



Carsten Olsen

CARSTEN OLSEN

1. marts 1891 – 19. august 1974

Tale i Videnskabernes Selskabs møde den 2. maj 1975

Af **Poul Larsen**

Carsten Erik Olsen blev født den 1. marts 1891 i København, hvor hans fader, Fritz J. J. Olsen, var postkontrollør. Hans moder var Emilie Olsen, født Andersen. Da Carsten Olsen var 11 år gammel, flyttede familien til Thisted, hvor faderen var blevet postmester. Opholdet i Thisted varede kun 2½ år, men denne relativt korte periode har utvivlsomt haft en væsentlig betydning for udviklingen af Carsten Olsens interesse for naturhistorie. I egnen omkring Limfjorden færdedes han meget i det fri og begyndte at samle dyr og planter. I 1904 blev faderen imidlertid forflyttet til København som overpostkontrollør og chef for Købmagergades Postkontor. Sønnen kom til at gå på Øster Borgerdydskole, og tog artium derfra i 1910. Han begyndte derefter at studere naturhistorie ved Københavns Universitet, og tog magisterkonferens i botanik i 1916.

I studietiden og i nogen tid derefter var det vegetationsanalyser i danske plantesamfund og de deri optrædende plantearters økologi der optog Carsten Olsen. Interessen for disse problemer nærrede han faktisk hele livet og vedligeholdt den på ekskursioner og på private udflugter, ikke mindst i Gribskov fra sommerhuset i Gadevang ved Hillerød.

Allerede i studietiden (1914) publicerede han et par ret omfattende arbejder, et hvori han bearbejdede familien *Cornaceae* i serien *The structure and biology of arctic flowering plants*, og et om vegetationen i nordsjællandske *Sphagnum*-moser. Han beholdt interessen for mosserne og har publiceret undersøgelser over epifyt-mossernes indvandningsfølge på barken af forskellige træer (1917) og over forandringerne i mosfloren i Maglemose i Gribskov (1917, 1920, 1946), og han tog af og til *Sphagnum*-arter med i sine eksperimenter over planternes næringsoptagelse.

For året 1916 udskrev Københavns Universitet på professor Christen Raunkiærs foranledning en botanisk prisopgave: »Der ønskes en morfologisk, biologisk og formationsstatistisk Undersøgelse af Mosserne og Karplanterne i de danske Egeskoves og Egekrats Bundflora«. Man mærker sig at mosserne her er nævnt specielt. Carsten Olsen tog som nybagt magister fat på besvarelse af opgaven og blev i 1918 tildelt Universitetets guldmedalje for denne. I den samme periode var han imidlertid allerede blevet dybt involveret i undersøgelser over hydrogenion-koncentrationens betydning for plantevæksten, og dette medførte at resultaterne af undersøgelserne over egebevoksningernes bundflora først blev publiceret 20 år senere (1938), og da efter gentagne opfordringer, bl. a. fra professor Raunkiær. I dette arbejde, hvis materiale altså stammer fra perioden 1916–1917, omtales også målinger af jordbundens hydrogenionkoncentration i egeskovslokaliteterne. Forfatteren konkluderer dog, at i egeskovene, hvor pH-værdierne alle lå inden for området 4 til 6, har hydrogenionkoncentrationen næppe nogen væsentlig betydning for plantefordelingen i bundfloraen. Her er det fordelingen af lys og plantenæringsstoffer der er afgørende.

Arbejdet over bundfloraen i egeskovene er i hovedsagen beskrivende og et eksempel på anvendelsen af Raunkiærs formationsstatistiske metode. Publikationen er et kondensat af prisopgave-besvarelsen. Den ender med en kort, tabellarisk oversigt over fordelingen af de forekommende Raunkiærsk livsformer (chamæfyter, hemikryptofyter, geofyter og therofyter) i de forskellige typer af egebevoksninger.

Raunkiærs formationsstatistiske metode er også benyttet til bestemmelse af plantefordelingen på de lokaliteter som Carsten Olsen undersøgte med henblik på at klarlægge hydrogenionkoncentrationens betydning og som er publiceret i hans doktorgradsarbejde 1921. En enkelt af de lokaliteter der indgår i disputatsmaterialet er blevet genstand for senere undersøgelser. Dette gælder en naturlig lysning på stærkt kalkholdig jord i Allindelille Fredskov, hvor bøgen ikke vil trives. Disse mere indgående undersøgelser blev publiceret i 1939 (et foredragsreferat) og 1943. Foruden en beskrivelse af plantefordelingen, indeholder arbejdet også analyser af jordbund og planter. Forfatteren kommer til det resultat at bøgens fravær ikke skyldes mængden af calciumkarbonat som sådan (jordbundens pH værdi er overalt ca. 8,2), men mangel på plantenæringsstoffer i en tilgængelig form, særlig jern og nitrogen, men tildels også kalium og fosfor.

Man kan godt sige at problemet om plantefordelingen i naturen er

udgangspunktet for hele Carsten Olsens forskning, men han er naturligvis ikke tilfreds bare med konstatering og beskrivelser af sådanne fordelinger. Han vil udrede årsagerne.

For at få et kvantitativt udtryk for selve plantefordelingen blev Raunkjærs formationsstatistiske metode anvendt i de ovenfor nævnte arbejder; og data opnået med denne metode indgår også med stor vægt som materiale i Carsten Olsens doktorgradsarbejde fra 1921: Studier over Jordbundens Brintionkoncentration og dens Betydning for Vegetationen særlig for Plantefordelingen i Naturen. Det er gennem dette arbejde Carsten Olsens navn er blevet uløselig knyttet til sammenhængen mellem pH-værdi og plantevækst.

Undersøgelserne over hydrogenionkoncentrationen blev påbegyndt i efteråret 1916, altså mens Carsten Olsen endnu arbejdede med besvarelsen af prisopgaven om egebevoksningerne. Laboratoriearbejdet blev udført på Carlsberg Laboratoriets Kemiske Afdeling, hvis leder var professor S. P. L. Sørensen. S. P. L. Sørensen havde i 1909 offentliggjort sit arbejde Enzymstudier II, hvori han påviste betydningen af hydrogenionkoncentrationen ved enzymatiske processer og indførte betegnelsen pH, hydrogenioneksponenten, som er den decadiske logaritme til hydrogenionkoncentrationen (i gram-ion pr. liter) med modsat fortegn. Denne måde at udtrykke hydrogenionkoncentrationen på blev hurtigt akcepteret verden over, men dens didaktiske værdi har dog også været kritiseret. Det kræver jo lidt ekstra anstrengelse at vænne sig til at når en opløsning bliver mere og mere sur, så bliver pH-værdien mindre og mindre.

Da Carsten Olsen begyndte på det der skulle blive til hans doktorgradsarbejde, var S. P. L. Sørensens ideer og metoder allerede blevet anvendt i en række arbejder som vi nu ville kalde biokemiske, men hovedsagelig med zoofysiologisk sigte. Af større arbejder over tilsvarende forhold hos planter forelå kun to, nemlig en doktordisputats af professor Wilhelm Johannsens elev Jenny Hempel (1916) om hydrogenionkoncentrationen i planternes, hovedsagelig visse sukkulenter, celledsaft, og et arbejde af R. J. Wagner (1916) om hydrogenionkoncentrationen i celledsaften hos højere planter inficeret med fytopatogene bakterier.

Carsten Olsen sætter sig nu bl. a. den opgave at komme til bunds i det problemkompleks der hedder kalkplanter og kalksky planter (også kaldet kiselplanter): Hvorfor forekommer nogle plantearter kun på kalkbund, andre aldrig? At forskelle i jordbundens hydrogenionkoncentration skulle være hovedårsagen var kun een, og en forholdsvis ny, af de muligheder som havde været diskuteret. Det er rimeligt at tænke

sig, at Carsten Olsen har set de gunstige muligheder der lå i en kombination af den formationsstatistiske metode til en kvantitativ karakteristik af plantefordelingen, med målinger af hydrogenionkoncentrationen ved hjælp af nye metoder udarbejdet af S.P. L. Sørensen og K. A. Hasselbalch, både en elektrometrisk og en kolorimetrisk metode. Ikke mindst ved Sørensens arbejder var det blevet klart at det var hydrogenionkoncentrationen, og ikke den ofte tidligere bestemte såkaldte titreringsaciditet, der måtte tillægges betydning. Carsten Olsen takker i sin doktorafhandling S. P. L. Sørensen, Christen Raunkiær, Eugen Warming og Peter Boysen Jensen, samt C. H. Bornebusch for hjælp, råd og vejledning. Raunkiær og Sørensen har utvivlsomt set med stor velvilje at deres metoder og ideer blev anvendt i en omfattende undersøgelse af problemet om kalkplanter og kalksky planter, og det er vel ikke urimeligt at antage at de ligefrem har tilskyndet ham til at tage problemet op til løsning ved anvendelse af disse metoder.

De to trediedele af Carsten Olsens doktorgradsafhandling omhandler selve plantefordelingen i forhold til jordbundens pH-værdi i en række enge og skovbundslokaliteter.

Ved Raunkiærs formationsstatistiske analysemetode (populært kaldet »cirkling«), som er beskrevet i Bind 1 af Videnskabernes Selskabs Biologiske Meddelelser, 1918, kaster man en ståltrådsring som omspænder et areal på en tiendedel kvadratmeter ud på en række tilfældige steder i den bevoksning der skal undersøges. Samtlige plantearter i hver arealprøve noteres. Man må altså kunne identificere samtlige arter på alle udviklingsstadier. Artshyppigheden angives ved det antal arealprøver (cirkelkast) hvori en art forekommer, udtrykt som procent af samtlige prøver. Hvis en art forekommer i samtlige prøver tillægges den hyppigheden 100 % og regnes for en af de dominerende arter. Der kan let blive brug for at identificere mere end 100 forskellige arter på en serie lokaliteter af samme generelle type, f. eks. eng.

Carsten Olsen rapporterer undersøgelser af 76 lokaliteter i enge og 188 i skove. Resultaterne heraf findes i 19 tabeller med originaldata og 8 sammenfattende tabeller. For hver af de ialt 264 lokaliteter er der naturligvis undersøgt et stort antal cirkler à $1/10 \text{ m}^2$, så allerede den formationsstatistiske del af undersøgelsen repræsenterer en meget betydelig arbejdsindsats.

Carsten Olsen viser at spektret af dominerende plantearter forandrer sig efterhånden som man går fra de sureste jordbundstyper ($\text{pH} = 3.5$) gennem intermediære typer til virkelig alkaliske jordbundstyper ($\text{pH} =$

7.9). I stedet for kalkplanter og kalksky planter er altså betegnelserne basebundsplanter og surbundsplanter mere dækkende. Tilsvarende betegnelser var ganske vist blevet foreslået fra enkelte sider allerede en halv snes år tidligere, men ved Carsten Olsens arbejde, der af Heinz Ellenberg i 1958 betegnes som en klassiker, blev berettigelsen af udtrykkene surbundsplanter og basebundsplanter så grundigt underbygget at de efterhånden blev almindelig akcepteret. Foruden disse ekstremer er der jordbundstyper med intermediære pH-værdier, hvor spektret af fremherskende arter er forskelligt fra det man finder på de ekstremt sure eller udpræget basiske jordtyper.

Disse resultater gælder *plantefordelingen* i naturen i relation til jordbundens hydrogenionkoncentration, men oplyser i virkeligheden ikke noget om virkningen af hydrogenionkoncentrationen som sådan på planternes trivsel. Carsten Olsen er fuldt opmærksom på at der kan være tale om indirekte virkninger af hydrogenionkoncentrationen og om variationer i jordbundsfaktorerne som kan være afhængige af pH-værdierne.

Allerede i forbindelse med undersøgelserne af jordprøverne har Carsten Olsen foretaget enkelte bestemmelser af indholdet af plantenæringsstoffer i jorden på forskellige lokaliteter og af dannelsen af ammoniumsalte og nitrat. Det har været hævdet at de stærkt sure jorder skulle være de fattigste, de neutrale og basiske de rigeste på uorganiske plantenæringsstoffer. Carsten Olsen viser at dette ikke i almindelighed er rigtigt, idet både stærkt sure jorder og sådanne stærkt basiske jorder, som væsentlig består af calciumkarbonat og er meget muldfattige, kan være overordentlig fattige på plantenæring, særlig fosfat; men der er ingen lighed mellem vegetationen på de to slags jord, og forskellen mellem deres plantevækst kan derfor ikke skyldes deres næringsfattigdom, i hvert fald ikke alene, hvorimod forskellen i pH-værdi godt kan være årsagen.

Nitrogenforsyningen viser nogen variation i sammenhæng med jordbundens surhedsgrad. Imod tidligere antagelser kan der selv i temmelig stærkt sure jorder dannes betydelige mængder nitrat; dog foregår der af forskellige grunde ingen nitrifikation i de aller stærkest sure jordbundsformer, højmosetørv, hedejorder og de fleste jorder med mor. I de sure jorder findes der som regel mere nitrogen som ammoniumsalte end som nitrat, da det må indrømmes at omdannelsen af ammoniumsalte til nitrat foregår hurtigst i de neutrale og basiske jorder. Det kunne da tænkes at forekomsten af særlige plantearter på de sure jorder, særlig mor-

bund, skyldtes at disse planter krævede, eller i hvert fald bedre end andre planter var i stand til at udnytte, ammoniumforbindelser – i modsætning til nitrater. Carsten Olsen viser imidlertid ved dyrkningsforsøg at nitrater og ammoniumsalte har samme værdi som nitrogenkilde for de undersøgte surbundsplanter og basebundsplanter.

Den sidste trediedel af afhandlingen omhandler dyrkningsforsøg. Disse blev udført i et væksthuse i haven til Carlsberg Æresbolig, som dengang blev beboet af filosofiprofessoren Harald Høffding. Planterne blev dyrket dels i jord og dels i vandkultur. Forsøgsresultaterne blev tydet som indikationer for at det i mange tilfælde virkelig er hydrogenionkoncentrationen som sådan der er afgørende for om en bestemt plantearart kan vokse i mediet eller ej.

Forsøg med ammoniumsalte og nitrater som nitrogenkilder viste som nævnt at disse salte har samme værdi som nitrogenkilder for både surbundsplanter og basebundsplanter. Men dette gælder kun når næringsmediets hydrogenionkoncentration holdes konstant. Med ammoniumklorid som eneste nitrogenkilde vil vand- og sandkulturplanter gøre mediet surt; med natriumnitrat som eneste nitrogenkilde vil de gøre mediet mindre surt end det var i starten og til slut gøre det alkalisk (i et forsøg gik pH-værdien fra 6 i starten helt op til 8 ved slutningen). Dette forklares ved at planterne fra næringsopløsningen fortrinsvis optager den nitrogenholdige ion, der så erstattes med en ækvivalent mængde af en anden ion med tilsvarende ladning. I stedet for ammoniumion udskilles hydrogenion, som gør mediet surt, og i stedet for nitration udskilles hydrogencarbonation, som gør mediet alkalisk. Ammoniumnitrat viste sig at gøre mediet surt, ligesom andre ammoniumsalte. På denne baggrund kan man jo godt indrømme at ammoniumsalte begunstiger surbundsplanter, og at nitrater begunstiger basebundsplanter.

Carsten Olsen havde ikke nogen automatisk pH-stat, men ved med passende mellemrum at tildryppe enten saltsyre eller natriumhydroxyd kunne han i vandkulturer holde pH omtrent konstant på et for den pågældende plantearart omtrent optimalt niveau, og derved elegant vise at ammoniumklorid og natriumnitrat er lige gode nitrogenkilder både for surbundsplanten bølget bunke (*Deschampsia flexuosa*) og for basebundsplanten følfoed (*Tussilago farfara*).

Det har været hævdet at grunden til at basebundsplanter ikke kan trives på sur jord skulle være at de dér blev skadet af aluminiumioner, idet aluminiumforbindelser er lettere opløselige i surt end i neutralt eller svagt alkalisk milieu. I forsøg med tilsætning af aluminiumsalte til næ-

ringsopløsninger for planter må man imidlertid erindre at opløste aluminiumsalte på grund af deres hydrolyse selv forøger opløsningens hydrogenionkoncentration, og desuden at de udfælder fosfater, som er nødvendige plantenæringsstoffer. En skadelig virkning af tilsætning af aluminiumsalte kunne altså enten skyldes en *giftvirkning* af aluminiumionen, en *forskydning* af hydrogenionkoncentrationen i *sur* retning, eller en *udfældning* af fosfater.

Ved at holde pH-værdien konstant og fosfatkoncentrationen lav, men fosfatforsyningen tilstrækkelig ved hyppig fornyelse af næringsopløsningen, lykkes det Carsten Olsen at vise at aluminiumioner som sådanne ikke er giftige for nogen af de tre vildtvoksende planter der blev anvendt i forsøgene, skov-brandbæger og de udprægede basebundsplanter følfod og græsarten dansk kambunke (*Koeleria pyramidata*, var. *danica*).

Derimod kunne Carsten Olsen underbygge en nogle få år tidligere af Hartwell og Pember fremsat påstand om at aluminiumioner var giftige for basebundsplanten byg i vandkultur, men ikke for den langt mere pH-indifferente rug. Carsten Olsens metodik repræsenterer afgørende forbedringer i sammenligning med Hartwell og Pember's. Spørgsmålet om aluminiumioners giftighed for planter må altså besvares med at de er ikke i almindelighed giftige, men der findes i det mindste een art som er følsom, og denne art er basebundsplanten byg.

Carsten Olsens doktorgradsarbejde har bragt orden og oversigt inden for et indtil da meget omdiskuteret og uoverskueligt område af den økologiske plantefysiologi. Dets største og blivende værdi ligger i klassificeringen af en række af vore vildtvoksende planter i relation til pH-værdierne på deres naturlige voksesteder. I spørgsmålet om hvorvidt hydrogenionkoncentrationen virker direkte eller indirekte har han elimineret nogle af de lejlighedsvis postulerede virkningsmåder, såsom næringsfattigdom i sure jorder og giftighed af aluminiumioner. Carsten Olsen mente utvivlsomt i 1921 at det i almindelighed er hydrogenionkoncentrationen som sådan der bestemmer en jordbunds egnethed som voksemedium for en given planteart.

Denne opfattelse har imidlertid måttet modificeres, ikke mindst på grund af Carsten Olsens egne senere arbejder. For det første havde han jo allerede i doktorgradsarbejdet vist at byg i surt medium skades af små mængder aluminiumion (som ikke er noget næringsstof for blomsterplanter). Senere undersøgelser, hovedsagelig af andre forskere, har vist at flere andre basebundsplanter skades af aluminiumion, f. eks. kulturplanterne majs, lucerne, kløver og bederoer. Desuden almindelig fugle-

græs (*Stellaria media*) og flere korsblomstrede, mens derimod surbundsplanten almindelig hvene (*Agrostis tenuis*) er langt mindre følsom for aluminiumion. For det andet vil visse planter fra et surt medium optage så store mængder af mikronæringsstofferne jern og mangan at de tager skade deraf, hvilket altså er en indirekte virkning af den høje hydrogenionkoncentration. Dette gælder de samme planter som skades af aluminiumion på sur jord. Disse forhold påvirkes endvidere af mediets calciumindhold, idet mangel på calciumioner forøger virkningen af f. eks. manganets giftighed. Endelig har det vist sig at nogle af surbundsplanterne, f. eks. havre, ikke er i stand til at optage tilstrækkeligt mangan (og jern) fra et neutralt eller alkalisk medium, medens basebundsplanter godt kan optage tilstrækkeligt af disse mikronæringsstoffer fra et alkalisk milieu. Her er altså igen tale om indirekte virkninger af hydrogenionkoncentrationen.

Blandt Carsten Olsens senere arbejder kan nævnes laboratorietechniske undersøgelser over nøjagtigheden af forskellige metoder til pH-bestemmelse, nitrogenbestemmelse og vandkulturteknik. Flere kulturplanter bliver undersøgt efter principperne i dyrkningsforsøgene fra doktorgrads-aftandlingen.

Jernforsyningen bliver gjort til genstand for særlige undersøgelser. Det var kendt at det i mange klassiske undersøgelser hyppigt anvendte ferriklorid ikke var en tilfredsstillende jernkilde medmindre pH var lav. Ferricitrat, som planterne kan optage som molekyle, og hvori jernet er komplekst bundet, var anvendeligt ved noget højere pH-værdier. De britiske forskere W. B. Bottomley og F. A. Mockeridge havde i en år-række (1912 til 1920) hævdet at et specielt fremstillet humusholdigt ekstrakt af tørv havde en påfaldende gavnlig virkning på væksten af blomsterplanter, herunder arter af andemad (*Lemna*). Bottomley fremsatte den revolutionerende hypotese at blomsterplanterne ligesom dyr behøvede visse organiske stoffer tilført i små mængder, stoffer der virkede som vitaminer og som han kaldte *auximoner*. Deres kemiske natur og virkningsmekanisme forblev ukendt. Carsten Olsen har gjort Bottomleys forsøg efter og fundet tilsvarende resultater, men kun når ferriklorid var brugt som jernkilde. Hvis ferricitrat blev brugt, havde tørveekstraktet ingen virkning. Ferricitrat kunne fuldt ud erstatte tørveekstraktet, hvis virkning i en ferrikloridholdig næringsopløsning derfor bare har bestået i at tilføre jern i en komplekst bundet form som planterne kunne optage og udnytte.

Ved disse undersøgelser optrådte et fænomen som ved første øjekast

måtte virke højest besynderligt. Når planterne f. eks. andemad og majs blev dyrket i næringsopløsninger med ferriklorid som jernkilde, og pH-værdien blev varieret fra 4 til 8, så var planterne normalt grønne ved pH-værdier på 4, 5 og 8, men klorotiske, altså viste mangelfuld udvikling af klorofyl, ved $\text{pH} = 6$ og 7. Andemad kunne næsten ikke trives ved $\text{pH} = 6$ og 7, men udmærket ved $\text{pH} = 8$, og nogenlunde ved så høje pH-værdier som 9 og 10. Fænomenet havde været iagttaget hos majs af Pirschle (1930 og 1931), som ikke kunne give nogen forklaring på det. Carsten Olsen løste problemet ved at bestemme mængden af opløst fosfat i opløsningerne. Der var oprindeligt tilsat lige meget kaliumdihydrogenfosfat til hver af opløsningerne. I de alkaliske opløsninger ($\text{pH} = 8$) udfældes imidlertid det meste af fosfatet som normalt calciumfosfat, således at der er mindre fosfat i opløsning end i de surere opløsninger. Planterne optager derfor mindre fosfat ved $\text{pH} = 8$ end ved $\text{pH} = 6$ og 7. Men optaget fosfat vil udfælde jern i planten, hos majs i ledningsstrengene. Jernet kan derfor ikke fungere i de enzymatiske processer, bl. a. ved klorofylsyntesen, og planterne bliver klorotiske ved $\text{pH} = 6$ og 7, men ikke ved $\text{pH} = 8$, hvor de ikke har optaget så meget fosfat at det fælder det meste af jernet. Ved $\text{pH} = 5$ er der ganske vist meget fosfat i opløsning, men planterne optager af en eller anden grund ikke så meget af det som ved højere pH-værdier, og derfor bliver det jern de optager ikke udfældet, og planterne bliver ikke klorotiske. Ved $\text{pH} = 4$, bliver planterne heller ikke klorotiske, men i hvert fald andemad trives dårligt i en så sur opløsning.

Spørgsmålet om planternes optagelse af jern bliver forfulgt yderligere i en vigtig afhandling fra 1958. Den udprægede surbundsplante bølget bunke (*Deschampsia flexuosa*) optræder i naturen på jordbund med pH-værdier mellem 3.5 og 5, men aldrig på mindre sur jord. I vandkultur kan den trives ved de samme pH-værdier, men får klorose ved $\text{pH} = 6$, når jernkilden er ferriklorid. Ferricitrat, som havde vist sig så gavnligt over for majs ved $\text{pH} 6$ og 7, kunne afhjælpe klorosen hos *Deschampsia* ved $\text{pH} = 6$, men ikke ved $\text{pH} = 7$ og 8. Det kunne derimod ferriversenat, en forbindelse af jern og ethylendiamintetraeddikesyre (EDTA), hvori jernet er bundet i en meget stabil chelatbinding. Med jernversenat som jernkilde trivedes *Deschampsia* fortrinligt ved både $\text{pH} = 7$ og 8. Dette fremgår særdeles overbevisende af et farvefotografi som er et typisk eksempel på Carsten Olsens koncise dokumentation. Denne plante er altså nok i naturen en surbundsplante, dog ikke fordi den skades af høje hydroxylionkoncentrationer, men fordi den

ikke kan optage tilstrækkeligt jern fra jord med høj pH-værdi. Modsat er hamp og sennep basebundsplanter fordi de forgiftes ved optagelse af skadelige mængder jern fra sure jorder og opløsninger.

Vandpest (*Heloda canadensis*) er genstand for en særlig undersøgelse. Denne plante er stærkt afhængig af muligheden for at kunne optage jern i form af ferroion (som også er den foretrukne jernkilde ved høje pH-værdier for mange andre planter) eller komplekse jern-humusforbindelser. Herpå beror vandpestens masseoptræden i damme hvori der på bunden hersker oxygenmangel, så jernet findes som ferroforbindelser, hovedsagelig ferrosulfid. *Heloda* kan herfra optage tilstrækkeligt jern gennem rødderne. I kulturforsøg var hverken ferriklorid, eller det i mange andre tilfælde brugbare ferricitrat, brugbare jernkilder. Derimod var jernversenat en fortrinlig jernkilde.

Herudover har Carsten Olsen beskæftiget sig med en række andre spørgsmål vedrørende planternes mineral- og nitrogenernæring. Her kan nævnes giftigheden af små mængder kobber i jord og vandkulturmedier og oxalsyredannelse i sammenhæng med calciumoptagelse. Bøgeblade bliver grundig undersøgt med henblik på mineralstof-, nitrogen- og sukkerindhold, samt klorofylindholdet i lys- og skyggeblade. Han viser at kalium åbenbart ikke kun findes som frit bevægelig ion i bøgebladene men delvis adsorberet til et eller andet materiale, sandsynligvis protein.

Nitrogenernæringen har haft Carsten Olsens interesse lige siden 1920'erne, hvilket har manifesteret sig i studier over nitratdannelse (allerede i doktorgradsafhandlingen) og over nitrogenbinding hos bakterier og hos blågrønalger, særlig en art der lever i symbiose med vandbregnen *Azolla*, der blev introduceret i Nordsjælland i 1950. *Azolla* er en lille tropisk eller subtropisk flydeplante der lever på overfladen af damme.

Carsten Olsen har gjort en yderst fortjenstfuld indsats for at klargøre forholdene ved planternes ionoptagelse. For det første kan han fastslå at optagelseshastigheden af en given ion, f. eks. udtrykt som milliequivalenter pr. time, for et givet plantemateriale er uafhængig af opløsningens koncentration over et meget langt koncentrationsområde. Rødderne af 4 bygplanter optog i et forsøg ca. 0.06 m eq. nitrat pr. time (pr. liter opløsning) uanset om koncentrationen var 14 m eq. eller 0.14 m eq. pr l. For bygrødder skal man helt ned på en koncentration af 0.003 m eq. pr. l før optagelsen bliver langsommere. Men fra en opløsning med kun 0.0003 m eq. pr. l kan bygrødderne ikke optage den pågældende ion.

Nedgangen i koncentration af en given ion i opløsningen er altså en lineær funktion af forsøgstiden indtil opløsningen er næsten tømt for den pågældende ion. For at vise dette eksperimentelt må man imidlertid sørge for effektiv omrøring af opløsningen, et punkt som havde været forsømt af flere tidligere forskere, som havde fundet at ionoptagelsens hastighed blev forøget når opløsningens koncentration blev forøget. I Carsten Olsens forsøg blev omrøringen foretaget ved gennembobling af luft som da også sikrer en ensartet og gunstig forsyning af oxygen til rødderne.

Disse forsøg blev gjort med opløsninger som kun indeholdt eet salt og strakte sig over 5 til 10 dage. Forsøg med fuldstændige næringsopløsninger med forskellige koncentrationer (den stærkeste 10 gange så koncentreret som den tyndeste) gav tilsvarende resultater med hensyn til nitrat- og fosfat-optagelse over en 6 ugers periode. Forudsætningen for at opnå disse resultater er for det første den førnævnte effektive omrøring (med en luftstrøm), for det andet at den valgte koncentration holdes praktisk talt konstant ved hyppig fornyelse af næringsopløsningen, og for det tredje, i forsøg med opløsninger af mere end eet salt, at forholdet mellem de enkelte ioners koncentration er det samme uanset om opløsningens samlede koncentration er høj eller lav.

Dette sidste, vigtige spørgsmål kræver særlig opmærksomhed. Det hænger nemlig sammen med den også fra anden side påpegede såkaldte *antagonisme* mellem ionerne: den omstændighed at tilstedeværelsen af en bestemt ion kan hemme optagelsen af en eller flere andre ioner. På dette felt kommer Carsten Olsen i 1950 ved sine forsøg frem til en meget enkel grundregel: for en bestemt planteart er den pr. tidsenhed optagne *kationsum*, henholdsvis *anionsum* (beregnet som milliequivalenter pr. liter opløsning) konstant og uafhængig såvel af opløsningens totale koncentration som af de enkelte ioners koncentration.

Både denne formulering og Carsten Olsens syn på koncentrationens betydning må dog efter resultaterne af nyere undersøgelser af andre forskere anses for at være en for vidtgående forenkling, og han finder da også senere (1971) at summen af de optagne ioner i forsøg med calcium og magnesium dog er noget afhængig af forholdet mellem ionernes koncentration. Når calcium/magnesiumforholdet forøges, stiger den samlede optagelse af disse to ioner hos sennep, mens den synker hos rug. Desuagtet må Carsten Olsens arbejder over planternes ionoptagelse regnes for vigtige, ikke mindst ved deres præcisering af metodologiske principper. Allerede i 1950 havde Carsten Olsen imidlertid diskuteret afvi-

gelses fra grundreglen. Ved meget lave og meget høje pH-værdier (henholdsvis 3.5 eller lavere og 10.5 eller højere) tager planterødderne skade, med det resultat at ionoptagelsen hemmes. Andre tilsyneladende afvigelser fra reglen, observeret ved variation af pH-værdierne, forklares kvantitativt ved at også hydrogenionen må medregnes i kationsummen. Når hydrogenionkoncentrationen forøges væsentligt, kan denne ion ved konkurrence med kaliumionen hemme optagelsen af denne. En høj koncentration af hydroxylion, som er en anion, hemmer ikke optagelsen af kalium. Derimod er optagelsen af nitrat-, fosfat- og kloridion som regel lavere ved pH-værdier mellem 6 og 8 end man skulle vente. Dette forklares ikke som en virkning bare af hydroxylionen, hvis koncentration her trods alt er temmelig lav, men ved den dannelse af hydrogenkarbonation som finder sted ved de nævnte pH-værdier som følge af røddernes udskillelse af karbondioxyd ved respirationen. Karbondioxydet fjernes ikke ved gennemluftningen ved disse pH-værdier. Udskillelse af hydrogenkarbonation kan ikke forhindres i forsøg med rødder med normal metabolisme, men Carsten Olsen viser dens virkning på andre måder, bl. a. ved at bruge grønne plantedele, som ved fotosyntese i lys kunne holde mediet frit for carbondioxyd, og dermed hydrogenkarbonat, selv ved pH 7 og 8. I et sådant forsøg med vandpest (*Helodea*) var nitratoptagelsen den samme ved alle undersøgte pH-værdier mellem 5 og 8. Men ved tilsætning af hydrogenkarbonat ved $\text{pH} = 7.4$ kunne det vises at denne ion hemmer nitratoptagelsen kraftigt, og at hemningen stiger med hydrogenkarbonatkoncentrationen.

Selv om Carsten Olsen som så mange af professor Raunkiærs elever begyndte som feltbotaniker, spiller laboratoriearbejderne dog vel den væsentligste rolle i hans produktion. Disse laboratorieundersøgelser begyndte hos professor S. P. L. Sørensen på Carlsberglaboratoriets Kemiske Afdeling, hvor han fik arbejdsplads som gæst i 1916. Han blev fast ansat som videnskabelig assistent ved afdelingen den 1. juni 1919, og var ekstraordinær amanuensis dér fra 1. oktober 1944 til han fratrådte som 70årig den 1. april 1961. Han fortsatte imidlertid sit arbejde på laboratoriet i endnu en årrække og publicerede sit sidste arbejde som 80-årig i 1971. En lungebetændelse gjorde ende på hans virksomme liv den 19. august 1974, da han var 83 år gammel. Han var i 1926 blevet gift med Elsa Edith Eriksson (f. 30.5.1901), som overlever ham sammen med en søn.

Carsten Olsen blev indvalgt i Videnskabernes Selskab i 1951 og for sømte nødigt et møde i Selskabet. Han har givet enkelte meddelelser

her i Selskabet og var iøvrigt en skattet foredragsholder i faglige kredse, ikke mindst i Dansk Botanisk Forening. Han var medlem af Nordisk Forening for Fysiologisk Botanik fra foreningens start og holdt foredrag på det stiftende møde i København i 1947, og næste gang foreningens kongres blev holdt i København, 1958. Han foretog en studierejse til England i 1926 og deltog i et symposium i Southampton, England, i september 1960. Ellers rejste han ikke meget udenlands, i hvert fald ikke på fagets vegne.

Ud over sine afhandlinger med primære forskningsresultater har Carsten Olsen bidraget til den danske plantefysiologiske litteratur med en række oversigtsartikler og foredragsreferater i forskellige faglige tidsskrifter. Hans resultater blev fuldt ud værdsat i Skandinavien og er indarbejdet i lærebøger af Boysen Jensen, Detlev Müller, Henrik Lundegårdh og M. G. Stålfelt. De er også indgående behandlet af Heinz Ellenberg i det herhen hørende kapitel i *Handbuch der Pflanzenphysiologie* (1958). Omend Carsten Olsen ikke direkte havde elever i laboratoriet, så blev hans ideer og synspunkter taget op af andre forskere her i landet, først og fremmest senere statsgeolog Johannes Iversen, men også, så at sige i tredje generation, af Sigurd Olsen, som startede som amatør (han var assistent på socialkontoret på Jagtvejen i København), vandt Københavns Universitets guldmedalie i 1938, og senere blev professor ved College of Fisheries, University of Washington, Seattle, Washington.

Ved sit virke har Carsten Olsen bidraget meget væsentligt til at bringe klarhed over mange i sin tid kontroversielle spørgsmål vedrørende de højere planters mineral- og nitrogenernæring og planternes afhængighed af jordbunden, særlig dens hydrogenionkoncentration. Hans arbejder er præget af en streng, kritisk sans med hensyn til eksperimentelle metoder og en lysende klarhed i planlægning af undersøgelserne og fremstilling af resultaterne. Han var en naturforsker som gør Selskabet og Danmark ære.

Æret være hans minde.

Med enkelte undtagelser er Carsten Olsens samlede produktion opført i nedenstående bibliografier.

- Christensen, Carl: Den Danske Botaniske Litteratur 1912–1939. Carsten Olsen: pp. 171–174. (1940).
- Hansen, Alfred: Den Danske Botaniske Litteratur 1940–1959. Dansk Bot. Arkiv 21 (1). Carsten Olsen: pp. 241–242. (1963).
- : Dansk Botanisk litteratur i 1960, 1961 og 1962. – Bot. Tidsskr. 60 (3). Carsten Olsen: p. 228. (1964).
- : Dansk botanisk litteratur i 1963, 1964 og 1965. – *Ibid.* 62 (4). Carsten Olsen: p. 297. (1967).
- : Dansk botanisk litteratur i 1966, 1967 og 1968. – *Ibid.* 66 (1–2). Carsten Olsen: p. 123. (1971).
- : Dansk botanisk litteratur i 1969, 1970 og 1971. – *Ibid.* 67 (4). Carsten Olsen: p. 372.(1973).