

Biologisches Zentralblatt

Begründet von J. Rosenthal

Herausgabe und Redaktion:

Geh. Reg.-Rat Prof. Dr. C. Correns

Prof. Dr. R. Goldschmidt und Prof. Dr. O. Warburg

in Berlin

Verlag von Georg Thieme in Leipzig

Anzeigen-Annahme: Hans Pusch, Berlin SW. 48, Wilhelmstr. 28

42. Band. August/September 1922.

Nr. 8 u. 9

ausgegeben am 15. August 1922

Der jährl. Abonnementspreis (12 Hefte) beträgt innerhalb Deutschlands 120 Mk.
Zu beziehen durch alle Buchhandlungen und Postanstalten.

Den Herren Mitarbeitern stehen von ihren Beiträgen 30 Sonderabdrucke kostenlos zur Verfügung; weitere Abzüge werden gegen Erstattung der Herstellungskosten geliefert.

H. Lundegårdh, Zur Physiologie und Ökologie der Kohlensäureassimilation. Mit 9 Abb. S. 337.

F. Roch, Beitrag zur Physiologie der Flugmuskulatur der Insekten. Mit 2 Abb. S. 359.

M. Hartmann, Über den dauernden Ersatz der ungeschlechtlichen Fortpflanzung durch fortgesetzte Regenerationen. S. 364.

F. Süffert, Zur Morphologie und Optik der Schmetterlingsschuppen. S. 382.

P. Schulze, Über Beziehungen zwischen pflanzlichen und tierischen Skelettsubstanzen und über Chitinreaktionen. S. 388.

M. Popoff, Über die Stimulierung der Zellfunktionen. S. 395.

Kurse über exotische Pathologie und medizinische Parasitologie. S. 399.

Kurschreiben zur Bewerbung um ein Stipendium der Mochizuki-Stiftung bei der Kaiser-Wilhelm-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften. S. 400.

Zur Physiologie und Ökologie der Kohlensäureassimilation.

Von Henrik Lundegårdh.

(Mitteilungen aus der Ökologischen Station auf Hallands Väderö. Nr. 8.)

Mit 9 Abbildungen.

Weil die Kohlensäurekonzentration den zentralen Prozeß im Stoffwechsel der grünen Pflanzen vorstellt, ist es für die Ökologie sehr wichtig, die äußeren und inneren Bedingungen kennen zu lernen, die diesen Prozeß bestimmen. Namentlich in dem letzten Dezennium sind eine Reihe wertvoller Arbeiten erschienen, von Blackman und seinen Schülern, Willstätter und Stoll, O. Warburg u. a., die unsere Kenntnisse auf diesem Punkt vertieft haben. Wir wissen also, daß der Assimilationsvorgang von folgenden Faktoren abhängig ist:

1. Die Wellenlänge und Intensität des Lichts.
2. Die Kohlensäurekonzentration.
3. Die Wasserzufuhr.
4. Der Chlorophyllgehalt der Chromatophoren.

5. Ein Protoplasmafaktor (Willstätters „Assimilationsenzym“).
6. Die Temperatur.
7. Der allgemeine Lebenszustand der Zelle (z. B. Atmung).

Alle diese Faktoren spielen immer mit hinein und sie bedingen die jeweilige Geschwindigkeit des Assimilationsprozesses. Bei experimentellen Untersuchungen über den Einfluß der einzelnen Faktoren soll man darauf achten, daß die übrigen Faktoren konstant sind. Will man z. B. die Abhängigkeit der Assimilation von der Lichtintensität studieren, so sind die Faktoren 2—7 konstant zu halten, aber sehr wichtig ist außerdem, daß die Faktoren möglichst optimal sind, daß z. B. die Kohlensäure in Überschuß vorhanden ist. Denn sonst kommt man bei immer erhöhter Lichtintensität bald zu einem Punkt, wo die Kohlensäurezufuhr nicht mehr ausreicht, um die Assimilation in die Höhe zu treiben, wo also die Kohlensäure statt des Lichts der bestimmende Faktor wird. In der Wirklichkeit ist es nun sehr schwierig, alle die nicht variierten Faktoren optimal zu halten, denn der Experimentator hat es nicht in seiner Hand, die Chlorophyllmenge und den Protoplasmafaktor, d. h. die intrazellulären Faktoren, beliebig zu beeinflussen. Deshalb ist es nicht möglich, die Assimilationskurven in ihrer ganzen Ausstreckung rein zu bekommen. Nur bei den niedrigen Intensitäten des variierten Faktors bekommt man das einfache Abhängigkeitsverhältnis zu sehen. Bei den höheren Intensitäten macht sich immer die begrenzende Wirkung irgendeines anderen Faktors geltend. Die Assimilationskurven haben deshalb immer einen asymptotischen Verlauf.

Der untere Teil der Kurven zeigt einen fast geradlinigen Verlauf, d. h. es herrscht hier fast Proportionalität zwischen der Stärke des variierten Faktors und der Geschwindigkeit der Kohlensäurezersetzung. Dies ist für Licht und Kohlensäure nachgewiesen (s. z. B. Brown und Escombe 1902, Warburg 1919, H. Lundegårdh 1921). Betreffs der Gesamtform der Kurven, so ist diese ziemlich wechselnd, was nicht allein auf methodische Unterschiede zurückgeführt werden kann. Die Kurven der Schattenpflanzen gehören in eine besondere Gruppe, wie weiter unten ausführlich dargelegt wird. Die übrigen bisher in der Literatur ermittelten Kurven haben einen mehr oder weniger logarithmischen Verlauf, ohne daß es möglich ist, sie unter bestimmte Formeln zu bringen. Dies beruht sicher darauf, daß die Zahl der Faktoren sehr groß ist und daß die Faktoren je nach der Geschwindigkeit der Umsetzung verschieden stark einwirken.

Es ist hier nicht der Ort, auf eine nähere Analyse der Assimilationskurven einzugehen oder die bisher erreichten Befunde über die Physiologie der Assimilation ausführlich zu referieren. Namentlich Willstätter und Stoll (1918) und O. Warburg (1919, 1920, 1921) haben wichtige Beiträge zur Theorie der Assimilation geliefert. Nur eine theoretische Sache sei hier etwas näher beleuchtet, namentlich weil sie für die folgenden ökologischen Überlegungen ein großes Gewicht haben. Sie betrifft die Auffassung des „begrenzenden Faktors“.

Dieser Begriff wurde bekanntlich durch Blackman (1905) in die Lehre von der Assimilation eingeführt. Er und seine Schüler (s. Matthaei 1905, Blackman und Smith 1911) glaubten experimentell die Tatsache festgestellt zu haben, daß die Assimilationskurve in jedem Punkt ausschließlich von demjenigen Faktor bestimmt wird, der in Minimum vorhanden ist. War z. B. die Kohlensäure in einer

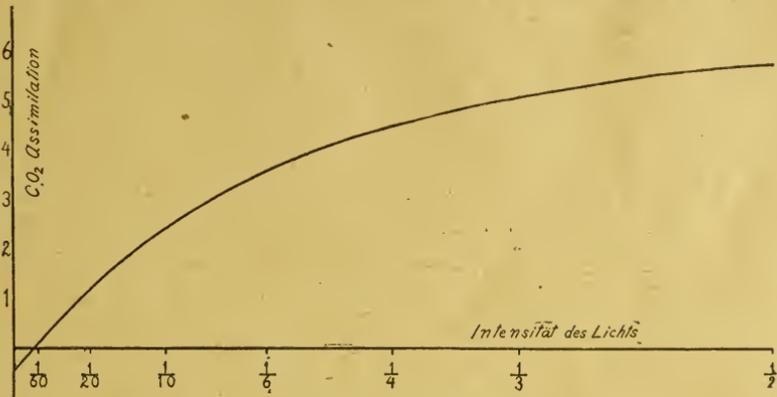


Abb. 1. Assimilationskurve von *Nasturtium palustre*. Die Kurve wiedergibt die direkt beobachtete CO₂-Absorption, bezw. CO₂-Abgabe, also auch den Einfluß der Atmung auf den Gasaustausch.

bestimmten niedrigen Konzentration vorhanden, so stieg die Assimilation bei erhöhter Lichtmenge bis zu einem gewissen Punkt, wo die Kurve plötzlich in eine mit der Abszisse parallelen Linie überging. Eine weitere Steigerung der Lichtintensität brachte keine weitere Erhöhung der Assimilationsintensität mit.

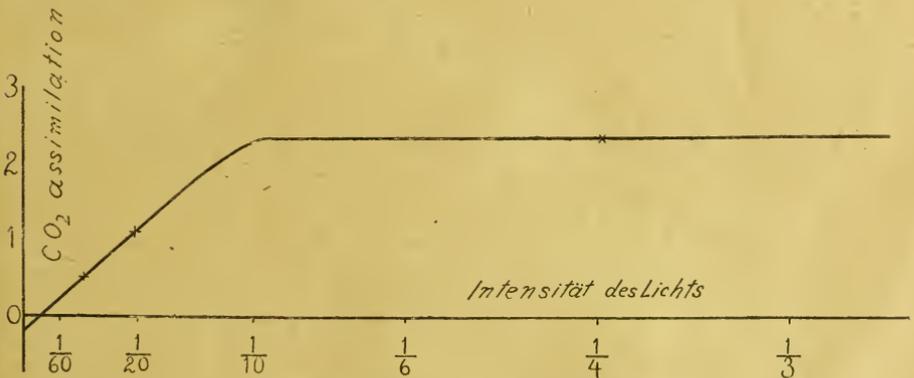


Abb. 2. Assimilationskurve von *Oxalis acetosella*.

Diese Auffassung ist nun, wie ich (1921) zeigen konnte, nicht richtig. Ich ermittelte die Assimilationskurven von einigen Schattenpflanzen (*Oxalis acetosella*, *Stellaria nemorum* u. a.) bei variiertem Lichtintensität und variiertem Kohlensäurekonzentration der Luft und fand, daß die Assimilation in jedem Punkt der Kurve von beiden Faktoren

bestimmt wird. Wird z. B. die Kohlensäurekonzentration konstant und ziemlich niedrig gehalten, so bekommt man bei Variation der Lichtintensität eine Kurve von der üblichen Form. In jedem Punkt dieser Kurve kann man durch Erhöhung der Kohlensäurekonzentration auch eine Erhöhung der Assimilationsintensität hervorrufen. In Abb. 2 u. 3 sind die Kurven aus einer Versuchsserie mit *Oxalis acetosella* wiedergegeben. In Abb. 3 wurde der Kohlensäuregehalt normal gehalten und die Lichtintensität wurde von Dunkelheit bis $\frac{1}{3}$ des vollen Tageslichts variiert. Bei den Lichtintensitäten $\frac{1}{40}$, $\frac{1}{20}$ und $\frac{1}{4}$ des Tageslichts, entsprechend den Punkten 1, 2, 3 der Lichtkurve, wurden Versuche mit variierender Kohlensäurekonzentration gemacht. Wie Abb. 3 zeigt, bekommt man hierbei ein System von Kurven, die mit steigender Lichtintensität immer steiler laufen. Um so stärker der eine Faktor ist, um so günstiger wirkt also auch der andere. Bei niedrigen Lichtmengen

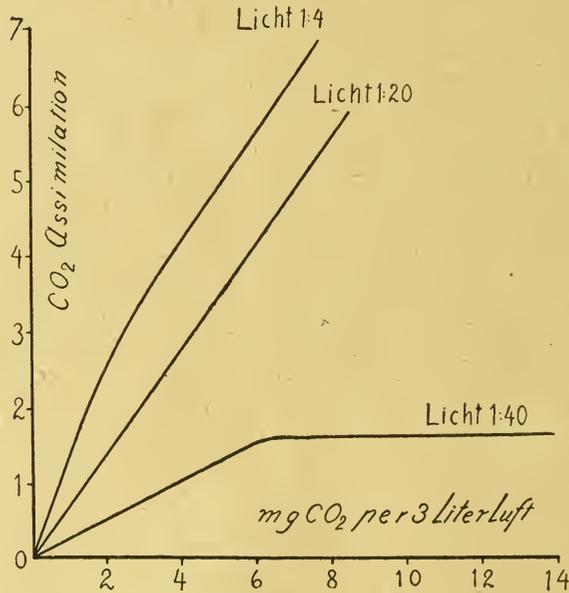


Abb. 3. Assimilationskurven von *Oxalis acetosella*.

und Kohlensäuremengen ist die Assimilation den beiden Faktoren annähernd proportional. Bei hoher Lichtmenge und niedriger Kohlensäurekonzentration hat die letztere eine relativ viel bedeutendere Wirkung, sie ist also stärker „begrenzend“. Bei hoher Kohlensäurekonzentration und niedriger Lichtmenge wirkt wiederum diese stärker begrenzend. Ökologisch betrachtet: Bei hoher Lichtintensität ist die Assimilation empfindlicher gegen Schwankungen der Kohlensäurekonzentration als gegen Lichtveränderungen. Der umgekehrte Fall, hohe Kohlensäurekonzentration und niedrige Lichtmenge kommt, wie wir sehen werden, ausnahmsweise in der Natur vor. Die Pflanzen sind in diesem Fall sehr abhängig von Veränderungen in der Lichtintensität. In der

Regel ist aber die Kohlensäurekonzentration in der Natur im Minimum, deshalb reagiert bei den Schattenpflanzen die Assimilation in etwa gleichem Grad auf Veränderungen des Lichts und der Kohlensäurekonzentration.

Meine erwähnte Untersuchung umfaßte nur die beiden Faktoren Licht und Kohlensäure¹⁾. Höchstwahrscheinlich gilt die aufgefundene Gesetzmäßigkeit auch für die anderen Faktoren, z. B. die Chlorophyllmenge und den Protoplasmfaktor. Durch die Arbeiten von Lubimenko (1905, 1908), Plester (1912), Willstätter (1918) wissen wir, daß die Assimilationsintensität von der Chlorophyllmenge abhängig ist. Neuerdings zeigte Stälfelt (1922, S. 257), daß bei *Pinus silvestris* und *Picea excelsa* die Assimilation der Sonnen- und Schattenadeln spezifische Unterschiede zeigt, die mit entsprechenden Verschiedenheiten im Chlorophyllgehalt zusammenzuhängen scheinen.

Aus Stälfelts Kurven (1922, Abb. 13) bekommt man folgende Werte der Assimilationsintensität bei $\frac{1}{2}$ Licht, neben denen die Chlorophyllwerte angegeben sind (alles auf g Frischgewicht berechnet).

1) Nach Abschluß des Manuskriptes erschien eine Arbeit von R. Harder (Kritische Versuche zu Blackmans Theorie der „begrenzenden Faktoren“ bei der Kohlensäureassimilation, Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 60, H. 4, 1921), die eine volle Bestätigung meiner Befunde bringt. Harder hat mit einer Wasserpflanze (*Fontinalis*) gearbeitet. Er zitiert meine frühere Untersuchung auf eine Art, die ich nicht gänzlich unerwidert lassen kann. Er meint (S. 535), daß ich „nur in beschränktem Umfange und im Nebenzweck“ die Sache untersucht habe. An einer anderen Stelle sagt er: „die Lundegårdhschen Werte, an denen ursprünglich ganz andere Dinge gezeigt werden sollen, zu denen eine weniger große Exaktheit erforderlich ist, weisen außerordentlich hohe Schwankungen auf“ (S. 552). Hierzu bemerke ich folgendes: Der Hauptgrund meiner Untersuchung war die Ermittlung der Assimilationskurven von Sonnen- und Schattenpflanzen. Hierbei entdeckte ich das erwähnte Verhalten der Faktoren. Die Frage ist in mehreren Versuchsreihen eingehend verfolgt. Daß die Ergebnisse sodann ökologisch ausgenutzt werden, kann wohl nicht ihren Wert verringern. Wie wenig die Entdeckung der gegenseitigen Wirkung der Faktoren „Nebenzweck“ war, erhellt daraus, daß die Auffassung der Lebensbedingungen der Schattenpflanzen eben durch sie ausgestaltet wird. — Betreffs der Angriffe, die Harder gegen meine Versuchsmethodik richtet, möchte ich nur bemerken, daß er selbst eine im Prinzip ganz ähnliche Methode benutzt (nämlich eine geschlossene Assimilationskammer, deren CO₂-Gehalt nach dem Versuch bestimmt wird). Meine Methode der CO₂-Bestimmung ist exakter als die bisher bekannten Methoden (siehe auch Lundegårdh 1922a): Betreffs der Schwankungen der Einzelwerte, auf die ich selbst (1921) mehrmals hingewiesen habe, ist zu bemerken, daß sie ganz auf dem Material beruhen, nicht auf der Methodik. Wer mit höheren Pflanzen Assimilationsversuche macht, weiß, daß das Material viel empfindlicher als z. B. Algen und Moose ist. Störungen sind unvermeidlich, namentlich wenn man im Grenzgebiet zweier Faktoren (z. B. Licht und Kohlensäure) arbeitet, dies geht ja auch aus allen früheren Arbeiten hervor. Daß ich trotzdem aus meinem Material die richtigen Schlußfolgerungen ziehen konnte, betrachte ich als besonders wertvoll, denn bei den höheren Pflanzen kommen anatomisch-physiologische Faktoren hinzu, die die Form der Assimilationskurven beeinflussen, wie dies unten näher aufgezeigt wird. Aus diesem Grunde ist auch Harders Auffassung über die Bedeutung der sogen. „Knicks“ der Lichtkurven einseitig und zum Teil falsch. Ein recht scharfes Abbiegen der Kurve tritt z. B. bei Schattenpflanzen auf Grund des anatomischen Faktors auf und er beweist nichts weder für noch gegen Blackmans Auffassung.

	Assimilation	Chlorophyll (relativ)
<i>Picea excelsa</i> (Sonnen-)	0,88	1,0
„ „ (Schatten-)	1,62	1,5
<i>Pinus silvestris</i> (Sonnen-)	1,80	1,8
„ „ (Schatten-)	2,06	2,0

Bei anderen Lichtintensitäten sind allerdings die Assimilationswerte relativ andere. Man findet aber einen recht deutlichen Parallelismus mit den Chlorophyllwerten.

Auch bei den von mir untersuchten Schattenpflanzen besteht eine ähnliche Abhängigkeit. Die Assimilationswerte beziehen sich auf das Licht $\frac{1}{10}$ und sind nebst den Chlorophyllwerten (s. unten Tab. III) auf 50 cm² Blattfläche berechnet.

	Assimilation	Chlorophyll (relativ)
<i>Stellaria nemorum</i>	1,6	0,88
<i>Oxalis acetosella</i>	2,3	1,32

Hier besteht fast völlige Proportionalität, denn $\frac{1,6}{2,3} = 0,666$ und

$$\frac{0,88}{1,32} = 0,696.$$

Das Chlorophyll verhält sich als Faktor also ähnlich wie das Licht und die Kohlensäure und die vorliegenden Tatsachen sprechen dafür, daß die Chlorophyllkonzentration in der Natur nicht optimal ist, sondern wie die Kohlensäure eine partiell begrenzende Tätigkeit entfaltet. Sonst würde man ja keine so erhebliche Abhängigkeit der Assimilation von der Chlorophyllmenge finden. Die gegebenen Beispiele deuten darauf hin, daß sogar bei den Schattenpflanzen die Chlorophyllmenge nicht in Überschuß gegenüber den anderen Faktoren vorhanden ist, wie man dies früher geglaubt hat. Ganz zweifellos im Minimum befindet sich das Chlorophyll bei den von Willstätter und Stoll (1918, S. 143 ff.) untersuchten *Chlorina*-Formen. Auch die Nadeln von *Pinus* und *Picea* sollen nach Stålfelt (1922) weniger Chlorophyll als grüne Pflanzen im allgemeinen enthalten. Allerdings weiß man noch nichts über die Chlorophyllkonzentration in den Chromatophoren, was doch das Entscheidende ist. Die Chlorophyllmenge wurde bisher immer auf das Frischgewicht des gesamten Zellmaterials bezogen. Ferner bauen alle Vergleiche auf verschiedene Spezies, was selbstverständlich eine Unsicherheit mitbringt, da doch hierbei die anderen inneren Faktoren nicht a priori als konstant betrachtet werden können. Hier müssen weitere Untersuchungen einsetzen.

Dieser kurze Überblick über das Zusammenwirken der Assimilationsfaktoren hatte nur den Zweck, die Aufmerksamkeit auf die hieraus sich ergebenden wichtigen Probleme zu lenken. Ein reiches Feld für neue physiologische Untersuchungen öffnet sich hier. Im folgenden möchte ich etwas eingehender die Anwendung der theoretischen Ergebnisse auf die Ökologie der Schattenpflanzen aufzeigen. Wir werden

hierbei finden, daß außerdem noch anatomisch-physiologische Faktoren hinzukommen, die die Assimilation beeinflussen.

Die Assimilationskurven von Sonnen- und Schattenblättern haben ein wesentlich verschiedenes Aussehen (s. Boysen-Jensen 1918, Stålfelt 1920, Lundegårdh 1921, S. 55 ff.). Falls man die Assimilationsintensität einer Sonnenpflanze bei verschiedenen Lichtintensitäten untersucht, so bekommt man eine Kurve von logarithmischem Typus (Abb. 1). Die entsprechende Kurve einer Schattenpflanze zeigt anfangs eine Steigung, um später ziemlich schnell in eine mit der Abszisse parallele Linie überzugehen (Abb. 2). Der Verlauf der Sonnenblattkurve erklärt sich (siehe oben) aus der bei steigender Assimilation immer mehr hervortretenden begrenzenden Wirkung der Kohlensäurekonzentration²⁾. Bei dem Schattenblatt muß man theoretisch ähnliche Verhältnisse voraussetzen, hier kommt aber außerdem ein Faktor hinzu, der die begrenzende Wirkung der Kohlensäure verschärft. Es ist ziemlich unwahrscheinlich, daß der Assimilationsmechanismus bei den Schattenblättern anders eingerichtet wäre als bei den Sonnenblättern. Dagegen ist es bekannt, daß anatomische Unterschiede vorliegen und man hat dann zu untersuchen, ob diese Unterschiede die Kohlensäurezufuhr zu den Chloroplasten beeinflussen könnten. Ich habe in dieser Hinsicht die Blätter von der Sonnenpflanze *Nasturtium palustre* und die Schattenblätter von *Oxalis acetosella* und *Melandrium rubrum* einer eingehenden Untersuchung unterworfen. Die Assimilationskurven dieser Pflanzen hatte ich früher (1921) ermittelt.

Die Kohlensäure der Luft hat einen ziemlich komplizierten Weg zurückzulegen, ehe sie zu den Chloroplasten kommt. Sie muß die Spaltöffnungen passieren, dann die Interzellularen, die Zellwand und die äußere Grenzschicht des Zytoplasmas. Wir wollen also zuerst untersuchen, ob die Spaltöffnungen und das Interzellularsystem bei den Schattenpflanzen der Passage der Kohlensäure größere Hindernisse in den Weg stellen als bei den Sonnenpflanzen.

Das Blatt von *Nasturtium palustre* besitzt ein doppeltes Palisadenparenchym und ein verhältnismäßig unentwickeltes Schwammparenchym. Die untersuchten Exemplare wuchsen nämlich am Meeresufer und sind deshalb etwas sukkulent. Spaltöffnungen kommen in gleicher Zahl auf beiden Seiten vor. Sie sind klein und haben eine ovale Form. Etwa die Hälfte sind verkümmert und funktionslos.

Das Blatt von *Nasturtium palustre* besitzt ein doppeltes Palisadenwickeltes Palisadenparenchym und ein lockeres, mächtig entwickeltes Schwammparenchym (s. Abb. 4), das aus fast isodiametrischen Zellen besteht. Spaltöffnungen kommen nur auf der Unterseite vor. Sie haben eine schmal elliptische Gestalt.

Das Blatt von *Oxalis acetosella* ist von ausgeprägtem Schattentypus (s. Stahl 1885). Die Epidermis ist von sehr großen Zellen aufgebaut

2) Schon hieraus läßt sich ein Beweis für das Ineinandergreifen der Faktoren ableiten (man vgl. O. Warburg 1919).

und funktioniert offenbar als Wasserreservoir. Das Mesophyll besteht nur aus zwei Zellschichten, die Palisadenschicht hat konische Zellen, die andere Schicht besteht aus netzförmig verbundenen verzweigten

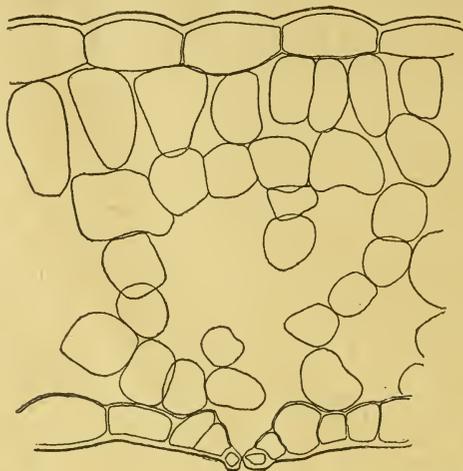


Abb. 4. Querschnitt durch ein Blatt von *Melandrium rubrum*.

Zellen, die große Interzellularräume umfassen (s. Abb. 5, 6). Spaltöffnungen kommen nur auf der Unterseite vor, in etwa derselben Anzahl wie bei *Melandrium*.

In folgender Tabelle ist die Zahl und Dimension der Spaltöffnungen angegeben. Die Zahlen sind Mittelwerte aus mehreren Messungen.

Tabelle I.

Pflanze	Zahl der Spaltöffnungen ³⁾		Dimensionen ⁴⁾
	Oberseite	Unterseite	
<i>Nasturtium palustre</i>	29	29	3 × 6,5
<i>Melandrium rubrum</i>	0	10	6 × 16
<i>Oxalis acetosella</i>	0	11	5 × 20

Die Spaltöffnungen sind bei den Schattenpflanzen wie bei der Sonnenpflanze im Licht geöffnet, auch wenn dieses sehr hell ist (vgl. Lundegårdh 1921, S. 81). Ihre Bewegungen sind also nicht für die Depression der Assimilationskurve bei höheren Lichtmengen verantwortlich.

Was die Zahl der Spaltöffnungen betrifft, so ist diese bei *Nasturtium* fast dreimal so groß als bei den Schattenpflanzen. Im Gegenteil ist die Öffnungsära bei den letzteren mehr als dreimal so groß als bei *Nasturtium*⁵⁾. Die Schattenpflanzen haben auch ein geräumigeres Inter-

3) Im Gesichtsfeld des Mikroskops (Obj. Zeiß 3, Ok. 2).

4) In Mikrometerstrichen (große und kleine Achse der elliptischen Öffnungsära).

5) Nach Brown und Escombe (1900) ist die Diffusionsgeschwindigkeit proportionell dem Radius der Öffnungsära. Der Einfluß der Zahl der Stomata ist weniger klar. Auch spielt ja die Form und Größe des Blattes eine Rolle für den Diffusionsvorgang, ferner die Luftbewegung, Temperatur usw., d. h. eine Reihe von Faktoren, die man noch nicht imstande ist, klar zu überblicken (vgl. Sierp und Noack 1922; hier die Literatur).

zellularsystem und sind sehr dünn, der Weg von den Spaltöffnungen der Unterseite zu den assimilierenden Zellen der Oberseite ist also ziemlich kurz, was wohl den Besitz von Spaltöffnungen auf der Oberseite bei *Nasturtium* kompensiert. Auch wenn es zurzeit nicht möglich ist, eine exakte Berechnung des Diffusionswiderstandes in den verschie-

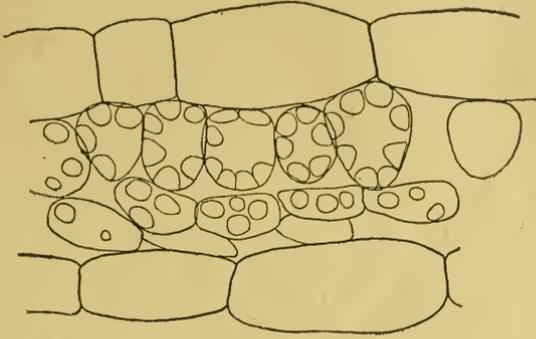


Abb. 5. Querschnitt durch ein Blatt von *Oxalis acetosella*.

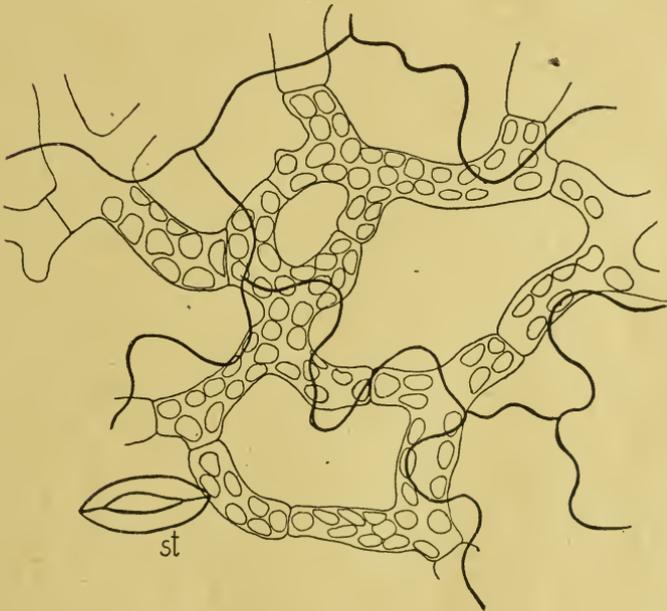


Abb. 6. Flächenschnitt durch ein Blatt von *Oxalis acetosella* (Unterseite).

denen Blättern durchzuführen, so geben jedoch die anatomischen Verhältnisse keinen Anhaltspunkt für die Annahme, daß bei den Schattenblättern die Kohlensäurezufuhr unzureichend wäre. Wie Brown und Escombe zeigten, ist die Durchlüftung des Blattes im allgemeinen als sehr gut zu betrachten. Die Spaltöffnungen gestatten eine fast ungehinderte Diffusion.

Wir gehen nunmehr zum zellulären Stoffaustausch über. Der Durchtritt der Kohlensäure durch die Zellwand und die Hautschicht des Protoplasmas ist ein kompliziertes Adsorptions- und Lösungsphänomen, über deren wahre Natur wir noch sehr wenig wissen. Wie dem auch sei, so ist natürlich die in der Zeiteinheit hereindiffundierte Kohlensäuremenge und die herausdiffundierte Sauerstoffmenge proportional der Zellfläche (f)⁶⁾. Über die Intensität der Assimilation entscheidet wiederum die Masse (m) der Chlorophyllkörper. Der Quotient $\frac{f}{m}$ spielt deshalb eine wichtige Rolle für den Stoffumsatz. Bei großem Wert des Quotienten, also wenn f groß ist im Verhältnis zu m , dürfte f keine Rolle als begrenzender Faktor spielen. Die Assimilationsgeschwindigkeit wird in diesem Fall von der Kohlensäurekonzentration der Interzellularluft bedingt. Bei kleinem Wert des Quotienten muß aber die Größe von f sehr bedeutungsvoll sein und sie wird bei steigender Assimilationsintensität schließlich die Rolle eines absolut begrenzenden Faktors spielen, hierbei natürlich vorausgesetzt, daß die Kohlensäurekonzentration der Luft konstant ist.

Da die Permeabilitätskonstante der Kohlensäure unbekannt ist, so kann man nicht rechnerisch bestimmen, bei welcher Minimumgröße von $\frac{f}{m}$ die begrenzende Wirkung von f in Tätigkeit tritt. Wir müssen uns darauf beschränken, aufzuzeigen, daß der Quotient tatsächlich bei den Schattenpflanzen einen viel kleineren Wert hat als bei den Sonnenpflanzen. In folgender Tabelle sind die betreffenden Werte aufgeführt. Die Messungen beziehen sich auf Palisadenzellen und jede Ziffer ist der Mittelwert aus einer größeren Reihe von Einzelbestimmungen.

Tabelle II.

Pflanze	Zell-		Chloroplasten				$\frac{f}{m}$
	Volumen ⁷⁾	Fläche ⁷⁾	Zahl	Dia- meter	Fläche	Total- volumen	
<i>Nasturtium palustre</i>	25 000	5140	35	4,3	58	1460	3,52
<i>Melandrium rubrum</i>	56 000	7080	27	7,0	153,8	4860	1,46
<i>Oxalis acetosella</i>	8 000	1934	19	6,75	136,8	3000	0,65

6) Für den intrazellulären Diffusionsvorgang dürfte Ficks Gesetz gelten, die Diffusionsgeschwindigkeit ist also der Zellfläche und dem Konzentrationsgefälle proportional. Die Durchtrittsgeschwindigkeit eines Stoffes durch die Zell- und Plasmahaut ist proportional der Zellfläche und dem Permeabilitätskonstanten.

7) Die Dimensionen sind in Mikrometerstriche angegeben.

8) Wegen der meistens unregelmäßigen Form der Zellen war es nur möglich, das Volumen und die Fläche approximativ zu bestimmen. Der Fehler dürfte sich aber überall innerhalb derselben Grenzen halten.

Aus der Tabelle geht hervor, daß bei der typischen Schattenpflanze *Oxalis acetosella* $\frac{f}{m}$ fünfmal kleiner als bei der Sonnenpflanze *Nasturtium* ist. Auch bei *Melandrium* ist der Quotient klein. Da nun die Kohlensäurekonzentration der Luft relativ niedrig ist und, wie die Assimilationskurven lehren, bei höheren Lichtmengen immer eine stark begrenzende Wirkung ausübt, so ist es wahrscheinlich, daß der Quotient $\frac{f}{m}$ einen großen Einfluß hat. Bei den Sonnenpflanzen ist er sicher noch hinreichend groß. Bei den Schattenpflanzen ist es dagegen zum mindesten sehr wahrscheinlich, daß die auffallende Depression der Kurve bei hohen Assimilationsintensitäten auf der begrenzenden Wirkung des Quotienten $\frac{f}{m}$ beruht.

In derselben Richtung wie der Quotient $\frac{f}{m}$ wirkt bei den Schattenpflanzen das Verhältnis Fläche: Masse der Chloroplasten. Vorteilhaft für den Gasaustausch sind selbstverständlich kleine Chloroplasten. Aus Tabelle II finden wir auch in dieser Hinsicht *Nasturtium* begünstigt: Seine Chloroplasten sind beträchtlich kleiner als diejenigen der Schattenpflanzen. Die totale Oberfläche der *Nasturtium*-Chloroplasten ist deshalb fast ebenso groß wie die Totalfläche der *Oxalis*-Chloroplasten, obwohl die letzteren ein doppelt so großes Totalvolumen haben.

Die anatomischen und zytologischen Eigenschaften der Schattenblätter haben also den Nachteil, daß der Gasaustausch der Chloroplasten erschwert ist. Andererseits bietet aber der Schattenblatttypus gewisse Vorteile. Das Schattenblatt ist in der Regel bedeutend dünner als das Sonnenblatt, wodurch die Chloroplasten über eine größere Fläche zerstreut sind. Außerdem ist das Schattenblatt meistens reicher an Chlorophyll. Schon oben wurden einige frühere Belege auf diese Tatsache zitiert. Ich habe mit der von Willstätter und Stoll (1918) ausgearbeiteten Methodik einige Chlorophyllbestimmungen gemacht, die in folgender Tabelle wiedergegeben sind.

Tabelle III.

Pflanze	Blattfläche per 1 g Frischgewicht	Relativer Chloro- phyllgehalt per 1 cm ²	Relativer Chloro- phyllgehalt per 1 g Frisch- gewicht
<i>Phaseolus vulgaris</i> . . .	56,7 cm ²	1,7	100
<i>Stellaria nemorum</i> . . .	119,0 „	0,88	105
<i>Oxalis acetosella</i> . . .	95,8 „	1,32	126

Von diesen Pflanzen ist *Phaseolus* eine typische Sonnenpflanze, die übrigen sind typische Schattenpflanzen. Die angeführten Zahlen lehren, daß die Schattenpflanzen per Flächeneinheit zwar einen nie-

drigeren Chlorophyllgehalt als die Sonnenpflanzen haben, auf das Frischgewicht berechnet wird aber der Chlorophyllgehalt größer. Dies beruht natürlich darauf, daß die Chloroplastenmasse der Zellen bei den Schattenpflanzen größer ist (vgl. Tabelle II) und daß die mechanischen Gewebe schwächer entwickelt sind.

Der Chlorophyllfaktor ist also bei den Schattenpflanzen reichlich vorhanden. Daß hierdurch die Assimilation auch bei niedrigen Lichtintensitäten günstig beeinflußt wird, unterliegt nach dem S. 342 Gesagten keinem Zweifel. Dort wurde ja ein Parallelismus zwischen dem Chlorophyllgehalt und der Assimilation aufgezeigt. —

Unter den äußeren Bedingungen sind in erster Linie der Kohlendioxidgehalt der Luft und das Licht für das Dasein der Schattenpflanzen maßgebend.

Betreffs des Kohlendioxidgehalts habe ich nachgewiesen (1921), daß derselbe im Wald am Boden erheblich höher als auf dem Feld ist. Die Schattenpflanzen stehen deshalb im allgemeinen unter einer höheren Kohlendioxidspannung als die Sonnenpflanzen, was zweifelsohne ökologisch sehr bedeutungsvoll und in vielen Fällen für die Verbreitung der Pflanzen im Schatten ausschlaggebend ist.

Ich habe im Sommer 1921 die vergleichenden Analysen über den Kohlendioxidgehalt der Waldluft und der „freien“ Luft fortgesetzt und möchte hier die neuen Ergebnisse wiedergeben. Die Analysen erstrecken sich über etwa einen Monat (vom 26. Juni bis 27. Juli). Die Proben wurden zu verschiedenen Zeiten, jedoch immer zwischen 9 Uhr vormittags und 3 Uhr nachmittags aufgenommen. Als Analysenapparat diente der andernorts beschriebene (1922 a) Glockenapparat, der direkt im Feld eine Probe von 2,3 Liter aufsaugt. Dieser Apparat arbeitet mit einer Genauigkeit von etwa $\pm 1,0\%$, bezogen auf die Kohlendioxidkonzentration.

Die Luftproben aus dem Wald wurden von dem Niveau der Blätter von *Viola palustris* oder *Oxalis acetosella* gesogen. Der Apparat stand in einem nassen Erlenwald, etwa 50 m von dem Waldrand (vgl. Lundegårdh 1921, S. 71). Die Untervegetation bestand, außer den genannten Pflanzen, aus *Aspidium filix mas* und *Asp. spinulosum*, *Carex vesicaria*, *Peucedanum palustre*, *Circea alpina*, *Melandrium rubrum*.

Der andere Apparat stand auf einem exponierten, etwa 6 m hohen Berghügel am Meer, unweit der Ökologischen Station, in etwa 300 m Entfernung vom ersten Apparat.

Das Ergebnis bringt eine Bestätigung meiner früheren Untersuchung⁹⁾. Die Kohlendioxidkonzentration ist, ausgenommen an zwei Tagen, beträchtlich höher im Wald als am Meer. Bisweilen, wie am 8. Juli, kann sie fast doppelt so groß sein. Daß Windstille begünstigend wirkt, ersieht man aus den Differenzen an den folgenden Tagen:

9) Damals fand ich durchschnittlich höhere Werte, was zum Teil mit der größeren Niederschlagsmenge im Sommer 1921 zusammenhängen dürfte (vgl. unten).

Tabelle IV.

Datum	Windverhältnisse im Wald	Kohlensäure in mg per Liter		Differenz
		im Wald	am Meer	
26. Juni	Still	0,59	0,46	+ 0,13
27. „	Still	0,56	0,41	+ 0,15
28. „	Lüftchen	0,55	0,44	+ 0,11
29. „	Fast still	0,56	0,42	+ 0,14
30. „	Schwache Lüftchen	0,50	0,47	+ 0,03
1. Juli	„ „	0,49	0,41	+ 0,08
2. „	Still, Regen	0,59	0,42	+ 0,17
4. „	Lüftchen	0,51	0,40	+ 0,11
5. „	„	0,64	0,51	+ 0,13
8. „	Still	0,90	0,49	+ 0,41
10. „	Lüftchen	0,60	0,49	+ 0,11
11. „	„	0,61	0,47	+ 0,14
12. „	Starker Zug	0,65	—	—
15. „	Still	0,66	0,48	+ 0,18
16. „	„	0,66	0,49	+ 0,17
18. „	Schwache Lüftchen	0,56	0,51	+ 0,05
19. „	„ „	0,67	0,54	+ 0,13
20. „	Still	0,75	0,58	+ 0,17
21. „	Starker Zug (Sturm am Meer)	0,62	0,63	— 0,01
22. „	Starker Zug, Regen	0,60	0,56	+ 0,04
23. „	Schwache Lüftchen	0,75	0,54	+ 0,21
27. „	„ „	0,52	0,49	+ 0,03
29. „	„ „	0,63	0,65	— 0,02

27. 6., 2. 7., 8. 7., 15. 7., 16. 7., 20. 7. Diese Differenzen gehören zu den größten, die beobachtet wurden. Dagegen fällt das eine Minimum auf einen Sturmtag (den 21. 7.). Im allgemeinen kann aber auch recht starke Luftbewegung keinen Ausgleich zwischen den Konzentrationen am Waldboden und in der freien Luft zuwege bringen.

Die Abhängigkeit der Kohlensäurekonzentration vom Standort geht auch deutlich aus der Untersuchung der Pflanzengesellschaften außerhalb des Waldes hervor. Ich habe noch keine Gelegenheit gehabt, die Kohlensäureverhältnisse in den Wiesen zu untersuchen. Dagegen wurden die Kulturgesellschaften eingehend untersucht (s. Lundegårdh 1922 b). Ich reproduziere hier eine Kurve der täglichen Kohlensäurekonzentration in einem Kartoffelfeld auf leichtem Sandboden (Abb. 7). Die Proben wurden in 20 cm Abstand vom Boden gesogen.

Bei einem Vergleich zwischen dieser Kurve und derjenigen der freien Luft bemerkt man eine große Ähnlichkeit in der Periode 16. 7. bis 11. 8. Die Übereinstimmung der beiden Kurven ist um so bemerkenswerter, als die beiden Orte, wo die Proben aufgenommen wurden, in etwa 5 km Entfernung (hiervon 3,5 km Meer) voneinander liegen. Die täglichen Variationen in dem Kohlensäuregehalt der Luft sind also in großer Ausstreckung nicht an den Standort gebunden.

Der Standort zeichnet sich betreffs des Kartoffelfeldes durch eine durchschnittlich niedrige Kohlensäurekonzentration aus. Dies sieht man aus der Lage der Kurve im Verhältnis zur 0,50 mg-Abszisse. Die Kohlensäureproduktion des Bodens (vgl. unten) ist hier nicht ausreichend, um die Assimilation zu kompensieren. Die lokale Kohlensäureproduktion kann aber, wie die Kurve zeigt, durch Regen erhöht werden.

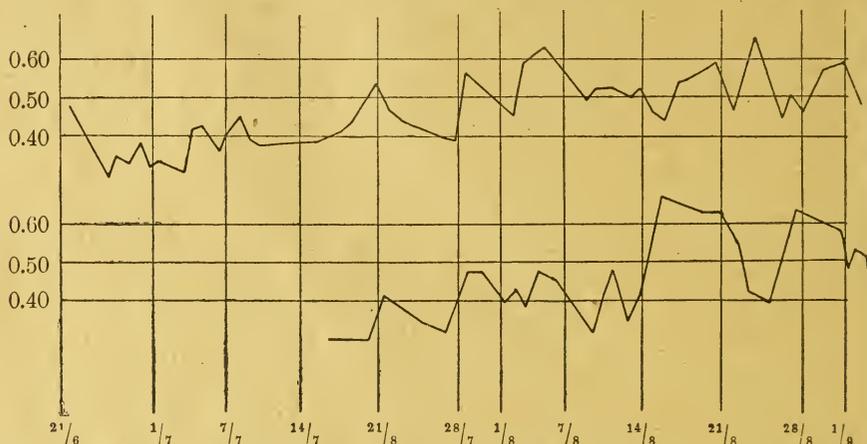


Abb. 7. Die täglichen Schwankungen der Kohlensäurekonzentration der Luft an der ökologischen Station (oben) und in einem Kartoffelfeld (unten).

Nach dem 14. 8. zeigt die Kurve einen starken Anstieg, und ein entsprechender Anstieg tritt nach dem 25. 8. hervor. Diese Höherperioden der Kohlensäureproduktion beruhen auf korrespondierenden Niederschlagsperioden. Die Kohlensäurekonzentration der freien Luft wird nicht wesentlich beeinflusst durch diese lokalen Verhältnisse.

Der Wind hat auf dem freien Feld eine überraschend geringe Wirkung. Dies geht aus meinen ausgedehnten Untersuchungen hervor. Gleichzeitig mit den täglichen Kohlensäureanalysen (die mit 9 Apparaten gleichzeitig ausgeführt wurden) wurde die Windgeschwindigkeit über dem Feld anemometrisch gemessen. Eine Zusammenstellung der während 2½ Monate erreichten Ergebnisse ergab keine bestimmte Korrelation zwischen Windgeschwindigkeit und Kohlensäurekonzentration in 20 cm Höhe vom Boden, auch in denjenigen Fällen, wo die Kohlensäurekonzentration durchschnittlich höher als die der freien Luft war. Die vom Boden abgegebene Kohlensäure bläst also nicht so leicht weg, was wahrscheinlich größtenteils auf den erheblichen Windschutz, den die dicht stehenden Pflanzen bilden, beruht.

Man kann aus dem oben dargelegten den Schluß ziehen, daß die lokale Kohlensäurekonzentration einen wichtigen Standortfaktor darstellt und dies nicht nur im Wald, sondern auch auf dem Feld.

Der lokale Kohlensäurefaktor¹⁰⁾ ist, wie ich früher (1921) gezeigt habe, eigentlich ein Bodenfaktor, d. h. die Luft wird vom Boden

10) Man nennt die durchschnittliche Kohlensäurekonzentration zweckmäßig einen „Standortfaktor“, in demselben ökologischen Sinn wie man von einem „Wasserfaktor“, einem „Nitratfaktor“ usw. des Bodens oder einem „Temperaturfaktor“ der Luft sprechen kann.

aus mit Kohlensäure angereichert. Es ist deshalb von Interesse, die Intensität der „Bodenatmung“, d. h. der absoluten Kohlensäureabgabe des Bodens, zu erfahren.

Um die Kohlensäuremenge zu bestimmen, die ein Stück Bodenfläche in der Zeiteinheit abgibt, kann man durch eine Kappe die Luft oberhalb derselben abschließen und die Konzentrationserhöhung bestimmen. Ich benutzte für die unten mitgeteilten Bestimmungen eine Kappe in der Form eines umgestülpten großen Trichters, dessen zylindrischer Rand in den Boden hineingepreßt wurde (s. 1922 b). Durch Vorversuche hatte ich mich davon überzeugt, daß während der ersten Stunde die Kohlensäurekonzentration in dem geschlossenen Trichter proportional der Zeit stieg. Nach einer Stunde wurde also eine kleine Probe von der eingeschlossenen Luft genommen und analysiert. Auf diese Weise war es leicht möglich, die Kohlensäureabgabe von 1 m² Bodenfläche in 1 Stunde zu berechnen.

Die von der freien Bodenfläche abgegebene Kohlensäure stammt selbstverständlich aus der Bodenluft, wo die Konzentration bedeutend höher als im Luftmeer ist. Man kann durch eine feine Röhre die Bodenluft aus einer bestimmten Tiefe aufsaugen und sie analysieren. Obwohl der Kohlensäuregehalt der Bodenluft an sich uns hier nicht näher beschäftigen kann, habe ich jedoch in der untenstehenden Tabelle einige Bestimmungen derselben mitgeteilt, um zu zeigen, wie hoch das Konzentrationsgefälle ist, das eine bekannte Bodenatmung bewirkt. Die Konzentration der Kohlensäure in dem Luftmeer ist etwa 0,03 Volumprozent.

Sämtliche Analysen datieren sich vom 1. 10., die Bodentemperatur war nur 9° C. Im Sommer war die Bodenatmung selbstverständlich lebhafter (vgl. Lundegårdh 1921). Die Tabelle veranschaulicht die sehr großen Unterschiede in der Kohlensäureproduktion verschiedener Böden. Die auf echtem Mull stehenden Pflanzen (Nr. 1—4) erhalten viel mehr Kohlensäure als die auf Rohhumus (Nr. 5) oder sandigem Wiesenboden (Nr. 6, 8) stehenden. Auch die Dicke der Mullschicht spielt eine Rolle. In Nr. 7 hatte die Mullschicht eine Mächtigkeit von nur 15 cm; die Kohlensäureproduktion ist hier auch schwach. Einen Einfluß hat auch der Wassergehalt des Bodens (vgl. oben). Anfangs wirkt er günstig, zu große Nässe hemmt jedoch den Umsatz im Boden. In nassem Sumpfboden (Nr. 3, 4) ist auch die Kohlensäureproduktion schwächer als in etwas trockenerem Mull (Nr. 1, 2).

Der Kohlensäuregehalt der Bodenluft ist meistens wenigstens 10mal größer als der des Luftmeeres. Irgendein näherer Parallelismus zwischen der Konzentration der Bodenkohlensäure und der freien Bodenatmung besteht nicht, was mit der verschiedenen physikalischen Beschaffenheit der Böden zusammenhängt¹¹⁾. In einem gut durchgelüfteten Boden steigt die Konzentration niemals zu hohen Werten, auch wenn die

11) Anders liegen die Verhältnisse z. B. betreffs verschieden gedüngter Parzellen desselben Kulturbodens (s. 1922 b).

absolute Kohlensäureproduktion beträchtlich ist. Dagegen werden in wässrigem Boden häufig Konzentrationen bis 1 % oder mehr beobachtet.

Tabelle V.

Nummer	Standort	Kohlensäureabgabe per 1 m ² Boden per 1 Stunde	Kohlensäuregehalt in Volumprozent im Boden auf 15—20 cm Tiefe
1.	<i>Oxalis acetosella</i> - <i>Aspidium</i> -Assoziation im Erlenwald. Boden ziemlich feucht	117 mg = 64 ccm (Mittel aus 3 Bestimmungen)	0,24
2.	<i>Rubus idaeus</i> - <i>Oxalis acetosella</i> -Assoziation in gemischtem Laubwald	83 mg = 45,5 ccm	0,50
3.	<i>Viola palustris</i> -Assoziation in einem ausgetrockneten Erlensumpf	72 mg = 39 ccm (Mittel aus 6 Bestimmungen)	0,22—0,75
4.	Ebenda, neben dem Luftanalysenapparat (vgl. Tab. IV)	66,6 mg = 36,5 ccm	—
5.	<i>Majanthemum bifolium</i> -Assoziation am Rand des Erlenwaldes (vgl. 1, 3, 4)	33,3 mg = 18,2 ccm	—
6.	<i>Nardus stricta</i> - <i>Carex panicea</i> -Assoziation (noch 25 Spezies, sehr dichter Rasen)	33,3 mg = 18,2 ccm	0,26
7.	<i>Oenanthe aquatica</i> -Bestand auf ausgetrocknetem Sumpfboden	27,8 mg = 15,2 ccm	0,20
8.	Abgeweideter und trockener Grasboden, am Meer	11,1 mg = 6,1 ccm	—

Die hier geschilderten Verhältnisse deuten auf die Anwesenheit eines bisher unbeachtet gebliebenen aber sehr wichtigen Standortfaktors hin. Ein Vergleich zwischen den Tabellen IV und V lehrt, daß eine Produktion von 66,6 mg = 36,5 ccm Kohlensäure per m² im $\frac{1}{2}$ Herbst einem durchschnittlichen Säuregehalt in der unteren Luftschicht von 20 % über dem normalen entspricht. In Nr. 1 Tab. V wurde eine zweimal so große Kohlensäureproduktion beobachtet; auf diesem Standort dürfte also der Kohlensäuregehalt noch höher sein.

Auf den durch schwache Kohlensäurekonzentration ausgezeichneten Standorten Nr. 5—8 (Tab. V), besonders den zwei letzten, dürfte dagegen der Gehalt der Luft nicht wesentlich höher als normal sein, bei lebhafter Assimilation dürfte er sogar unterhalb der normalen sinken, wie dies tatsächlich im Kartoffelfeld beobachtet wurde (s. oben S. 350, Abb. 7).

Der Kohlensäurefaktor ist, wie gesagt, vor allem ein Bodenfaktor. Aber da die Bodenkohlensäure erst nach ihrem Austreten in die Luft auf die Blätter wirkt, so wird der Kohlensäurefaktor selbstverständlich abhängig von den speziellen meteorologischen Bedingungen des Standortes (namentlich Wind, Regen und Sonne), außerdem spielt natürlich die Beschaffenheit der Vegetationsdecke selbst eine Rolle. Hohe und dichtstehende Pflanzen stellen ja einen vorzüglichen Windschutz dar, ferner ist die Kohlensäurekonzentration abhängig von dem Assimilationsvermögen der Pflanzendecke. Zur exakten Bestimmung des Kohlensäurefaktors genügt nicht die Ermittlung der absoluten Kohlensäureproduktion des Bodens, sondern man muß die Luft in der Umgebung der assimilierenden Blätter analysieren. Hierzu eignet sich der von mir konstruierte Glockenapparat (1922 a), der auf dem Standort plaziert wird. Durch eine Glasröhre, die zwischen den Blättern der zu untersuchenden Pflanzen mündet, wird ein bestimmtes Quantum Luft in die Glocke gesogen. Die Kohlensäure wird über eine Barytlösung absorbiert. Alle Manipulationen, bis auf das Titrieren, werden im Feld ausgeführt, man kann also mit diesem Apparat unschwer lange Analysenserien in weiter Entfernung vom Laboratorium ausführen.

Daß bei den Sonnenpflanzen eine erhöhte Kohlensäurekonzentration der Luft die Assimilationsintensität beeinflusst, war ja schon aus den früheren Untersuchungen von Blackman und seinen Schülern klar. Denn bei hoher Lichtintensität befindet sich die Kohlensäure, sehr im Minimum. Daß auch bei den Schattenpflanzen eine erhöhte Kohlensäurekonzentration eine gesteigerte Assimilation mitbringt, war nicht aus der Theorie Blackmans zu ersehen, denn nach ihr wäre im Schatten das Licht der allein ausschlaggebende Minimumfaktor. Erst durch den von mir erbrachten Nachweis, daß auch bei niedriger Lichtintensität die Kohlensäure ein mitbestimmender Faktor ist, konnte man sich eine richtige Vorstellung von den Assimilationsbedingungen der Schattenpflanzen bilden.

Wir finden also jetzt, daß eben für die Schattenpflanzen, die vielfach an der Hungergrenze leben, der vorhin nachgewiesene Kohlensäurefaktor außerordentlich wichtig ist. Denn auch bei den kleinsten Lichtmengen wird durch Erhöhung der Kohlensäurekonzentration über der normalen eine entsprechende Erhöhung der Assimilationsintensität erreicht. Bei *Oxalis acetosella* wurde bei $\frac{1}{40}$ Licht die Assimilation durch verdreifachte Kohlensäurekonzentration etwa verdreifacht¹²⁾. Die „Grenze“ wurde bei dieser Lichtintensität erst bei 3—4 facher Kohlensäurekonzentration erreicht (s. Abb. 3). Bei höheren Lichtintensitäten

12) Bei *Oxalis* herrschte bei niedrigeren Lichtintensitäten und bis 3—4 facher Kohlensäurekonzentration etwa direkte Proportionalität. Bei *Stellaria nemorum* stieg die Assimilation langsamer. Solche spezifische Unterschiede müssen natürlich für jede Pflanze besonders ermittelt werden. An der prinzipiellen Bedeutung des Kohlensäurefaktors ändern diese Verhältnisse nichts.

wird die Grenze später, bei noch schwächerem Licht als $\frac{1}{40}$ wahrscheinlich früher erreicht, aber in der Natur hat man meistens nur mit Kohlensäurekonzentrationen bis höchstens das Doppelte des Normalen zu rechnen (s. Lundegårdh 1921 und oben). Die Schattenpflanzen dürften also bei jeder Lichtintensität den Kohlensäurefaktor des Standortes voll ausnützen können¹²⁾.

Wenn man die Assimilationskurven und die Atmung einer Pflanze kennt und dann die an dem Standort herrschenden Licht-, Kohlensäure- und Temperaturverhältnisse ermittelt, ist man imstande, die Kohlehydratbilanz zu kalkulieren. Ich habe in meiner Arbeit 1921 durch ein paar Beispiele den Gang einer derartigen Berechnung angegeben, jedoch darauf hingewiesen, daß namentlich die im Wald herrschenden Beleuchtungsverhältnisse allzu unzureichend bekannt waren.

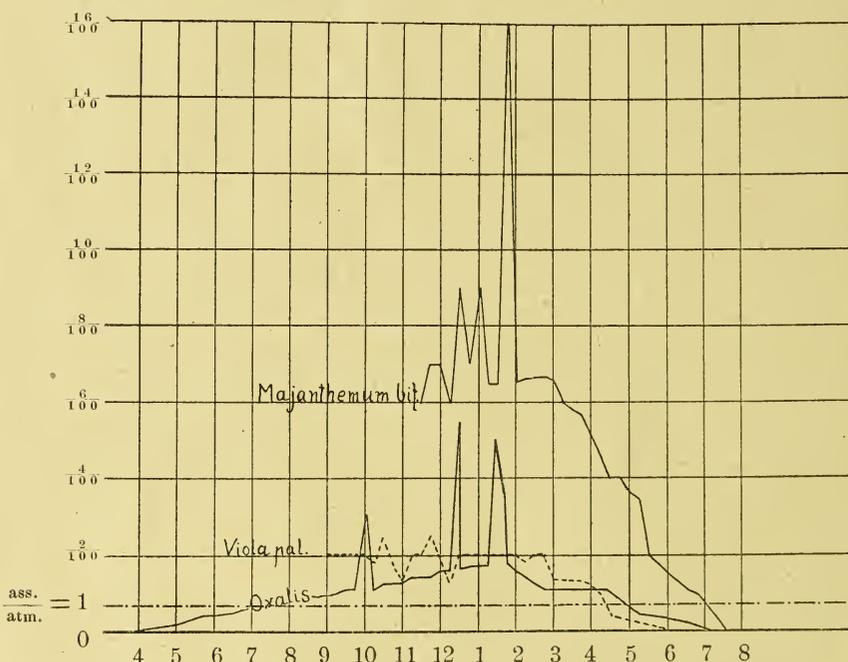


Abb. 8. Die tägliche Lichtkurve von drei verschiedenen Standorten.

Seitdem habe ich einen Lichtmessungsapparat konstruiert, der das assimilatorisch wirksame rotgelbe Licht alle Viertelstunden registriert. Der Apparat, der andernorts näher geschildert wird, hat die Gestalt eines kleinen Kastens, der direkt auf den Standort plaziert wird und die hier herrschende totale Lichtintensität auf einen durch eine Uhr bewegten photographischen Film aufnimmt. Auf diese Weise ist es möglich, eine detaillierte Kenntnis von dem der Pflanze zugute kommenden assimilatorisch wirksamen Licht zu bekommen.

Eine ausführliche Beschreibung der mit diesem Apparat erzielten Ergebnisse würde hier zu weit führen. Ich beschränke mich darauf,

einige Kurven mitzuteilen, die die an einem hellen Tag herrschenden Lichtverhältnisse in einigen der in Tab. V angegebenen Assoziationen wiedergeben.

Betrachten wir zuerst die in Abb. 8 dargestellten Kurven von *Oxalis acetosella*, *Viola palustris* und *Majanthemum bifolium*, die an einem sonnigen, wolkenlosen Tag aufgenommen wurden, so sehen wir gleich, daß dieselben einen unregelmäßigen Verlauf haben im Vergleich zu der Normalkurve des maximalen Tageslichts. Dies beruht darauf, daß die Sonnenstrahlen zwischen den Blättern der Baumkronen hindurchsickern und begrenzte Flecken auf den Boden bilden, die sich natürlich mit dem Gang der Sonne bewegen und über die Pflanzen hinweggleiten. Die kurz dauernden Maxima der Kurven rühren von solchen Sonnenflecken her (s. besonders Abb. 9 und die *Majanthemum*- und *Oxalis*-Kurven in Abb. 8). Auch das diffuse Licht ist natürlich im Wald ähnlichen Schwankungen unterworfen, obwohl diese schwächer sind, wie man namentlich aus den bei wolkenbedecktem Himmel aufgenommenen Kurven ersieht. Wegen der hier angedeuteten Verhältnisse empfangen die Schattenpflanzen das stärkste Licht selten am Mittag, sondern meistens in den späten Vormittags- oder frühen Nachmittagsstunden, je nach der Lage der Assoziation im Verhältnis zu den schattengebenden Bäumen oder Bodenhügeln.

Die gebrochene Linie, die mit $\frac{\text{ass}}{\text{atm}} = 1$ bezeichnet ist, bedeutet diejenige Lichtintensität, wo die Atmung und die Assimilation einander das Gleichgewicht halten (vgl. Lundegårdh 1921, S. 76). Bei einer frei auf dem Waldboden stehenden *Oxalis*-Pflanze liefert die Assimilation etwa von 8 Uhr vormittags bis 4 Uhr nachmittags an sonnigen Tagen einen positiven Gewinn. Bei *Oxalis*-Pflanzen, die unter Farnen, also an der unteren Lichtgrenze wachsen, bringen die Sonnenflecken eigentlich erst die Möglichkeit, die Assimilationsarbeit für kürzere Zeiträume auf der positiven Seite zu halten.

An der Hand der Lichtkurven und der Assimilationskurven sowie der Atmungswerte (vgl. 1921, S. 76) kann man eine recht genaue Berechnung der täglichen Kohlehydratproduktion der Blätter anstellen. Für diejenigen *Oxalis*-Pflanzen, deren Lichtkurven in Abb. 8 dargestellt sind, gestaltet sich die Berechnung folgendermaßen:

			Luft CO ₂ 0,57 mg pro Liter	
Assimilation in mg CO	9.15 V.M. — 4.30 N.M.		+ 1,82 mg	
		in den Sonnenflecken	+ 0,80 mg	
Atmung	4 V.M. — 9.15 V.M.		— 0,48 mg	
	4.30 N.M. — 7 N.M.		— 0,48 mg	
	7 N.M. — 4 V.M.		— 2,70 mg	
		Summe	— 0,94 mg	
		Luft CO ₂ 0,68 mg pro Liter (nach Tabelle V)		
Assimilation in mg CO ₂	8.30 V.M. — 5 N.M.		+ 2,21 mg	
		in den Sonnenflecken	+ 1,20 mg	
Atmung	4 V.M. — 8.30 V.M.		— 0,36 mg	
	5 N.M. — 7 N.M.		— 0,36 mg	
	7 N.M. — 4 V.M.		— 2,70 mg	
		Summe	+ 0,12 mg	

Es würde also ein Defizit resultieren in normaler Luft. Dieses wird aber in ein geringes Plus verwandelt dank des stärkeren Kohlen- säurefaktors und dank der drei Sonnenflecken (vgl. Abb. 8), die etwa

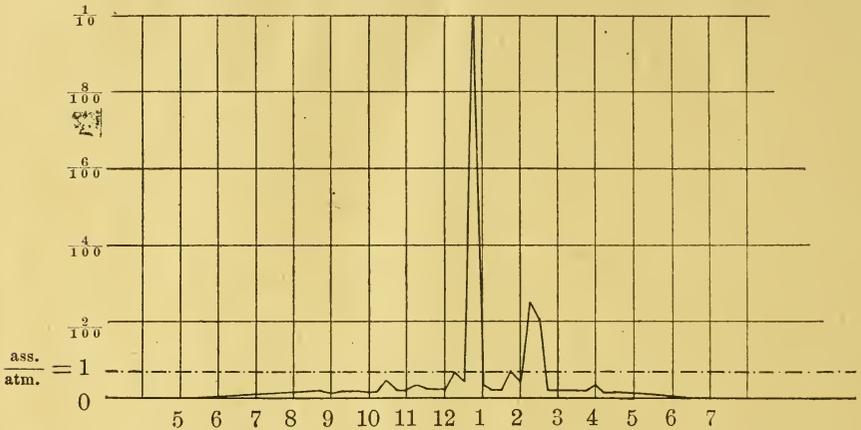


Abb. 9. Die tägliche Lichtkurve eines unter Farnen stehenden *Oxalis*-Bestandes.

die Hälfte der ganzen Assimilationsarbeit veranlassen. Für die an sehr schattigen Standorten wachsenden *Oxalis*-Pflanzen (Abb. 9) gibt die Berechnung folgendes Ergebnis:

	Luft CO ₂ 0,57 mg	Luft CO ₂ 0,68 mg
Assimilation in mg CO ₂	+ 0,80 mg	+ 1,00 mg
Atmung " " "	- 6,26 "	- 5,96 "
	Summe - 5,46 mg	- 4,96 mg

Hier wurde fast nur in den „Sonnenflecken“ assimiliert, aber diese haben zu kurz gedauert; das Defizit ist deshalb sehr erheblich. Diese Berechnungen erheben natürlich keinen Anspruch auf größere Exaktheit. Denn man sollte auch die tägliche und nächtliche Temperaturkurve, ferner die Öffnungsweite der Stomata usw. berücksichtigen (s. Lundegårdh 1921, S. 79ff.). Auf Grund der kühleren Nachttemperatur wird z. B. der Verlust infolge der Atmung niedriger als wir angenommen haben. Trotzdem ist nicht daran zu zweifeln, daß die ausgeprägten Schattenpflanzen im Sommer vielfach unterhalb der Hungergrenze leben. Nur im Frühling vor der Laubentfaltung der Bäume, der Sträucher und der Farne bekommen sie so viel Licht, daß sie das Kohlehydratkapital ansammeln können, an dem sie im Sommer zehren (vgl. Hesselman 1904). Vielleicht bildet der Spätherbst eine ähnliche Assimilationsperiode. Erst die etwas günstiger plazierten *Oxalis*-Pflanzen vermögen so viel Assimilate zu bilden, daß sie die Atmung gerade in Schach halten, aber dies zum großen Teil nur dank der Sonnenflecken und des höheren Kohlensäurefaktors. Unsere Beispiele hatten nur den Zweck, die außerordentliche ökologische Bedeutung dieser beiden Faktoren aufzuzeigen.

Eingehende Untersuchungen unter Berücksichtigung der ökologischen Faktoren¹³⁾ werden die wichtige Frage der Kohlehydratbilanz der Schattenpflanzen mehr im Detail aufklären.

Betreffs des Grades der Anpassung an schwaches Licht herrschen bekanntlich unter den Pflanzen große Unterschiede, die wahrscheinlich zum großen Teil in der Beschaffenheit der inneren Assimilationsfaktoren wurzeln. Wir fanden ja oben S. 342, daß der Chlorophyllfaktor verschieden stark sein kann. Um so mehr Chlorophyll die Pflanze auf der Einheit Fläche oder Frischgewicht besitzt, um so vollständiger kann sie die dargebotenen Licht- und Kohlensäuremengen ausnützen. *Oxalis* hat z. B. einen starken Chlorophyllfaktor (vgl. S. 343, 346) und sie ist ja auch eine sehr ausgeprägte Schattenpflanze. Man kann auch beobachten, daß die an sehr schattigem Standort wachsenden Pflanzen dunkelgrün gefärbt sind, während diejenigen, die an lichterem Stellen stehen, meistens hellgrün sind mit einem Stich ins Gelb. Es gibt wohl verschiedene Formen oder Rassen, die durch einen verschieden starken Chlorophyllfaktor ausgezeichnet sind und deswegen eine verschiedene Ausbreitung haben. Unter den übrigen inneren Faktoren sind die anatomisch-zytologischen Dimensionsverhältnisse zu nennen. Daß auch der „Protoplasmfaktor“ spezifische Unterschiede aufweist, daran kann man nach Willstätters Untersuchungen nicht zweifeln (vgl. S. 343).

Aus dem Gesagten erhellt, daß das „spezifische Assimilationsvermögen“ der Pflanzen durch eine Reihe von Faktoren bestimmt wird. Die Schattenpflanzen sind in dieser Hinsicht von besonderem Interesse, da hier alle Faktoren, sowohl die inneren wie die äußeren, in der Nähe des Minimums vorhanden sind. Deshalb spielen schon kleine Schwankungen irgendeines Faktors eine große Rolle in ökologischer Hinsicht. Und jeder Faktor kann hier, ökologisch betrachtet, für die anderen eintreten. So bildet die höhere Kohlensäurekonzentration eine Kompensation für das schwächere Licht. Die höchste Kohlensäurespannung herrscht dicht am Boden oder in Spalten und Höhlen, also wo das Licht gerade minimal ist. Unter den inneren Faktoren bildet namentlich das Chlorophyll und die Blattgröße eine Kompensation für das schwache Licht. Die durch den anatomisch-zytologischen Bau bedingten Übelstände hinsichtlich der Durchlüftung werden wiederum durch den inneren Chlorophyllfaktor oder den äußeren Kohlensäurefaktor kompensiert usw.

Bei den Sonnenpflanzen liegen die Verhältnisse insofern anders, als hier ein Faktor, nämlich das Licht, in Überschuß vorhanden ist. Alle anderen Faktoren befinden sich also hier gegenüber dem Licht im Minimum. Sonst ist natürlich auch für die Sonnenpflanzen die „spezifische Assimilationsintensität“ sehr wichtig. Unterschiede im Chlorophyllfaktor¹⁴⁾, im Plasmfaktor usw. resultieren in einem besseren oder schlechteren Gedeihen der Pflanzen, was im Hinblick auf die furchtbar scharfe Konkurrenz der Sonnenpflanzen sehr viel bedeutet. Jedoch

13) D. h. vor allem das Licht, die Kohlensäure, die Temperatur, die Spaltöffnungen.

14) Vgl. Westermeier, Zeitschr. für Pflanzenzüchtung. Bd. 8, 1921, S. 14.

spielen für die Sonnenpflanzen andere ökologische Verhältnisse, wie z. B. die Transpiration, eine größere Rolle als für die Schattenpflanzen. Die Assimilation als Anpassungskomplex tritt dort nicht so sehr in den Vordergrund. Es würde jedoch weit über den Rahmen dieses Aufsatzes gehen, wollten wir alle die mit dem Assimilationsvorgang im Zusammenhang stehenden biologischen Anpassungen zu schildern versuchen.

Zitierte Literatur.

- Blackman, F. F., 1905. Optima and limiting factors. *Ann. of Botany* 19, S. 281.
 — and Matthaei, 1905. Quantitative Study of carbon-dioxide assimilation etc. *Proc. Roy. Soc.* 76, S. 402.
 — and Smith, 1911. Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. *Ebenda* 83, S. 389.
- Boysen-Jensen, P., 1918. Studies on the production of matter in light- and shadow-plants. *Bot. tidsskr.* 36, S. 219.
- Brown and Escombe, 1900. Static diffusion of gases and liquids in relation to the assimilation etc. *Philos. Transact.* 193, B, S. 223.
 — 1902. The influence of varying amounts of carbon-dioxide in the air on the photosynthetic process of leaves etc. *Proc. Roy. Soc.* 70, S. 397.
- Hesselman, H., 1904. Zur Kenntnis des Pflanzenlebens schwedischer Laubwiesen. *Beih. bot. Centrabl.* 17, S. 311.
- Lundegårdh, H., 1921. Ecological studies in the assimilation of certain forest-plants and shore-plants. *Svensk bot. tidskr.* 15, S. 46.
 — 1922 a. Neue Apparate zur Bestimmung des Kohlensäuregehalts der Luft. *Biochem. Zeitschr.*
 — 1922 b. Beiträge zur Kenntnis der theoretischen und praktischen Grundlagen der Kohlensäuredüngung. *Angewandte Botanik.*
- Lubimenko, W., 1905. Sur la sensibilité de l'appareil chlorophylle des plantes ombrophiles et ombrophob. *Rév. gén. bot.* 17, S. 381.
 — 1908. La concentration du pigment vert et l'assimilation chlorophyllienne. *Ebenda* 20, S. 162.
- Plester, W., 1912. Kohlensäureassimilation und Atmung bei Varietäten derselben Art etc. *Cohns Beitr. z. Biol.* 11, S. 249.
- Sierp und Noack, 1922. Studien über die Physik der Transpiration. *Jahrb. f. wiss. Bot.* 60, S. 459.
- Stahl, E., 1885. Über den Einfluß des sonnigen oder schattigen Standortes auf die Ausbildung der Laubblätter. *Jena.*
- Stålfelt, M. G., 1920. Ljuset i frukträdskronorna. *Sveriges pomol. fören. Årsskr.*, S. 125.
 — 1922. Zur Kenntnis der Kohlehydratproduktion von Sonnen- und Schattenblättern. *Meddel. fr. Statens Skogsförsöksanstalt.* H. 18, Nr. 5.
- Warburg, O., 1919. Über die Geschwindigkeit der photochemischen Kohlensäurezersetzung in lebenden Zellen. *Biol. Zeitschr.* 100, S. 230.
 — 1920. *Ebenda* 103, S. 188.
 — 1921. Theorie der Kohlensäureassimilation. *Die Naturwissenschaften.* 4, S. 18.
- Willstätter und Stoll, 1918. Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. *Berlin.*

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Biologisches Zentralblatt](#)

Jahr/Year: 1922

Band/Volume: [42](#)

Autor(en)/Author(s): Lundegardh Henrik Gunnar

Artikel/Article: [Zur Physiologie und Ökologie der Kohlensäureassimilation. 337-358](#)