

Phyt.

534

ne

UNTERSUCHUNGEN  
ÜBER  
DAS CHLOROPHYLL.

FÜNFTE ABTHEILUNG:

ZUR KRITIK DER BISHERIGEN  
GRUNDLAGEN DER ASSIMILATIONS-  
THEORIE DER PFLANZEN

VON

N. PRINGSHEIM.

AUS DEM MONATSBERICHT DER KÖNIGLICHEN AKADEMIE  
DER WISSENSCHAFTEN ZU BERLIN VOM FEBRUAR 1881.

ÜBERREICHT VOM VERFASSER.

BERLIN.

BUCHDRUCKEREI DER KGL. AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN (G VOGT),  
NW., UNIVERSITÄTSSTR. 8.

1881.

ZUR KRITIK  
DER  
BISHERIGEN GRUNDLAGEN DER  
ASSIMILATIONSTHEORIE  
DER  
PFLANZEN.

VON  
N. PRINGSHEIM.

AUS DEM MONATSBERICHT DER KÖNIGLICHEN AKADEMIE  
DER WISSENSCHAFTEN ZU BERLIN VOM FEBRUAR 1881.



BERLIN.

BUCHDRUCKEREI DER KGL. AKADEMIE DER WISSENSCHAFTEN (G. VOGT),  
NW., UNIVERSITÄTSSTR. 8.

1881.

---

Gelesen in der Gesamtsitzung der Königlichen Akademie  
der Wissenschaften zu Berlin am 3. Februar 1881.

---

Auf Grund von directen Beobachtungen an Pflanzengeweben im intensiven Licht, welche den Einfluss des Lichtes auf die Grösse der Athmung der Gewebe nachweisen, habe ich in früheren Mittheilungen an die Akademie <sup>1)</sup> eine Theorie der Chlorophyllfunction aufgestellt, nach welcher der Chlorophyllfarbstoff der Regulator des Sauerstoffbedarfs der assimilirenden Organe im Lichte ist.

Die gegenwärtige Lehre von der Bedeutung der grünen Farbe der Vegetation für das organische Leben auf unserer Erde sieht dagegen bekanntlich in dem Chlorophyllfarbstoff den directen Träger der Kohlensäure-Zersetzung der Atmosphäre und stützt sich bei dieser Ansicht auf die übereinstimmenden Erfahrungen über den Gaswechsel grüner Gewebe im Lichte.

Auch nach meiner Vorstellung hat allerdings die grüne Farbe zweifellos eine maassgebende Bedeutung für die Organisation und Ansammlung des Kohlenstoffs im Gewächsreiche, allein ihr Nutzen liegt in einer physikalischen Beziehung des Farbstoffes zur Sauerstoffwirkung der Atmosphäre auf die Pflanze, während er nach der bisherigen Vorstellung in einer chemischen Beziehung zur Kohlensäure-Aufnahme gesucht wird.

Die directe Beobachtung der Lichtwirkung in der Zelle, die jetzt durch die von mir eingeführte Methode ermöglicht ist, führte mich somit zu Schlüssen, die erheblich von den Folgerungen abweichen, die man bisher geglaubt hat aus den Versuchen über den Gaswechsel der Gewebe ableiten zu müssen.

---

1) Monatsberichte vom Juli und November 1879.

Hier scheint ein bedenklicher Widerspruch vorhanden, der der Aufklärung von meiner Seite bedarf, denn die Versuche über den Gaswechsel sollen in keiner Weise in ihren Ergebnissen beanstandet werden.

Allein der angedeutete Widerspruch liegt auch nicht in den thatsächlichen Resultaten jener Versuche, sondern in ihrer bisherigen Auslegung. Die gasometrischen Versuche selbst stehen vielmehr, wenn man die neueren Erfahrungen über Athmung der Gewebe und über Lichtwirkung zu ihrer Beurtheilung heranzieht, in Übereinstimmung mit meinen directen Beobachtungen — keineswegs im Widerspruch mit ihnen —; sie berechtigen dagegen nicht zu den Schlüssen, die man, so lange jene Versuche allein maassgebend waren, aus ihnen gezogen hat.

Und dies trifft gerade die wesentlichsten Punkte, die hier in Betracht kommen: die Beziehung der Farbe zur Zersetzung der Kohlensäure, ferner das Abhängigkeitsverhältniss der Assimilation von Intensität und Farbe der Beleuchtung und endlich den physiologischen Werth, welchen man den anatomischen Einschlüssen der Chlorophyllkörper beigelegt hat.

Es lässt sich dies nachweisen, wenn man die Grundlagen der gegenwärtigen Assimilationslehre, wie hier geschehen soll, vom Standpunkte meiner Theorie der Chlorophyllfunction näher beleuchtet.

#### A. Die Function der Chlorophyllkörper.

Der leitende Gesichtspunkt für die richtige Auffassung der Erscheinungen, die in erster Linie bei der vegetabilischen Stoffbildung aus den Bestandtheilen der Atmosphäre in Frage kommen, ergibt sich aus dem Verhalten der Chlorophyllkörper unter verschiedenen Bedingungen im intensiven Lichte. Er liegt in der Erkenntniss, dass die Chlorophyllkörper im Gaswechsel der grünen Gewebe eine doppelte Function zu erfüllen haben.

Schon nach der Erweiterung, welche unsere anatomischen Kenntnisse über den Bau und die Zusammensetzung der Chlorophyllkörper erfahren haben, lassen sich diese nicht mehr wie bisher als blosse Reductionsapparate betrachten. Sie vermitteln vielmehr in den grünen Geweben, wie ihr Verhalten zum Sauerstoff im Lichte nachweist, die Gasaufnahme überhaupt und eignen sich nicht nur die Kohlensäure, sondern auch den Sauerstoff der Luft an. Sie

sind daher nicht bloss Kohlensäure-Zerleger in der grünen Pflanze, sondern auch Sauerstoff-Condensatoren und dienen so gleichzeitig der Athmung und Assimilation.

Diese Auffassung, obgleich noch nirgends besonders hervorgehoben oder ausgesprochen, wird wohl kaum auf Widerspruch stossen können; sie führt aber zu theoretischen Consequenzen, die für die Athmung und Assimilation der Gewebe bemerkenswerth sind.

#### B. Die Function des grünen Farbstoffes.

Meine Versuche im intensiven Licht, deren Resultate im Einzelnen schon an anderer Stelle<sup>1)</sup> ausführlich mitgetheilt sind, haben den Nachweis geliefert, dass das Licht bei Gegenwart von Sauerstoff einen oxydirenden Einfluss auf bestimmte Bestandtheile des Zelleninhaltes ausübt und dass diese chemische Wirkung des Lichtes nicht nur von seiner Intensität, sondern auch von seiner Farbe abhängt.

Wie bei anderen chemischen Lichtwirkungen auch, nimmt hierbei die Intensität der Wirkung nach dem brechbareren Ende des Spectrums zu. Die stärker brechbare Hälfte des Spectrums, welche aber bekanntlich vom Chlorophyllfarbstoff absorbiert wird, ist daher auch bei dieser Lichtwirkung auf die Pflanze wirksamer, als die schwächer brechbare.

Es hat sich ferner bei meinen Versuchen ergeben, dass grüne Gewebe und Zellen diese oxydirende Wirkung des Lichtes in höherem Grade erleiden, als nicht grüne.

Die Ursache dieser grösseren Empfindlichkeit grüner Gewebe liegt aber nicht in ihrer Farbe, sondern in dem Vorhandensein leicht oxydirbarer Assimilationsproducte im Inhalte der Chlorophyllkörper, deren Existenz man bisher übersehen hat, und die Zerstörungen, welche die verstärkte Sauerstoffaufnahme im intensiven Licht hervorruft, werden nicht durch die Lichtabsorptionen im Chlorophyllfarbstoff verursacht, sondern kommen durch die Absorptionen derjenigen leuchtenden Strahlen zu Stande, welche von dem sogenannten farblosen Zellinhalte, den geformten Bestandtheilen des Zellinhaltes

---

<sup>1)</sup> Untersuchungen über Lichtwirkung und Chlorophyllfunction. Leipzig 1881 bei Engelmann, und Jahrbücher für wiss. Botanik. Bd. XII.

und dem Protoplasma verschluckt werden. Denn die Lichtwirkungen in der grünen Zelle sind, wie es Versuche zeigen, die an solchen Stellen der Zelle ausgeführt werden, die kein Chlorophyll besitzen, vom Chlorophyllfarbstoff unabhängige Lichteffecte und der Farbstoff steigert auch dort, wo er vorhanden ist, die Wirkung nicht, sondern setzt dieselbe vielmehr herab, indem er den für die Hervorrufung der Erscheinung wirksamsten Theil des Spectrums absorbiert.

Die unmittelbar nützliche Wirkung der grünen Farbe für die Pflanze liegt daher nach meinen Versuchen darin, dass sie die Athmungsgrösse im Lichte herabsetzt.

Ihre eigentliche Bedeutung für die Assimilation ergibt sich dann aus folgender Betrachtung.

In den assimilirenden Geweben der Pflanze würde in Folge der Beschaffenheit der Chlorophyllkörper, wie es die Versuche im intensiven Lichte zeigen, die Sauerstoffaufnahme im Tageslichte und somit die Verbrennung der kohlenstoffhaltigen Producte der Pflanze mit steigender Helligkeit fortwährend zunehmen, während schon ältere Beobachtungen darauf hinweisen, dass die Assimilation im Lichte mit beginnender Helligkeit zwar rasch ansteigt, aber schon bei mittleren Tageshelligkeiten nahezu ihr Maximum erreicht. Es würde daher die Athmung im Tageslichte bei allen Helligkeiten die Assimilation übertreffen, und die Ansammlung kohlenstoffhaltiger Bestandtheile im Pflanzenkörper wäre unmöglich.

Durch den Farbstoff wird die Athmungsgrösse verringert und unter die Assimilationsgrösse herabgedrückt und hierdurch das Verhältniss der beiden in gewissem Sinne antagonistischen Functionen der Chlorophyllkörper zu Gunsten der Kohlenstoffansammlung geändert.

### C. Die Athmung der Gewebe im Licht.

Vergleichen wir nun diese Ergebnisse meiner Untersuchung mit den Resultaten der Versuche über den Gaswechsel der Pflanzen, so könnte bezüglich der Athmung zunächst schon auffallen, dass in den bisherigen analytischen Versuchen eine Steigerung derselben im Tageslichte kaum bemerkbar geworden ist, während sie doch bei meinen directen photochemischen Versuchen sich in so entschiedener Weise durch die Zerstörungen im Zellinhalte ausspricht.

Dies ist jedoch zum Theil schon aus den verschiedenen Lichtintensitäten erklärlich, die hier und dort wirksam werden, und folgt ferner aus den Nebenumständen der Versuche.

Man muss hierbei grüne und nicht grüne Organe unterscheiden.

Die Versuche über Athmung sind meist mit nicht grünen Organen angestellt. In diesen fehlen aber die Chlorophyllkörper, also gerade diejenigen Organe, welche den Sauerstoff im Lichte am begierigsten absorbiren, und dies ist ja, wie ich gezeigt habe, der Grund, warum grüne Gewebe im Lichte empfindlicher sind, als nicht grüne.

Man kann deshalb bei nicht grünen Organen und demzufolge auch bei phanogamischen Schmarotzern, sofern sie keine Chlorophyllkörper besitzen, und bei Pilzen von vornherein schon eine bedeutendere Vermehrung der Kohlensäureabgabe im Lichte auch nicht erwarten<sup>1)</sup>. Es ist daher leicht erklärlich, dass die gefundenen Dif-

---

<sup>1)</sup> Es möchte hier der Ort sein, um beiläufig einige Einwände zu widerlegen, die aus Missverständniss meines Gedankenganges gegen die von mir aufgestellte Schirmtheorie des Chlorophyllfarbstoffes erhoben worden sind.

So fragt z. B. in der „Revue scientifique“ vom 21. Februar 1880 p. 809 ein unbekannter Autor, wenn die Pflanzen, wie ich meine, im Lichte einen Schutz gegen zu starke Athmung bedürfen, worin dieser Schutz denn für die nicht grünen Organe und Pflanzen liege? Er sagt: „*Quel est l'écran protecteur, le régulateur de la respiration chez les plantes dépourvues de chlorophylle, les Neotia, les Orobanches, les Champignons?*“

Nach meiner Ansicht liegt aber die Function des Chlorophyllfarbstoffes für die Pflanze darin, dass derselbe in den assimilirenden Organen die Athmungsgrösse unter die Assimilationsgrösse herabsetzt, und darum eben besitzen ihn die assimilirenden Organe. Specieller also behaupte ich, dass assimilirende Organe für ihre Assimilationsproducte, die sich in ihnen ansammeln sollen und die sie selbst aus Kohlensäure bereiten müssen, einen Schutz gegen Licht bedürfen, damit diese Producte nicht wieder schon im Lichte zerrstöt werden, bevor sie in lichtbeständige Körper umgewandelt der Pflanze nützlich werden können. Nun fragt der Autor, warum nicht assimilirende Organe und Pflanzen diesen Schutz nicht haben! Allein nicht assimilirende Organe bilden eben keine Assimilationsproducte und beziehen bekanntlich ihren Bedarf an Kohlenstoff nicht aus der Atmosphäre, sondern aus fremden Magazinen, die sowohl für ihre Stoffbildung, als für ihre Athmung

ferenzen unter diesen Umständen bei nicht grünen Organen nur geringe waren. Solche sind aber schon in mehreren Fällen bei kei-

im Lichte, so gross die letztere eben ist, immer und für alle Fälle genügen müssen, wenn die Pflanzen bestehen sollen.

Dieser unbegründete Einwand ist mir nun mehrfach auch von Anderen entgegengehalten worden.

Einen ähnlichen Fehler im Raisonement begeht auch Stahl (Botanische Zeit. 1880. S. 380). Bei Gelegenheit der Wanderungen, welche die Chlorophyllkörper grüner Zellen bei wechselnden Beleuchtungsintensitäten ausführen, bemerkt derselbe: „Pringsheim betrachtet dagegen das Chlorophyll als eine schützende Decke, welche den schädlichen Einfluss des Lichtes auf das Protoplasma mässigen soll. Diese Ansicht ist jedoch mit der Erscheinung der Chlorophyllwanderung nicht vereinbar. Sobald nämlich das Licht eine gewisse Intensität überschreitet, geht in Folge der Überwanderung der Körper von den Aussenwänden auf die Seitenwände die „schützende Decke“ verloren, also dann, wenn dieselbe nach Pringsheim's Auffassung erst recht nothwendig sein würde.“

Auch bei diesem Einwande vermisse ich ein richtiges Verständniss der Theorie, die ich aufstelle.

Als ich mich mit der Frage nach der Function des Chlorophyllfarbstoffes beschäftigte, waren mir die Wanderungen der Chlorophyllkörper sehr wohl bekannt; sie sind ja wiederholt beschrieben, auch kenne ich sie durch eigene Anschauung. Ich habe sie immer, wenn nicht für Beweise, so doch für ausgezeichnete Stützen meiner Theorie gehalten. Denn die Chlorophyllkörper verhalten sich in der That bei ihren Wanderungen im Lichte in der auffallendsten Weise genau so, wie es meine Theorie verlangt; geradezu als ob sie dieselbe kennen würden und darnach handeln wollten. Es ist mir daher ganz unbegreiflich, wie man aus ihren so leicht verständlichen Bewegungen gerade das Gegentheil dessen folgern kann, was sie, man kann sagen, handgreiflich lehren.

Wie liegt die Sache denn? Erstens behaupte ich nicht, dass die Chlorophyllkörper die schützende Decke bilden, sondern der Chlorophyllfarbstoff, und dies ist nicht ganz dasselbe. Wenn man nun den Schutz, den der Farbstoff der lebenden Zelle bietet, weiter auf die besonderen Bestandtheile der Zelle zurückführt, denen der Schutz direct zu Gute kommt, so sage ich ferner nicht — und dies ist die Hauptsache — dass der Zellsaft geschützt werden soll, sondern das functionirende und assimilirende Protoplasma der Zelle, d. h. in erster Linie die Assimilationsproducte, die im Innern der Chlorophyllkörper entstehen — darum eben sind gerade die Chlorophyllkörper grün, sonst wäre der Zellsaft grün —, und in zweiter Linie

menden Samen und bei Schmarotzern wahrgenommen worden, und diese Fälle sind daher um so entscheidender, als sie Objecte betreffen, die für den Nachweis der Erscheinung ungünstig sind. Auch zweifle ich nicht, dass diese Beobachtungen sich jetzt mehren werden, nachdem die Thatsache selbst durch die directen Versuche unter dem Mikroskope sicher gestellt und ihre Beziehung zu der Beschaffenheit des Inhaltes aufgeklärt ist.

Bei den Versuchen mit grünen Organen im Lichte wird wieder die Athmung durch die Wirkung des Farbstoffes abgeschwächt und durch die Assimilation verdeckt. Ihre Steigerung kann daher nicht direct bemerkbar werden.

Berücksichtigt man aber, dass die Gasabgabe grüner Gewebe im Lichte nur die Differenz zwischen Athmung und Assimilation ausdrückt, so lässt sich nicht verkennen, dass in gewissen Assimilationsversuchen in directem Sonnenlicht der vermehrte Sauerstoffbedarf schon entschieden zum Ausdruck gelangt ist, auffallender Weise aber, ohne seinem Werthe nach erkannt worden zu sein.

---

erst das farblose Protoplasma, soweit es im Lichte zerstörbare Producte enthält. In welcher Weise nun — darf ich wohl fragen — können aber die Chlorophyllkörper und das Protoplasma den Farbstoff in seiner schützenden Function besser unterstützen, als indem sie dem intensiven Licht, wenn es anfängt für die Assimilation schädlich oder weniger nützlich zu werden, aus dem Wege gehen?

Auch die Mechanik der Bewegungserscheinungen der Chlorophyllkörper wird, wie ich gleichfalls in den bereits angeführten Untersuchungen über Lichtwirkung angedeutet habe, durch die oxydirende Wirkung des Lichtes und die grössere Unwegsamkeit, welche intensives Licht im Protoplasma hervorruft, dem Verständniss näher gebracht.

Auf derselben Seite findet sich ferner bei Stahl noch eine Bemerkung, aus der man schliessen könnte, dass ich die Ansicht hege, der Chlorophyllfarbstoff würde bei den gewöhnlichen Lichtintensitäten zerstört, unter denen die Pflanzen vegetiren. Ich meine aber gerade das Gegentheil, wie ich, um jedes Missverständniss zu beseitigen, auch in diesem Aufsätze im Texte weiter oben noch näher ausführen werde.

Der Einwand endlich, der am häufigsten erhoben wird, warum denn Assimilation nur bei grünen Organen gefunden wird, widerlegt sich bei einer eingehenderen Kritik der Versuche eigentlich von selbst, wird aber gleichfalls noch im Texte seine Würdigung finden. Die Thatsache widerspricht meiner Theorie keineswegs, sondern erklärt sich aus derselben.

Man hat nämlich schon mehrfach gefunden, dass die Sauerstoffabgabe grüner Gewächse im directen Sonnenlicht im Verhältniss zu ihrer Grösse im hellen diffusen Tageslicht nicht nur keine Steigerung, sondern sogar eine Verminderung erfährt.

Diese Thatsache ist nach der gegenwärtigen Assimilationslehre mindestens auffällig. Sie ist ihrer Ursache nach verkannt worden, weil man die Athmung der Gewebe ausser Betracht liess.

Man wollte sie erklären, indem man annahm, dass die Kohlensäure-Zersetzung schon bei der erhöhten Lichtintensität im ungeschwächten, directen Sonnenlicht kleiner werde, als sie im hellen diffusen Tageslicht ist<sup>1)</sup>; allein die Erscheinung spricht, wenn man die Athmung berücksichtigt, offenbar nur für die unter diesen Umständen verringerte Differenz zwischen Assimilation und Athmung, die ebenso gut eine Folge des relativ vergrösserten Sauerstoffbedarfs, als der verringerten Kohlensäure-Zersetzung im directen Sonnenlicht sein kann.

Die Steigerung des Sauerstoffbedarfs ist aber anderweitig erwiesen; die Verringerung der Kohlensäure-Zersetzung bei steigender Lichtintensität ist mindestens unwahrscheinlich. Die Versuche über den Gaswechsel bei der Athmung stehen daher keineswegs im Widerspruche mit meinen directen Beobachtungen der Lichtwirkung, und die Assimilationsversuche im directen Sonnenlichte können sogar schon als Bestätigungen derselben gelten.

#### D. Die Assimilation der grünen Gewebe.

Ich wende mich nun zu dem eigentlichen Reductionsvorgange der Kohlensäure in der Pflanze und zu der Beziehung zwischen Farbe und Assimilation, welche man aus dem Gaswechsel grüner Gewebe erschlossen hat.

##### 1) *Ist die grüne Farbe Bedingung der Kohlensäure-Zerlegung?*

Die Annahme, dass die Farbe die unerlässliche Bedingung der Kohlensäure-Zersetzung in der Pflanze ist, bildet gegenwärtig bekanntlich den Ausgangspunkt der Theorie der Assimilation.

Prüfen wir sie genauer, so zeigt sich zunächst, dass die bestimmte Art und Weise, in welcher der Farbstoff hier wirksam sein soll, eine noch unerledigte Frage ist.

<sup>1)</sup> Famintzin. *Melanges biologiques*. Bulletin de l'Académie impér. de St. Pétersbourg. Tome X. 1880.

Die nächstliegende Vorstellung, die neuerdings wieder mehr in den Vordergrund getreten ist, bildet hier die chemische Hypothese. Sie ist die einzige, welche Beachtung verdient, weil sie die einzige ist, die den Vorgang wenigstens in einer concreten, der experimentellen Lösung zugänglichen Form ausspricht.

Sie geht davon aus, dass der Chlorophyllfarbstoff mit seiner Substanz in die Zerlegung der Kohlensäure hineingezogen wird und unter Aneignung ihres Kohlenstoffes in die kohlenstoffreichen Bildungsproducte der Pflanze übergeht.

Nach dieser Hypothese müsste demnach der Farbstoff bei der Bildung der kohlenstoffhaltigen näheren Bestandtheile der Pflanze einer fortwährenden Zerstörung in den lebenden Geweben und bei gewöhnlichem Tageslichte unterliegen. Der Zerstörung müsste selbstverständlich seine Regeneration folgen oder zur Seite gehen. Man hat auch versucht, einige noch ungenügend gekannte Vorgänge beim Ergrünen der Gewächse, die aber sehr verschiedenartiger Deutung fähig sind, zu Gunsten dieser Hypothese heranzuziehen.

An sich schon ist aber die Zerstörung des Farbstoffes bei niedrigen Lichtintensitäten äusserst unwahrscheinlich. Meine directen Versuche sie nachzuweisen haben stets negative Resultate ergeben. Ich habe Pflanzen, die gegen Licht sehr empfindlich sind, z. B. Conferen, Spirogyren, zarte Blätter von Moosen und Wasserphanerogamen u. s. w. auf einer flachen Scheibe in wenig Wasser ausgebreitet mehrere Tage lang im Hochsommer so liegen lassen, dass die einzelnen Objecte von Sonnenaufgang bis Sonnenuntergang 16 Stunden hindurch an wolkenfreien Tagen ohne jeden Schutz ununterbrochen von den directen Sonnenstrahlen getroffen und beschienen wurden.

Sie erhielten sich nicht nur unverändert frisch und normal, sondern auch unverändert grün, sofern nur durch eine rasche und genügende Abkühlung dafür gesorgt wurde, dass die Scheibe, auf welcher die Objecte lagen, und das Wasser, welches sie umgab, sich nicht bis zu einer für die Pflanze schädlichen Temperatur erwärmen konnten<sup>1)</sup>. Nur wenn die Temperatur zu hoch wird, erbleichen unter diesen Umständen die Pflanzen und gehen zu Grunde.

<sup>1)</sup> Die Scheibe lag auf einer grossen Wasserfläche, die durch schmelzendes Eis beständig nahe dem Gefrierpunkt gehalten wurde.

Ich schliesse hieraus, dass die höchsten Lichtintensitäten, welchen die Pflanzen in unseren Breiten ausgesetzt sind, zu einer Zerstörung des Farbstoffes nicht genügen und dass dieser daher unter den gewöhnlichen Verhältnissen einen völlig ausreichenden Schutz für die Assimilationsproducte bildet.

Es existirt in der That auch kein einziger vorwurfsfreier Versuch, welcher in unzweideutiger Weise die Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes in der lebenden Zelle bei niedrigen Lichtintensitäten und unter Erhaltung des Lebens der Zelle, worauf ja Alles ankommt, auch nur wahrscheinlich machen könnte.

Allein auch abgesehen von dem fehlenden Nachweise, die Vorstellung, dass das Chlorophyll in der Pflanze durch die aufgenommene Kohlensäure und beim Acte ihrer Zerlegung in der Pflanze zerstört wird, konnte überhaupt nur so lange festgehalten werden, als die Bedingungen noch unbekannt waren, unter welchen derselbe in der lebenden Zelle wirklich im Lichte zerstört wird. Diese Bedingungen lassen sich aber jetzt feststellen, denn man hat es bei den Versuchen im intensiven Lichte, wie ich gezeigt habe, völlig in seiner Hand, den Farbstoff in der Zelle und unter Erhaltung ihres Lebens nach Willkür zu zerstören oder seine Zerstörung zu verhindern, je nach den Umständen, unter denen man den Versuch anstellt.

Die experimentelle Prüfung zeigt auf diesem Wege die Unhaltbarkeit der ganzen Hypothese.

Denn die Versuche weisen nach<sup>1)</sup>:

- 1) Dass die Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes auch in der lebenden Zelle ein Oxydationsvorgang ist, der unabhängig vom Vorhandensein der Kohlensäure und von ihrer Spannung im Versuchsraume erfolgt.
- 2) Dass seine Zerstörung im Lichte nicht stattfindet in einem procentischen Gemenge von Kohlensäure und Wasserstoff, in welchem Assimilation und Kohlensäure-Zersetzung möglich ist.
- 3) Dass endlich die Zerstörung des Chlorophyllfarbstoffes in der lebenden Pflanzenzelle ein pathologischer Vorgang ist und dass der zerstörte Farbstoff nicht regenerirt wird.

---

<sup>1)</sup> Näheres hierüber in den bereits angeführten Untersuchungen über Lichtwirkung etc.

Offenbar widerlegen diese Thatsachen die Theorien der Assimilation, die von einer Zerstörung des Farbstoffes im Reducionsvorgange ausgehen.

Muss man aber die chemische Theorie der Betheiligung des Farbstoffes an der Reduction der Kohlensäure aufgeben, so steht man in Bezug auf die bestimmte Rolle, die er bei dem Vorgange noch spielen könnte, vor einem unentwirrbaren Räthsel. Denn auch für jede andere etwa noch denkbare oder mögliche Hypothese seiner directen Betheiligung am Assimilationsvorgange fehlt es an jeder thatsächlichen Grundlage, da alle Bemühungen den Antheil des Farbstoffes an dem Vorgange nachzuweisen oder auch nur in Zusammenhang mit irgend einer seiner Qualitäten zu setzen, bisher völlig gescheitert sind.

Ich erinnere nur daran, dass die Maxima der Assimilation im Spectrum nicht zusammenfallen mit den Maximis der Absorption im Chlorophyllspectrum, dass künstliche Cklorophylllösungen keine Kohlensäure zerlegen, und dass endlich auch die grüne Farbe der functionirenden Blätter dasselbe Chlorophyllspectrum zeigt, wie die der nicht functionirenden.

Allerdings hat man nirgends noch Kohlensäure-Zersetzung an nicht grünen Organen wahrgenommen, allein diese Thatsache genügt an sich keineswegs, um die Abhängigkeit der Zersetzung vom Farbstoffe zu begründen. Die Ursache der Erscheinung kann ebenso gut in dem Gerüste und in den übrigen Bestandtheilen der Chlorophyllkörper, als in ihrer Farbe liegen.

Die positiven Nachweise für die Wirkung der Farbe sind, wie ich eben mitgetheilt habe, sämmtlich misslungen. Vor einer strengen Prüfung bestehen aber auch die Gründe nicht, die man für dieselbe indirecter Weise aus den Erfahrungen über den Gaswechsel grüner Organe im Lichte hergenommen hat.

Die Thatsachen, auf die man sich hier berief, sind folgende:

Man hat allgemein und ohne Ausnahme gefunden, dass nur grüne Organe im hellen Tageslichte Sauerstoff entwickeln, nicht grüne aber nicht. Hieraus schliesst man, dass es der Farbstoff ist, der die Kohlensäure zersetzt und dass das im Farbstoff vorhandene Licht die Kraftquelle für die Zersetzung der Kohlensäure liefert.

Ferner hat man gefunden, dass assimilationsfähige aber noch farblose oder etiolirte Organe, wenn sie ans Licht gebracht werden, erst ergrünen und dann Sauerstoff entwickeln, d. h. dass sie erst

Sauerstoff entwickeln, nachdem sie grün geworden sind. Hierin sah man eine weitere Bestätigung der Ansicht, dass der Farbstoff zur Zersetzung der Kohlensäure nöthig sei.

Endlich hat man noch gefunden: Wenn grüne Theile bei allmählig wachsender Helligkeit ans Licht gebracht oder verschiedenen Graden der Helligkeit ausgesetzt werden, so findet die Sauerstoffabgabe der Organe erst bei höheren Lichtintensitäten statt. Hieraus schloss man, dass selbst die grünen Organe erst bei höheren Lichtintensitäten die Kohlensäure zu zersetzen vermögen, bei niedrigeren noch nicht.

Allein diese Schlüsse, die bisher unangefochten als richtig galten, wären doch nur zulässig, wenn die Gewebe ohne zu athmen assimiliren würden.

Giebt man aber, wie es meine directen Versuche verlangen, zu, dass die Athmung der grünen Gewebe im Lichte sogar eine Steigerung erfährt, und dass, wie bereits hervorgehoben, die Gasabgabe derselben nur die Differenz zwischen Athmung und Assimilation ausdrückt, so kann man keineswegs, wie dies bei allen diesen Folgerungen ohne Weiteres geschehen ist, Sauerstoffabgabe und Kohlensäurezersetzung als gleichbedeutend betrachten. Kohlensäurezersetzung kann auch ohne Sauerstoffabgabe geschehen, denn die letztere wird erst bemerkbar, wenn die Assimilation grösser wird, als die Athmung.

Die Thatsache, dass nur grüne Theile im Lichte Sauerstoff abgeben, verlangt daher, wenn man die Athmungsgrösse der grünen Gewebe und ihre Änderung im Lichte berücksichtigt, durchaus nicht den Schluss, dass die grüne Farbe der Träger der Assimilation ist, sondern nur den, dass in den grünen Theilen, wie es meiner Theorie der Chlorophyllfunction entspricht, die Athmung kleiner ist, als die Assimilation. Ebenso können, wie man schliessen darf, etiolirte Organe erst Sauerstoff abgeben, nachdem sie grün geworden sind, weil erst dann die Assimilation die Athmung überwiegt. Und wenn grüne Gewebe bei niederen Lichtintensitäten nicht Sauerstoff abgeben, so geschieht dies unbedingt nicht deshalb, weil sie, wie man behauptet, bei niederen Lichtintensitäten keine Kohlensäure zerlegen, sondern weil erst bei höheren Lichtintensitäten die Entbindung von Sauerstoff in ihnen grösser wird, als ihr Sauerstoffbedarf.

Die Folgerungen aus dem Gaswechsel, die, soweit sie die Wir-

kung der Farbe betreffen, schon als gesicherte Lehrsätze der vegetabilischen Stoffbildungslehre galten, bedürfen daher augenscheinlich einer wesentlichen Correctur.

Frägt man weiter nach der Kraftquelle für die Assimilation, so lehren wieder meine directen Beobachtungen im intensiven Licht, dass die Lichtwirkungen in der Pflanze ausserhalb des Farbstoffes zu suchen sind und durch die unzweifelhaften Absorptionen verursacht werden, die im Zellinhalte, in dem Gerüste der Chlorophyllkörper und im Protoplasma erfolgen. Denn auch in den sogenannten farblosen Bestandtheilen des Zellinhaltes findet eine beträchtliche — und wie es scheint, mit alleiniger Ausnahme des äussersten Roth, ziemlich gleichmässige — Absorption der leuchtenden Strahlen im Spectrum statt.

Von welcher Seite man daher auch die Frage betrachten will, sofern man nur die Steigerung der Athmung im Lichte zugiebt, dann erscheint die Hypothese einer Betheiligung des Farbstoffes an der Kohlensäurezersetzung nicht mehr geboten. Die Thatfachen aber, welche sie zu fordern schienen, finden durch die Theorie der Chlorophyllfunction, die ich vertrete, eine ausreichende und befriedigende Erklärung, während bei ihrer bisherigen Beurtheilung offenbar Momente übersehen wurden, welche doch für ihr Zustandekommen unentbehrlich sind und das Resultat wesentlich beeinflussen.

2) *Existirt ein Optimum der Lichtintensität für Kohlensäure-Zersetzung?*

Derselbe Fehler macht sich ferner auch noch bei einigen anderen Fragen im Gebiete der Assimilationslehre geltend.

So hat man in neuerer Zeit die Frage aufgeworfen, ob es ein Optimum der Lichtintensität für die Kohlensäure-Zersetzung giebt, und man hat geglaubt, diese Frage durch die blosse Bestimmung der Sauerstoffabgabe bei verschiedenen Helligkeitsgraden entscheiden zu können.

Allein so lange Athmung und Assimilation im Versuche nicht getrennt werden, kann eben die Grösse der Sauerstoffabgabe allein nichts Sicheres über das Anwachsen oder Sinken der Assimilation bei veränderlicher Lichtintensität aussagen. Die Grösse der Sauerstoffabgabe kann auch in diesem Falle höchstens als das approximative Maass des Verhältnisses beider Functionen in den verschie-

denen Helligkeiten gelten, da beide in verschiedener Weise von der Intensität des Lichtes beeinflusst werden.

Die beobachtete Verringerung der Sauerstoffabgabe im directen Sonnenlicht lässt sich, wie bereits oben angeführt, auf vermehrte Sauerstoffaufnahme zurückführen. Es erscheint daher äusserst zweifelhaft, ob es schon innerhalb der Intensitäten des Tageslichtes ein Optimum für Kohlensäure-Zersetzung giebt.

Jedenfalls ist es an sich einleuchtend, dass es schon wegen des verschiedenen Gehaltes der Pflanzen an Chlorophyll überhaupt gar kein bestimmtes, für alle Pflanzen gleich und allgemein gültiges Lichtoptimum der Assimilation geben kann.

### 3) *Über die relative Energie der Farben im Reductionsprocesse.*

Eine zweite Frage im Gebiete der Assimilationslehre, die eine besonders sorgsame Behandlung erfahren und ein vorwiegendes Interesse erregt hat, die Frage nach der relativen Energie der Farben im Reductionsprocesse, kann gleichfalls nicht, wie bisher ausschliesslich geschah, durch die blosse Bestimmung der Grösse der Gasabgabe in verschiedenen Farben erledigt werden.

Zu den störenden Complicationen, welche die gleichzeitige Athmung verursacht, tritt hier im Versuche noch die übersehene Wirkung des Farbstoffes im Sinne meiner Schirmtheorie des Chlorophylls hinzu.

Ältere und neuere Experimentatoren haben mit verschiedenen Methoden, die allerdings nicht völlig vorwurfsfrei sind, sowohl im objectiven Spectrum als hinter farbigen Schirmen wiederholt und im Ganzen übereinstimmend gefunden, dass die grösste Energie in der Sauerstoffexhalation der grünen Gewebe den Strahlen mittlerer Brechung im Spectrum zukommt. Nur über die Stelle, wo das Maximum liegt, ob etwas weiter nach Roth, ob etwas weiter im Gelb, gingen die Angaben auseinander. Ganz allgemein aber und in voller Übereinstimmung fand man bei allen Versuchen, dass die Sauerstoffexhalation im blauen Lichte nur gering sei, dass sie hier verhältnissmässig am kleinsten werde oder ganz aufhöre. Jedenfalls kann darüber kein Zweifel sein, dass die Maximalwirkung im Spectrum nicht mit den Absorptionsbändern des Chlorophyllfarbstoffes zusammenfällt, sondern in den Regionen liegt, welche den Stellen zwischen den Absorptionsbändern im Chlorophyllspectrum entsprechen.

Diese Thatsachen haben zu vielfachen Controversen geführt, von denen ich hier nur einige berühren will.

Die Angaben stiessen zunächst auf theoretisch-physikalischen Widerspruch.

Man meinte, die Hauptwirkung müsse in den Absorptionsstreifen des Farbstoffes liegen, und zwar im Streifen im Roth, weil die blauen Absorptionen wegen ihrer geringen mechanischen Intensität nicht wirken könnten. Man suchte deshalb die Thatsachen zu corrigiren, allein da diese sich nicht fügen wollten und die theoretischen Voraussetzungen mit den Erfahrungen in einem unvereinbaren Widerspruche blieben, so lag es doch eigentlich näher zu untersuchen, ob denn, wovon man freilich ganz allgemein ausging, der Farbstoff der Sitz der Wirkung sei.

Die Physiologen, welche sich dagegen streng an die Erfahrung hielten und gleichwohl die Absorptionen im Farbstoff für die Ursache der Zersetzung ansahen, schlossen wieder aus diesen Versuchen, dass gelbe und grüne Strahlen die Kohlensäure-Zersetzung kräftiger anregen, als blaue und rothe.

Dies schien allerdings der unmittelbare Ausdruck der Erscheinung. Allein dann blieb die Aufgabe bestehen, die physiologische Function der so auffallenden Absorptionsstreifen des Farbstoffes für die Pflanze zu erklären.

Was konnte es in der That für einen Sinn haben, die Lichtwirkung in den Farbstoff zu verlegen, wenn dessen Lichtabsorptionen nicht nachweisbar wirksam sind und derselbe chemisch beim Acte der Kohlensäure-Zersetzung nicht betheiligt ist?

Anderseits aber liess sich doch unmöglich verkennen, dass die grüne Farbe der Gewächse eine allgemeine und eminente nützliche Bedeutung für die Vegetation haben müsse.

Alle diese Schwierigkeiten heben sich, und die Thatsachen werden in der einfachsten Weise verständlich, wenn man die Wirkung des Farbstoffes in meinem Sinne in Rechnung zieht. Denn unter diesem Gesichtspunkte gestatten dann die Versuche in der Weise, wie sie bisher ausgeführt wurden, überhaupt noch keinen unmittelbaren Schluss auf die relative Wirksamkeit der Farben im Reductionsprocess.

Man musste in den Versuchen mit grünen Geweben grüne und gelbe Strahlen natürlich wirksamer finden, als blaue, weil die letz-

teren vom Chlorophyllfarbstoff fast vollständig verschluckt, nicht zur vollen Wirksamkeit gelangen.

Es ist gerade so, als ob ein Photograph die Wirkung verschiedenfarbigen Lichtes auf seine empfindliche Platte in einem Apparate prüfen wollte, in welchem hinter der Linse sich ein grüner Glasschirm befände. Er würde gleichfalls finden, dass Silber-salze gegen blaues Licht weniger empfindlich sind, als gegen gemischtes grünes und gelbes.

Trotz der Richtigkeit der analytischen Resultate in den Versuchen mit farbigem Licht von Daubeny und Draper an bis auf Sachs und Pfeffer halte ich daher die Abhängigkeit der Kohlensäure-Zersetzung der Pflanze von der Wellenlänge des Lichtes noch für unbekannt.

Die Frage kann kaum anders entschieden werden, als in der Weise, wie in meinen directen Versuchen bei Anwendung von sehr intensivem Licht und unter Berücksichtigung der Wirkung der Farbe auf die Athmung.

Dann aber darf man wiederum auch hier nicht vergessen, dass das Maximum der Wirkung im Spectrum auch für die Assimilation für verschiedene Pflanzen und Helligkeiten nicht an derselben Stelle liegen kann. Es muss abhängig sein von der Tiefe der Farbe der Pflanze und von der Gesamttintensität der Bestrahlung im Versuche, und hieraus erklären sich in ausreichender Weise die abweichenden Resultate, welche verschiedene Experimentatoren über die Lage des Maximums und den speciellen Verlauf der Assimilationscurve erhalten haben.

#### 4) *Die Constanz des Gasvolumens bei Assimilationsversuchen und das primäre Reductionsproduct.*

An diese Betrachtungen schliesse ich endlich noch einige Bemerkungen an über das Grössenverhältniss zwischen der von grünen Geweben im Tageslicht aufgenommenen Kohlensäure und dem von ihnen ausgeathmeten Sauerstoff.

Es ist bekannt, dass man aus der nahen Übereinstimmung der Volumina dieser beiden Gasarten den Schluss gezogen hat, dass das primäre kohlenstoffhaltige Assimilationsproduct, welches von den Pflanzen im Lichte und bei der Zersetzung der Kohlensäure gebildet wird, ein Kohlenhydrat sein müsse.

Wenn in der That, worauf alle Erfahrungen hinweisen, die

stickstoffhaltigen Bestandtheile der Zelle beim Assimilationsvorgange des Kohlenstoffes unbetheiligt sind, so lässt das gasometrische Endresultat der Assimilationsversuche allerdings einen Rückschluss auf das entstandene Product zu. Da nun so viel Sauerstoff frei wird, als in der aufgenommenen Kohlensäure enthalten war, so schloss man bekanntlich, dass der zurückgehaltene Kohlenstoff mit dem aufgenommenen Wasser zusammentritt und die Bildung von Kohlenhydraten in der Pflanze unter der Wirkung des Lichtes erschien als das nothwendige Postulat der Vorgänge im Gaswechsel.

Eine willkommene Bestätigung dieser Auffassung, ja noch mehr einen Beweis für die Richtigkeit derselben, sah man in den anatomischen Entdeckungen über die Verbreitung von Kohlenhydraten in den Chlorophyllkörpern und namentlich in dem gelungenen Nachweise, dass in ihnen Stärke unter dem Einflusse des Lichtes gebildet wird.

Allein auch hier erscheinen die gasanalytischen und die histiologischen Thatsachen, auf die man sich stützt, in einem veränderten Lichte, wenn man den complicirten physiologischen Act, der sich in den grünen Geweben im Tageslichte abspielt, in seine beiden Componenten, in Athmung und Assimilation, zerlegt.

Die Athmung der grünen Gewebe und der Sauerstoffbedarf der Chlorophyllkörper während der Assimilation darf auch bei der Deutung der Producte in den Chlorophyllkörpern und bei der relativen Zusammensetzung der ausgeschiedenen Gasvolumina nicht ausser Betracht bleiben.

Man könnte hier einwenden wollen — und dies ist in der That geschehen —, dass für das Endresultat des Gaswechsels die Athmung ohne Belang sei, da es sich hierbei ja nur um das Verhältniss zwischen verschwundener Kohlensäure und frei gewordenem Sauerstoff handelt, für den in der Athmung aufgenommenen Sauerstoff aber wieder Kohlensäure gebildet und dadurch das Verhältniss nicht weiter alterirt wird.

Allein dieser Einwand ist unrichtig, weil die beiden Volumina der Gasarten, auf die es bei der Athmung ankommt, sich nicht decken.

Die Keimung stärkehaltiger Samen, an die man hierbei denken könnte und bei welcher für den aufgenommenen Sauerstoff gleiche Volumina Kohlensäure abgegeben werden, ist für die Athmung grü-

ner Organe nicht maassgebend, weil in diesen die Stärke und ihre Umwandlungsproducte nicht das Material der Athmung bilden.

Bei der Keimung ölhaltiger Samen tritt schon der Fall ein, dass mehr Sauerstoff aufgenommen, als Kohlensäure abgegeben wird, und dies Verhältniss steigert sich augenscheinlich in den grünen Organen im Lichte, wenn man die Beschaffenheit der Körper ins Auge fasst, die nach meinen Versuchen hier zur Verbrennung gelangen.

Es darf daher nicht übersehen werden, dass die Athmung der grünen Organe im Lichte für sich allein betrachtet immer eine Verringerung des Gasvolumens im Versuchsraume durch Bindung von Sauerstoff in der Pflanze zur Folge haben muss.

Wenn daher, wie es bei gleichzeitig assimilirenden und athmenden Organen häufig der Fall ist, das Gasvolumen des umgebenden Raumes gleich bleibt, so folgt daraus, dass in dem eigentlichen Reductionsacte der Pflanze kein Kohlenhydrat, sondern eine Substanz gebildet wird, die ärmer an Sauerstoff ist, als die Kohlenhydrate, und zwar um so viel ärmer, als der in der gleichzeitigen Athmung gebundene Sauerstoff beträgt.

Dieser Schluss ist geradezu unvermeidlich, wenn man die kohlenstoffhaltige organische Substanz unmittelbar aus Kohlensäure und Wasser entstanden denkt und die Athmung grüner Organe während der Assimilation nicht läugnen will.

Für die Deutung der anatomischen Befunde in den Chlorophyllkörpern wird hierdurch aber gleichfalls ein veränderter Standpunkt gewonnen, und es entsteht die Aufgabe, unter diesen die Substanz nachzuweisen, welche den obigen Anforderungen an das primäre Reductionsproduct Genüge leistet.

##### 5) *Der Werth der Einschlüsse in den Chlorophyllkörpern.*

Überträgt man nun die Resultate des Gaswechsels der grünen Gewebe, wie sie aus obiger Darstellung folgen, auf die Producte der physiologischen Thätigkeit der Chlorophyllkörper, so können die in ihnen abgelagerten Kohlenhydrate, wie z. B. die Stärkeeinschlüsse nicht mehr als die Reductionsproducte der Kohlensäure gelten. Sie erscheinen bereits als weitere Umwandlungsproducte, welche erst secundär aus der primären Substanz, die in der Assimilation gebildet wird, durch die Athmung der Chlorophyllkörper entstehen.

Als jenes ursprüngliche Assimilationsproduct lässt sich dagegen schon jetzt mit grosser Wahrscheinlichkeit das Hypochlorin bezeichnen, jener Körper, dessen allgemein verbreitete Existenz in den assimilirenden Chlorophyllkörpern ich nachgewiesen habe und dessen Bildung in ihnen unverkennbar unter dem Einflusse des Lichtes steht.

Ausser Hypochlorin und Stärke finden sich aber in den Chlorophyllkörpern noch andere Substanzen abgelagert, und diese sind augenscheinlich gleichfalls Erzeugnisse ihrer physiologischen Function. Man kennt als solche jetzt schon mehr oder weniger sicher Öle, Fette, Zucker, Gerbsäure.

Die gegenwärtige Vorstellung von der Bildung der Kohlenhydrate bei der Reduction der Kohlensäure giebt nun über die Entstehung so verschiedenartiger Producte in den Chlorophyllkörpern unter dem Einflusse des Lichtes gar keinen Aufschluss. Sie hatte immer nur Stärke oder Zucker im Auge, und doch muss auch die Bildung der anderen Producte auf die Function der Chlorophyllkörper zurückgeführt werden.

Die Einführung der Athmung der Chlorophyllkörper in die Betrachtung ihrer Producte füllt auch diese Lücke aus. Die doppelte Function der Chlorophyllkörper, als assimilirende und athmende Organe, vermag wenigstens in entsprechender und naheliegender Weise die chemische Verschiedenheit der in ihnen entstehenden Bildungsproducte zu erklären, da diese ja vom physiologischen Gesichtspunkte sich wesentlich nur durch ihren Sauerstoffgehalt, d. h. durch ihre Beziehung zur Athmung, von einander unterscheiden.

Man darf annehmen, dass je nach der wechselnden Athmungsgrösse der Gewebe, die wieder von der Tiefe ihrer Farbe und von der Intensität der Beleuchtung abhängt, die letzten Ablagerungsproducte der Chlorophyllkörper nothwendig bald reicher bald ärmer an Sauerstoff werden, und so scheint die Tiefe der Farbe zugleich, indem sie die Grösse der Athmung regelt, auch die Natur der Einschlüsse in den Chlorophyllkörpern zu bestimmen.

---