

2. F. G. Kohl: Kohlensäure-Assimilation und Chlorophyllfunktion.

Hochverehrte Anwesende!

Es ist kein ganz leichtes Unternehmen, in so knapper Zeit, wie sie mir zur Verfügung steht, über die Fortschritte auf einem Gebiete zu berichten, welches wie das der „Assimilation und Chlorophyllfunktion“ im letzten Jahrzehnt eine so extensive und intensive erfolgreiche Bearbeitung erfahren hat. Meine Aufgabe wird jedoch dadurch wesentlich erleichtert, dass bereits auf der Karlsbader Generalversammlung der Deutschen Botanischen Gesellschaft (1902) CZAPEK über diese Materie referieren wollte und wenn auch nicht persönlich, so doch schriftlich referiert hat. Freilich geht meines Erachtens bei blosser Drucklegung eines Sammelreferates ein guter Teil seiner Vorzüge verloren, und ich halte es für eine allseitiger Unterstützung werthe Bewegung in der Deutschen Botanischen Gesellschaft, womöglich auf jeder Generalversammlung über die neuesten Errungenschaften auf abgegrenzten Arbeitsfeldern zusammenfassend berichten zu lassen. Eine vollständige, lückenlose Behandlung des betreffenden Gegenstandes wird allerdings, schon aus äusseren Gründen, niemals zu erreichen sein; auch ich werde mich heute nur den prinzipiell bedeutungsvollen Erfolgen und Fragen auf dem bezeichneten Gebiete zuwenden können, besonders in diesem mündlichen Berichte, und bitte deshalb von vornherein um freundliche Absolution, wenn ich den einen oder anderen Autor oder die eine oder andere Publikation im Interesse der Übersichtlichkeit der Darstellung weggelassen habe. In den Parenthesen des Abdrucks werde ich eine grössere Vollständigkeit in dieser Richtung anstreben.

Während des letzten Lustrums ist die Forscherarbeit nach drei Richtungen tätig gewesen; sie hat das Gebäude der Assimilation wesentlich erweitert, an vielen Punkten innerlich ausgebaut und eine nicht unbeträchtliche Menge Schutt und Geröll beseitigt. Möchten wir den Spuren dieser dreifachen Tätigkeit auch in den Lehrbüchern begegnen, die leider zum Teil der heranwachsenden Jugend noch ein ziemlich mangelhaftes Bild dieses Baues vor die Augen stellen.

Die Chloroplasten sind autonome Organe der photosynthetischen Assimilation, die ohne Mithülfe des Cytoplasmas und Kernes zu Arbeiten vermögen (ENGELMANN, EWART, KNY u. a.), sogar Bruchstücke der Chloroplasten verrichten noch ihre Funktion (BEYERINCK 1900, MOLISCH 1904). Innerhalb des Chloroplasten herrscht Arbeits-

teilung, durch allerhand chemische und physikalische Eingriffe, welche das Chlorophyll nicht alterieren, lässt sich das Stroma temporär inaktivieren (Äthernarkose, Wasserstoff, abnorm hohe und niedrige Temperatur, verdünnte Säuren und Alkalien, intensive Belichtung, Plasmolyse) (PFEFFER und EWART 1896), aber nur, wenn beide Teile des Chloroplasten zusammen arbeiten, kann assimiliert werden. Allein vermag der Chlorophyllfarbstoff die assimilatorische Funktion nicht auszuüben. Sauerstoffabscheidung aus belichteten Chlorophylllösungen gibt es nicht (REGNARD 1885/86), und selbst der sinnreiche Versuch CZAPEK's mit der lebenden Zelle einverleibten durch Chlorophyll grün gefärbten Öltröpfchen ergab ein negatives Resultat; und umgekehrt ist der Chloroplast ohne Chlorophyll wie in chlorotischen und panachierten Blättern nicht imstande, zu assimilieren, sondern nur aus zugeleitetem Zucker Stärke zu bilden.

Obgleich manche Chloroplasten unter allen Umständen kein anderes als ein homogenes Aussehen darbieten, dürften doch bei den meisten pigmentierte Grana im farblosen Stroma eingebettet sein. Die Anwendung neuer Tinktionsmethoden (Methylen- und Toluidinblaufärbung) hat keine wesentliche Erweiterung unserer Kenntnisse über den feineren Bau der Chloroplasten gezeitigt. Vielleicht ist eine solche zu erwarten von der modernen Dunkelfeldbeleuchtung bei Anwendung von Ölimmersion, die das Erkennen ultramikroskopischer Teilchen und Strukturen ermöglicht.

Hervorragend sind die Fortschritte der letzten Jahre betreffs der Chloroplastenpigmente gewesen. Das Pigment der Chloroplasten ist nicht einheitlich, sondern stellt in den weitaus meisten Fällen ein Gemenge von Chlorophyll, Karotin und Xanthophyll dar. Das siebenstreifige Absorptionsspektrum des Rohchlorophylls setzt sich aus den vier Chlorophyll- und den drei Karotinstreifen zusammen, über welche letztere sich vom Violett her die allmählich abklingende breite Endabsorption des Xanthophylls legt (KOHL 1900). Das Absorptionsmaximum liegt nicht bei Band I, sondern zwischen *F* und *H* (WOLKOFF 1876).

Die verbreitete Ansicht, die Chloroplastenpigmente seien innerhalb der Grana in fettem Öl gelöst, scheint durch Beobachtungen im Ultramikroskop widerlegt zu sein (GAIDUKOV 1906). Im Stroma des *Mesocarpus*-Chloroplasten fehlt die scharfe Grenze zwischen Stroma und Chlorophyllteilchen, welche man bei dem wirklich in fettem Öl gelösten Chlorophyll sonst stets erblickt. Vermutlich sind die Pigmente der Grana kolloidal in phytosterinartiger Grundsubstanz gelöst. Alkoholische usw. Lösungen von Chlorophyll und Karotin lassen im Ultramikroskop nur rote, unauflösbare, strukturlose Kegel erblicken. Band VI, das nach KRAUS ein Kombinationsband sein soll, dessen vorderer Teil dem gelben Farbstoff, dessen hinterer Teil dem eigent-

lichen Chlorophyll angehören soll, ist das reine Karotinband II. Karotinfreie Chlorophylllösung zeigt in der blauen Hälfte niemals ein Band, und lässt man unterm Spektroskop Chlorophylllösung zur Karotinslösung fließen, so wird dieses Band weder breiter noch dunkler. Im Spektrum lebender Blätter sind bekanntlich die Chlorophyllstreifen nach dem roten Ende hin verschoben, eine Erscheinung, welche durch das Dispersionsvermögen des Lösungsmittels und anderer Einflüsse beim Blatterspektrum hervorgerufen werden mag. (LOMMEL 1871, KUNDT 1874). Zu berücksichtigen bleibt dabei jedoch immer, dass auch dünne Schichten fester Chlorophyllpräparate (GERLAND 1871, KRAUS 1872) und dünne Schichten festen Karotins (KOHL 1902) eine Verschiebung der Bänder nach Rot zeigen. Ob der Chlorophyllstreifen IV, der dem Spektrum des lebenden Blattes ganz fehlt, durch Säurewirkung beim Töten der Zelle entsteht, wird man erst einwandfrei beweisen können, wenn man das Reinchlorophyll kennt.

Auf Grund der neuesten Untersuchungen mit Hilfe des Quarzspektrographen und der Kapillaranalyse, welche TSCHIRCH gemeinschaftlich mit OTTENBERG (1904) anstellte, muss es als sehr wahrscheinlich gelten, dass das Karotin durch Behandlung mit verschiedenen Reagentien in Xanthophyll übergeht. Jeder, der sich einmal eingehender mit der Darstellung des Karotins beschäftigt hat, weiss, wie empfindlich dasselbe in gelöster Form ist und wie leicht es einem bei falscher Behandlung unter den Händen entwischt. Es geht in Xanthophyll über, und es wird der Gedanke nahe gelegt, dass das intakte normale Blatt Xanthophyll überhaupt nicht enthält, dass dieses vielmehr erst bei der Herstellung des Chlorophyllauszugs aus Karotin entsteht, wogegen das herbstlich gelbe Blatt schon infolge der Chloroplasten-Desorganisation Xanthophyll enthalten mag. Wäre dem so, so hätten wir im Chloroplasten nur zwei Pigmente, das Chlorophyll mit drei Absorptionsbinden in der roten, das Karotin mit drei in der blauen Hälfte des Spektrums. Die infraroten Strahlen werden nach DONATH (1896) vom Blattgrün nicht absorbiert, unter der Einwirkung bloß dunkler Wärmestrahlung fehlt jede Kohlensäurezerlegung (PFEFFER, CAILLETET), und dem Infrarot schließt sich das Rot bis $\lambda = 700 \mu\mu$ an. Das ist bedeutungsvoll, denn nach LANGLEY enthält das Infrarot 80 pCt. der gesamten Sonnenenergie, und diese finden demnach bei der Assimilation keine Verwendung. STAHL (1906) legt in seiner vor kurzem erschienenen Abhandlung trefflich dar, wie die Atmosphäre auf zweifache Art auf die durchgehende Sonnenstrahlung wirkt, einmal durch selektive Absorption und sodann durch diffuse Reflexion. Jene beraubt sie durch die in ihr enthaltene Kohlensäure und den Wasserdampf der ultraroten und angrenzenden roten Strahlen, lässt dagegen die leuchtenden Strahlen

hindurch, durch diese, die diffuse Reflexion werden die Sonnenstrahlen nach allen Richtungen zerstreut, sodass die Atmosphäre selbst zu einer Licht und Wärme strahlenden Hülle wird. Diese durch die Atmosphäre als trübem Medium verursachte diffuse Reflexion schwächt am meisten die blauen und violetten, am wenigsten die roten Strahlen. Da nun nach Lord RALEIGH's physikalischen Deduktionen die Zerstreung der Strahlen in umgekehrtem Verhältnisse zur vierten Potenz der Wellenlänge erfolgt, muss bei einfallendem weissen Lichte das zerstreute Licht wegen des relativen Vorherrschens der kürzeren Wellenlängen eine bestimmte blaue Farbe besitzen (bläuliche Farbe des Rauchnebels, der Emulsionen, des Himmelsgewölbes). Das die Atmosphäre durchsetzende Licht ist reich an roten, arm an kurzwelligen Strahlen, und der Gehalt an letzteren verringert sich mit der Atmosphärendicke (ABNEY), das durch ein trübes Medium zerstreute Licht ist umgekehrt reich an kurzwelligen, arm an langwelligen Strahlen.

Die beiden Teilfarbstoffe des Blattgrüns teilen sich nun in die Ausnutzung des Lichtes, das Chlorophyll steht im Dienste der bei wachsender Atmosphärendicke dominierenden gelbroten Strahlen, das Karotin im Dienste des Lichtes, wie es der Pflanze vom blauen Himmelsgewölbe zufliesst, mit vorwiegenden kurzwelligen Strahlen. Die Pflanze ist nicht der Verarbeitung des direkten ungeschwächten Sonnenlichtes angepasst, sondern der bei ihrem Gange durch die Atmosphäre veränderten Strahlung; sie verzichtet auf die Ausnutzung des energiereichen gelben und grünen Lichtes; sie lässt die ihr bei diffuser Belichtung spärlich zugemessenen, bei direkter Insolation aber gefährlichen grünen Strahlen ungenutzt durch. In ähnlicher Weise ist das ablehnende Verhalten der Pflanze gegen die infraroten Strahlen zu verstehen, die die Pflanze nicht absorbiert, weil sie bei hohem Sonnenstand die Gefahr zu starker Erwärmung bringen würden, bei niederem Stande der Sonne aber eine zu starke Absorption in der Erdatmosphäre erleiden, um der Pflanze noch in ausreichendem Masse geboten zu werden. Die Pflanze erzeugt, wie es scheint, in ihren Chloroplasten diejenigen Farbstoffe, welche die Strahlen zu absorbieren vermögen, die ihr am häufigsten im diffusen Tageslichte zur Verfügung stehen (STAHL 1906).

Das von LOMMEL zuerst theoretisch geforderte Assimilationsmaximum der grünen Pflanze im Rot zwischen *B* und *C* ist jetzt allgemein anerkannt, dicke Chlorophyllschichten können es naturgemäss etwas nach Gelb verschieben (sekundäre Kurve), das von ENGELMANN zuerst beobachtete, von TIMIRIAZEFF und mir experimentell bestätigte und verteidigte zweite Maximum in der brechbareren Hälfte bei *F* ($\lambda = 486 \mu\mu$) ist nicht mehr zu leugnen. Eli-

miniert man im direkten Sonnenlicht die Dispersion, so beträgt die Wirkung der blauen Hälfte 54 pCt. von der der gelbroten, und setzt man die Pflanze unter gleichen Bedingungen dem blauen Himmelslicht aus, so ist es nach dem vorhin Gesagten nicht wunderbar, dass eine weitere Verschiebung zu Gunsten der blauen Hälfte eintritt, und schon bei blassblauem Himmel ist der assimilatorische Effekt der beiden Spektralhälften gleich! Da nun aber die Strahlen der blauen Spektralhälfte weniger Energie enthalten und doch Gleiches leisten, wie die langwelligen der roten Hälfte, so gewinnen wir hierdurch ungezwungen eine theoretische Bestätigung der Behauptung WOLKOFF's, dass die Lichtabsorption in der blauen Hälfte stärker ist als im Band I des Chlorophylls.

Die energetischen Untersuchungen, soweit solche heute vorliegen, lehren, dass vom direkten Sonnenlicht nur 28 pCt. absorbiert und nur 0,5 — 0,7 pCt. für die Assimilation verbraucht werden (H. T. BROWN 1899, PFEFFER 1897), von diffusem Licht dagegen 95 pCt. der gelieferten Energie absorbiert und 2,7 pCt. bei gewöhnlichem Kohlensäuregehalte der Luft assimilatorisch verwertet werden. Da nun die Energiemenge allein der *BC* Strahlen ausreichen würde, um 16,5 *g* Kohlenhydrat pro Stunde und $\square m$ zu erzeugen, man aber selbst bei auf 0,164 pCt. gesteigertem Kohlensäuregehalt der Luft nur 3 *g*, also ca. 18 pCt. Kohlenhydrat zu erzielen vermochte, so sieht man, wie weit die empirisch gefundene Leistung hinter der theoretisch möglichen zurückbleibt. Es stehen also für die übrigen Zwecke der Pflanze enorme Energiemengen aus den sichtbaren Strahlen zur Verfügung; hierzu kommen noch die der infraroten Strahlen, die von den wasserreichen Organen der Pflanze ähnlich wie vom Wasser absorbiert werden dürften, und endlich die von der Umgebung auf die Pflanze reflektierten dunklen Wärmestrahlen.

Beteiligt sich, wie wir vorhin sahen, zweifellos das Karotin in bisher kaum geahnter Weise an der Assimilationsarbeit, so ist ihm doch noch eine wichtige Nebenfunktion übertragen, nämlich die des Enzymschutzes. Viele pflanzlichen Enzyme werden durch das Licht zerstört, wie ich in einer gesonderten Mitteilung ausführlicher behandeln werde. Die nachteiligste Wirkung üben, wie alle bisher vorliegenden Untersuchungen erkennen lassen, die violetten und ultravioletten Strahlen von etwa $\lambda = 420 \mu\mu$ an aus. Gerade diese Strahlen werden vom Karotin für assimilatorische Zwecke absorbiert. Ich konnte die enzymschützende Wirkung von Karotinlösungen in bezug auf Diastase experimentell konstatieren. Es teilt sich also in dieser Beziehung das Karotin mit dem häufig vorkommenden Anthokyan in dieselbe Rolle, nur dass letzteres noch erfolgreicher arbeitet, weil es zugleich auch die enzymzerstörenden grünen Strahlen verschluckt. Hierdurch erklärt sich die Beobachtung von BROWN und MORRIS.

Das grüne Laubblatt enthält am Abend weniger Diastase als nach der nächtlichen Verdunkelung; die zerstörende Wirkung des Grün macht sich geltend, allein der Diastasegehalt würde ohne das Karotin zweifellos tiefer sinken. Interessant ist, dass sowohl Anthokyan als auch Karotin die die Diastaseproduktion fördernden roten Strahlen glatt durchlassen. Besonders klar und deutlich springt die Schutzwirkung des Karotins in F. A. WENT's interessanten Versuchen mit *Monilia sitophila* ins Auge, da dieser Pilz in Lichtkultur ausschliesslich durch Karotin gefärbt ist. Wir haben also eine Lichtschirmhypothese, nur in anderem Sinne, als es die früher oft zitierte KERNER'sche war, welcher der Boden in demselben Augenblicke entzogen wurde, in der man die Absorptionsverhältnisse des Anthokyans erkannte. Es gehört keine besondere Prophetengabe dazu, um vorhersagen zu können, dass dem Anthokyan noch eingehendste Beachtung wird geschenkt werden müssen. In chemischer Beziehung haben OVERTON (1899), MOLISCH und WEIGERT (1894/95) die Anthokyanfrage in hervorragender Weise gefördert, wogegen in physiologisch-biologischer Beziehung die Untersuchungen von REYNOLD GREEN (1897) und STAHL (1896) bahnbrechend gewirkt haben. Die Kurve, durch welche GREEN die Wirkung der verschiedenen Lichtarten auf die Enzyme darstellt, erlaubt vorläufig keine andere Interpretation als die: Anthokyan und Karotin einerseits vermindern die Enzymzerstörung durch das Licht, das Chlorophyll andererseits drückt durch seine Absorption der Strahlen zwischen *B* und *C* die Enzymproduktion fördernde Wirkung des Lichtes herab. Die Beobachtungen von WENT und die von C. J. KONING und H. W. HEINSIUS (1903) brachten bereits willkommene Bestätigung und die seiner Zeit sehr skeptisch aufgenommene und auch jetzt noch von einzelnen Forschern (CZAPEK 1905) perhorreszierte Ansicht H. PICK's, dass das Anthokyan Strahlen absorbiere, welche die Lösung und Wanderung der Stärke behindern, dürfte damit ihre Auferstehung, nur in etwas verändertem Gewande, feiern. Wenn KNY (1893/94) und STAHL (1896) die biologische Bedeutung des Anthokyans in erster Linie in der durch dasselbe bewirkten Wärmeabsorption erblicken, so scheint mir keinerlei Schwierigkeit vorzuliegen, beide Leistungen nebeneinander bestehen zu lassen. Im Gegenteil. Indem das Anthokyan Lichtstrahlen absorbiert und in Form von Wärme in den Dienst der Transpiration stellt, macht es dieselben unschädlich für die Enzyme, unschädlich für Stärkelösung und -transport.

Obgleich Anthokyan und Karotin bei vollkommenem Lichtabschluss entstehen können (LAURENT 1893, ZOPF 1886, KOHL 1902), so äussert doch das Licht — eine scheinbare *contradictio in adjecto* — einen fördernden Einfluss auf ihre Bildung. Im Studium der Bildungsbedingungen dieser Pigmente schlummert der Keim für die Erkennt-

nis der Erscheinung, welche wir heute als komplementäre chromatische Adaptation bezeichnen und von der wir jetzt wissen, dass sie die Pigmentierung der Chromatophoren in hohem Masse beherrscht.

Wenn das Experiment zeigt, dass die *Monilia sitophila* sich nur rötet unter dem Einflusse kurzweiliger Strahlen, wenn wir in grösseren Meerestiefen nur rote Algen antreffen, wenn die Chloroplasten des grünen Laubblattes neben dem an rotes Licht angepassten Chlorophyll das an das blaue Reflexlicht angepasste Karotin aufweisen, so sind das alles Erscheinungen der komplementären chromatischen Adaptation. Nicht nur sind später die zur Eigenfarbe eines Pflanzenorgans komplementären Lichtarten die hauptsächlich oder ausschliesslich wirksamen, sondern beide, Organfarbe und komplementäre Lichtarten, stehen auch in genetischem Zusammenhang, insofern jene durch diese erzeugt wird. So wird Karotin bei *Monilia* nur gebildet bei Belichtung mit denjenigen Strahlen, welche es selbst absorbiert. Die bekannten ENGELMANN-GAIDUKOV'schen Versuche (1903) mit Oscillarien haben das in eklatanter Weise aufs Neue veranschaulicht. Freilich ist die Entstehung der in Rede stehenden Pigmente nicht strikte an die Anwesenheit von Licht gebunden, Chlorophyll, Karotin und Anthokyan können auch im absoluten Dunkel entstehen, im Licht aber nehmen sie rasch an Menge zu, wenn die komplementäre, von ihnen absorbierte Lichtart vorhanden ist.

In bezug auf die Algen haben die neueren Untersuchungen dargetan, dass auch bei ihnen die assimilatorische Funktion stets von distinkten Chromatophoren besorgt wird, dass es formlos, diffus im Plasma verteiltes Chlorophyll nicht gibt.

Die Pyrenoide, die man auch am *Anthoceros*-Thallus (SCHMITZ) und im Protonema mancher Laubmoose (HANSIRG) fand, fehlen den Characeen, Phaeophyceen und vielen Florideen. Sie enthalten meist Eiweisskrystalle, sie vermögen sich durch Teilung zu vermehren, können sich jedoch auch auflösen und Neubilden. Die Beziehung der Pyrenoide zu den Stärkekörnern ist noch nicht aufgeklärt.

Dagegen haben unsere Kenntnisse der Algenfarbstoffe wesentliche Förderung und Klärung erfahren. Die Chromatophoren der Cyanophyceen, Peridineen, Diatomeen, Florideen, Phaeophyceen und Chlorophyceen enthalten Chlorophyll und Karotin; zu beiden gesellen sich noch wasserlösliche Pigmente, das Phycocyan bei den Cyanophyceen, das Xanthophyll bei den Diatomeen und Chlorophyceen (?), Phycopyrrin und Peridinin bei den Peridineen, das Fucoxanthin bei den Phaeophyceen, das Phycoerythrin bei den Florideen und bei *Bryopsis disticha*, *Taonia atomaria*, *Dictyota dichotoma* und *Porphyra cruenta*.

Phycocyan und Phycoerythrin konnten in Kristallform erhalten und als proteïnartige Substanzen erkannt werden. Durch den Wegfall des Diatomins, das nicht existiert (KOHL 1900 und 1906), und des Rhodospermins, das sich als identisch mit dem Phycoerythrin erwies, konnte die Nomenklatur vereinfacht werden.

Die Pigmente, die wasserlöslichen mit Proteïnnatur, die alkohollöslichen mit Lecithinnatur, dürften überall gleichmässig im Chromatophor verteilt sein, vielleicht in lockerer chemischer Verbindung als lecithoproteïnartige Körper. Zu ihnen gesellt sich der wahrscheinlich in phytosterinartiger Substanz gelöste Kohlenwasserstoff, das Karotin.

Die Zahl der chlorophyllführenden Bakterien ist um einige vermehrt worden (*Bacterium chlorinum*, *Eubacillus multisporus*, ENGELMANN, DANGEARD). Auch die von RAY LANKESTER entdeckten Purpurbakterien führen Karotin, das Bakteriopurpurin ist also sicher kein einheitlicher Farbstoff (BÜTSCHLI, KOHL). Die Vermutung CZAPEK's, es sei auch hier das Chlorophyll von Karotin begleitet, ist auf Grund der ENGELMANN'schen spektroskopischen Untersuchung als nicht zutreffend zu betrachten. Wodurch das Assimilationsoptimum der Purpurbakterien ins Ultrarot verlegt wird, wissen wir noch nicht.

Eine Fülle von Arbeiten hat das Studium der „äusseren Einflüsse“ auf die Assimilation in den letzten Jahren hervorgebracht, und ein Bericht über die Fortschritte auf dem Gebiet der Assimilation darf dieselben nicht unberührt lassen, wenn es sich dabei auch oft um, ich möchte sagen, Kleinarbeit handelt, deren Resultate jedoch nicht selten für die spätere Forschung von besonderem Werte sind.

In Bezug auf den Einfluss der Lichtintensität besteht nach den Untersuchungen von TIMIRIASEFF (1889) und PANTANELLI (1903) die proportionale Beziehung zwischen Assimilations- und Lichtintensität (WOLKOFF 1866, KREUSSLER 1885) nicht. Die Lage des Optimums, die für eine Anzahl Wasserpflanzen bei ungefähr $\frac{1}{4}$ der vollen Sonnenlichtintensität gefunden wurde (PANTANELLI), verändert sich mit dem Kohlensäuregehalt des Mediums. Eine gewisse Trägheit der Einstellung des Prozesses beim Wechsel der Lichtintensität gibt zu Irrtümern leicht Anlass.

Alle neueren Arbeiten haben das Vorhandensein spezifischer Differenzen bezüglich des Temperatureinflusses auf die Kohlensäurezerlegung bestätigt. Ob aber die unteren Grenzen, bei denen eben noch assimiliert werden kann, so weit auseinanderliegen, wie aus den bisherigen Angaben hervorgeht, nämlich zwischen $+6$ und -40° C., darf wohl bezweifelt werden, es sind hierüber noch umfangreiche Untersuchungen unter Anwendung verschiedener Methoden

nötig. Mit steigender Temperatur nimmt die Assimilationstätigkeit rasch zu. Das Optimum scheint bei vielen Pflanzen zwischen 25 bis 30° C. oder höher zu liegen. (MATTHAEI 1904. 38° C. für *Prunus Laurocerasus*.) Die Versuche, mit Hilfe der Blasenählmethode den Einfluss höherer Temperaturen auf die Assimilation zu ermitteln, sind, wie ich nachweisen werde, vollkommen unbrauchbar, da die Blasen beim Ansteigen der Temperatur mehr und mehr und schliesslich fast ganz aus Atmungskohlensäure bestehen.

Dem Studium des Einflusses des Salzgehaltes auf die Assimilation hat man fortgesetzt eingehende Untersuchungen gewidmet. Die Erfahrung, dass ein vom normalen abweichender Salzgehalt des Wassers bei Wasserpflanzen die Assimilation meist ungünstig beeinflusst, hat sich durch neuere Beobachtungen bestätigen lassen. Die Zahl der in dieser Richtung untersuchten Substanzen ist wesentlich vermehrt, und die Minimaldosen darselben sind bestimmt worden (JACOBI 1899). Plasmolytisch wirksame Konzentrationen erwiesen sich nach TREBOUX (1903) dauernd schädlich, wogegen KLEBS (1887) und KNY (1897) bei Plasmolyse hervorrufenden Salzkonzentrationen unter geeigneten Verhältnissen Assimilationshemmung ausbleiben sahen. An der hemmenden Wirkung der Kalium- und Natrium-Ionen ist nicht mehr zu zweifeln. Über den Grad der Akkomodationsfähigkeit der Süss- und Salzwasseralgen an wechselnden Salzgehalt des Mediums geben die Arbeiten von RICHTER (1892) und OLTMANN'S (1891) einige Aufklärung. Da, wie PANTANELLI (1903) wohl mit Recht vermutet, von den Salz- und Ionenwirkungen vorwiegend oder ausschliesslich das Chloroplastenstroma betroffen wird, sind von weiteren Untersuchungen auf diesem Gebiete wichtige Aufschlüsse über das Zusammenarbeiten von Stroma und Farbstoff zu erwarten. Retardierend auf die Assimilation wirken Chinin, Antipyrin, Strychnin und andere Alkaloide, Phenol, Kupfersulfat, Zinksulfat, Alkalien und konzentrierte Säurelösungen, beschleunigend sehr verdünnte organische und anorganische Säuren (1 : 10000), kalt gesättigte Salicylsäurelösung usw. (WEYL 1881, PURIEWITSCH 1894, PANTANELLI 1903, TRÉBOUX 1903). Bei der durch Kupferpräparate (Bordeauxbrühe usw.) bewirkten Steigerung der Assimilationsintensität handelt es sich anscheinend um eine sekundäre Wirkung; gesteigertes Wachstum der Blattzellen und vermehrte Farbstoffbildung sind Reaktionen auf den chemischen, durch das Kupfer induzierten Reiz, und erst die Vermehrung des Assimilationsgewebes hat die Hebung des Assimilationsprozesses zur Folge. Die Frage, ob das Kupfer, wie nachweislich bei Pilzen (RAULIN 1760, RICHARDS 1897, UNO und PULET) oder bei Pollenschläuchen (MIANI) eine Wachstumsbeschleunigung bzw. eine Ertragssteigerung auch bei den chlorophyllführenden Pflanzen herbeiführt, ist trotz der Arbeiten von EWART,

JACOBI, TRÉBOUX (1906), da häufig mit zu grossen Konzentrationen experimentiert wurde, die wie vorauszusehen, eine Herabsetzung der Assimilation zur Folge haben mussten, noch nicht konstatiert. Das von HÜPPE aufgestellte allgemeine biologische Gesetz, dass jeder Körper, der in bestimmten Konzentrationen die Protoplasten tötet, in geringeren Mengen die Entwicklungsfähigkeit herabsetzt und in noch geringerer Menge umgekehrt als Reiz wirkt und die Lebensprozesse steigert, wird sich vermutlich auch hier als zu Recht bestehend erweisen.

Narkotisierende Stoffe (Äther, Chloroform usw.) bewirken temporäre Assimilationshemmungen (CLAUDE BERNARD 1878, BONNIER und MANGIN 1886, BELLUCI 1887, DETMER, EWART 1896). Durch Bewegung des umgebenden Wassers, wahrscheinlich infolge vermehrter Diffusion der Kohlensäure, wird die Sauerstoffausscheidung der Wasserpflanzen gesteigert, wie FR. DARWIN und PERTZ (1896) fanden; es bleibt noch zu beantworten, ob dabei noch andere Faktoren im Spiele sind.

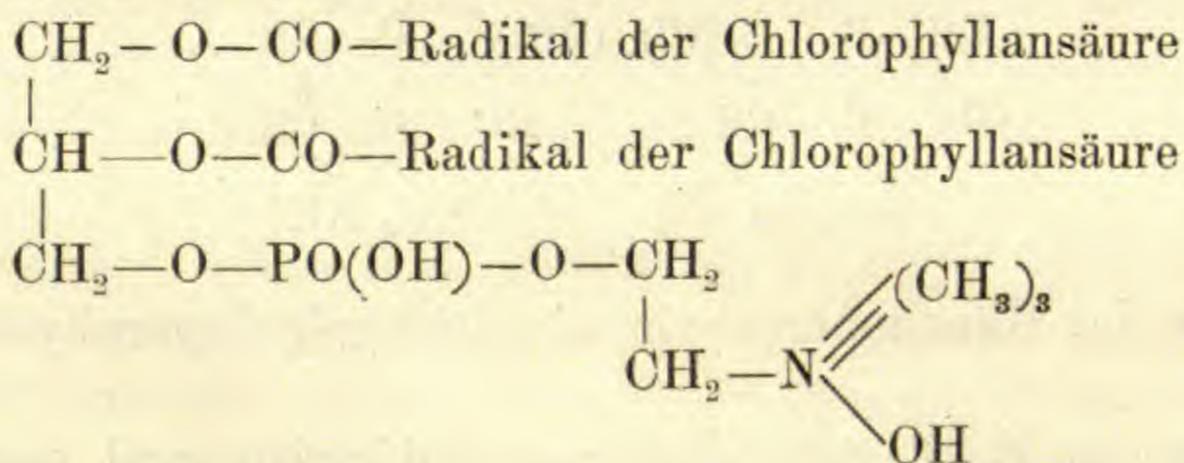
Verminderung des Diffusionsgefälles der Kohlenhydrate in der Zelle durch verlangsamte Ableitung oder gesteigerte künstliche Zufuhr von Kohlenhydraten hat bei normalem Kohlensäuregehalt der Luft Sinken der Assimilationstätigkeit zur Folge. In kohlenensäurereicher Luft kann die Kohlenhydratanhäufung hohe Werte erreichen, ehe die Kohlensäurezerlegung sistiert wird (SAPOSCHNIKOFF 1890, 1893, 1895).

Noch immer stark divergierend sind die Angaben über den Einfluss der Partiärpressung der Kohlensäure auf die Assimilation. Unter Anwendung verbesserter Methoden erhielt man zuverlässigere Werte, nach denen man wohl anzunehmen berechtigt ist, dass erstens der Optimalkohlensäuregehalt für verschiedene Pflanzen verschieden ist, dass zweitens durch Steigerung des Kohlensäuregehalts der Luft bis 1 Volumenprozent sich die assimilatorische Leistung fast auf das Doppelte steigern lässt, und dass sich drittens die optimale Konzentration der Kohlensäure mit der Lichtintensität nach aufwärts verschiebt. Nach dem Überschreiten dieser Optima sinkt die Sauerstoffausscheidung (PANTANELLI 1904). Dagegen scheint die von BROWN und ESCOMBE und von TRÉBOUX aus ihren Versuchen gefolgerte ungefähre Proportionalität zwischen Hebung der Assimilationstätigkeit und Partiärpressung der Kohlensäure unter sonst günstigen Verhältnissen und innerhalb gewisser Grenzen durch das weitere vorliegende Beobachtungsmaterial nicht durchgehends bestätigt zu werden.

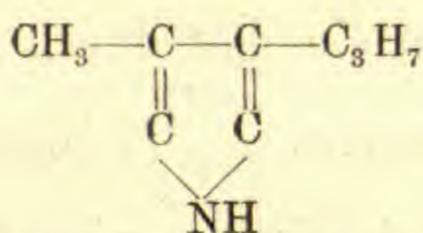
Die Beziehungen zwischen Assimilationsintensität und Partiärdruck des Sauerstoffs wurden von verschiedenen Seiten eingehend untersucht. Direktem Sonnenlicht ausgesetzt können Pflanzen ebensowohl in reinem Sauerstoff als auch ohne jeden Sauerstoff gedeihen;

in letzterem Falle benutzen sie den durch Assimilation selbst produzierten Sauerstoff. Der Quotient $\frac{\text{CO}_2}{\text{O}_2}$ bleibt immer nahezu gleich 1, nur die Intensität der Assimilation nimmt mit sinkender Partiär-
 pressung des Sauerstoffs gesetzmässig ab. Bei unzureichender Be-
 leuchtung ruft sowohl in reinem Sauerstoff als in komprimierter Luft
 und in komprimiertem Sauerstoff Kohlensäureansammlung Schädigung
 der Pflanze hervor.

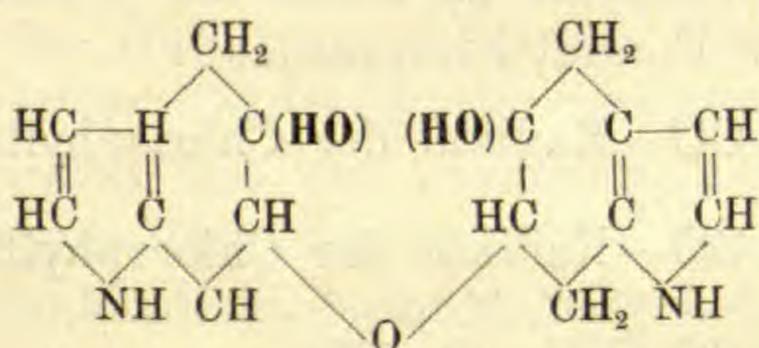
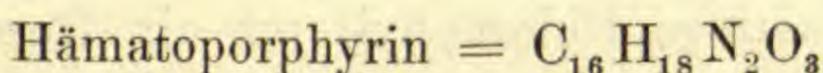
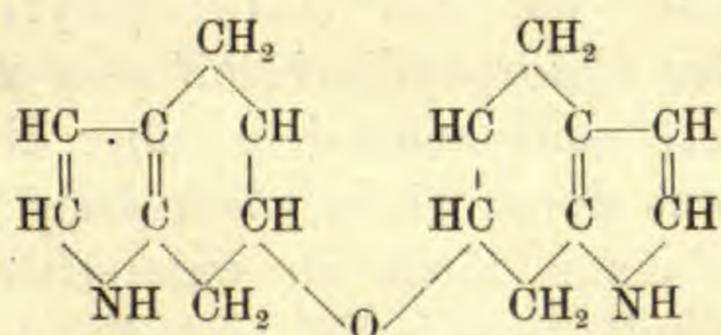
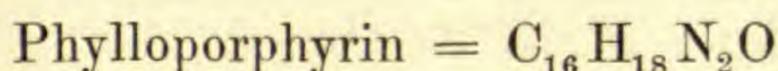
Welche Fortschritte hat die Chlorophyllchemie gemacht? Das erstrebte Ziel, den Chlorophyllfarbstoff rein und kristallinisch zu erhalten, ist auch heute noch unerreicht, aber die dahin gerichteten Bemühungen haben uns durch einen planmässig betriebenen Abbau des Farbstoffmoleküls einen nicht zu unterschätzenden Einblick in die Natur des Chlorophylls verschafft, und die herrschende Ansicht, dass es sich im nativen Chlorophyll um ein Lecithin handle mit zwei chromophoren Gruppen an Stelle der Fettsäureradikale, nicht erschüttert, folgender Formel entsprechend:



Durch Alkalien gelang es, die chromophoren Gruppen leicht abzuspalten und Alkachlorophyll frei von Cholin, Glycerin, Phosphorsäure und Magnesia, die bekanntlich stets im Chlorophyll gefunden wurde, zu erhalten. Weniger energisch wirkt Säurebehandlung, da das noch kontroverse Chlorophyllan und Phylloxanthin noch intakte Lecithinkomplexe zu enthalten scheinen (BODE 1898/1899, KOHL 1898, MARCHLEWSKI 1900). Durch fortgesetzte Säurebehandlung erhielten SCHUNCK und MARCHLEWSKI das gut charakterisierte und gut kristallisierende Phyllokyanin (Kupfersalz: $\text{C}_{68}\text{H}_{71}\text{N}_5\text{O}_{17}\text{Cu}$), das Phyllotaonin ($\text{C}_{46}\text{H}_{40}\text{N}_6\text{O}_6$) und endlich das Phylloporphyrin ($\text{C}_{16}\text{H}_{18}\text{N}_2\text{O}$), zu dem man auch bei Alkalibehandlung über das Alkachlorophyll, Phyllotaonin und Phyllorubin, dessen neutrale Lösungen bereits rot sind, gelangt. 1896 konnten SCHUNCK und MARCHLEWSKI, weiter NENCKI zuerst auf die frappante Ähnlichkeit der Zusammensetzung des Blutderivates Hämatoporphyrin und des Chlorophyllderivates Phylloporphyrin aufmerksam machen, und als es glückte, aus beiden Porphyrinen das Haemopyrrol (= Methylpropylpyrrol)



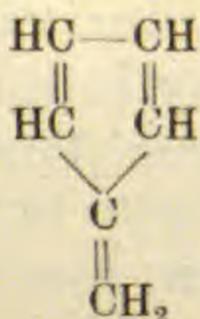
zu reduzieren, konnte NENCKI (ZALESKI, MARCHLEWSKI) im Verfolg seiner Resultate für beide Porphyrine die provisorischen Konstitutionsformeln aufstellen:



wonach wir im Hämatoporphyrin ein Dioxyphylloporphyrin vor uns hätten.

Da nun von E. FISCHER der Pyrrolidinring und von HOPKINS der Benzopyrrolring als im Eiweissmolekül vorgebildet angenommen werden, so sind damit Beziehungen sowohl für den Blutfarbstoff, als auch für das Chlorophyll zu Eiweisspaltungsprodukten gegeben.

Bei dem Karotin liegen die Verhältnisse wesentlich anders. Wir haben hinreichenden Grund, das Karotin als einen ungesättigten Kohlenwasserstoff von der Formel $\text{C}_{26}\text{H}_{38}$ aufzufassen (ARNAUD 1886, KOHL 1902). Bis zum Jahre 1875 waren gefärbte Kohlenwasserstoffe gänzlich unbekannt. Das von DE LA HARPE und VAN DORP sowie später von GRAEBE (1892) hergestellte Dibiphenylenäthen war der erste rote Kohlenwasserstoff, zu ihm gesellte sich 1886 das Karotin als zweiter und 1900 das Fulven THIELE's als dritter hinzu. Alle bis dahin als chromophore Gruppen erkannten Atomverkettungen konnten nun beim Fulven ebensowenig wie beim Karotin in Frage kommen. Das Fulven hat die Formel $\text{C}_5\text{H}_4 \cdot \text{CH}_2$ und die Konstitution:



Es scheinen also die drei Doppelbindungen in der ringförmigen Anordnung der Kohlenstoffatome zu sein, welche die Färbung mit sich bringen und da im Dibiphenylenäthen derselbe Kohlenstoff-fünfering zweimal auftritt, wird man ihn auch im Karotin vermuten dürfen und sieht damit das Karotin mit den Substanzen in Beziehung treten, in denen der Pyrrolring am Aufbau teilnimmt, mit dem Chlorophyll, mit dem Blutfarbstoff und mit den Eiweisssubstanzen.

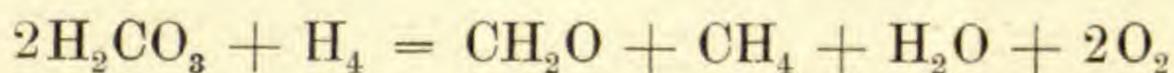
Der schwierigen Frage nach der physiologischen Funktion des Chlorophylls, des Karotins und aller Auxiliärfarbstoffe, welche bekanntlich bei den Algen hinzukommen, hat man fortgesetzt volle Aufmerksamkeit geschenkt und angestrenzte Tätigkeit gewidmet. Dem Schicksal der PRINGSHEIM'schen Lichtschirmtheorie verfielen auch diejenigen Assimilationstheorien, welche eine direkte chemische Beteiligung der Pigmentsubstanz heranzogen; als am besten fundiert hat sich weiter diejenige Theorie bewährt, welche die optischen Eigenschaften der Farbstoffe ins Auge fasst und die Pigmente als Sensibilisatoren wirken lässt. Der Vergleich mit den Sensibilisatoren der photographischen Platte ist freilich *cum grano salis* heranzuziehen, da es bei ihnen wohl auf eine Transformation der absorbierten Strahlen ankommen dürfte, im Chloroplasten dagegen wohl nur auf einen Energietransport. Bei allen Chloroplastenpigmenten, deren Lösungen bisher Fluoreszenz vermissen liessen, liegen zwingende Gründe für die Annahme einer Transformation nicht vor. Dabei erscheint es mir als Widerspruch, dass wir allgemein dem Chlorophyll die Fähigkeit zuschreiben, kurzwelliges Licht in rotes Fluoreszenzlicht umzuwandeln, während es als Sensibilisator der photographischen Platte gerade rotes Licht in kurzwelliges transformiert. Nach der Theorie ABNEY's muss sich der sensibilisierende Farbstoff selbst zersetzen, er muss also in der Pflanze fortwährend regeneriert werden. Damit stehen viele Erscheinungen in Einklang, und der herbstliche Schwund der Chloroplastenfarbstoffe dürfte Folge der ausbleibenden Regeneration sein.

Der durch die Energieeinfuhr auf Kosten der Luftkohlensäure im Stroma stattfindende synthetische Vorgang ist eine Synthese von Hexosen, die in den assimilierenden Chloroplasten erscheinende Stärke ist als Reservestoff aufzufassen. Die Stärkebildung kann ausbleiben, wenn der Prozess so geleitet wird, dass es zu einem Hexosenüberschuss nicht kommt, oder wenn aus antochthon gebildetem Zucker statt der Stärke Öleinschlüsse sich zeigen wie bei *Musa* und *Strelitzia*, bei den Diatomeen und vielen Phaeophyceen, bei *Vaucheria* usw., weshalb sich die Stärkebildung (Stärkeprobe) nicht mehr als Argument für die primäre Formierung von Kohlenhydraten in den Chloroplasten benutzen lässt. Dabei ist es gleichgültig, welche der bekannten Hexosen zuerst entstehen, da sie leicht in einander über-

gehen können, wie neben anderem aus den Arbeiten von SCHIMPER und A. MEYER hervorgeht. Die Stärkebildung in den Chloroplasten ist unabhängig von der Kohlensäureassimilation, da viele Chloroplasten, obwohl sie kräftig assimilieren, keine Stärke aus zugeleitetem Zucker zu formieren vermögen. Der Stärkebildung geht stets Zuckerbildung voraus, und nur oberhalb einer meist spezifisch verschiedenen Grenzkonzentration der in der Zelle enthaltenen Zuckerlösung tritt Stärkebildung ein. Wird diese Grenzkonzentration im Leben der Pflanze nicht erreicht, so bleibt jede Stärkebildung aus, bei den meisten Pflanzen wird sie regelmässig erreicht, und Stärkebildung erfolgt. Bleibt sie in freier Natur aus, so kann sie experimentell durch Zufuhr geeigneter und hinreichend konzentrierter Zuckerlösung stets veranlasst werden, nur bei *Allium Cepa* ergaben diesbezügliche Bemühungen bisher stets negative Resultate. Bei künstlicher Zuckerzufuhr beginnt die Stärkebildung bei einem Zuckergehalt von 0,2 pCt. Saccharose, hat ihr Optimum bei wenig über 10 pCt., nimmt bei höheren Konzentrationen ab, um bei 30 pCt. ganz zu erlöschen. Die untere Grenztemperatur schwankt dabei zwischen 2—15° C.; bei 20° steigert sich die Intensität des Vorganges. Narkose hemmt oder verhindert die Stärkebildung, Sauerstoffanwesenheit ist für sie unerlässlich. Sowohl die chlorotischen Chloroplasten, als auch die panachierter Blätter, desgleichen die Leukoplasten und Chromoplasten können durch Zuckerzufuhr zur Stärkebildung gebracht werden. Winterharte Blätter finden wir vom Dezember an stärkefrei, weil die vorhandene Stärke verzuckert und neue nicht gebildet werden kann, solange bei niedrigerer Temperatur die Zuckerkonzentration unter die Grenzkonzentration sinkt, welche letztere mit der Temperatur steigt. Dass junge Blätter noch keine Stärke speichern, dürfte damit zusammenhängen, dass für sie die Lage der Zuckergrenzkonzentration eine andere ist, als für ältere Blätter.

Zahlreiche Hypothesen sind im Laufe der Zeit aufgestellt worden, den Weg zu kennzeichnen, auf welchem die Hexosen aus Kohlensäure und Wasser entstehen. Überblickt man die Fülle von Einzeluntersuchungen, so kommt man zur Überzeugung, dass die mehr oder minder modifizierte BAEYER'sche Formaldehydhypothese noch immer die meisten Anhänger zählt. Während die Einen den Vorgang der Kohlensäurereduktion als Ersetzung von Hydroxylgruppen durch Wasserstoffatome unter direkter Formaldehydbildung auffassen, etwa der Gleichung $\text{OHCOOH} + 4\text{H} = \text{CH}_2\text{O} + 2\text{H}_2\text{O}$ entsprechend, halten Andere auf Grund der Beobachtungen von LIEBEN (1895), LOSANITSCH und JOVITSCHITSCH (1897) und A. die intermediäre Bildung von Ameisensäure für wahrscheinlicher. Dem beobachteten Auftreten von Wasserstoffsperoxyd im assimilierenden Blatte strebte

A. BACH (1893, 1894, 1898), sichtlich im Verfolg des ERLENMEYER-schen Gedankenganges, durch seine Auffassung gerecht zu werden, nach der sich neben Formaldehyd Perkohlsäure und Wasserstoff-superoxyd bilden, welchem letzteren der entweichende Sauerstoff entstammt, wogegen POLLACCI, wohl der enragierteste Verteidiger der Formaldehydhypothese, den bei der Assimilation im Blatte auftretenden kleinen Mengen von Methan und Wasserstoff Rechnung zu tragen sucht, indem er den Prozess nach der Gleichung



verlaufen lässt. Dass im assimilierenden Blatt Aldehyde entstehen und dass es sich häufig um Formaldehyd handeln dürfte, ist nicht mehr anzuzweifeln. Der Aldehyd ist vorhanden, wenn das Blatt be-lichtet war, fehlt nach Verdunkelung oder Kohlensäureentzug; chloro-phyllfreie Organe sind frei davon. Der Formaldehyd lässt sich leicht zu i-Fruktose (Akrose) kondensieren (BUTLEROW, LOEW, TOLLENS, E. FISCHER und PASSMORE), er wird, wenn auch ein Gift für die Pflanze, doch in hinreichender Verdünnung vertragen (TRÉBOUX 1903), und einzelne seiner Derivate (oxymethylsulfosaures Natron, Methylal) gestattet bei Kohlensäureabschluss im Lichte Stärkebildung (LOEW und BOKORNY 1889—1892), ja BOUILHAC (1902) (BOUILHAC und GIRSTINIANI 1903) berichtet sogar über Versuche, welche zeigen, dass einzelne Pflanzen in Formaldehydkulturen besser gedeihen als sonst. Das sind der Hypothese günstige Momente. Nun muss aber betont werden, dass viele der eben genannten Beobachtungen dringend der Bestätigung bedürfen, dass man wird danach streben müssen, den Formaldehyd in Substanz zu fassen und quantitativ zu bestimmen, und dass von ihm dann immer noch dasselbe gelten könnte wie von den anderen meist in kleinen Mengen gefundenen Stoffen (Methan, Wasserstoff, Wasserstoffsuperoxyd usw.), dass sie nämlich ander-weitigen Stoffwechselfvorgängen ihre Entstehung verdanken können (REINKE und CURTIUS 1897 usw.), welche im günstigsten Falle mit dem Assimilationsprozesse zusammenhängen. In dem regen Bestreben, dieses wichtigste aller biochemischen Probleme seiner Lösung entgegenzuführen, hat man begreiflicherweise auch die Gangbarkeit vieler anderer Wege untersucht; man ist dem Gedanken näher ge-treten, ob nicht die Kohlensäure selbst mit Reduktionsprodukten zur Bildung organischer Verbindungen in Reaktion treten könne, man hat die Frage aufgeworfen (VAN T'HOFF), ob nicht die Zymase bei Zufuhr von Lichtenergie aus Kohlensäure und Alkohol die Zucker-synthese bewerkstelligen könne, man hat endlich die Erregung elek-trischer Veränderungen im assimilierenden Blatt durch das Licht (WALLER 1900—1903) zur Erklärung herangezogen. Ich verzichte darauf, weitere von den zahlreichen Möglichkeiten in bezug auf die

Verarbeitung der Kohlensäure durch die autotrophe Pflanze anzuführen. Es wird in nächster Zukunft eine der gemeinsamen, der wichtigsten und dankenswerten Aufgaben der Chemie und Physiologie sein, den Schleier zu lüften, der, wie Sie gesehen, noch immer diesen imposantesten aller endothermischen Prozesse in der Natur verhüllt.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft](#)

Jahr/Year: 1906

Band/Volume: [24](#)

Autor(en)/Author(s): Kohl Friedrich Georg

Artikel/Article: [Kohlensäure-Assimilation und Chlorophyllfunktion. 1039-1054](#)