}_2 + \text{HCO}_3' + + \text{H}_2\text{CO}_3 + \text{CO}''_3)$. Nun nimmt die Forschung bisher an, dass die Wasserpflanzen nur CO_2 aufnehmen koennen nach der Hypothese von *Nathansohn* (1907-1910).

Der Autor konnte jedoch nachweisen, dass andere Vorgaenge bei der Photosynthese physiologisch polarisierter Blaetter sich abspielen. Wenn man z.B. die physiologisch polarisierten Blaetter von *Potamogeton* als trennende Membran zwischen Glaskammern spannt (Fig. 2 und 3) und das Blatt beiderseits mit einer KHCO_3 - Loesung in Beruehrung bringt, dann laesst sich quantitativ nachweisen, dass an der Unterseite des Blattes die Loesung verduennt wird, wobei der ph -Wert in weiten Grenzen konstant bleibt, waehrend an der Oberseite der ph -Wert steigt und die Konzentration der Loesung zunimmt. Dies kommt dadurch zustande, dass die Unterseite des Blattes alle Komponenten einer KHCO_3 - Loesung nach Massgabe ihrer Konzentration aufnimmt d. h. die Loesung verduennt, wobei der ph -Wert sich kaum aendert. Auf der Oberseite wird K_2CO_3 ausgeschieden, was eine Erhoehung des ph -wertes und der Konzentration der Loesung bedingt. Die Aufnahme findet immer nur an der Unterseite und die Ausscheidung immer nur an der Oberseite statt. Die Fig. 4 zeigt schematisiert das Ergebnis der Versuche, wenn in die Assimilationskammern beiderseitig eine KHCO_3 - Loesung eingefuehrt wird und Fig. 5 einen Versuch, wenn nur die Blattunterseite mit einer KHCO_3 - Loesung und die Oberseite mit *Aqua dest.* in Kontakt steht.

Bei der Photosynthese findet also staendig ein Massentransport durch das Blatt in einer physiologisch festgelegten Richtung statt. Das

bedingt, dass sich immer eine gewisse Menge KHCO_3 bzw. K_2CO_3 im Inneren des Blattes befindet. Es laesst sich nun auch nachweisen, dass die Blattzellen einen Vorrat von KHCO_3 speichern koennen. Die Blaetter sind imstande, ohne aeussere KHCO_3 - Zufuhr aus diesem Vorrat zu assimilieren, wobei sie oberseits K_2CO_3 ausscheiden, wenn sie nicht in der Lage sind, das im Innern der Zelle entstandene K_2CO_3 durch Zufuhr von CO_2 aus dem umgebenden Medium in KHCO_3 zurueckzuverwandeln. Von diesem Verhalten aus kann man unschwer den Vorgang der Photosynthese ableiten, wie ihn die Hypothese von *Stoklasa* (1908- u. s. w.) auch fuer terrestrische Blaetter fordert. Nach dieser Hypothese wird im Innern des Blattes KHCO_3 zu K_2CO_3 abgebaut und durch Aufnahme von CO_2 aus der Luft wieder zu KHCO_3 regeneriert. Nach dieser Auffassung ist der Unterschied in der Photosynthese der submersen und der terrestrischen Blaetter nur ein unwesentlicher. Die submersen Blaetter koennen im waessrigen Medium KHCO_3 aufnehmen und K_2CO_3 ausscheiden, weil es das waessrige Medium erlaubt; sie besitzen also gewissermassen einen aeusseren Kreislauf von KHCO_3 zu K_2CO_3 . Die Luftblaetter koennen K_2CO_3 nicht ausscheiden, weshalb sie innerhalb des Blattes K_2CO_3 durch CO_2 - Aufnahme wieder in KHCO_3 zurueckverwandeln. Der Kreislauf ist also ein innerer, wie er auch unter besonderen Umstaenden beim submersen Blatt eintreten kann.

Es gibt nun Pflanzen, die alle Uebergaenge von submersen zu terrestrischen Blaettern bilden. Der Autor fand eine brasilianische Potamogeton-Art (wahrscheinlich eine Varietaet von *P. fluitans*), die nicht nur submerse und schwimmende Blaetter besitzt sondern auch Uebergaenge zwischen diesen. Ausserdem entstehen bei Wachstum auf feuchtem Boden vollkommene Luftblaetter. Die Figur 6 a zeigt den Querschnitt eines submersen und 6 b eines schwimmenden Blattes. Der eine Typus ist physiologisch polarisiert und hat bei der Assimilation den aeusseren Kreislauf d. h. KHCO_3 - Aufnahme und K_2CO_3 - Ausscheidung, der andere aber ist fuer die Assimilation der Luftkohlen-saeure gebaut. Man findet haeufig etwas duennere Schwimmblaetter, die aber auch den Bau aufweisen, wie Fig. 6 b zeigt. Diese koennen, wenn sie untergetaucht werden, wie der submerse Typus funktionieren d. h. sie nehmen obwohl sie an die CO_2 -Aufnahme aus der Luft angepasst sind, unterseits KHCO_3 auf und scheiden oberseits K_2CO_3 aus. Knickt man ein solches Blatt, wie die Fig. 7 (rechts) zeigt, so ab, dass ein Teil schwimmt, der andere untertaucht, dann nimmt der schwimmende Teil CO_2 aus der Luft auf, waehrend der submerse KHCO_3 absorbiert und K_2CO_3 abscheidet. Man kann ein solches Experiment noch weiter komplizieren, indem man, wie Fig. 8 zeigt, ein Blatt zonenweise benetzt. In diesem Fall verhalten sich die beiderseits von einer KHCO_3 - Loesung benetzten Zonen wie der Typus des submersen Blattes, waehrend die Zwischenzonen vermittels der Stomata CO_2 aufnehmen. Wechselt man die Zonen um, sodass die vorher benetzten Zonen nun oberseits mit der Luft in Kontakt sind, so er-

gibt sich das gleiche Verhalten. Also das gleiche Blattstueck kann, je nach den aeusseren Bedingungen, entweder nur CO_2 aus der Luft aufnehmen oder unterseits alle Komponenten einer Bikarbonatloesung absorbieren und dann gleichzeitig K_2CO_3 ausscheiden. Man kann nun kaum annehmen, dass die Vorgaenge der Photosynthese im Innern des Blattes verschieden sind, wenn auch der Massenaustausch des Blattes dem Medium gegenueber mit der Natur des Mediums wechselt. Es handelt sich sicher in beiden Faellen um denselben Vorgang naemlich um eine Umwandlung von KHCO_3 zu K_2CO_3 wobei das waessrige Medium einen aeusseren Kreislauf mit Aufnahme und Ausscheidung ermöglicht, waehrend an der Luft der innere Kreislauf stattfindet, wie ihn die Hypothese von *Stoklasa* fordert.

Nach der wohlbegruendeten Anschauung des Autors wirkt das Kalium mit dem Kalzium bei der Kohlensaurebindung und-speicherung zusammen, so zwar, dass je nach der Eigenart der Pflanze das Kalium oder das Kalzium mengenmaessig in den Vordergrund tritt. Beide Metalle sind Antagonisten in Ihrer Wirkung auf die Hydratation der Plasmakolloide und gewahren zusammen einen Zustand der «Eukolloidalitaet». Dieser Zustand der geeigneten Hydratation des Protoplasmas, besonders durch das Kalium bedingt, duerft vor allem auch deshalb sehr wichtig sein, weil waehrend der Photosynthese nicht nur bei den submersen Wasserpflanzen sondern wohl auch bei den terrestrischen aktive Stofftransporte innerhalb des Protoplasmas vorkommen, fuer den der Quellungszustand des letzteren von massgeblicher Bedeutung sein muss.

BIBLIOGRAPHIA

- ARENS, K. — *Planta*, 10, 1930.
 ARENS, K. — *Planta*, 20, 1933.
 ARENS, K. — *Jahrb. f. wissensch. Botanik*, 83, 1936.
 JACOB, A. — *Zeitschr. angew. Chemie*, 41, 1928.
 MITTELSTAEDT, O. — *Chem. Centralbl.*, 67, 1896.
 NATHANSOHN, A. — *Verhandl. saechsische Ges. Wiss. Leipzig*, 1907.
 NATHANSOHN, A. — *Der Stoffwechsel der Pflanzen*, Leipzig, 1910.
 SCHMALFUSS, K. — *Das Kalium*, Freising-Muenchen, 1936.
 STOKLASA, J. — *Zeitschr. landw. Versuchsw. Oesterreichs*, 11, 1908.
 STOKLASA, J. — *Zeitschr. landw. Versuchsw. Oesterreichs*, 15, 1912.
 STOKLASA, J. — *Ernaehrung der Pflanze*, 25, 1929.
 STOKLASA, J. — und MATOUSEK, A. — *Beitraege zur Kenntnis der Ernaehrung der Zuckerruebe*, Jena, 1916.
 STOKLASA, J., SEBOR, J. und ZDOBŃŃKY, W. — *Biochem. Zeitschr.*, 41, 1912.
 STOLL, A. — *Naturwissenschaften*, 1936.
 ZWAARDEMAKER, H. — *Pfluegers. Arch. ges. Physiologie*, 173, 1919.