

Zweigipflige Assimilationskurven.

Mit spezieller Berücksichtigung der Photosynthese von alpinen phanerogamen Schattenpflanzen und Flechten.

(Mit 4 Textfiguren.)

Von

Marguerite Henrici.

Einleitung.

Nachdem in neuester Zeit der Nachweis erbracht worden ist, dass in den Alpen neben typischen Sonnenblättern auch Schattenblätter vorkommen (*Lohr* 1919), schien es mir von Interesse zu untersuchen, wie sich die beiden anatomisch verschiedenen Pflanzengruppen in physiologischer Beziehung, speziell hinsichtlich der Kohlensäure-Assimilation, verhalten. Es handelte sich zunächst darum, den Einfluss des Lichtes auf die Photosynthese zu studieren; erst später ergab sich die Notwendigkeit, auch die Wirkung der Temperatur eingehender zu verfolgen.

Vorliegende Untersuchung führte ich teils im alpinen Laboratorium von Herrn Prof. *Senn* auf Muottas Muraigl (Engadin 2456 m), teils im botanischen Institut in Basel aus. Ich möchte nicht unterlassen, Herrn Prof. *Senn* für die gütige Überlassung eines Arbeitsplatzes, sowie für die vielen Anregungen und das stete Interesse, das er meiner Arbeit entgegenbrachte, meinen besten Dank auszusprechen.

Einige wenige Versuche hatte ich schon im Sommer 1916 angestellt, die meisten dagegen führte ich im Sommer 1918 auf Muottas Muraigl aus. Gleichzeitig untersuchte ich auch die Photosynthese von Flechten. Die Resultate, die an Phanerogamen und Kryptogamen unter dem Einfluss des Alpenklimas im Freien gewonnen wurden, waren zum Teil recht schwer zu deuten; es ergab sich daher die Notwendigkeit, Versuche bei konstanten, resp. genau kontrollierbaren, Licht- und Temperaturverhältnissen durchzuführen. Ich tat dies in Basel vom Herbst 1918 bis zum Frühling 1919. Dabei traten bei phanerogamen Schattenpflanzen und Flechten so viele Übereinstimmungen in der Abhängigkeit der CO_2 -Assimilation von den äusseren Faktoren hervor, dass es möglich

schien, die Ergebnisse in einer Arbeit zu veröffentlichen, in der zuerst das Gemeinsame, dann die Besonderheiten der phanerogamen Schattenpflanzen und der Flechten besprochen wird. Vorliegende Arbeit bildet gleichzeitig die Fortsetzung meiner Untersuchungen über die CO_2 -Assimilation von Alpen- und Ebenenpflanzen (1918), aus der hervorging, dass die Pflanzen der sonnigen Alpwiese sich gegenüber den Ebenenindividuen derselben Spezies und desselben Standortes als Sonnenpflanzen verhalten.

A. Das Untersuchungsmaterial.

1. Phanerogame Schattenpflanzen: Alle meine Schattenpflanzen stammen aus der Umgebung von Muottas Muraigl und zwar die meisten aus der alpinen Region bei ca. 2500 m, nur wenige aus dem subalpinen Lärchen- und Arvenwald des Rosegtales oder aus den Wäldern um St. Moritz (ca. 1800 m). Es sind dies *Linnea borealis*, *Pyrola rotundifolia* und *Viola biflora*.

In der alpinen Region finden sich Schattenpflanzen in Schneetälchen, an steilen Nordhängen, die nur während kurzer Zeit von der Sonne beschienen werden, und in den nach Norden gerichteten Felsspalten. Dabei kommen auch einzelne Spezies in Betracht, die ebenso gut wie an diesen schattigen Stellen auch auf der sonnigen Alpwiese gedeihen, die also nur in physiologischer Hinsicht, nicht aber vom pflanzengeographischen Standpunkt aus, als Schattenpflanzen anzusehen sind.

Gerade diese Pflanzen sind für meine Untersuchungen besonders wichtig, weil man nur bei diesen gleichzeitig je ein Individuum vom sonnigen und vom schattigen Standorte aus gleicher Höhe untersuchen kann. Ich tat dies mit *Sibbaldia procumbens*, *Soldanella alpina*, *Saxifraga stellaris*, *Veronica bellidioides*, *Chrysanthemum alpinum* und *Homogyne alpina*.

Als typische Pflanzen des Nordhangs untersuchte ich *Cardamine alpina*. *Saxifraga Seguieri* fand ich ausschliesslich in nassen, schattigen Felsspalten, *Primula integrifolia*, *Bellidiastrum Michellii*, *Viola biflora* und *Salix herbacea* teils unter Felsen, teils in Schneetälchen.

Da durch *Lohr* (1919) der Nachweis erbracht worden war, dass für die anatomische Gestaltung des Blattes ein Optimum der Meereshöhe, resp. der durch sie bedingten äussern Faktoren existiert, lag der Gedanke nahe, dass ein solches auch in physiologischer Beziehung für die Pflanzen der Alpwiese vorhanden sei. Es ist also die Frage zu beantworten, ob sich Vertreter der Gipfflora

gegenüber Individuen derselben Spezies von der alpinen Wiese (aus Höhen bis zu ca. 2500 m) physiologisch als Schattenpflanzen erweisen, während die Individuen der alpinen Wiese gegenüber den Individuen der Ebenenwiese als Sonnenpflanzen zu bezeichnen sind (*Henrici* 1918). Ich untersuchte deshalb einige Pflanzen von Standorten um 3000 m, wie *Phyteuma pedemontanum* und *Taraxacum officinale*. Für *Taraxacum* standen mir ja genügend Zahlen aus meiner frühern Untersuchung (1918) zur Verfügung; *Phyteuma* untersuchte ich bei verschiedenen Lichtintensitäten, um entscheidende Resultate zu erhalten.

Um Winterversuche ausführen zu können, brachte ich die Pflanzen nach Basel, wo ich sie eintopfte und im Freien stehen liess. Manche, wie *Veronica bellidioides*, *Saxifraga stellaris*, *Soldanella alpina*, *Sibbaldia procumbens*, legten fast während des ganzen Winters junge Blätter an, so dass ich immer genügend Untersuchungsmaterial zur Verfügung hatte. Sehr frühzeitig trieben auch *Saxifraga Seguieri*, *Primula integrifolia* und *Homogyne alpina* aus. *Pyrola rotundifolia* behielt den ganzen Winter über ihre Blätter; doch wurden sie mit der Zeit tiefrot.

Mit Ausnahme von *Salix herbacea* verwendete ich in meinen Versuchen stets ganze Pflanzen. Bei der Gletscherweide musste ich mich mit einzelnen Zweigen begnügen. Zur Beantwortung von Fragen, die von allgemeiner Bedeutung sind und viel Versuchsmaterial erfordern, zog ich auch einige gewöhnliche Wiesenpflanzen, wie *Bellis perennis* und *Hieracium pilosella* heran, so z. B. um festzustellen, ob sich abgeschnittene Blätter unter bestimmten Bedingungen anders verhalten als ganze Pflanzen.

2. Flechten: Die meisten untersuchten Flechten sammelte ich auf *Muottas Muraigl*, woher ich auch Material nach Basel brachte. Leider hielt sich dieses nur etwa 6 Wochen, so dass ich genötigt war, für weitere Untersuchungen auch Flechten aus dem Jura zu verwenden, da die vorgeschrittene Jahreszeit verbot, frisches Material aus den Alpen kommen zu lassen. Herr Dr. *Lettau* aus *Lörrach* hatte die Güte, alle meine Flechten zu bestimmen; ich möchte ihm für seine Mühe meinen besten Dank aussprechen. In der Nomenklatur folge ich *Lindau* (1913) und, wo dieses Werk nicht ausreicht, *Harmand*, *Lichens de France*.

Aus der alpinen Region kamen zur Untersuchung: *Alectoria ochroleuca*, *Cetraria islandica* und *C. nivalis*, *Cladonia gracilis* und *Cl. silvatica*, *Gyrophora deusta* und *Gyrophora cylindrica*, *Haematomma ventosum*, *Letharia vulpina*, *Lobaria linita*, *Parmelia eucausta*, *Peltigera aphthosa*

und *P. polydactyla*, *Solorina crocea* und *Stereocaulon alpinum*. Aus der subalpinen Lärchenwaldregion untersuchte ich *Alectoria iubata*, *Letharia vulpina* und *Usnea barbata* var. *dasyoga*. Aus der Umgebung von Basel untersuchte ich *Collema hydrocharum*, *Evernia prunastri*, *Parmelia caperata*, *Peltigera canina*, *Ramalina pollinaria* und *Xanthoria parietina*. Dabei untersuchte ich nebeneinander Flechten sonniger und solche schattiger Standorte. So sind z. B. *Alectoria ochroleuca*, *Lobaria linita* und das untersuchte *Haematomma ventosum* typische Flechten des Nordhangs. Gleich gut im Schatten wie in der Sonne gedeiht *Solorina crocea*, von der ich deshalb gleichzeitig Individuen beider Standorte untersuchen konnte. Wieder andere, wie *Parmelia encausta*, fand ich ausschliesslich auf trockenen, bei schönem Wetter den ganzen Tag besonnten Felsen.

Einige Tage vor der Ausführung der Versuche löste ich die Flechten sorgfältig von ihrer Unterlage und liess sie im diffusen Licht auf einem feuchten Teller stehen. Krustenflechten wie *Haematomma* untersuchte ich auf kleinen Gesteinsstücken, da bei ihnen ein Ablösen ohne Verletzung des Thallus unmöglich war, und da ich Verletzungen wegen der durch sie hervorgerufenen starken Atmungssteigerung tunlichst vermeiden wollte. In diesem Falle löste ich den Thallus erst nach Durchführung des Versuchs vom Gestein ab, um sein Gewicht bestimmen zu können.

B. Bisherige Untersuchungen über die CO₂-Assimilation von alpinen, phanerogamen Schattenpflanzen und Flechten.

Über die Photosynthese alpiner Schattenpflanzen existieren keine Literaturangaben. Ich kann daher nur die Resultate von Ebenenschattenpflanzen zum Vergleich heranziehen und an die von *Lubimenko* (1908 S. 296) künstlich gezogenen Schattenpflanzen erinnern, deren Assimilation dieser Forscher als Funktion der Lichtintensität durch eine Kurve darstellt, welche bei mittlerer Lichtintensität ein Optimum besitzt. Eine Temperaturerhöhung steigert die CO₂-Aufnahme dieser Pflanzen stark. *Czapek* (1913 S. 535) weist auf den geringen Gaswechsel typischer Schattenpflanzen z. B. von *Clivia* und *Aspidistra* hin. Auch *Lamarlière* (1892 S. 494) gibt an, dass die Assimilation und die Atmung bei Schattenblättern bedeutend geringer ist als bei Sonnenblättern derselben Spezies. Hier erhebt sich nun die Frage, ob diese an Schattenpflanzen der Ebene gewonnenen Resultate auch für diejenigen der alpinen Region Gültigkeit besitzen.

Über die Assimilation der Flechten existiert eine grössere Arbeit von *Jumelle* (1892), der im Gegensatz zu frühern Autoren (*Bonnier* und *Mangin* 1884, deren Arbeit mir leider nicht zugänglich ist) im Licht einen Überschuss an aufgenommener Kohlensäure feststellen konnte. *Jumelle* (S. 114—121 und 159—168) untersuchte vor allem die Abhängigkeit des Gasaustausches der Flechten von ihrem Feuchtigkeitsgehalt. Es gelang ihm, eine Kurve zu konstruieren, deren Optimum vor der völligen Sättigung der Flechten mit Wasser lag (S. 165); bei lufttrockenen Thalli dagegen fand er überhaupt keinen Gasaustausch (S. 114—117). Im weitern führte *Jumelle* seine Versuche meist bei Extrembedingungen aus, z. B. bei ganz niedriger Temperatur, ohne jedoch die Abhängigkeit der Photosynthese von der Temperatur vollständig zu verfolgen (S. 305—314). Andererseits konstatierte er ein rasches Aufhören der Atmung bei Temperaturen unter 0° (S. 269—272). Nachdem aber die Thalli hohen Temperaturen von $50-60^{\circ}$ ausgesetzt worden waren, zeigten Assimilation und Atmung unter den in seinen Versuchen realisierten optimalen Bedingungen ein abweichendes Verhalten: Die Assimilation hörte schon nach wenigen Stunden auf, während die Atmung bedeutend längere Zeit anhielt (S. 172 bis 175; 220—231; 259—266). Bei den hohen Temperaturen selbst wurden dagegen keine Versuche angestellt. Die Untersuchung *Jumelles* enthält somit sehr viele interessante Angaben; sie bedarf aber dringend einer Ergänzung.

C. Eigene Untersuchungen über die CO_2 -Assimilation alpiner, phanerogamer Schattenpflanzen und Flechten.

a) Methodik der Versuche.

I. Bestimmung der Assimilation.

Bei der Beschreibung der Methodik meiner Versuche kann ich mich kurz fassen, da ich sie in der Hauptsache in meiner frühern Arbeit dargestellt habe (*Henrici* 1918 S. 68 ff.). Ich führe deshalb hier nur einige Abänderungen an, die sich bei diesen Versuchen als notwendig erwiesen. An Stelle des zur Absorption des CO_2 verwendeten $\text{Ba}(\text{OH})_2$ benützte ich in den meisten Fällen Natronkalk, der in U-Röhren eingeschlossen war, da dieser viel leichter zu transportieren ist als grosse Laugenflaschen. Bei der Anwendung von Natronkalk ist vor allem darauf zu achten, dass der Luftstrom vor dem Eintritt in die Natronkalkröhren vollständig getrocknet ist, was durch die Vorschaltung von 2—3 CaCl_2 -Röhren erreicht wird. Auch in die Natronkalkröhre selbst brachte ich

(und zwar in den vom Recipienten abgewendeten Schenkel) etwas CaCl_2 , um das bei der Absorption des CO_2 entstehende Wasser zu binden. Auch gegen den Gasometer hin sichert man am besten mit einer weitem CaCl_2 -Röhre ab. Es waren also bei meinen Versuchen hintereinander geschaltet: Recipient, 2—3 U-Röhren mit CaCl_2 , 2 U-Röhren mit Natronkalk, 1 U-Röhre mit CaCl_2 , der Präzisionsgasometer und das Paar von Aspiratoren.

In den Alpen untersuchte ich in einem Versuch die Assimilation nur bei einer Temperatur und einer Lichtintensität. In Basel dagegen veränderte ich bei einer gegebenen Temperatur die Lichtintensitäten oder bei einer gegebenen Lichtintensität die Temperatur und bestimmte jeweilen die Assimilation. Diese Versuche nahmen daher bedeutend mehr Zeit in Anspruch als die in den Alpen ausgeführten. Am Ende der lang dauernden Basler-Versuche überzeugte ich mich davon, dass die Pflanzen noch normal reagierten, indem ich sie mittleren Bedingungen aussetzte. Mit Ausnahme eines einzigen Falles erhielt ich bei dieser Schlusskontrolle für die Assimilation den gleichen Wert wie im Laufe des Versuchs unter denselben Bedingungen, was beweist, dass die Pflanzen durch den Versuch nicht geschädigt worden waren. In dem erwähnten Ausnahmefall hatte ich längere Zeit starkes Licht auf eine typische Schattenpflanze einwirken lassen (Versuch 270, 258 Tab. 3), die dadurch, wie die Kontrolle ergab, dauernd geschädigt wurde. Um durch solche Schädigungen die Resultate nicht zu trüben, liess ich die hohen Lichtintensitäten immer am Ende eines Versuchs einwirken.

II. Berechnung der Assimilationswerte auf die Einheiten von Gewicht und Fläche.

Ich berechnete die auf die Dauer einer Stunde reduzierten Assimilationswerte der phanerogamen Schattenpflanzen auf 100 cm^2 Blattfläche (über die Methode vergl. *Henrici* 1918 S. 74). Dass dies eine sehr brauchbare Einheit ist, beweisen die Zahlen aus Versuch 1 und 2, Tabelle 16, sowie meine frühern Kontrollversuche (*Henrici* 1918 Tab. 14). Hier wie dort haben die auftretenden Schwankungen bei gleichen Aussenbedingungen ihre Ursache in den den Versuchen vorangehenden Witterungsverhältnissen (*Henrici* 1918 S. 75).

Bei der krausen Gestalt der meisten Flechten ist es nicht möglich, die Oberfläche der Thalli auch nur annähernd genau zu bestimmen. Um festzustellen, ob auf andere Einheiten berechnete Assimilationswerte brauchbare Zahlen liefern, ermittelte ich zu-

nächst, ob verschiedene Individuen derselben Spezies unter denselben Bedingungen bei Berechnung ihrer Assimilationswerte auf die Einheit des Frisch- und des Trockengewichts annähernd übereinstimmende Zahlen ergeben. Wie Tabelle 1 zeigt, sind bei den Flechten sowohl Frisch- als Trockengewicht als Einheiten sehr gut brauchbar, viel besser als bei den Phanerogamen, bei welchen das Trockengewicht als Einheit unbrauchbar ist, da es infolge der Bildung und Ableitung der Assimilate in die Wurzeln beständig schwankt. Bedenkt man, dass die Assimilate bei den Flechten im Thallus verbleiben, so erscheint die grössere Konstanz des Trockengewichts bei den Flechten durchaus verständlich.

Unter dem Frischgewicht der Flechten verstehe ich das Gewicht des völlig mit Wasser imbibierten Thallus. In den Flechtentabellen gebe ich, wo nichts anderes bemerkt wird, die Assimilationswerte pro 1 gr Frischgewicht an.

Tabelle 1. Kontrolltabelle der Flechtenassimilation. I. und II. Individuum.

Nr.	Datum	Pflanze	Schatten- temperatur in ° C	CO ₂ -Gehalt in mgr. pro 1 Liter	Witterungs- verhältnisse	Assimiliertes CO ₂ in mgr. pro 1 Std. pro 1 gr Frischgewicht		Abwei- chung in % I=+Wert
						I	II	
210	3. VIII. 18	Cetraria islandica	11°	0,6	Klarer blauer Himmel Bewölkung 1.	6,2	6,3	-2,0
208	2. VIII. 18	" "	6°	0,3	Bedeckt	6,3	6,3	0
211	3. VIII. 18	Cladonia silvatica	7—8°	0,6	Bewölkt	5,5	5,5	0
243	16. VIII. 18	Gyrophora cylindrica	12°	1,3	Klarer blauer Himmel	5,8	5,7	+1,0

Auch bei den Flechten kommen trotz ähnlichen Aussenbedingungen grössere Schwankungen der Assimilationswerte vor, als sich nach der Kontrolltabelle 1 erwarten liessen. Es sind verschiedene Gründe dafür verantwortlich zu machen. So bemerkte ich hin und wieder bei Material, das ich erst Ende September gesammelt und zum Teil nach Basel mitgenommen hatte, bei höherer Temperatur eine deutliche Abnahme der Assimilationsfähigkeit; ob diese auf die schon vorgerückte Jahreszeit zurückzuführen ist, vermag ich nicht zu entscheiden. Im weitem mussten die auf den verschiedenen Thalli einer Spezies in ungleicher Zahl und Grösse vorhandenen Apothecien, hauptsächlich bei *Solorina crocea*, eine starke Ungleichheit der Assimilationsgrösse bewirken. Ferner werden wohl, wie bei den Phanerogamen, auch bei den Flechten die vorausgehenden Witterungsverhältnisse einen Einfluss auf die Grösse der Assimilation haben.

III. Bestimmung der äussern Faktoren.

1. Temperatur und Licht.

Bei meinen Versuchen im Freien bestimmte ich die Lufttemperatur mit einem meteorologischen Stationsthermometer. Da ich als Lichtquelle Sonnen- oder diffuses Tageslicht verwendete, wurde zur Messung seiner Intensität ein nach *Arago-Davy* von *Fuess* konstruiertes Aktinometer benützt; dabei kann die Differenz zwischen seinem geschwärzten und seinem blanken Thermometer (aktinometrische Differenz) als angenähertes Mass für die Wärmestrahlung der Sonne angesehen werden. In meinen ersten Versuchen, bei denen mir das *Fuess'sche* Thermometer noch nicht zur Verfügung stand, gab ich nur die Bewölkung des Himmels an.

Im Laboratorium in Basel verwendete ich verschiedene Osramlampen als Lichtquellen. Sie haben den grossen Vorteil, viel rote Strahlen auszusenden, was für Assimilationsversuche zweckmässig ist. Ich benützte solche von 75, 100 und 2000 Kerzen Stärke. Indem ich den Abstand zwischen der Lampe und dem die Pflanze enthaltenden Recipienten variierte, gewann ich eine grössere Stufenleiter von Lichtintensitäten, die ich in den nachfolgenden Tabellen in Lux ausdrücke (*Kohlrausch* 1914 S. 363), welche Grösse nach der Formel $K = \frac{J}{d^2}$ berechnet ist, in welcher K die Beleuchtungsstärke einer im Abstände von d Metern liegenden Fläche und J die Kerzenstärke der Lichtquelle bedeutet. Ich verwendete hauptsächlich die Intensitäten

75, 100, 225, 400, 900, 2000, 3500, 8000, 32 000 Lux.

Da die Lampen ihre Intensität bei längerem Gebrauch etwas vermindern, sind diese Zahlen nicht absolut genau; doch genügen sie für meine Zwecke.

Ich arbeitete gewöhnlich mit Lichtintensitäten, bei denen keine starke Erwärmung der Pflanze infolge der Nähe der Lichtquelle eintrat. In 25—30 cm Abstand von der Lampe mit 2000 Kerzenstärke (32 000 Lux, meine stärkste Lichtintensität) ist die Erwärmung selbst dunkler Gegenstände über die Temperatur der Umgebung unbedeutend, wenigstens wenn mit Wasser gekühlt wird.

In einem allseitig geschlossenen Raum ist es allerdings nicht leicht, die Temperatur konstant zu halten, wenn während langer Zeit starke Lampen brennen. Immerhin gelang es mir, die Temperaturschwankung während eines Versuches auf 2° herabzudrücken, obwohl die Lampe über 10 Stunden brannte. Zu diesem Zwecke benützte ich für Versuche bei mittleren Temperaturen zuerst

schwache Lampen und einen kleinen Ofen, bis die gewünschte Temperatur von 15—17° erreicht war. Sobald die starke Lampe in Betrieb gesetzt wurde, schaltete ich den Ofen aus, um eine Temperaturerhöhung zu vermeiden. 1—2 Stunden später liess ich dann noch den Ventilator laufen, der kühle Luft aus dem Freien brachte. Auf diese Weise blieb die Temperatur des Raumes ziemlich konstant. Um den Einfluss verschiedener Lichtintensitäten bei höherer Temperatur zu erhalten, verwendete ich mehrere Öfen, schaltete dann während der Wirkung des starken Lichts einen nach dem andern in passenden Zeitabständen aus und liess den Ventilator entsprechend später spielen.

Um die Assimilation auch bei konstant niedrigerer Temperatur zu untersuchen, brachte ich den Recipienten in Leitungswasser, das beständig erneuert wurde (6—8°), in Eis und Wasser (4°), in schmelzendes Eis oder Schnee (0° C.), sowie in Kältemischungen aus Eis oder Schnee mit Kochsalz (−4° bis −21°). Durch beständigen Zusatz von Eis und Salz und durch Absaugen des Schmelzwassers liessen sich die Temperaturen einige Stunden konstant halten. Damit sich die Recipienten möglichst schnell abkühlten, wählte ich solche von geringer Grösse. Bei etwa −3° fror das der Pflanze dargebotene Wasser (*Henrici* 1918 S. 72) vollständig und bei weiterem Sinken der Temperatur beschlug sich die Innenwand des Recipienten mit einem klaren Eismantel. Wegen der durch die Kältemischung verursachten starken Lichtabsorption gelangte in diesen Versuchen im Gegensatz zu den bei höherer Temperatur ausgeführten in der Hauptsache nur direktes und kein von der Umgebung reflektiertes Licht zu den Pflanzen. Dieser Lichtverlust wird einigermaßen dadurch kompensiert, dass der den Recipienten auskleidende Eismantel weniger Licht absorbiert, als der Belag von kleinen Tröpfchen, der sich bei höherer Temperatur bildet.

Bei diesen Kälteversuchen war es wichtig, die Temperatur zu kennen, welche die Pflanze in einer bestimmten Kältemischung annahm. Aus praktischen Gründen war es mir jedoch nicht möglich, während des Assimilationsversuchs die Innentemperatur der Pflanze zu bestimmen. Daher mass ich die Temperatur einiger Pflanzen in blinden Versuchen bei verschiedenen Lichtintensitäten auf thermoelektrischem Wege, wobei sich der Recipient in einer Kältemischung von −5° bis −6° C. befand. Aus den Zahlen der Tabelle 2 geht hervor, dass schwache Belichtung keinen wesentlichen Einfluss auf die Pflanzentemperatur ausübt, dass diese also ohne Korrektur der Temperatur der Kältemischung gleichgesetzt werden kann, dass jedoch bei mittelstarker Belichtung die Pflanze

Tabelle 2. Temperatur der Pflanzen in der Kältemischung bei wechselnder Beleuchtung.

Homogyne alpina in Kältemischung von -5° C.

Bemerkungen	Beleuchtung in Lux	Zeit der Beobachtung	Temperatur der Pflanze	Temperatur- differenz*) bei Lux		
				32 000	900	400
I. Pflanze in abgeschlossenem ruhendem Luftvolumen. Pflanze 10 ¹³ a in den Recipienten gebracht. 11 ¹¹ a der stärkeren Beleuchtung ausgesetzt.	900	10 ²⁵ a	+ 2,7			
	900	10 ⁴⁰ a	+ 1,0			
	900	10 ⁵⁵ a	- 2,9			
	900	11 ⁰⁰ a	- 3,5			
	900	11 ¹⁰ a	- 3,5			
	32 000	11 ¹² a	+ 0,2			
	32 000	11 ⁴⁰ a	+ 4,2			
32 000	12 ⁰⁰ a	+ 4,7				
II. Pflanze im Luftstrom. Seit 2 ⁰⁰ p läuft d. Luftstrom durch d. Recipienten. Pflanze vorher 2 Stunden lang bei -4° stehen gelassen. Von 2 ¹⁶ p an stärkere Beleuchtung von 900 Lux. 2 ³¹ p Beleuchtung 32 000 Lux 2 ⁴⁰ p Luftstrom abgestellt. 2 ⁵⁴ p läuft der Luftstrom wieder.	400	2 ⁰⁵ p	- 4,0			
	400	2 ¹⁰ p	- 4,0			
	400	2 ¹³ p	- 4,0			- 1,0
	900	2 ¹⁷ p	- 2,4			
	900	2 ²² p	- 2,4			
	900	2 ³⁰ p	- 2,4			- 2,6
	32 000	2 ³⁵ p	- 1,2			
	32 000	2 ⁴⁰ p	- 1,1			
	32 000	2 ⁵⁰ p	+ 3,2			
	32 000	2 ⁵⁶ p	- 0,55			
	32 000	3 ⁰⁰ p	- 1,00			
	32 000	3 ¹⁰ p	- 1,00			
	32 000	3 ²⁰ p	- 1,00		- 4,0	
Sibbaldia procumbens in Kältemischung von -6° im Luftstrom						
Versuchsbeginn 3 ³⁰ p 4 ¹⁵ p stärkere Beleuchtung. Seit 5 ⁰¹ p 400 Lux.	900	3 ²¹ p	+ 0,2			
	900	3 ³⁷ p	- 0,5			
	900	3 ⁵² p	- 1,5			
	900	4 ¹⁰ p	- 2,8			
	900	4 ¹⁵ p	- 2,8			- 3,2
	32 000	4 ²⁵ p	- 1,7			
	32 000	4 ³⁰ p	- 1,9			
	32 000	4 ³⁵ p	- 2,0			
	32 000	4 ⁴⁵ p	- 2,0			
	32 000	5 ⁰⁰ p	- 2,0		- 4,0	
400	5 ¹⁰ p	- 4,0				
400	5 ²⁰ p	- 5,5				
400	5 ³⁰ p	- 5,7				
400	5 ⁴⁰ p	- 5,7			- 0,3	

*) d. h. die erst gegen das Ende des Versuchs konstant gewordene Differenz zwischen Kältemischung und Pflanze.

ca. 2⁰ wärmer ist als die Kältemischung, bei starker Belichtung sogar um 5⁰, vorausgesetzt, dass die Versuche im Luftstrom ausgeführt werden. Diese Korrektur habe ich bei der Diskussion der bei niedriger Temperatur erhaltenen Resultate berücksichtigt. Nur

nebenbei sei bemerkt, dass die Differenzen zwischen Temperatur der Kältemischung und Innentemperatur der Pflanze im allseitig geschlossenen Gefäss sehr viel grösser waren als im Luftstrom. Meine Resultate zeigen auch, dass die Pflanze eine gewisse Zeit braucht, um sich in der Kältemischung abzukühlen und sich dann infolge von Belichtung wieder langsam zu erwärmen, was etwa eine halbe Stunde erfordert. Deshalb darf in den Assimilationsversuchen bei niederer Temperatur erst nach Ablauf dieser Zeit mit der Messung der Assimilation begonnen werden.

2. Luftfeuchtigkeit und der dadurch bedingte Wassergehalt der Pflanzen.

Wie für die Phanerogamen, so ist auch für die Flechten der bei der Assimilation herrschende Wassergehalt von der grössten Wichtigkeit. Nach *Jumelle* (1892 S. 166—68) findet bei den Flechten im lufttrockenen Zustand kein Gaswechsel statt, mit steigendem Wassergehalt nimmt die Assimilation zu, allerdings nicht völlig proportional, indem ihr Maximum vor der völligen Sättigung der Flechten mit Wasser eintritt. *Jumelle's* Untersuchungen (1892 S. 159—169) über diesen Gegenstand sind so ausführlich, dass ich in dieser Hinsicht keine speziellen Versuche anstellte. Immerhin schien mir nicht nur der Wassergehalt der Flechten allein, sondern auch die relative Feuchtigkeit der Luft die in den Alpen gewonnenen Resultate stark zu beeinflussen, so dass ich diese in den Tabellen 18 und 19 angebe. Sie wurde mittels eines *Assmann's*chen Aspirations-Psychrometers und ersatzweise mittels eines Haarhygrometers gemessen. Im Laboratorium in Basel (Keller) betrug die relative Feuchtigkeit der Luft ziemlich gleichmässig ca. 65 %, so dass ich den Einfluss dieses Faktors nicht mehr weiter studierte. In allen Fällen, bei denen in den Tabellen nichts anderes bemerkt ist, untersuchte ich die Flechten im wassergesättigten Zustand.

Mit den phanerogamen Schattenpflanzen verfuhr ich gleich wie in meiner frühern Arbeit (*Henrici* 1918 S. 85).

3. Nährsalze.

In einigen Versuchen bot ich den Phanerogamen statt reinen Wassers die Detmer'sche Nährlösung, und zwar in der Konzentration $\frac{1}{3}$ nach *Chodats* (*Mendrecka* 1913 S. 178) Terminologie. Ich brachte die Wurzel der Pflanze 1—2 Tage vor dem Versuch in die Nährlösung, die Kontrolle in reines Wasser; die Pflanzen blieben auch während des Versuches darin.

b) Ergebnisse der eigenen Untersuchungen.

1. Übereinstimmende Resultate bei phanerogamen, alpinen Schattenpflanzen und Flechten.

1. Einfluss der Lichtintensität bei konstanter Temperatur.

Tabellen 3 und 4. Kurve 1 und 2 S. 118 und 121.

Um die Abhängigkeit der Photosynthese von der Lichtintensität festzustellen, verwendete ich zunächst Pflanzen, die vorher bei niedriger Temperatur im diffusen Tageslicht gestanden hatten oder die Nacht hindurch verdunkelt gewesen waren. Alle so vorbehandelten Pflanzen liefern, wenn man die Assimilation als Funktion der Lichtintensität darstellt, nicht die gewohnte eingipfelige, sondern eine zweigipflige-Kurve. (Fig. 1). Vom Lichtschwellenwert an — dieser kann unter Umständen niedriger sein als die schwächste von mir verwendete Lichtintensität von 75 Lux — nimmt die CO_2 -Assimilation bei steigender Lichtintensität bis zu einem Maximalwert zu; hierauf erfolgt ein meist steiler Abfall der Kurve zwischen 100 und 400 Lux und dann steigt bei mittelstarkem Licht (400—2000 Lux) die CO_2 -Assimilation von neuem. Ein zweiter Maximalwert tritt an der Grenze der

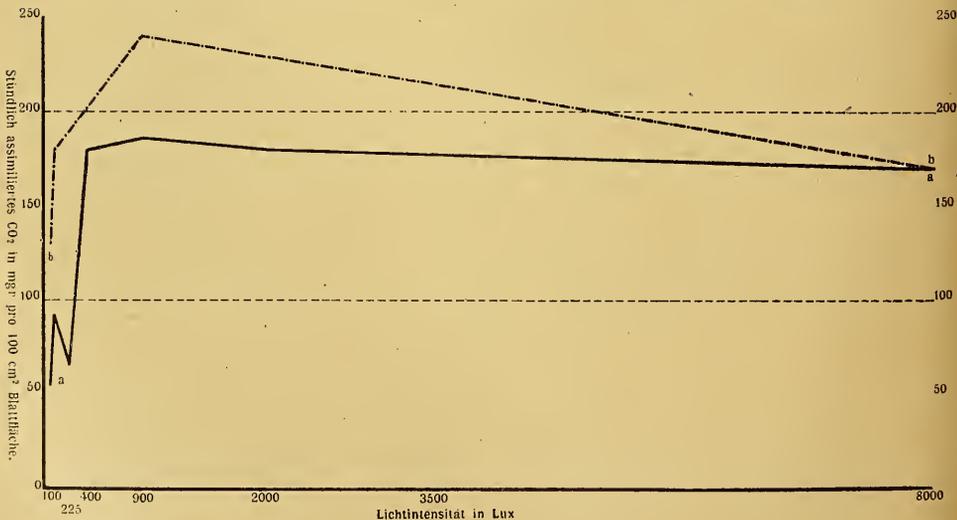


Fig. 1. Kurve 1. *Cardamine alpina*. Assimilation a) der stärkefreien, b) der stärkehaltigen Pflanze bei verschiedener Lichtintensität und 15°C .

mittelstarken oder erst im Gebiet der hohen Lichtintensitäten auf, und zwar bei den Schattenpflanzen meist bei geringerer Lichtintensität als bei den Flechten. Vom zweiten Maximalwert an sinkt die CO₂-Assimilation unter dem Einfluss der höchsten von mir verwendeten Lichtintensitäten mehr oder weniger schnell.

Tabelle 3. Abhängigkeit der CO₂-Assimilation der Flechten von der Lichtintensität bei konstanter Temperatur.

Nr.	Pflanze	Datum des Versuchs	Lufttemperatur in °C	CO ₂ -Gehalt der Luft in mgr. p. Liter	Assimilationswerte in mgr. CO ₂ pro 1 gr Frischgewicht in 1 Std.															
					Lichtintensitäten in Lux															
					75	100	225	400	900	2000	3500	8000	32000							
270	<i>Alectoria oehroleuca</i>	8. XI. 18	23 ⁰	0,6	23,8	17,9	3,3	11,1	2,7	0										
263	" "	28. X. 18	14 ⁰	1,0	9,4	6,2	9,0	7,4	6,9	6,4	3,8	2,2	0							
258	" "	24. X. 18	14 ⁰	0,6	5,3	0	0	2,9	0,1	0										
	" "	24. X. 18	14 ⁰	1,1							2,2	0								
261	<i>Cladonia gracilis</i>	26. X. 18	14 ⁰	1,1	7,3	2,3	2,3	—	2,0	—	5,3	2,1	0							
259	" "	24. X. 18	14 ⁰	0,6	7,3	3,1	2,1	2,6	2,0	0,6	0									
	" "	25. X. 18	14 ⁰	2,2																
265	<i>Cetraria nivalis</i>	31. X. 18	17 ⁰	1,1	4,2	2,4	2,7	2,8	2,4	3,2	2,6	2,4	2,2							
257	" "	23. X. 18	14 ⁰	1,1	0,5	0,5	0,6	3,1	1,4	1,9	1,8	1,8	1,7							
282	<i>Collema hydrocharum</i>	8. I. 19	17 ⁰	0,7	5,3	0,8	14,1	—	17,8	26,9	—	—	15,3							
262	<i>Gyrophora cylindrica</i>	28. X. 18	14 ⁰	1,3	3,8	4,3	4,0	3,5	4,9	4,3	3,9	3,8	3,8							
260	<i>Haematomma ventosum</i>	26. X. 18	14 ⁰	1,3	0	3,0	3,1	5,4	6,1	6,9	5,5	6,6	4,5							
256	<i>Lobaria limita</i>	23. X. 18	14 ⁰	1,1	5,8	7,2	9,1	6,5	3,0	21,5	12,2	11,8	12,0							
268	<i>Peltigera polydaetyla</i>	4. XI. 18	23 ⁰	1,8	18,5	9,2	10,8	9,1	11,2											
	" "	5. XI. 18	23 ⁰	0,7							3,3	0								
264	" "	29. X. 18	14 ⁰	1,0	1,4	2,2	6,7	1,4	3,4	5,2	4,4	2,7	2,4							
272	<i>Peltigera aphthosa</i>	13. XI. 18	14 ⁰	1,0	5,6	7,7	0,7	4,3	8,3	12,5	5,4	0								
253	<i>Solorina crocea</i>	22. X. 18	14 ⁰	3,3	5,4	25,1	20,5	19,3	10,8	13,8	14,3	22,4	2,9							
266	" "	31. X. 18	12 ⁰	1,1	1,9	2,3	1,4	0,8	3,1	2,4	2,3	2,3	1,0							
269	" "																			
	(Schattensexemplar)	8. XI. 18	23 ⁰	1,4	29,4	11,9	12,9	18,4	9,0	7,6	2,9	0								
267	<i>Stereocaulon alpinum</i>	4. XI. 18	23 ⁰	1,8	8,2	7,5	6,9	4,0	6,2	8,2										
	" "	5. XI. 18	23 ⁰	0,7							3,4	2,2	0							
255	" "	23. XI. 18	14 ⁰	3,3	2,8	8,1	16,1	0,6	5,2	5,4	8,7	8,7	0							

Die ganze Kurve weist also im Prinzip zwei Maximalwerte und drei Minimalwerte auf; während in meinen Versuchen die beiden Maximalwerte immer vorhanden waren, mussten der erste und der dritte Maximalwert etwa einmal mit Hilfe der Richtung der vorhandenen Kurvenstücke ergänzt werden.

Um jedem Missverständnis vorzubeugen, definiere ich im Folgenden die mathematischen Begriffe der Minimal- und der Maximalwerte unter Berücksichtigung ihrer Bedeutung in der bis jetzt bekannten eingipfligen Assimilationskurve, soweit eine solche Definition überhaupt möglich ist. Allerdings werden die Begriffe meist nur für Versuche mit verschiedenen Temperaturen, seltener für solche mit verschiedenen Lichtintensitäten gebraucht.

Tabelle 4. Abhängigkeit der CO₂-Assimilation der phanerogamen, alpinen Schattenpflanzen von der Lichtintensität.

Nr.	Datum	Pflanze	Vorbehandlung Bemerkungen	Luft- temperatur in ° C	CO ₂ -Ge- halt d. Luft in mgr. tm hier	Pflanze Nr.	Assimilation in mgr. CO ₂ pro 100 cm ² Blattfläche in 1 Std ; Lichtintensität in Lux									
							75	100	225	400	900	2000	3500	8000	32 000	
142	3. III. 19	Cardamine alpina 2450 m	Schattenexemplar	-2°	0,9		67,2	67,2	101,0	118,7	96,2	—	86,2	—	—	
105	13. I. 19	Cardamine alpina 2450 m	Pflanze I 3 Tage ver- dunkelt, II d. Tages- licht ausgesetzt	17°	1,6	I II	182,7 76,4	788,2 137,1	193,9 36,9	792,0 58,0	505,1 92,2	0 79,1	— —	— —	0 79,1	
106	15. I. 19	Saxifraga stellaris 2300 m	Schattenpflanzen Pflanze I 2 Tage ver- dunkelt, II d. Tages- licht ausgesetzt	17°	0,8	I II	190,1 0	241,9 29,8	293,7 31,6	198,7 15,8	164,1 105,3	155,5 122,9	— —	86,6 63,2	— —	
109	1919 Ende Januar	Sibbaldia pro- cumbens, 2500 m	Schattenpflanzen Pflanze I = Sonnen- pflanze, Pflanze II = Schattenpflanze, beide vorher dem diffusen Licht ex- poniert	17°	0,9	I II	194,9 148,6	169,3 411,0	322,7 266,7	338,7 341,0	293,9 370,0	231,0 157,7	— —	230,0 131,1	— —	
137	26. II. 19	Sibbaldia pro- cumbens, 2500 m	Dem diffusen Tages- licht ausgesetzt, Schattenexemplar	15°	0,8		56,9	91,4	64,9	180,0	786,9	180,0	—	—	144,0	
143	3. III. 19	Sibbaldia pro- cumbens, 2500 m	ditto	-2°	0,9		26,0	26,0	30,6	48,7	45,3	—	39,3	—	—	
136	26. II. 19	Soldanella alpina 2400 m	Schattenexemplar	15°	0,8		60,0	260,0	110,0	145,0	115,0	115,0	95,0	—	—	

Erster Minimalwert = Minimum (für Assimilation und Lichtintensität = Lichtschwellenwert).

Zweiter Minimalwert hat in der bisher bekannten Kurve kein Homologon.

Dritter Minimalwert entspricht dem Gebiet zwischen dem Maximum (der Assimilation und der Lichtintensität) und dem völligen Aufhören der Funktion. Das eigentliche Maximum im Sinne *Blackmans* (1905 S. 284) ist in meinen Versuchen nirgends vorhanden; denn immer ist der Wert nach Erreichung des Optimums schon in der ersten darauffolgenden Stunde kleiner als der Optimalwert, selbst wenn die Pflanzen zuerst der dem Maximum und dann erst der dem Optimum entsprechenden Lichtintensität ausgesetzt wurden. Nach *Pfeffers* (1904 S. 78 ff.) Definition würde allerdings mein dritter Minimalwert dem Maximum entsprechen, da *Pfeffer* nach dem Argument, dem bedingenden Faktor (Lichtintensität), *Blackman* dagegen nach der Funktion (Assimilation) definiert.

Die Maximalwerte würden dem Optimum entsprechen, wobei vorderhand unentschieden bleibt, welcher meiner beiden Maximalwerte dem bis jetzt bekannten Optimum entspricht.

Eine Ausnahme von den zweigipfligen Kurven machen die bei niedrigerer Temperatur ausgeführten Versuche 142 und 143 in Tabelle 4, in denen ich für *Cardamine alpina* und *Sibbaldia procumbens* eine eingipflige Kurve erhielt. Die Gründe für das Zustandekommen der verschiedenen Kurvenformen werde ich im Zusammenhang mit den Versuchen über den Einfluss der Temperatur besprechen.

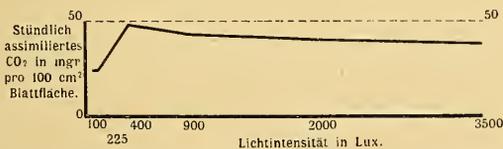


Fig. 2. Kurve 2. *Sibbaldia procumbens*. Eingipflige Assimilationskurve bei -20° C. und verschiedener Lichtintensität.

2. Einfluss der Temperatur bei konstantem Licht.

Tabellen 5, 6, 7, 8. Kurven 3 und 4 S. 126 und 152.

a) Lage des Gefrierpunktes der Blätter und Flechtenthalli.

Vor der Besprechung der Temperaturkurven muss der Einfluss der unter dem Gefrierpunkt liegenden Temperaturen auf die untersuchten Pflanzen erörtert werden. Gewöhnlich stellt man sich

vor, dass wenige Grade unter 0° C. die Pflanzen steif gefroren seien (*Mez* 1905). Nun hat aber schon *Müller-Thurgau* (1880, 1886) nachgewiesen, dass gewisse Pflanzen (z. B. *Ficus repens* 1886 S. 490) einen sehr tiefen Gefrierpunkt haben, dass ferner alle Pflanzen vor der Eisbildung in ihren Geweben unter ihren Gefrierpunkt abgekühlt werden müssen, und zwar manche sogar recht tief (z. B. *Fuchsia alpestris*, *Phajus grandifolius* 1886 S. 491). Dabei gefriert nicht schon beim Gefrierpunkt der betreffenden Pflanze alles in den Geweben enthaltene Wasser, sondern es bedarf dazu viel tieferer Temperaturen; so ist in einem Apfel bei $-15,2^{\circ}$ erst 79,3 % des Zellsafts gefroren (1886 S. 472). Speziell das Protoplasma setzt dem Gefrieren des in ihm enthaltenen Wassers grossen Widerstand entgegen, so dass dieses bei sinkender Temperatur am längsten flüssig bleibt. Sogar *Mez* (1905 S. 95) nimmt das vom Plasma „absorbierte“ Wasser von seiner Theorie aus, nach welcher bei -6° der gesammte Zellsaft gefroren sein soll. Dieses nicht gefrierende Wasser des Protoplasmas ist aber für die Pflanzen von eminenter Wichtigkeit, da die meisten Stoffwechselforgänge an das Vorhandensein von flüssigem Wasser gebunden sind.

Am häufigsten tritt der Fall ein, dass zuerst oder überhaupt nur in den Interzellularen Eis gebildet wird (*Molisch* 1897 S. 27 bis 29, *Müller-Thurgau* 1880, 1886). Das Blatt wird dadurch durchscheinend (*Müller-Thurgau* 1886 S. 449), nimmt aber beim Tauen, sofern es wenigstens eisbeständig ist, wieder seine natürliche optische Beschaffenheit an. Die Transparenz kann somit als Anzeichen für die Eisbildung gelten; ein genaues Kriterium aber besteht in der Erhöhung der Temperatur im Momente der Eisbildung. Erst in Kältemischungen von unter -10° konnte ich mit Sicherheit das Transparentwerden der von mir untersuchten Blätter beobachten, also auf Eisbildung in den Interzellularen schliessen. Berücksichtigt man die Korrekturen, welche für die durch Beleuchtung verursachte Erwärmung der Blätter ermittelt worden sind (S. 116), so tritt die Eisbildung zweifellos erst bei einer Blattemperatur von etwa -6° auf. Wenn unterhalb dieser Temperatur noch assimiliert wird, was tatsächlich der Fall ist, so folgt daraus, dass die Pflanze trotz dem grossen Wasserverlust, welcher durch die in den Interzellularen erfolgende Eisbildung bedingt wird, noch CO₂ assimilieren kann, somit in physiologischer Beziehung an Trockenheit angepasst ist (*Schröter* 1904 S. 658). Die Eisbildung in der Pflanze setzt die CO₂-Assimilation allerdings stark herab; wenn bei sinkender Temperatur immer mehr Eis entsteht, verursacht es schliesslich das völlige Aufhören der Assi-

milation. Da die Eisbildung hauptsächlich in den Interzellularen erfolgt, hindert sie die Luftzirkulation und dadurch die CO₂-Zufuhr. Ich versuchte deshalb in den Interzellularen künstlich — also über dem Gefrierpunkte der Pflanzen — Eisbildung hervorzurufen, um dadurch lediglich die CO₂-Zufuhr zu unterbinden, ohne gleichzeitig die Chloroplasten durch Wasserentzug aus dem Zellinnern an der Assimilation zu verhindern. Es gelang dies sehr leicht dadurch, dass ich die Pflanzen, Phanerogamen und Flechten, deren Assimilation ich bei tiefer Temperatur, jedoch in ungefrorenem Zustand bestimmt hatte, kurze Zeit in unterkühltes Wasser tauchte, dann sofort in den in der Kältemischung befindlichen Recipienten brachte und hierauf die CO₂-Assimilation bei derselben Temperatur wie vorher bei der ungefrorenen Pflanze mass. Das Resultat dieser Versuche (Tabelle 7) ist folgendes: Bei den Phanerogamen sinkt die Assimilation infolge der auf

Tabelle 7. Einfluss der Eisbildung auf die CO₂-Assimilation.

a) Eisbildung in den Interzellularen und auf der Oberfläche der Pflanzen.

Nr.	Datum 1919	Pflanze	CO ₂ -Gehalt der Luft in mgr im Liter		Stündlich assimiliertes resp. ausgeatmetes CO ₂ in mgr pro 100 cm ² Blattfläche							
					Temp.		mgr CO ₂		Temp.		mgr CO ₂	
144	5. III.	Cardamine alpina 2500 m	0,6	Assi- milation	+ 4°	8,8	- 12°	32,5 nicht gefroren	- 6°	86,2	0°	115,0 getaut
145	5. III.	Sibbaldia procumbens. Schattenpflanze, 2450 m	0,6	Atmung	+ 4°	48,0	- 12°	25,2	- 6°	38,4	0°	76,8
					Assi- milation	+ 4°	104,0	- 12°	34,0 ohne Eis- bildung	- 6°	24,0 Eis in den Inter- zellularen	0°
156	15. III.	Saxifraga Seguieri 2300 m	1,4	Atmung	+ 4°	80,0	- 12°	40,0		48,0	0°	52,0
					Assi- milation	- 9°	332,0	- 9°	196,0 Eis in den Inter- zellularen			
				Atmung	- 9°	88,0		88,0				

b) Eisbildung auf der Oberfläche der Pflanzen.

Nr.	Datum 1919	Pflanze	CO ₂ -Gehalt der Luft in mgr im Liter		Stündlich assimiliertes resp. ausgeatmetes CO ₂ in mgr pro 1 gr Frischgewicht			
					Temp.		mgr CO ₂	
155	15. III.	Xanthoria parietina aus Basel	1,4	Assimilation	- 9°	12,6 ohne Eis	- 9°	12,6 mit Eis
				Atmung	- 9°	10,1	- 9°	5,1

diese Weise erzeugten Verstopfung der Interzellularen stark, die Atmung jedoch viel weniger. Bei den Flechten hat diese Behandlung jedoch, wohl wegen des Fehlens der Interzellularen, keinen Einfluss auf die Assimilation, während bei ihnen die Atmung sinkt. Letzteres ist durchaus begreiflich, da nach *Jumelle's* Angaben (1892 S. 269—72) die Atmung dieser Pflanzen bald unter 0° aufhört, speziell bei länger dauernder Kältewirkung. Oberflächliche Eisbildung z. B. auf der Epidermis der Blätter, hindert bei den alpinen Schattenpflanzen die Photosynthese durchaus nicht; ich konnte in den meisten Fällen kleine Eiskriställchen auf den Blättern bemerken, die wohl aus dem bei der Transpiration ausgeschiedenen Wasserdampf entstanden waren.

Aus dem Dargelegten geht hervor, dass der Gefrierpunkt der untersuchten Phanerogamen und Flechten tief liegt. Auf seine spezielle Lage für Flechten einerseits, für Phanerogamen andererseits werde ich im zweiten Abschnitt dieser Arbeit eingehen. Hier soll zunächst nur die allgemeine Frage erörtert werden, worauf die tiefe Lage des Gefrierpunktes beruht. Der einzige in Betracht kommende rein physikalische Faktor ist die Kleinheit der Zellen, die dem Gefrieren ein starkes Hindernis entgegengesetzt. Gegen die Möglichkeit einer rein physikalischen Erklärung der tiefen Lage des Gefrierpunktes spricht die Tatsache, dass totes Gewebe schon bei höherer Temperatur gefriert als lebendiges (*Maximow* 1914 S. 364 ff.). Die Konzentration des Zellsafts ist zur Erklärung unzureichend, da selbst ein solcher, der beispielsweise einer 30 %igen Rohrzuckerlösung isotonisch ist, den Gefrierpunkt gegenüber reinem Wasser nur um $0,9^{\circ}$ erniedrigen würde. Immerhin würde ein hoher osmotischer Druck einen gewissen Schutz gegen Gefrieren bieten. Nach den Untersuchungen *Meiers* (1916 S. 53) haben tatsächlich alpine Individuen einen höhern osmotischen Druck als Individuen derselben Spezies aus der Ebene. Besonders auffallend sind aber die Zahlen von *Arrhenius* und *Söderberg* (1917), die bei rein alpinen Pflanzen noch viel höhere Werte als *Meier* erhielten. Ich selbst habe einige Bestimmungen des osmotischen Druckes an Mesophyll- und Epidermiszellen alpiner Pflanzen ausgeführt und zwar so, dass ich ihn zunächst bei $+15^{\circ}$, dann bei 0° resp. -10° bestimmte. Nachdem die Pflanzen niederen Temperaturen ausgesetzt worden waren, verweilten sie noch einige Zeit bei $+15^{\circ}$, bevor ich den osmotischen Druck bestimmte. Aus Tabelle 9 geht hervor, dass der osmotische Druck speziell der Mesophyllzellen bei niederer Temperatur ausserordentlich wächst und zwar schon bei Temperaturen, bei den die Pflanzen noch nicht gefroren sind.

Tabelle 9. Osmotischer Druck der Mesophyll- und Epidermiszellen der Blätter bei verschiedener Temperatur. Beleuchtung 900 Lux.

Nr.	Datum	Pflanze	Dauer der Temperaturwirkung in Stunden	Osmotischer Wert in Mol. KNO_3		
				- 10°	0°	+ 15°
159	18. III. 19	<i>Saxifraga Seguieri</i>	2			
		Palissaden		$\frac{2}{3}$		$\frac{1}{4}$
		Epidermis		$\frac{1}{3}$		$\frac{1}{4}$
161	18. III. 19	<i>Sibbaldia procumbens</i>	2			
		Palissaden		$\frac{4}{5}$		$\frac{1}{4}$
		Epidermis		$\frac{1}{3}$		$\frac{1}{3}$
160	18. III. 19	<i>Veronica bellidioides</i>	3			
		Palissaden		$\frac{1}{2}$	$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{4}$
		Epidermis		$\frac{1}{3}$	$\frac{1}{4}$	$\frac{1}{4}$

Die drei angeführten Faktoren haben zweifellos Bedeutung für die niedere Lage des Gefrierpunktes der Alpenpflanzen, ob schon die Wirkung jedes einzelnen klein ist. Indessen genügt auch die summierte Wirkung der drei Faktoren nicht, die tiefe Lage des Gefrierpunktes zu erklären. Ohne die Möglichkeit des Einflusses anderer noch unbekannter Faktoren zu verneinen, könnte die Beobachtung *Müller-Thurgaus* (1880, 1886), dass vor dem Eintritt der Eisbildung eine Unterkühlung von mehreren Graden notwendig ist, die tiefe Lage des Gefrierpunktes verständlich machen.

Der schon lang bekannten Tatsache, dass die Alpenpflanzen einen sehr tiefen Erfrierpunkt besitzen (*Schröter* 1904 S. 650), kann beigefügt werden, dass wenigstens die untersuchten Schattenpflanzen einen ganz besonders tief gelegenen Gefrierpunkt aufweisen. Es ist ja allerdings wahrscheinlich, dass im Experiment der Zustand der Unterkühlung länger dauert als in der freien Natur, in welcher die Luft gewöhnlich stärker bewegt ist.

Auf die Ursachen des tiefen Erfrierpunktes werde ich später noch zu sprechen kommen (S. 134 ff.).

β) Die CO_2 -Assimilation phanerogamer alpiner Schattenpflanzen und Flechten bei verschiedenen Temperaturen.

Tabellen 5, 6, 8, 10. Kurven 3 (S. 152) und 4.

Die bei verschiedenen Temperaturen gewonnenen Assimilationswerte lassen sich in 2 Gruppen scheiden:

1. Zweigipflige Assimilationskurven, die erhalten werden, wenn Flechten oder Phanerogamen in der kalten Jahreszeit bei schwachem Licht verschiedenen Temperaturen ausgesetzt werden.

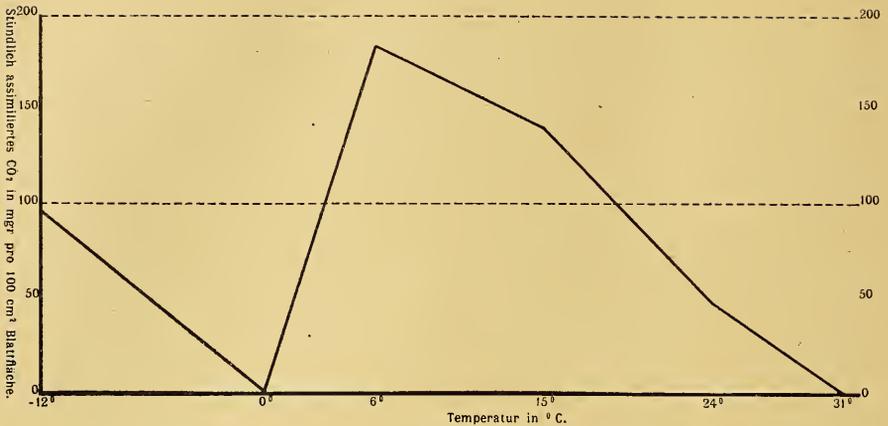


Fig. 3. Kurve 4. *Cardamine alpina*. Zweigipflige Assimilationskurve bei verschiedener Temperatur und 900 Lux.

2. Eingipflige Assimilationskurven, die erhalten werden, wenn bei den verschiedenen Temperaturen starkes Licht wirkt.

Da ich in den Versuchen bei schwachem Licht den ersten aufsteigenden Ast der Kurve öfters nicht traf, stellte ich spezielle Versuche bei ganz tiefen Temperaturen an, um den Temperaturschwellenwert der CO₂-Assimilation festzustellen (Tabelle 8). Bei *Sibbaldia procumbens* gelang es mir, diesen für das Sonnenexemplar genau festzustellen; bei den andern untersuchten Pflanzen

Tabelle 5.

Abhängigkeit der CO₂-Assimilation und Atmung der Flechten von der Temperatur.

Nr.	Datum 1919	Pflanze	Belichtung in Lux	CO ₂ -Gehalt der Luft in mgr. i. L.	CO ₂ -Assimilation in mgr in 1 Std. pro 1 gr Frischgewicht						Atmung in mgr CO ₂ pro 1 Std. pro 1 gr Frischgewicht							
					Minimal- temperatur	mgr CO ₂	bei 0°	bei +6°	bei 15°	bei 24°	bei 30°	Minimal- temperatur	mgr CO ₂	bei 0°	bei +6°	bei 15°	bei 24°	bei 30°
283	7. II.	<i>Xanthoria parietina</i>	2000	1,0	-6°	1,0	1,1	1,2	2,5	4,1	-6°	0,6	0,8	1,0	1,1	2,3		
282	31. I.	<i>Peltigera canina</i>	2000	0,6	-12°	2,3	2,9	3,4	3,6	3,4	-12°	0,8	1,2	1,9	2,4	2,6		
284	7. II.	<i>Evernia prunastri</i>	2000	1,0	-9°	0,4	1,2	1,4	2,7	3,6	-9°	0	1,2	1,5	2,2	3,2		
287	17. II.	<i>Xanthoria parietina</i>	400	1,0	-16°	3,8	2,6	2,4	5,3	8,5	-16°	1,1	0,3	0	4,1	0,7		
285	14. II.	<i>Evernia prunastri</i>	400	1,0	-12°	9,2	9,1	8,0	10,7	17,6	8,2	-12°	9,0	9,0	9,0	9,3	2,7 (9,0*)	9,0
286	17. II.	<i>Parmelia caperata</i>	400	1,0	-16°	14,9	7,7	12,8	19,9	19,8	-16°	9,2	5,0	7,9	7,9	8,7		

*) Der ausnehmend geringe Wert wurde nach der Nacht gefunden. Nachdem die Pflanze wieder assimiliert hatte, betrug die Atmung auch bei dieser Temperatur wieder 9,0 mgr.

Tabelle 6. Abhängigkeit der CO₂-Assimilation und Atmung der phanerogamen alpinen Schattenpflanzen von der Temperatur.

Nr.	Datum	Pflanze	Lichtintensität in Lux	CO ₂ -Gehalt der Luft in mgr pro Liter	CO ₂ -Assimilation in mgr CO ₂ in 1 Std. pro 100 cm ² Fläche					Atmung in mgr CO ₂ in 1 Std. pro 100 cm ² Blattfläche								
					Minimale-temperatur	bei 0°	bei 6° resp. 8°	bei 15°	bei 24°	Maximale-temperatur	Minimale-temperatur	bei 0°	bei 6° resp. 8°	bei 15°	bei 24°	Maximale-temperatur		
112	29. I. 19	<i>Cardamine alpina</i> 2500 m	2000	0,6	-6°	41,7	44,1	100,6	56,4	47,8	—	-6°	24,5	27,0	34,4	29,4	29,4	—
115	3. II. 19	<i>Sibbaldia procumbens</i> Sommenexemplar Schattenexemplar 2450 m	2000	0,5	-6°	56,6	66,6	86,6	146,6	230,0	35°	13,3	26,6	26,6	46,6	66,6	106,6	35°
113	29. I. 19	<i>Soldanella alpina</i> 2400 m	2000	0,6	-6°	47,1	62,3	74,3	110,0	101,9	—	-6°	22,8	27,4	27,4	30,4	38,0	—
114	31. I. 19	<i>Veronica bellidifoides</i> Sommenexemplar Schattenexemplar 2500 m	2000	0,6	-6°	12,1	13,5	16,1	37,6	48,4	35°	18,1	4,0	4,0	16,0	22,8	14,8	35°
118	14. II. 19	<i>Cardamine alpina</i> 2500 m	900	1,0	-12°	96,0	0	184,0	140,0	49,1	31°	0	-12°	0	44,3	51,9	15,4	31°
116	10. II. 19	<i>Sibbaldia procumbens</i> Sommenexemplar Schattenexemplar 2450 m	900	1,0	-10°	80,0	128,0	103,4	136,5	409,6	33°	405,5	20,0	20,0	33,1	49,6	103,5	33°
168	21. III. 19	<i>Sibbaldia procumbens</i> Schattenpflanze 2150 m	400	0,6	-12°	132,0	220,0	228,0	60,0	—	—	0	-12°	40,0	100,0	86,0	74,0	—
117	12. II. 19	<i>Veronica bellidifoides</i> Sommenexemplar Schattenexemplar 2500 m	900	1,4	-12°	140,0	240,7	185,1	277,8	354,7	30°	123,4	144,0	144,0	61,7	123,5	73,9	30°
167	21. III. 19	<i>Saxifraga Ségneri</i> 2300 m	400	0,6	-12°	52,0	128,0	146,0	140,0	—	—	—	-12°	40,0	60,0	82,0	164,0	—

Tabelle 8. Lage des absoluten Nullpunktes der CO₂-Assimilation.
Einfluss des Gefrierens.

Nr.	Datum	Pflanze	CO ₂ -Gehalt der Luft in mgr pro Lit.	CO ₂ -Assimilation in 1 Std. pro 100 cm ² Fläche in mgr CO ₂			Atmung in 1 Std. pro 100 cm ² Blatt- fläche in mgr CO ₂		
		Bei Minimaltemperaturen von		-12°	0°		-12°	0°	
144	5.III.19	Cardamine alpina 2500 m Schattenpfl. . .	0,6	32,5	115,0		25,2	76,8	
145	5.III.19	Sibbaldia procumbens Schattenpfl. 2450 m . .	0,6	34,0	48,0		40,0	52,0	
		Bei Minimaltemperaturen von		-15°	-10,0	-3°	-15°	-10°	-3°
147	7.III.19	Sibbaldia procumbens Schattenpfl. 2450 m . .	0,8	88,0	140,0	263,8	0	4,0	100,0
		Sonnenpfl. 2450 m . . .		0	140,0	102,5	0	0	32,5
				CO ₂ -Assimilation in 1 Std. pro 1 gr Frishgewicht in mgr CO ₂			Atmung in 1 Std. pro 1 gr Frishgewicht in mgr CO ₂		
		Bei Minimaltemperaturen von		-15°	-3°	+2°	-15°	-3°	+2°
148	8.III.19	Xanthoria parietina 260 m	0,8	9,7	15,7	10,8	3,8	6,8	3,8
149	8.III.19	Ramalina pollinaria 260 m	0,8	28,8	31,7	14,0	16,2	11,8	6,6

konnte ich wenigstens konstatieren, dass bei weiterem Sinken der Temperatur die Kohlensäure-Assimilation immer schwächer wird.

Bei den Temperaturversuchen musste ausser der Assimilation auch die Atmung bestimmt werden; da bis jetzt über die Atmung der Alpenpflanzen nur sehr wenig bekannt ist (*Bonnier* 1895 S. 341—343), führe ich in den Tabellen auch die von mir bestimmten Atmungsgrössen an. Diese sind speziell im Gebiet der niederen Temperaturen von Interesse. In manchen Fällen findet, nachdem die Atmung einen Minimalwert erreicht hat, wie bei der Assimilation auch wieder ein Anstieg statt; die gebrochene Kurve tritt allerdings bei der Atmung nicht so regelmässig auf, wie bei der Assimilation. Man spricht wohl überhaupt bei niederer Temperatur besser von einer CO₂-Entbindung und nicht von eigentlicher Atmung. *Müller-Thurgau* (1880 S. 142), *Molisch* (1897 S. 29) und *Mez* (1905 S. 102) konstatierten nämlich, dass während der Eisbildung aus dem Zellsaft reichlich Gas austritt, das sie als Luft bezeichnen. Nach meinen Beobachtungen muss CO₂ darin enthalten sein, da eine starke CO₂-Abgabe stattfand. Eine solche beobachtete ich aber nur bei den tiefsten von mir angewendeten Temperaturen. Da diese starke Gasausscheidung von den ge-

nannten Forschern als Charakteristikum für die beginnende Eisbildung angesehen wird, ist meine Beobachtung nach dem früher Gesagten (S. 122) leicht verständlich. Die bei ganz niedriger Temperatur erfolgende CO_2 -Entbindung dauert im Gegensatz zur Atmung nur kurze Zeit. Dagegen ist bei niedriger Temperatur die Atmung mehrere Stunden, wenigstens bei meinen Phanerogamen, konstant; ich konnte sie in meinen Versuchen allerdings erst nach dem Aufhören der CO_2 -Entbindung bestimmen. Um ihren Unterschied von der Atmung zu charakterisieren, führe ich in Tabelle 10 einige Zahlen an, die zeigen, wie diese Kohlensäure-Entbindung die Atmung um ein mehrfaches übertrifft.

Tabelle 10. CO_2 -Entbindung und Atmung bei niedriger Temperatur.
Aus verschiedenen Versuchen zusammengestellt.

	Stündlich abgegebenes CO_2 pro 100 cm^2 Blattfläche					
	-12°		-6°		0°	
	ent- bunden	aus- geatmet	ent- bunden	aus- geatmet	ent- bunden	aus- geatmet
<i>Cardamine alpina</i>	28,0	0		24,5		27,0
„ „					80,0	44,3
<i>Sibbaldia procumbens</i>	220,0	40,0			292,0	100,0
„ „	330,0	20,0		13,3	250,0	33,1
„ „		0		48,0		26,6
„ „		40,0				
<i>Veronica bellidioides</i>	178,0	12,8			140,0	25,6

Tritt jedoch eine schwache Erhöhung der Atmung zwischen -6° und $+4^\circ$ auf, so muss sie eine andere Ursache haben, weil in diesem Temperaturgebiet die Pflanze noch nicht gefriert. Wie später näher ausgeführt werden soll (S. 134), ist bei diesen Temperaturen in der Pflanze viel Zucker vorhanden, der ein besseres Atmungsmaterial ist, als die bei höherer Temperatur vorhandene Stärke, und deshalb wohl schneller veratmet wird.

3. Vorkommen und Ursache der zweigipfligen Assimilationskurve.

Während ich bis jetzt nur konstatierte, dass, entgegen den bisherigen Erfahrungen, zweigipflige Assimilationskurven vorkommen, behandle ich im folgenden die Bedingungen und die Ursachen ihres Auftretens. Anfangs stand ich meinen Versuchsergebnissen äusserst misstrauisch gegenüber und vermutete immer wieder unbekannte

Tabelle II. Einfluss der Vorbehandlung der Flechten auf die CO₂-Assimilation bei verschiedenen Lichtintensitäten.

Nr.	Datum	Pflanze	Vorbehandlung	Lufttemperatur in °C	CO ₂ -Gehalt der Luft in mgr pro l Liter	Assimiliertes CO ₂ in mgr pro 1 gr. Frischgewicht in 1 Std.; Lichtintensitäten in Lux									
						75	100	225	400	900	2000	3500	8000	32000	
271	12. XI. 18	Lobaria linita	2 1/2 Tage verdunkelt . . . Am Tage 8 Stunden belichtet, in der Nacht verdunkelt . . .	140	0,4	4,5	1,1	0,3	1,0	5,5	4,0	3,5			
276	25. XI. 18	Lobaria linita	Vor dem Versuch 4 Tage verdunkelt 4 Tage konstant belichtet . . .	180	1,4	2,5	3,6	4,2	4,2	8,3	8,3	2,3	2,9	1,3	1,2
273	14. XI. 18	Peltigera aphthosa	12 Stunden belichtet 12 Stunden verdunkelt 48 Stunden verdunkelt	140	0,8	9,8	4,6	5,5	11,2	6,5	—	6,0	5,7	1,6	
274	19. XI. 18	Haematomma ventosum	4 Tage verdunkelt 4 Tage konstant belichtet . . .	140	1,0	0	0,4	0,5	1,8	0,8	1,4	0,5	0	0	
275	20. XI. 18	Solorina crocea	4 Tage verdunkelt 4 Tage tagsüber belichtet, nachts verdunkelt	140	0,9	3,2	11,7	6,8	5,5	5,5	13,3	—	12,7	12,1	
290	22. XI. 18	Stereocaulon alpinum	Während 48 Std. dauernd be- lichtet 48 Stunden verdunkelt 4 Tage verdunkelt	170	1,2	0,7	1,1	0,8	0,9	1,8	1,4	0,4*	0,2*		
281	8. I. 19	Xanthoria parietina	3 Wochen verdunkelt	170	0,7	10,6	6,6	0	1,5	34,4	22,7	—	—	21,2	

*) CO₂-Gehalt sinkt plötzlich auf 0,3 mgr l. L.

Tabelle 12. Einfluss der Vorbehandlung der phanerogamen alpinen Schattenpflanzen auf die CO₂-Assimilation bei verschiedener Lichtintensität.

Nr.	Datum	Pflanze	Vor- behandlung	Zustand	Luft- temperatur in ° C.	CO ₂ -Ge- halt der Luft in mgr pro 1 Liter	Assimiliertes CO ₂ in mgr pro 100 cm ² Blatt- fläche in 1 Std.; Lichtintensitäten in Lux						
							75	100	225	400	900	2000	8000
151	11. III. 19	Sibbaldia procumbens	2 Tage ver- dunkelt	stärkefrei	15°	1,4	92,0	62,5	43,6	23,6	95,6	167,6	
154	14. III. 19	"	4 Tage ver- dunkelt	stärkehaltig	15°	2,0	132,0	180,0	188,0	200,0	240,0		170,0
164	19. III. 19	"	8 Tage ver- dunkelt	stärkefrei	15°	0,7	—	82,0	44,0	88,0	52,0		16,0
152	11. III. 19	Saxifraga Segunieri	2 Tage ver- dunkelt	stärkefrei	15°	1,4	188,0	72,0	356,0	400,0	292,0		260,0
153	14. III. 19	"	4 Tage ver- dunkelt	stärkehaltig	15°	2,0	320,0	326,0	560,0	433,0	293,0		260,0
163	19. III. 19	"	8 Tage ver- dunkelt	stärkefrei	15°	0,7	74,0	102,0	26,0	60,0	54,0		0,0

Versuchsfehler. Natürlich wurde dabei auch die Vorbehandlung der Pflanzen in Betracht gezogen. Ich änderte zunächst diese, indem ich die Pflanzen (Flechten) vor dem Versuche kürzere Zeit verdunkelte, anstatt sie im diffusen Licht stehen zu lassen; jedoch ohne Erfolg: die Kurve blieb zweigipfig (Tabelle 11). Erst nach längerem Verdunkeln bei 15° C. erhielt ich einzelne eingipfige, bei noch längerer Verdunkelung jedoch wieder zweigipfige Kurven. Für die phanerogamen Schattenpflanzen erhielt ich ein ähnliches Resultat (Tabelle 4 und 12); immerhin fiel mir auf, dass ich nach verhältnismässig kurzer Verdunkelung schon die eingipfige Kurve erhielt. Es hatte also den Anschein, als ob nach dem Verdunkeln dreierlei Kurven existieren, nämlich 1) nach kurzem Verdunkeln die zweigipfige Kurve, die noch nicht von der Kurve derjenigen Pflanzen abweicht, welche im diffusen Tageslicht gestanden hatten; 2) die eingipfige Kurve nach etwas längerer Verdunkelung; 3) die zweigipfige Kurve nach sehr langer Verdunkelung. Eine genaue Untersuchung (Tabelle 12) ergab die Richtigkeit dieser Vorstellung und liess somit vermuten, dass die Form der Kurve vom Vorhandensein oder Fehlen der Assimilationsprodukte abhängt.

Es gelang mir auch, durch Darreichung von Nährsalzen (Detmer'sche Lösung) die Kurvenform abzuändern (Tabelle 13), ohne allerdings, wie ich gleich bemerken will, dieses Resultat be-

Tabelle 13. Abhängigkeit der CO₂-Assimilation von den dargebotenen Nährsalzen bei verschiedener Lichtintensität.

Pflanze I mit Nährsalzen. Pflanze II ohne Nährsalze.

Nr.	Datum 1919	Pflanze	Temperatur in ° C.	Vorbehandlung	Pflanze	CO ₂ -Gehalt der Luft in mgr pro Liter	Assimiliertes CO ₂ in mgr pro 100 cm ² Blattfläche in 1 Std., Lichtintensitäten in Lux						
							75	100	225	400	900	2000	8000
107	17. I.	Bellis perennis aus Basel	20°	2 Tage im diffusen Tageslicht	I	1,7	123,8	124,5	96,8	74,3	120,1	167,5	141,3
					II	1,7	31,0	153,8	229,1	156,0	179,0	139,6	95,9
108	20. I.			2 Tage verdunkelt	I	0,4	4,5	13,5	18,9	22,5	35,1	37,0	26,1
					II	0,4	69,6	93,6	126,2	87,1	144,8	127,3	117,5
110	24. I.	Hieracium Filosella aus Basel	17°	2 Tage im diffusen Tageslicht	I	0,9	21,2	0	37,2	55,7	56,4	56,4	56,4
					II	0,9	18,6	17,1	27,2	30,6	21,8	17,1	0
111	27. I.			2 Tage verdunkelt	I	1,3	27,1	38,0	38,5	46,6	50,4	57,5	58,6
					II	1,3	38,1	50,0	69,4	34,4	40,6	46,9	36,3

friedigend deuten zu können. Ich erhielt bei den Pflanzen, die ich im diffusen Tageslicht gelassen hatte, bei Nährsalzzufuhr nur eine Verschiebung der Minimal- und Maximalwerte gegenüber der Kontrollpflanze in Wasser. Bei den vorher verdunkelten Pflanzen hingegen erhielt ich mit Nährsalzzufuhr eine eingipflige Kurve, während die Kontrollpflanze in Wasser noch die zweigipflige Kurvenform zeigte. In beiden Fällen — bei Pflanzen, die im Dunkeln und Pflanzen, die im diffusen Tageslicht gestanden hatten — verlief bei denjenigen Individuen, welchen Nährsalze zur Verfügung standen, der Abfall der Kurve bei steigender Lichtintensität weniger steil als bei den im Wasser stehenden Kontrollpflanzen. Diese Resultate sind recht schwer oder überhaupt nicht zu deuten, so lange man den Einfluss der Nährsalze auf die Kohlensäure-Assimilation nicht kennt. Bis jetzt liegen solche Untersuchungen nur für Wasserpflanzen vor (Literatur bei *Czapek* 1913 S. 545; *Treboux* 1903 S. 55ff; *Pantanelli* 1904 S. 199ff.), in denen aber relativ hohe Salzkonzentrationen zur Anwendung kamen, die fast alle zu einer Herabsetzung der Photosynthese führten. Nur K_3PO_4 begünstigt die CO_2 -Assimilation, solange es noch nicht Plasmolyse verursacht; andere Kaliumsalze wirken weniger hemmend als die entsprechenden Natriumsalze (*Pantanelli* 1904 S. 210ff., 215). Schwächer konzentrierte Lösungen haben nach *Treboux* bei Wasserpflanzen keine Wirkung. Immerhin gibt der Autor in einer Anmerkung (S. 55) an, dass er damit nicht den Einfluss von Nährsalzen auf die Photosynthese überhaupt bestreiten wolle; vielmehr nimmt er an, dass sich dieser Einfluss fühlbar mache, sobald die Pflanzen Mangel an Salzen litten, was bei Wasserpflanzen in Wirklichkeit kaum der Fall sei, weil sie Nährsalze in reichlicher Menge aufspeicherten. Ausserdem können Salzlösungen wieder ganz anders wirken als Lösungen einzelner Salze (*Pfeffer* 1904 S. 336). Es ist auch nicht ausgeschlossen, dass gewisse Salze bei der Assimilation nur als Reizstoffe wirken ohne am Prozess selbst mitzuwirken (*Czapek* 1905 S. 889; 1913 S. 160). Wenn es sich bestätigen sollte, was jetzt eine ungenügend gestützte Ansicht ist (*Pfeffer* 1897 S. 424), dass nämlich das Kalium bei der Translokation von höher molekularen Kohlehydraten eine Rolle spiele, so würden auch meine Nährsalzversuche für die Abhängigkeit der Kurvenform von der Art der vorhandenen Assimilationsprodukte sprechen. Ich halte es übrigens für wahrscheinlich, dass das Kalium die ihm zugeschriebene Rolle spiele, da auch im Reagenzglas minimale Mengen von Kaliumsalzen die Hydrolyse der Stärke durch Diastase erheblich fördern, wovon ich mich selbst überzeugen konnte, und was in der Literatur schon länger bekannt ist (*Kübel*

1899, die Angabe ist allerdings nicht ohne Widerspruch geblieben, weitere Literatur siehe *Oppenheimer* 1913 S. 293; die Originalabhandlung ist mir leider nicht zugänglich).

Angesichts der Resultate dieser orientierenden Versuche schien es mir von Bedeutung, die auf ihre Kohlensäure-Assimilation untersuchten Pflanzen auch auf ihren Gehalt an Assimilationsprodukten zu prüfen. Zur Beurteilung meiner Resultate ist die Tatsache von Bedeutung, dass ich diese Versuche im Herbst und Winter ausführte. Die Pflanzen wuchsen im Freien, waren völlig turgeszent, obwohl der Boden meist leicht gefroren war. Ich stellte nun fest, dass in dieser Jahreszeit keine meiner Versuchspflanzen — *Bellis perennis*, *Sibbaldia procumbens*, *Cardamine alpina*, *Veronica bellidioides* — in ihren Blättern Stärke oder Maltose enthielten, dagegen reichliche Mengen von reduzierenden Zuckern, besonders von Fruktose. Einzig in den Schliesszellen von *Sibbaldia procumbens* und *Cardamine alpina* fand ich hin und wieder kleine Stärkekörner.

Den Stärkenachweis führte ich mit Jod-Jodkalium in durch Chloralhydrat aufgehellten Blättern, den Nachweis von Maltose mit der von *Rosenthaler* 1914 S. 218 angegebenen Methode; die Hexosen wies ich durch das für sie charakteristische Osazon (*Rosenthaler* 1914 S. 193) nach, die Fruktose im besondern mit der Probe von *Seliwanoff* und *Pinoff* (*Rosenthaler* 1914 S. 206—207). Auch Rohrzucker scheint in grösserer Menge vorhanden zu sein, doch konnte ich ihn nicht isolieren, da mir Strontianhydrat nicht zur Verfügung stand. Kochte ich nämlich den Blattextrakt längere Zeit mit Essigsäure, so fiel bei erneutem Zusatz von Phenylhydrazin wieder Osazon aus, das offenbar aus den Spaltprodukten des durch die Säure hydrolysierten Rohrzuckers entstanden war.

Zum Verhalten der von mir untersuchten Pflanzen fand ich Parallelen in zahlreichen Arbeiten, die sich speziell mit dem Verschwinden der Stärke in überwinternden Laubblättern beschäftigen (*Mer* 1876, *Fliche* und *Grandeau* 1874, *Schulz* 1888, *Miyaké* 1902, *Badalla* 1910, *Lidforss* 1907). Wichtig ist für meine Untersuchungen *Overtons* (1899 S. 175) Angabe, dass im Oberengadin die Pflanzen schon im Herbst stärkefrei sind. *Lidforss* (1907) wies das Fehlen der Stärke im Winter für nordische, überwinternde Blätter nach; gerade für diese ist die Umwandlung der Stärke in Zucker von eminenter Bedeutung, da dadurch osmotisch wirksame Substanz produziert wird, die ihrerseits als Schutzstoff gegen das Erfrieren wirkt (*Lidforss* 1907; *Bartetzko* 1910; *Maximow* 1912 I und II). Eine Proportionalität zwischen der Menge des Schutzstoffes und der Erniedrigung des Erfrierpunktes der Pflanzen be-

steht allerdings nicht; vielmehr ruft schon eine sehr geringe Menge von Zucker eine starke Erfrierpunktserniedrigung hervor (*Maximow* 1912 S. 57). Da äquimolekulare Mengen sehr verschiedener Stoffe (Zucker — Salze — Alkohole), sofern sie nicht giftig sind, dieselbe Schutzwirkung ausüben (*Maximow* 1912 I, II, III), kann man den Erfrierpunkt einer Pflanze aus dem osmotischen Druck ihrer Mesophyllzellen angenähert ermitteln. Dies tat ich mit Hilfe der mir aus eigenen Untersuchungen zur Verfügung stehenden Zahlen (Tabelle 9), indem ich die von mir gefundenen osmotischen Drucke mit den Zahlen *Maximows* in Beziehung setzte und die von ihm (S. 57) empirisch ermittelten Werte der Erfrierpunktserniedrigung benützte. So fand ich für *Veronica bellidioides* eine Erfrierpunktserniedrigung von 13° , für *Sibbaldia procumbens* eine solche von 19° . Um nun den Erfrierpunkt zu finden, der unter dem Einfluss der Assimilation (resp. der Zuckerbildung) zustande kommt, müssen die angeführten Werte der Erfrierpunktserniedrigung von den bei Ausschluss der Assimilation gefundenen Werte der Erfrierpunkte subtrahiert werden. Diese Berechnungsweise haben in neuester Zeit *Arrhenius* und *Söderberg* (1917) auf nordisch alpine Pflanzen angewandt und ähnliche Werte wie ich erhalten. Diese Tatsache liefert eine restlose Erklärung für die tiefe Lage des Erfrierpunktes der Alpenpflanzen. Bringt man die zuckerreichen Pflanzen in höhere Temperatur, so tritt mehr oder weniger schnell die Kondensation zu Stärke ein. Bei einigen Pflanzen, wie *Hieracium pilosella* und *Veronica bellidioides*, wiesen die Pflanzen noch nach 4tägigem Verweilen bei $+15^{\circ}$ jene Brüchigkeit auf, die bei niedrigerer Temperatur an ihnen so auffallend ist und die mit dem hohen osmotischen Druck Hand in Hand geht. Die Blätter werden erst allmählich wieder weich und biegsam, wobei sie gleichzeitig Stärke speichern.

Die Umwandlung von Stärke in Zucker und Fett bei Bäumen liegt mit dem hier beschriebenen Vorgang jedenfalls auf gleicher Linie; um nicht Allbekanntes zu wiederholen, verweise ich auf die umfangreiche einschlägige Literatur (siehe *Fischer* 1891). Ob die Identität der beiden Vorgänge so weit geht, dass im Winter in einigen Blättern an Stelle von Stärke auch fettes Öl gebildet wird (*Schulz* 1888), bleibt noch zu untersuchen.

Da ja das Fett nicht als Assimilationsprodukt, sondern ausschliesslich als Speicherstoff aufzufassen ist, fällt für meine Versuche nur die Tatsache in Betracht, dass ich stärkefreie Pflanzen verwendete. Die Vermutung lag nun nahe, dass im Experiment bei höherer als der im Freien herrschenden Temperatur Stärke gebildet werde, und dass diese die

Kurvenform beeinflusse. Diese Vermutung hat sich als richtig erwiesen (Tabelle 12). Für die Licht- sowie für die Temperaturkurve der Assimilation konnte ich feststellen, dass vom Schwellenwert an bis und mit dem ersten Maximalwert im Laufe der Versuchszeit wohl Kohlensäure-Assimilation stattfindet, niemals aber Stärkebildung. Zwischen der Licht- und der Temperaturkurve besteht jedoch insofern ein gewisser Unterschied, als bei Lichtintensitäten, die unter dem ersten Maximalwert liegen, bei längerer Versuchszeit Stärke entstehen kann, wie ja die Pflanze auch im Dunkeln aus dargebotenem Zucker Stärke zu bilden vermag. Bei Temperaturen, die unterhalb der dem ersten Maximalwert entsprechenden Temperatur liegen, konnte ich, selbst bei langdauernder Exposition, nie Stärkebildung konstatieren. Bei der Temperatur resp. Lichtintensität, bei welcher die erste Stärkebildung auftritt, beginnt die Temperatur- wie auch bei Lichtkurve der CO_2 -Assimilation zu sinken, steigt aber bei zunehmender Temperatur resp. Lichtintensität von neuem bis zum zweiten Maximalwert. Dass ein mit Stärke vollgepfropft Blatt selbst bei starkem Licht oder mittelhoher Temperatur wenig assimiliert, ist schon längst bekannt (*Ewart* 1896 S. 429—38, *Pantanelli* 1904 S. 184). Diese Tatsache ist aber insofern wichtig, als bei geringer Lichtintensität (100 bis 400 Lux) resp. bei niederer Temperatur schon eine kleine Stärkemenge zur Inaktivierung der Chloroplasten genügt, die aber durch Steigerung der Lichtintensität resp. der Temperatur wieder überwunden wird. Natürlich kann die Inaktivierung durch Erhöhung der Lichtintensität resp. der Temperatur nur so lange aufgehoben werden, als Licht und Temperatur noch hindernde Faktoren im Sinne *Blackman* und *Matthaeis* (1905 S. 448) sind. Deshalb finden wir in den meisten Fällen bei hohen Lichtintensitäten oder höherer Temperatur einen starken Abfall der Assimilationskurve. Dann ist, eben speziell für Schattenpflanzen, das Lichtoptimum schon überschritten, und es gesellt sich zur eventuellen Inaktivierung der Chloroplasten durch viel Stärke noch die Inaktivierung durch zu starkes Licht. Kommt die Lichtinaktivierung allein in Betracht, so kann sie dadurch aufgehoben werden, dass die Pflanze in schwächeres Licht zurückversetzt wird. Lässt man sie darin etwas „ausruhen“, so tritt nach kurzer Zeit völlig normale Assimilation ein, wie ich ja schon bei der Methode meiner Versuche erwähnt habe (S. 112). Die durch starkes Licht erzeugte Inaktivierung tritt umso schneller und stärker ein, je niedriger der CO_2 -Gehalt der Luft ist. Man vergleiche speziell die Versuche mit *Alectoria ochroleuca* Tabelle 3. Die Lage des Lichtoptimums, denn diesem entspricht der zweite Maximalwert, wird also durch den CO_2 -Ge-

halt der Luft bedingt, wie dies übrigens schon *Treboux* (1903 S. 65) und *Pantanelli* (1904 S. 192) angeben. In kohlen säure armer Luft kann es sogar vorkommen, dass eine Schattenpflanze wie die Flechte *Alectoria* durch das starke Licht dauernd geschädigt wird und auch bei optimalen Bedingungen nicht mehr assimilieren kann. Bei der Besprechung der speziellen Resultate von Phanerogamen und Flechten werde ich auf ähnliche Verhältnisse zu verweisen haben (S. 150).

Mit dem Einsetzen der Stärkebildung geht in den untersuchten Blättern eine bedeutende Erhöhung des Trockengewichts Hand in Hand, woraus hervorgeht, dass die Ableitung der Assimilate nicht mehr so prompt erfolgt, wie vorher. Doch scheint die Stärkebildung das primäre, die Trockengewichtserhöhung das sekundäre zu sein. Da ich bei meinen früheren Versuchen (1918 S. 87 ff.) keine Stärkebestimmungen ausführte, konnte ich damals nur die Trockengewichtserhöhung für die gebrochene Kurvenform verantwortlich machen.

Mit Ausnahme der ersten Versuche bestimmte ich das Vorhandensein oder das Fehlen der Stärke jeweilen gleichzeitig mit den Assimilationsversuchen an Kontrollpflanzen, die ich den gleichen Lichtintensitäten resp. Temperaturen wie die Versuchspflanze aussetzte; da diese Versuche nur qualitative Resultate lieferten, führe ich die ausführlichen Protokolle nicht an, sondern betone nur, dass bei der zweigpfligen Kurve die Stärkebildung jeweilen gleich nach dem ersten Maximalwert eintrat, und dass sie im intensiven Licht viel stärker war als im schwachen. Wo ich eingipflige Kurven erhielt, werde ich die Stärkebildung in jedem speziellen Fall besonders besprechen (S. 141).

Wie ich feststellen konnte, beginnt bei Schatten- und Sonnenindividuen derselben Spezies die Stärkebildung nicht bei derselben Temperatur. Im Winter setzt beispielsweise bei *Sibbaldia procumbens* vom schattigen Standort die Stärkebildung bei ca. 0° ein, beim Sonnenexemplar bei 4°—6°. Noch höher liegt die Temperaturschwelle der Stärkebildung für Ebenenpflanzen. Es ist möglich, dass gegen den Sommer zu die untere Temperaturgrenze der Stärkebildung nach oben verschoben wird; ich glaube allerdings, dass die Differenz nicht gross ist. Die gefundenen Temperaturgrenzwerte stimmen mit den von *Kraus* (1868 S. 523 ff.), sowie von *Winkler* (1898 S. 529) gefundenen gut überein, der für Ebenenpflanzen unseres Klimas die erste Stärkebildung im Sommer bei 6—8° feststellte, im Winter bei *Primula* bei + 3°. Besonders zu beachten sind dabei *Czapeks* (1901 S. 120 ff.) Angaben, dass bei niedriger Temperatur die Zuckerkonzentration viel höher sein muss als bei + 15°, damit überhaupt Stärkebildung eintritt.

Aus praktischen Gründen führte ich die Stärkebestimmungen meist nur bei Phanerogamen aus. Da die Flechten mit Jod-Jodkalium die verschiedensten Farbenreaktionen geben, ist es schwer festzustellen, ob sie wirklich Stärke enthalten. Immerhin schien dies bei den meisten nur bei Temperaturen über $+6^{\circ}$ der Fall zu sein; doch ist es möglich, dass bei einzelnen Flechten ein anderes unlösliches Kohlehydrat die Rolle der Stärke übernimmt. Das Trockengewicht der Flechten zeigt mit steigender Lichtintensität eine allmähliche Zunahme, da ja keine Ableitung der Assimilate aus dem Thallus stattfindet.

Wenn auch die Kurvenform in erster Linie durch die Stärkebildung bedingt wird, so ist doch nicht ausgeschlossen, dass noch andere Einflüsse dabei mitspielen. Speziell bei sehr niedriger Temperatur wird das von *Willstätter* und *Stoll* (1918 S. 174—225) beobachtete Phänomen der starken CO_2 -Absorption die CO_2 -Assimilation begünstigen.

Der aus den bisherigen Beobachtungen gezogene Schluss, dass die Stärkebildung die Hauptursache der Zweigipfligkeit der Assimilationskurve ist, muss nun noch unter möglichst verschiedenen Bedingungen, welche die Stärkebildung fördern oder hemmen, auf seine Richtigkeit geprüft werden. Dabei stelle ich jeweils zwei Versuchsgruppen einander gegenüber, in welchen extreme Bedingungen realisiert sind, und in welchen sich die Pflanzen unter sonst gleichen Bedingungen nur durch ihren Stärkegehalt unterscheiden.

a) Stärkefrei: sogenannte Zuckerpflanzen.

Sogenannte „Zuckerpflanzen“ müssen, wenn obiger Schluss richtig ist, eingipflige Assimilationskurven ergeben. Nach *Parkin* (1912 S. 39) ist *Galanthus nivalis* eine solche Zuckerpflanze; der englische Forscher konnte nur in ihren Schliesszellen Stärke nachweisen.

Tabelle 14. Assimilation einer Zuckerpflanze. (*Galanthus nivalis*.)

Versuch 138. 28. II. 1919. Wirkung verschiedener Lichtintensitäten, übrige Einflüsse konstant.

CO_2 -Gehalt der Luft: 2,8 mg. i. L. Temperatur 15° C.

Beleuchtung in Lux	75	100	225	400	900	4500
Assimiliertes CO_2 in mgr } pro 100 cm^2 Blattfläche }	24,5	97,0	106,0	111,0	130,0	165,5

Versuch 157. 17. III. 1919. Wirkung verschiedener Temperaturen,
übrige Einflüsse konstant.

CO₂-Gehalt der Luft: 0,6 mgr i. L. Beleuchtung 900 Lux.

Temperatur in ° C.	- 6°	- 2°	8°	15°	24°
Assimiliertes CO ₂ in mgr pro 100 cm ² Blattfläche }	3,9	5,8	16,9	4,8	2,1

Aus beiden Versuchen geht hervor, dass diese stärkefreie Zuckerpflanze tatsächlich eine eingipflige Assimilationskurve liefert.

α2) Stärkereich: infolge künstlicher Zuckerezufuhr.

Pflanzen, die vorher bei einer Temperatur, die Stärkebildung gestattet, mit Zucker ernährt wurden, dürfen nach den bisherigen Resultaten nur eine eingipflige oder, entsprechend der Trockengewichtserhöhung, eine nur schwach zweigipflige Kurve aufweisen. Dieses Resultat wird durch folgenden Versuch (Nr. 150) unzweideutig erfüllt.

Versuch 150. 10. III. 1919. *Bellis perennis*.

Die Pflanze A tauchte vor dem Versuch mit ihren Wurzeln während zweier Tage in eine Lösung von 10% Rohrzucker, die Pflanze B in Wasser im Dunkeln. Wie die Untersuchung eines Blattes ergab, war A vor dem Versuch mit Stärke vollgepfropft. Um in Pflanze B die Stärkebildung vor dem Versuch mit Sicherheit zu vermeiden, musste sie vor dem Versuch bei einer Temperatur von weniger als + 8° verdunkelt werden, während A bei + 15° ebenfalls im Dunkeln gehalten wurde.

Temperatur: 15°; CO₂-Gehalt der Luft: 1,0 mgr i. L.

Beleuchtung in Lux :	75	100	225	400	900	2000	8000
A Assimiliertes CO ₂ pro 100 cm ² Blattfläche	84,0	84,0	81,0	92,0	92,0	94,0	94,0
B " " " " " "	44,6	53,0	105,0	48,0	46,0	72,0	44,0

Die Richtigkeit meiner früheren Folgerung geht aus diesem Versuch klar hervor, indem die mit 10% Rohrzucker ernährte Pflanze nach Erreichung des Maximalwertes eine Kurvensenkung von nur etwa 3%, die Kontrollpflanze dagegen eine solche von etwa 56% zeigt.

Bei diesem Versuch fällt übrigens auf, dass die mit Zucker gefütterte Pflanze stärker assimiliert als die in Wasser gehaltene stärkearme Kontrollpflanze. Was dieses Resultat einigermassen

erklären kann, ist die Tatsache, dass die Atmung der mit Zucker ernährten Pflanze 6mal so gross ist als die der Kontrollpflanze. Infolge dessen befindet sich in den Interzellularen der mit Zucker ernährten Pflanze eine höhere CO_2 -Konzentration, dank welcher auch bei schwachem Licht mehr assimiliert werden kann. Diese Erscheinung stimmt mit der bei meinen Versuchen öfters beobachteten Tatsache überein, dass ungleich vorbehandelte Individuen einer Spezies trotz gleichen Aussenbedingungen verschieden stark assimilieren. Ausserdem wird die intensivere Assimilation der stärkereichen Pflanze dadurch leichter verständlich, dass längeres Verdunkeln die Assimilationsfähigkeit der Pflanzen herabsetzt, besonders wenn ihnen nur Wasser geboten wird.

*β*1) Stärkefrei: niedere Temperatur.

Exponiert man Pflanzen verschiedenen Lichtintensitäten bei Temperaturen unter 0° , so erhält man eingipflige Lichtkurven, da unter diesen Umständen erst bei starkem Licht Stärke gebildet wird (vergl. Versuche 142 und 143, Tabelle 4). Dieses hier auftretende Optimum entspricht dem ersten Maximalwert.

*β*2) Stärkehaltig: Infolge Erwärmung durch intensive Beleuchtung.

Aus ähnlichen Überlegungen ergibt sich, dass bei verschiedener Temperatur, aber dauernd intensiver Beleuchtung eingipflige Kurven entstehen müssen, da die Pflanzen selbst bei niederer Aussentemperatur infolge der starken Beleuchtung, die zur Stärkebildung nötige Innentemperatur erreichen, wenigstens bei Temperaturen zwischen -6° und 0° , wobei Assimilationswerte, die unter -6° erhalten wurden, von vornherein kleiner sind, als die zwischen -6° und 0° erhaltenen, da sie sich schon dem Temperaturschwellenwert der Photosynthese nähern. Das in diesen Kurven gefundene Optimum entspricht dem zweiten Maximalwert der zweigipfligen Kurve (Tabelle 5 und 6).

γ) Stärkefrei: Winter; Stärkehaltig: Sommer.

Die meisten der oben erwähnten Versuchsergebnisse erhielt ich im Spätherbst und Winter. Ähnliche Zahlen bekam ich auch im Sommer, jedoch nur in den Alpen (Henrici 1918 S. 87—88, Kurven 5, 6, 7, sowie diese Arbeit, Tabelle 16), nie aber in der Ebene. Hier lieferten nur die im Winter erhaltenen Assimilationswerte zweigipflige Kurven (1918 Kurve 4). Schon aus theoretischen Gründen können im Sommer in der Ebene nur eingipflige Kurven erwartet werden, da die Pflanzen schon vor dem Versuch

Stärke enthalten und deshalb in schwachem Licht nur wenig assimilieren. So erhielt ich in Basel im Frühling und Sommer 1918 bei *Bellis perennis*, *Hieracium Pilosella* und *Anthyllis Vulnerraria* immer die bis jetzt bekannte eingipflige Assimilationskurve; nur an zwei kalten Apriltagen assimilierten die Pflanzen im schwachen Licht bedeutend mehr als im mittelstarken. Dass bis jetzt nur eingipflige Assimilationskurven konstruiert wurden, wird durch die Tatsache verständlich, dass man die Assimilationsversuche gewöhnlich im Sommer und in der Ebene ausführte. Einzig *Matthaei* (1905 S. 82—83) gibt für *Prunus Laurocerasus* an, dass die Blätter an kalten, trüben Maitagen mehr assimilieren als an warmen Sommertagen. Zweifellos gab auch in diesem Fall die Verschiedenheit der Assimilationsprodukte den Ausschlag. In meiner ersten Arbeit (*Henrici* 1918 S. 87 ff.) führte ich *Matthaeis* Resultate auf die Erhöhung des Trockengewichts zurück. Dies ist insofern richtig, als die Stärkebildung eine solche Erhöhung zur Folge hat. Es fiel mir auf, dass Pflanzen, die im Winter aus dem Freien geholt wurden, bei hoher Temperatur und günstiger Beleuchtung zur Stärkebildung etwas mehr Zeit brauchten, als solche, die schon einen Tag bei etwa 8° im diffusen Tageslicht gestanden hatten, obwohl diffuses Tageslicht in dieser Zeit nicht ausreicht, um Stärkebildung zu bewirken. Ich konnte allerdings nicht mit Sicherheit entscheiden, ob den Pflanzen eine gewisse Beharrungstendenz zur Zuckerbildung eigen ist, so etwa, dass ein Enzym die Kondensation des Zuckers zu Stärke bewirkt, das aber im Winter im Freien nicht oder in zu geringer Menge vorhanden ist, als dass es sofort, wenn für die Stärkebildung günstige Aussenbedingungen einsetzen, in Aktion treten könnte. Bei etwas längerer Wirkung günstiger Bedingungen könnte dann dieses Enzym regeneriert werden. Diese Auffassung findet in der Beobachtung eine Stütze, dass im Sommer auch im diffusen Licht schon nach 2—6 Stunden Stärke gebildet wird (*Kraus* 1868 S. 517 und 521). Übrigens konnte ich ganz junge Blätter, wie sie zu Ende des Winters bei *Soldanella alpina* und *Sibbaldia procumbens* vorhanden waren, nie zur Stärkebildung bringen (siehe auch *Czapek* 1913 S. 484). Zu Assimilationsversuchen benützte ich solche Blätter nie; doch ist aus theoretischen Gründen zu erwarten, dass sie eine eingipflige Kurve geliefert hätten.

δ) Einfluss des Lichtes und des CO₂-Gehaltes der Luft
auf die Stärkebildung.

Wenn ich vom Auftreten oder Fehlen der Stärke bei bestimmten Lichtintensitäten spreche, so geschieht dies mit einem

gewissen Vorbehalt. Es ist ja eine allbekannte Erscheinung, dass selbst im Dunkeln Stärke gebildet wird, sobald der Pflanze genügend Zucker geboten wird. Liegen die Blätter in einer Lösung von 10% Rohrzucker, so wird man nach 24—48 Stunden unfehlbar Stärke darin finden (*Detmer* S. 34). Bei niedrigerer Konzentration der Zuckerlösung dauert es entsprechend länger, bis sich Stärke bildet, und ebenso verzögert niedrigere Temperatur deren Bildung (*Winkler* 1898 S. 528—29). Im Dunkeln ist also die Stärkebildung von der Dauer der Zufuhr und von der Konzentration des Zuckers abhängig, sobald eine geeignete Temperatur gewählt wird. Diese beiden Faktoren werden auch im Lichte ihren Einfluss beibehalten. Indessen bin ich durch folgende Beobachtung zu der Auffassung genötigt worden, dass auch das Licht als solches, ganz abgesehen von seiner assimilatorischen Wirkung, eine Beschleunigung der Stärkebildung hervorruft. Ich beobachtete nämlich, dass meine Schattenpflanzen in schwachem, aber für ihre CO_2 -Assimilation optimalen Lichtintensität trotz starker Assimilation erst nach vielen Stunden Stärke bildeten, während dieselbe Pflanze in starkem, für ihre CO_2 -Assimilation schon ultraoptimalen Lichtintensität nur noch schwach assimilierte, jedoch nach kurzer Zeit Stärke bildete (Tabelle 4 Versuch 137 und 142). Dieses Resultat, dass Stärkebildung durch Licht beschleunigt wird, steht allerdings im Widerspruch mit den Befunden *Winklers* (1898 S. 530), nach welchen die Stärkebildung bei mit Zucker ernährten Pflanzen vom Licht unabhängig ist; doch glaube ich, dass *Winklers* Befunde durch seine Versuchsanordnung (künstliche Zufuhr) bedingt sind. Für die von mir vertretene Auffassung sprechen die Versuche von *Kraus* (1868 S. 517, 521), der im stärkeren Licht ebenfalls viel schnellere Stärkebildung konstatierte.

Während bei den Versuchen über Stärkebildung im Dunkeln den Pflanzen von Anfang an der Zucker in relativ hoher Konzentration geboten zu werden pflegt, muss in meinen Assimilationsversuchen die Pflanze den Zucker wenigstens zum Teil erst bilden; einen gewissen Prozentgehalt enthält sie ja immer, wie schon *Parkin* (1912 S. 36—37) nachgewiesen hat, und wie ich auch an meinem Versuchsmaterial feststellen konnte. Auf Grund des relativ hohen osmotischen Druckes der Mesophyllzellen glaubte ich sogar, dass ihr Zuckergehalt recht erheblich ist. Da nun höherer CO_2 -Gehalt, bis zu ungefähr 6 Volumpromille der Luft, den Lichtschwellenwert für die CO_2 -Assimilation stark herabsetzt, wie ich bei anderer Gelegenheit für *Bellis perennis* und *Hieracium Pilosella* wiederholt konstatieren konnte, erscheint es nicht ausgeschlossen, dass hoher CO_2 -Gehalt auch den Lichtschwellenwert für

die Stärkebildung herabsetze. Versuche konnte ich darüber nicht mehr anstellen, da die Jahreszeit schon so vorgeschritten war, dass die Pflanzen schon vor dem Versuch Stärke enthielten. Es wäre also möglich, durch Darbietung grösserer CO_2 -Mengen, als sie in meinen Versuchen zugeführt wurden, schon bei schwächerer Lichtintensität, vielleicht auch bei niederer Temperatur Stärkebildung zu erzielen. Der Umstand, dass bisher die Assimilationsversuche (speziell die neuesten von *Willstätter* und *Stoll* 1918) meist bei hohem CO_2 -Gehalt ausgeführt wurden, ist vielleicht auch ein Grund dafür, dass bisher nur die eingipflige Assimilationskurve zur Beobachtung kam.

ε) Kurven ausgehungerner Pflanzen.

Wenn die Pflanzen im Sommer in der Ebene nur eingipflige Kurven ergeben, weil sie schon vor dem Versuch Stärke enthalten, so muss man von Pflanzen, die im Sommer durch lange Verdunkelung entstärkt worden sind, zweigipflige Kurven erwarten, da bei solchen Pflanzen im Laufe des Experiments wieder Stärkebildung eintritt. Dies ist auch tatsächlich der Fall, wie ich an *Bellis perennis* beobachten konnte. Ganz anders verhalten sich verdunkelte Pflanzen im Winter. Brachte ich stärkefreie, zuckerhaltige *Sibbaldia procumbens* aus dem Freien ins Dunkle in die zur Stärkebildung genügende Temperatur von $+15^\circ$, so konnte ich nach drei Tagen Stärke nachweisen. Dass es bis zu deren Bildung relativ langsam dauerte (vgl. *Winkler* 1898 S. 528), ist sehr wohl verständlich, da der Zucker in *Sibbaldia* vermutlich in niedrigerer Konzentration enthalten war, als in *Detmers* (1912 S. 34) Schulbeispiel. Verdunkelte ich die Pflanzen noch länger, so verschwand die Stärke allmählich wieder, da sie wohl hydrolysiert und der dabei entstehende Zucker zum Teil als Atemmaterial an Ort und Stelle verbraucht, zum Teil in die unterirdischen Teile abgeleitet wurde. Dieser Vorgang entspricht der im Sommer bei Verdunkelung einsetzenden Entstärkung der Pflanzen. Bei der beschriebenen Stärkebildung im Dunkeln fällt auf, dass nicht der primär vorhandene Zucker als solcher abgeleitet wird, sondern dass erst Stärke gebildet, diese wieder hydrolysiert, und erst die sekundär entstehende Hexose abgeleitet wird. Ich betone noch, dass man bei täglicher Beobachtung der verdunkelten Pflanzen die drei Stadien — stärkefrei, stärkehaltig, stärkefrei — leicht feststellen kann. So kam ich dazu nach den drei verschiedenen von der Verdunkelung beeinflussten Assimilationskurven zu suchen. Die dabei erhaltenen Resultate (Tabelle 11 und 12) lassen sich nach dem Gesagten leicht deuten. Bei ganz kurz dauernder Verdunkelung

ist die vorher in der Kälte gehaltene Pflanze noch stärkefrei, so dass sie wie eine Pflanze aus dem diffusen Licht die zweigipflige Kurve liefert. Bei längerer Verdunkelung tritt Stärkebildung ein, der zufolge im Licht eine eingipflige Assimilationskurve entsteht. Währt die Verdunkelung noch länger, so tritt infolge der Wiederauflösung der Stärke wieder die zweigipflige Kurve auf. Um die eigentliche Versuchspflanze vor dem Assimilationsversuch nicht verletzen zu müssen, bestimmte ich das Vorhandensein oder Fehlen von Stärke jeweils an gleich behandelten Kontrollpflanzen.

5) Kurven abgechnittener Blätter.

Nachdem ich dargelegt habe, dass im Sommer und eventuell (bei hohem CO_2 -Gehalt der Luft) auch im Winter in der Ebene nur eingipflige Assimilationskurven zu erhalten sind, dass somit die Ausführung der Assimilationsversuche im Sommer und in der Ebene das Auftreten der zweigipfligen Assimilationskurve unbekannt bleiben liess, musste noch untersucht werden, ob vielleicht das Abschneiden der Blätter die Gestalt der Assimilationskurve beeinflusse. Meine Versuche sind in Tabelle 15 zusammengestellt. Die untersuchten Pflanzen waren vor dem Versuch stärkefrei; in Versuch 158 war auch nach dem Versuch keine Stärke nachweisbar. Die mit abge Schnittenen Blättern ausgeführten Assimilationsversuche ergaben Resultate, die mit den an intakten Pflanzen gewonnenen vollkommen übereinstimmen, indem vor dem Versuch stärkefreie Pflanzen eine zweigipflige Assimilationskurve liefern, sobald Tem-

Tabelle 15. CO_2 -Assimilation abgechnittener Blätter.

a) Bei verschiedenen Temperaturen.

No.	Datum	Pflanze	Beleuchtung in Lux	Stündlich assimiliertes CO_2 in mgr pro 100 cm^2 Blattfläche					Licht-limitirenden Faktor
				-6°	0°	+6°	+15°	+24°	
158	17. III. 19	<i>Potentilla aurea</i> 2500 m Sonnenpflanze	400	0	28,7	80,6	30,0	13,6	}
166	20. III. 19	„	900	107,5	100,0	120,0	117,5	280,0	

b) Bei verschiedenen Lichtintensitäten.

No.	Datum	Pflanze	Temperatur in °C.	Stündlich assimiliertes CO_2 in mgr pro 100 cm^2 Blattfläche; Lichtintensitäten in Lux					
				75	100	225	400	900	3500
139	28. II. 19	<i>Bellis perennis</i> Basel	15°	108,0	108,0	57,3	86,6	100,0	73,3

peratur und Belichtung während des Versuchs Stärkebildung zulassen (166 und 139). In Versuch 158 war die Beleuchtung zu schwach, als dass sie trotz der höhern Temperatur innerhalb der gegebenen Zeit Stärkebildung ermöglicht hätte, daher die Eingipfligkeit der Kurve. Die entsprechenden Versuche mit inakten Pflanzen sind in Tabelle 6 enthalten. Aus diesen Versuchen geht hervor, dass die zweigpflige Kurve ebensogut an abgeschnittenen Blättern, wie solche bis jetzt fast allgemein zur Untersuchung der Photosynthese verwendet wurden, wie an inakten Pflanzen beobachtet werden kann.

II. Spezielle Resultate über die Photosynthese der phanerogamen, alpinen Schattenpflanzen.

Am Anfang dieser Arbeit habe ich die Literatur über die Assimilation von Schattenpflanzen kurz besprochen; im Folgenden werde ich nun untersuchen, ob die bisherigen Resultate auch für die alpinen Schattenpflanzen gelten. Nach den Untersuchungen von *Lubimenko* (1908) sind die Schattenpflanzen durch den tiefen Lichtschwellenwert und auch dadurch charakterisiert, dass Temperatursteigerungen eine starke Erhöhung der Assimilation verursachen. Die von mir untersuchten alpinen Schattenpflanzen werde ich nach ihrem Verhalten unter dem Einfluss dieser Faktoren gesondert besprechen.

1. Einfluss der Lichtintensität.

Tabellen 4; 16; 17.

Die CO_2 -Assimilation der Schattenpflanzen, auch der alpinen, ist durch den tiefen Lichtschwellenwert charakterisiert. Mit Ausnahme von *Saxifraga stellaris* konnte ich CO_2 -Assimilation je-weilen schon bei der niedrigsten von mir verwendeten Lichtintensität von 75 Lux konstatieren, gleichgültig, welchen Partiärdruck das CO_2 der Luft aufwies. Demgegenüber assimilieren Ebenenindividuen von *Bellis perennis* oder *Hieracium Pilosella* nach unveröffentlichten Versuchen des Jahres 1918 bei dieser niederen Lichtintensität nur in der Hälfte der Fälle, durchgängig erst bei höherem CO_2 -Gehalt der Luft.

Einige interessante Einzelbeispiele mögen hier Erwähnung finden. So liegt der Lichtschwellenwert der Assimilation für Pflanzen aus dem Lärchenwald höher als für Pflanzen des alpinen Nordhangs. Dies beweist ein Vergleich der assimilatorischen Leistung von *Linnea borealis* und *Viola biflora* mit der viel

Tabelle 16. CO₂-Assimilation von phanerogamen alpinen Schattenpflanzen auf Muottas Muraigl.

Versuchsnummer	Datum 1918	Zeit	Pflanze	Luft- temperatur in ° C.	Aktino- meter- differenz	CO ₂ -Gehalt der Luft in mgr. im Liter	Witterungsverhältnisse	Assimiliertes CO ₂ in mgr im 1 Std. pro 100 cm ² Blattofläche
29	6. VIII.	mittags	Salix herbacea , 2300 m	9°		0,4	Bedeckt. Südwind	7,9
96	26. VIII.	morgens	" " 2600 m	9 ^{1/2} °		0,8	Sehr stark bewölkt	36,0
37	8. VIII.	abends	" " 2300 m	7°		0,5	Klarer blauer Himmel mit wenig weissen Wolken	27,7
49	11. VIII.	abends	" " 2300 m	11°		0,5	" " " " " "	34,7
84	19. VIII.	abends	" " 2600 m	12,8°	6,0	0,5	" " " " " "	13,6
102	27. VIII.	morgens	Cardamine alpina , 2600 m	4°	29,6°	0,3	Stark bewölkt. Gerade nach Sonnenaufgang	0
56	14. VIII.	morgens	" " "	5°		0,3	Stark bewölkt	63,4
99	26. VIII.	abends	" " "	9°	1,8°	0,8	" "	27,7
79	19. VIII.	abends	" " " } gleiches Individuum	10 ^{1/2} °	13,4°	0,5	Blauer Himmel mit weissen Wolken. Sonnenuntergang	0
80	20. VIII.	morgens	" " " }	7,8°	5,2°	0,6	Blauer Himmel mit weissen Wolken	6,2
72	17. VIII.	morgens	" " "	14°	16,3°	0,6	" " " " " "	38,3
64	15. VIII.	mittags	" " "	14°	27,5°	0,5	" " " " " "	65,2
50	11. VIII.	abends	" " "	11°		0,5	Klarer blauer Himmel mit wenig Wolken	6,5
81	19. VIII.	mittags	" " "	13,4°	24,6°	0,5	" " " " " "	18,6
89	22. VIII.	abends	" " " } gleiches Individuum	17°	10,1°	0,4	" " " " " "	62,8
91	23. VIII.	mittags	" " " }	16°	23,5°	0,4	" " " " " "	29,4
44	9. VIII.	abends	Saxifraga Seguieri , 2400 m	7°		0,4	Bedeckt. Regen	54,6
24	2. VIII.	morgens	" " "	10°		0,5	Bedeckt	45,4
3	29. VII.	mittags	" " "	7°		0,5	Blauer Himmel mit weissen Wolken	5,6
14	31. VII.	morgens	" " "	4°		0,8	Klarer blauer Himmel	6,4

12	30. VII.	mittags	"	"	"	10 ⁰	0,5	"	"	10,2
6	29. VII.	abends	Saxifraga stellaris , 2300 m	"	"	7 ⁰	0,5	Blauer Himmel mit Wolken.	Vor Sonnenuntergang	0
7	30. VII.	morgens	"	"	"	7 ⁰	0,5	Klarer blauer Himmel	"	28,5
10	30. VII.	abends	"	"	"	8 ⁰	0,5	Klarer blauer Himmel.	Vor Sonnenuntergang	0
16	31. VII.	nachmit.	"	"	"	10 ^{1/20}	0,8	"	"	32,9
78	19. VIII.	abends	Sibbaldia procumbens , 2600 m	"	"	9 ⁰	0,5	Blauer Himmel mit weissen Wolken	"	30,9
81	20. VIII.	morgens	"	"	"	7,8 ⁰	0,6	Klarer blauer Himmel	"	1,5
39	9. VIII.	morgens	Linnaea borealis , 1800 m	"	"	9 ⁰	0,4	Bedeckt	"	9,0
59	14. VIII.	abends	"	"	"	9 ⁰	0,3	Blauer Himmel mit weissen Wolken.	Vor Sonnenuntergang	0
63	15. VIII.	mittags	"	"	"	14 ⁰	0,5	"	"	12,6
52	13. VIII.	morgens	"	"	"	7 ⁰	1,0	Himmel etwas dunstig	"	8,0
47	11. VIII.	mittags	"	"	"	11 ⁰	0,5	Klarer blauer Himmel mit wenig Wolken	"	14,5
38	8. VIII.	abends	"	"	"	7 ⁰	1,0	Klarer blauer Himmel mit wenig Wolken.	Vor Sonnenuntergang	0
67	16. VIII.	morgens	"	"	"	10 ⁰	0,5	Klarer blauer Himmel	"	4,1
41	9. VIII.	mittags	Pyrola rotundifolia , 1800 m	"	"	10 ^{1/20}	0,4	Leichter Regen	"	1,7
53	13. VIII.	mittags	"	"	"	8 ⁰	1,0	Bedeckt.	Wenig blauer Himmel	18,7
58	14. VIII.	mittags	"	"	"	9 ⁰	0,3	Blauer Himmel mit weissen Wolken	"	0
62	15. VIII.	morgens	"	"	"	10 ⁰	0,5	Viel Wolken, anfangs klar	"	20,8
48	11. VIII.	mittags	"	"	"	11 ⁰	0,5	Klarer blauer Himmel mit wenig weissen Wolken	"	5,1
34	8. VIII.	morgens	"	"	"	2 ⁰	1,0	Klarer blauer Himmel	"	8,9
43	9. VIII.	abends	Soldanella alpina , 2300 m	"	"	7 ⁰	0,4	Bedeckt.	Regen	41,4
30	6. VIII.	mittags	"	"	"	9 ⁰	0,4	Bedeckt	"	81,0
101	27. VIII.	morgens	"	"	2600 m	4 ⁰	0,3	Sehr stark bewölkt	"	26,2
103	27. VIII.	mittags	"	"	die selbe Pflanze	8 ⁰	0,3	Blauer Himmel mit weissen Wolken	"	18,7
32	6. VIII.	abends	"	"	2300 m	11 ⁰	0,4	Bewölkt	"	65,7

Versuchsnummer	Datum	Zeit	Pflanze	Lufttemperatur in ° C.	Aktinometerdifferenz in ° C.	CO ₂ -Gehalt der Luft in mgr. pro Liter	Witterungsverhältnisse	Assimiliertes CO ₂ in mgr. in 1 Std. pro 100 cm ² Blattfläche
1918								
66	15. VIII.	abends	Soldanella alpina , 2300 m	14 ^{1/2} °		0,5	Blauer Himmel mit weissen Wolken	37,8
55	14. VIII.	morgens	" "	5°		0,3	Himmel mit Schäfchenwolken	18,4
70	16. VIII.	mittags	" "	16°	22,1°	0,4	Klarer blauer Himmel. Cumuli	22,1
90	22. VIII.	abends	" "	17°	10,4°	0,4	" " "	49,4
36	8. VIII.	mittags	" "	6°		1,0	Klarer blauer Himmel. Wenig Cumuli	54,0
13	31. VII.	morgens	" "	8°		0,8	Klarer blauer Himmel	22,0
85	20. VIII.	morgens	" "	14°	25,7°	0,5	" " "	81,1
1	29. VII.	morgens	Primula integrifolia , 2300 m	2°		0,5	Blauer Himmel mit weissen Wolken	17,8
2	29. VII.	morgens	" "	2°		0,5	" " "	17,7
22	1. VIII.	abends	" "	5°		0,8	Klarer blauer Himmel	4,3
11	30. VII.	abends	" "	8°		0,5	" " "	20,6
68	16. VIII.	morgens	" "	13°	22,1°	0,4	" " "	66,4
42	9. VIII.	mittags	Viola biflora , 1800 m	10 ^{1/2} °		0,4	Leichter Regen. Dunkle Wolken	1,6
27	3. VIII.	morgens	" "	7°		0,3	Regen	33,6
31	6. VIII.	abends	" "	11°		0,4	Bedeckt, zuletzt nur noch bewölkt. Südwind. Vor bewittert u. Schnee	6,9
51	13. VIII.	morgens	" "	7°		1,0	Himmel etwas dunstig. Schäfchenwolken	23,6
4	29. VII.	mittags	" "	7°		0,5	Blauer Himmel mit weissen Wolken	7,8
60	14. VIII.	abends	" "	9°		0,3	" " "	1,3
33	8. VIII.	morgens	" "	2°		1,0	Klarer blauer Himmel	6,6
19	1. VIII.	morgens	" "	5 ^{1/2} °		0,5	" " "	17,5
8	30. VII.	morgens	" "	7°		0,5	" " "	9,5
46	11. VIII.	morgens	" "	7°		0,5	Klarer blauer Himmel. Nach d. Versuch Blattränder dürr	0

21	1. VIII.	mittags	<i>Viola biflora</i> , 2400 m	13 ^o	0,5	"	"	32,9
100	26. VIII.	abends	<i>Veronica bellidioides</i> , 2600 m	9 ^o	1,7 ^o	Stark bewölkt	"	43,5
92	23. VIII.	mittags	"	16 ^o	23,5 ^o	Klarer blauer Himmel mit weissen Wolken	"	56,6
26	3. VIII.	morgens	<i>Bellidiastrum Michelii</i> , 2300 m	7 ^o	0,3	Regen	"	20,1
5	29. VII.	abends	"	7 ^o	0,5	Blauer bewölkter Himmel	"	9,0
9	30. VII.	mittags	"	10 ^o	0,5	Klarer blauer Himmel	"	15,0
15	31. VII.	mittags	"	10 ^{1/2} ^o	0,8	"	"	15,5
73	17. VIII.	morgens	<i>Chrysanthemum alpinum</i> , 2600 m	14 ^o	0,6	Blauer Himmel mit weissen Wolken	"	40,0
83	19. VIII.	abends	"	12,8 ^o	0,5	Klarer blauer Himmel mit wenig weissen Wolken	"	31,3
65	15. VIII.	abends	"	14 ^{1/2} ^o	0,5	"	"	31,9
71	16. VIII.	abends	"	16 ^o	0,4	"	"	40,2
74	17. VIII.	abends	<i>Gnaphalium supinum</i> , 2600 m	13 ^o	0,6	Bedeckt	"	0
54	13. VIII.	mittags	<i>Homogyne alpina</i> , 1800 m	8 ^o	1,0	"	"	19,6
40	9. VIII.	morgens	"	9 ^o	0,4	"	"	7,0
25	2. VIII.	mittags	"	11 ^{1/2} ^o	0,5	"	"	21,6
75	17. VIII.	abends	"	13 ^o	0,6	"	"	11,7
28	6. VIII.	morgens	"	7 ^o	0,4	Bewölkt, Stechende Sonne	"	0
97	26. VIII.	morgens	"	9,5 ^o	0,8	Sehr stark bewölkt	"	8,7
57	14. VIII.	mittags	"	9 ^o	0,3	Blauer Himmel mit weissen Wolken	"	7,5
61	15. VIII.	morgens	"	10 ^o	0,5	Klarer blauer Himmel	"	0
82	19. VIII.	mittags	"	13 ^o	0,5	Klarer blauer Himmel mit wenig weissen Wolken	"	58,6
69	16. VIII.	mittags	"	16 ^o	0,4	Klarer blauer Himmel mit weissen Wolken	"	57,6
35	8. VIII.	mittags	"	6 ^o	1,0	Klarer blauer Himmel	"	12,2
45	11. VIII.	morgens	"	7 ^o	0,5	"	"	11,3
86	21. VIII.	morgens	"	14 ^o	0,4	"	"	37,0

grössern von *Saxifraga stellaris* und *Soldanella alpina* (Versuche 41, 42, 43, 44 Tabelle 16). Andererseits ist *Viola biflora* aus dem Walde gegen starkes Licht sehr empfindlich, indem dieses nicht nur die Assimilation völlig verhindert, sondern die Blätter im allgemeinen schädigt, was sich in der beginnenden Austrocknung äussert.

Das Lichtoptimum der alpinen Schattenpflanzen liegt im schwachen (400 Lux) oder mittelstarkem Licht (von 900—2000 Lux) keinenfalls höher. Der Abfall zum Maximum (im Sinne *Pfeffers* 1904 S. 78) erfolgt meist sehr rasch, besonders bei Pflanzen, die vorher verdunkelt waren.

Interessant sind die Resultate der in Tabelle 17 zusammengestellten Versuche, in welchen jeweilen ein Sonnen- und ein Schattenexemplar derselben Spezies untersucht wurde. Sie zeigen, dass bei direktem Sonnenlicht und klarem blauen Himmel die Schattenindividuen wenig oder gar nicht assimilierten, während die Sonnenindividuen mit ihrer kräftigen Assimilation den Schattenindividuen stets überlegen waren. Bei starker Bewölkung oder bedecktem Himmel hingegen war die Schattenpflanze im Vorteil. Bei diffusem vom klaren blauen Himmel reflektiertem Licht war der Unterschied in der Assimilation der beiden Individuen nie so gross wie im direkten Sonnenlicht, wenn nicht überhaupt in manchen Fällen das Schattenexemplar im diffusen Licht mehr assimilierte als das Sonnenexemplar. Es ist denkbar, dass da, wo im diffusen Tageslicht das Sonnenindividuum mehr assimilierte als das Schattenindividuum, das Temperaturoptimum der Schattenpflanzen schon überschritten war.

Auffallende Resultate erhielt ich bei Morgen- oder Abendbeleuchtung, kurz nach Sonnenaufgang oder vor Sonnenuntergang, indem dabei öfters sehr geringe Assimilationswerte festgestellt wurden (*Linnea borealis*, *Cardamine alpina*, *Saxifraga stellaris*). Diese Erscheinung ist umso überraschender, als ich seinerzeit (1918 S. 111) festgestellt hatte, dass diese Beleuchtungen für die Photosynthese alpiner Sonnenpflanzen sehr günstig sind. Vielleicht ist dies ein Hinweis darauf, dass die CO_2 -Assimilation der Schattenpflanzen an das diffuse, an blauen Strahlen reiche Licht angepasst ist, und dass sie die roten Strahlen des Dämmerlichts nicht ausnützen können. Die endgültige Entscheidung über diese Fragen können erst Versuche mit monochromatischem Lichte bringen.

An dieser Stelle sei auch erwähnt, dass die Gipfflora sich durchaus wie eine Sonnenflora verhält. Versuche mit *Taraxacum officinale* aus verschiedenen Meereshöhen zeigten, dass die Pflanzen

Tabelle 17.
CO₂-Assimilation von phanerogamen Sonnen- und Schattenindividuen derselben Spezies. Auf Muottas Muraigl.

Ver- suchs- nummer	Datum	Zeit	Pflanze	Lufttem- peratur in °C	(O ₂ -Ge- halt der Luft in mgr. l.	Beleuchtungsverhältnisse	Assimiliertes O ₂ in mgr in 1 Std. pro 100 cm ² Blattfläche Sonnenpfl., Schattenpfl. = 1	Verhältnis Sonnenpfl. Schattenpfl. Wert der Schattenpfl. = 1
88	22. VIII.	mittags	<i>Sibbaldia procumbens</i> 2500—600 m.	17°	0,4	Klarer blauer Himmel <i>Sonne</i>	35,1	—
93	23. VIII.	abends	„ „	17°	0,4	Klarer blauer Himmel <i>diffuses Licht</i>	12,6	1,02
94	24. VIII.	morgens	<i>Veronica bellidifolia</i> } gleiches 2500—2600 m } Indivi- } duum	9½°	0,5	Blauer Himmel mit weissen Wolken <i>Sonne</i>	64,8	—
95	24. VIII.	mittags	„ „	13°	0,5	„ „ <i>diffuses Licht</i>	51,8	1,44
98	26. VIII.	mittags	<i>Chrysanthemum alpinum</i> 2500—2600 m	14°	0,8	Stark bewölkt	52,4	0,6
87	21. VIII.	mittags	<i>Homogyne alpina</i> 2500—2600 m	16°	0,4	Klarer blauer Himmel	42,7	2,3
103	27. VIII.	abends	<i>Soldanella alpina</i> 2500—2600 m	8°	0,3	Blauer Himmel mit weissen Wolken	38,7	2,06
104	29. VIII.	morgens	<i>Homogyne alpina</i> 2500—2600 m	4°	0,5	Bedeckt	19,2	0,29

vom höchsten Standort, 2900 m, bei starkem Licht am besten assimilierten (*Henrici* 1918 Tab. 33). Ebenso wies *Phyteuma pedemontanum* von 3100 m einen sehr hohen Lichtschwellenwert auf und assimilierte nur im starken Lichte gut.

2. Einfluss der Temperatur.

Tabellen 6 und 16. Kurve 3.

Wie schon aus dem ersten Teil dieser Arbeit hervorgeht (Tabelle 6), liegt der Temperaturschwellenwert der Photosynthese von phanerogamen Schattenpflanzen der Alpen recht tief.

Das Temperaturoptimum liegt zwischen $+8^{\circ}$ und 15° , also auffallend niedrig, weit unter der Temperatur von $25-35^{\circ}$, die wir für Ebenenpflanzen nach *Blackman* und *Matthaei* (1905) als optimal zu betrachten gewohnt sind. In der zweigipfligen Kurve entspricht das Optimum dem zweiten Maximalwert. Die Resultate sind besonders instruktiv, wenn Sonnen- und Schattenindividuen derselben

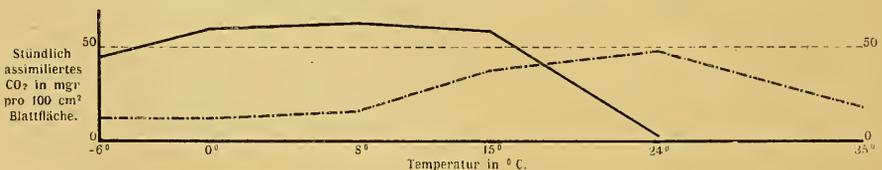


Fig. 4. Kurve 3. *Veronica bellidioides*. Assimilation bei verschiedener Temperatur und 2000 Lux. Ausgezogen Schattenexemplar, gestrichelt Sonnenexemplar.

Spezies gleichzeitig untersucht werden. So liegt beispielsweise das Optimum für das Schattenexemplar von *Veronica bellidioides* bei $+8^{\circ}$, für das Sonnenexemplar bei $+24^{\circ}$ (Versuch 114). Dabei ist noch zu bedenken, dass in meinen Versuchen, um die Schattenpflanzen nicht durch zu starkes Licht zu schädigen, für die Sonnenindividuen ungünstig niedrige Lichtintensitäten gewählt werden mussten; denn alpine Sonnenpflanzen zeigen bei hoher Temperatur starkes Assimilationsvermögen, vorausgesetzt, dass die Lichtintensität genügend hoch ist (*Henrici* 1918 S. 95). Das ungleiche Verhalten der Sonnen- und Schattenindividuen gegenüber mittleren und höheren Temperaturen ist so augenfällig, dass es zur Charakterisierung der Alpenschattenpflanze in erster Linie benützt werden kann. Während z. B. bei *Sibbaldia procumbens* die Lichtkurve der beiden Exemplare nicht stark verschieden ist, kennzeichnet die Temperaturkurve die beiden Individuen scharf. Da *Schröter* (1904 S. 500) *Sibbaldia procumbens* als Schneetälchenpflanze anführt, während sie auf *Muottas Muraigl* hauptsächlich in der Südlage

vorkommt, ihre Lichtkurve jedoch einer Schattenpflanze entspricht, so ist sie vielleicht auf Muottas Muraigl erst sekundär auf die Südlage eingewandert und hat noch die Lichtansprüche der Schneetälchenpflanze beibehalten, hingegen schon die Temperaturansprüche der Sonnenpflanze angenommen. In anatomischer Beziehung ist sie jedenfalls als Sonnenpflanze zu bezeichnen (Lohr 1919 Haupttabelle Nr. 127).

Das Temperaturoptimum der Atmung liegt bei diesen Pflanzen entweder gleich hoch oder höher als dasjenige der Photosynthese. Hingegen liegt der Temperaturschwellenwert für die Atmung höher als für die Assimilation; denn die Atmung ist bei Temperaturen unter 0° nur noch ausnahmsweise beträchtlich, und ich glaube, dass diese Ausnahmen wohl eher als zeitlich verlängerte CO₂-Entbindung denn als eigentliche Sauerstoffatmung aufzufassen sind.

Es ist allerdings nicht ausgeschlossen, dass die Optima für Assimilation und Atmung im Sommer gegen etwas höhere Temperaturen verschoben werden. Nach Tabelle 16 zu schliessen, scheint die Verschiebung bei den verschiedenen Pflanzen verschieden gross zu sein. Während z. B. *Viola biflora* und *Saxifraga Seguieri* bei +7° am besten, *Saxifraga* also ähnlich wie im Winter assimilieren, verschiebt *Cardamine alpina* ihr Optimum von 8° im Winter auf +14° im Sommer. Bei den meisten übrigen Pflanzen, für die nur Sommerwerte vorliegen (*Salix herbacea*, *Linnea borealis*, *Soldanella alpina*) liegt das Optimum zwischen 9° und 11°. Bei diesen Zahlen ist allerdings zu berücksichtigen, dass auf Muottas Muraigl wenige Versuche bei höherer Temperatur ausgeführt werden konnten. Doch ist die Anzahl der mit subalpinen Waldpflanzen angestellten Versuche ziemlich gross, so dass der Schluss, das Optimum liege bei ihnen nicht über 11°, wohl berechtigt scheint. Öfters ist die Herabsetzung der Assimilation durch hohe Temperatur nicht allein durch diese bedingt, sondern auch durch die gleichzeitig wirkende hohe Intensität des für die Schattenpflanzen schädlichen Alpenlichts.

Ein eigenartiges Resultat lieferte ein Versuch mit zwei Exemplaren von *Veronica bellidioides*, bei dem zunächst für das erste die CO₂-Assimilation, für das zweite die Stärkebildung bei 25°, sodann für das zweite die CO₂-Assimilation und für das erste die Stärkebildung untersucht wurde. Eine Kohlensäure-Assimilation war überhaupt nicht zu konstatieren, dagegen wurde Stärke gebildet. Vorher hatten die Pflanzen bei der niederen Temperatur von -6° gestanden, welche ihnen die CO₂-Assimilation, nicht dagegen die Stärkebildung erlaubt hatte; diese trat nun bei höherer Temperatur ein. Die Kondensation der löslichen Kohlehydrate

wird somit durch höhere Temperatur nicht gestört, wohl aber die CO_2 -Assimilation. Übrigens muss ich betonen, dass die Grösse der durch starkes Licht oder höhere Temperatur hervorgerufene Schädigung jeweilen individuell, nicht spezifisch war, dass also beispielsweise bei $+24^\circ$ bei einem Individuum die Assimilation schon vollständig ausgeschaltet, bei einem andern dagegen nur verringert war.

Aus meinen Kurven geht also hervor, dass die von *Lubimenko* (1908 S. 285—86) für die Schattenpflanzen der Ebene festgestellte Förderung der CO_2 -Assimilation durch Temperaturerhöhung bei den alpinen Schattenpflanzen nicht eintritt.

3. Spezifisches Assimilationsvermögen der phanerogamen Schattenpflanzen.

Für typische Schattenpflanzen, wie *Aspidistra* und *Clivia* wird in Handbüchern der Pflanzenphysiologie und der Biochemie (z. B. *Czapek I* S. 535) der Gaswechsel als träge geschildert. Diese Angabe stützt sich auf Untersuchungen von *Cailletet* (1911) und *Maquenne* (1911). *Cailletet* konnte bei *Aspidistra* keine CO_2 -Assimilation feststellen bei „stärkerem Licht, als der Pflanze gewöhnlich zur Verfügung steht.“ Diese Angabe ist natürlich zu unbestimmt, als dass man sich von der verwendeten Lichtintensität eine klare Vorstellung machen könnte. Jedenfalls möchte ich aber diese Angabe nicht wie *Maquenne* deuten, der glaubt, dass die von *Cailletet* verwendete Lichtintensität zur Assimilation nicht genügt habe; er selbst konstatierte bei trübem Wetter eine ziemlich starke CO_2 -Assimilation. Ich glaube deshalb viel eher, dass in *Cailletet's* Versuchen die Lichtintensität schon zu hoch war, um dieser typischen Schattenpflanze noch CO_2 -Assimilation zu erlauben. *Maquenne* scheint dagegen gerade das Lichtoptimum für die Photosynthese getroffen zu haben. Nach seiner Ansicht, der ich mich durchaus anschliesse, ist die Assimilation von $3 \text{ cm}^3 \text{ CO}_2 = 6,0 \text{ mgr}$ in einer Stunde pro 100 cm^2 Blattfläche keineswegs als gering zu bezeichnen. Vergleiche ich diese Angabe mit Assimilationswerten meiner Sonnenpflanzen (1918), so ergibt sich, dass *Primula farinosa* höhere, *Anthyllis Vulneraria* dagegen in den meisten Fällen viel geringere Werte lieferte. Es gibt also Sonnenpflanzen, die ein viel geringeres Assimilationsvermögen als *Aspidistra* aufweisen. Der Satz vom „trägen Gaswechsel der Schattenpflanzen“ wird sich daher in dieser allgemeinen Form nicht halten lassen, sondern gilt wohl nur für höhere Lichtintensitäten, wie auch aus den Versuchen dieser Arbeit hervorgeht. Dabei ist natürlich nicht ausgeschlossen, dass die Ansicht

Lamarlière's (1892 S. 494) zu Recht besteht, dass Schattenindividuen weniger assimilieren als Sonnenindividuen derselben Spezies. Diese Tatsache könnte sogar eine Erklärung für meine Beobachtung (Tab. 17) liefern, dass das Schattenindividuum im diffusen Licht nicht durchgängig mehr assimiliert als das Sonnenindividuum.

Auch in meinen Versuchen ist, absolut genommen, das Assimilationsvermögen der Schattenpflanzen unter für sie optimalen Bedingungen nicht klein; es ist in den meisten Fällen grösser als beispielsweise bei *Anthyllis (Henrici)* (1918), selten hingegen so gross, wie bei *Primula farinosa*. Unter ultraoptimalen Bedingungen, also unter Umständen schon bei Temperaturen über 8°, assimilieren allerdings die alpinen Schattenpflanzen recht wenig.

4. Einige Angaben über den CO₂-Gewinn der Blätter.

Für den Haushalt der Pflanze ist nicht nur die Grösse ihrer Assimilation wichtig, sondern auch das Verhältnis der Assimilation zur Atmung. In dieser Beziehung stehen die phanerogamen, alpinen Schattenpflanzen recht günstig da. Schafft man ihnen Bedingungen, wie sie ihrem natürlichen Standort entsprechen, so übertrifft die Assimilation der Blätter die Atmung der ganzen Pflanze um ein Mehrfaches. Hingegen ist die CO₂-Bilanz (Verhältnis von Assimilation zur Atmung) bei höherer Temperatur oder stärkerem Licht ungünstig, also unter Bedingungen, die am natürlichen Standort der Pflanze nicht realisiert sind. Unter optimalen Bedingungen ist die CO₂-Bilanz der Schattenpflanzen viel günstiger, als ich es (1918) für alpine Individuen von Ubiquisten feststellen konnte; dagegen ist sie für Sonnenexemplare rein alpinen Standortes recht günstig. Möglicherweise ist diese Tatsache darauf zurückzuführen, dass ausschliesslich in alpiner Lage vorkommende Pflanzen zwar unverhältnismässig grosse, aber schwach atmende unterirdische Organe haben, hingegen kleine, stark atmende Blätter; die alpinen Individuen von Ubiquisten haben dagegen meist noch recht grosse, stark atmende Blätter.

5. Biologische Betrachtungen über die CO₂-Assimilation der alpinen, phanerogamen Schattenpflanzen.

Aus dem bisher Gesagten ergibt sich, dass die Photosynthese der alpinen Schattenpflanzen an deren natürlichen Standort aufs beste angepasst ist. Ihr tiefer Temperaturschwellenwert ermöglicht den Blättern bei Temperaturen noch zu assimilieren, bei welchen viele Blätter von Ebenenpflanzen längst erfroren sind. Bis tief

unter den Nullpunkt findet in den Blättern der alpinen Schattenpflanzen keine Eisbildung statt; so dass die CO_2 -Aufnahme ungehindert vor sich gehen kann. Selbst wenn im Blatt Eisbildung auftritt, hört die CO_2 -Assimilation nicht sofort, sondern erst allmählich auf. Dabei wird wohl eher durch das in den Interzellularen befindliche Eis die CO_2 -zufuhr, als durch den Wasserverlust — als der sich ja die Eisbildung geltend macht — die CO_2 -Assimilation gehindert; denn ich konnte konstatieren, dass, selbst wenn die unterirdischen Teile der Pflanze in einem Eisklötzchen steckten, und von aussen kein Wasser in die Pflanze kommen konnte, noch sehr starke Assimilation stattfand. Diese Tatsache ist von höchster Bedeutung für Pflanzen eines Bodens, der während der Vegetationszeit oberflächlich öfters gefriert, wodurch der Wassertransport nach den oberirdischen Teilen stellenweise gehemmt werden kann. Der Umstand, dass bei niedrigerer Temperatur von den Chloroplasten nicht Stärke, sondern Zucker gebildet wird, ist nach den Untersuchungen von *Lidforss* (1907) und *Maximow* (1912) ein vortrefflicher Schutz gegen den Kältetod der Blätter bei den Temperaturen, welche überhaupt während der Vegetationszeit vorkommen. Mit dem tiefen Temperaturschwellenwert für die Photosynthese ist wohl auch ein sehr niedriges Temperaturminimum des Wachstums verbunden, das den Pflanzen ermöglicht, bei sehr niedrigeren Temperaturen Blätter anzulegen, ja selbst zu blühen. So hatte ich während des ganzen Winters 1918/19 *Sibbaldia procumbens*, *Cardamine alpina* und *Saxifraga Seguieri* mit jungen Blättern zur Verfügung. Höhere Temperatur ist für die alpinen Schattenpflanzen durchwegs schädlich; da sie die Atmung viel weniger hemmt als die Assimilation (S. 127), zehrt die Pflanze ihre Reservestoffe rasch auf und geht vorzeitig zu Grunde. So starben nach ein paar heissen Apriltagen (1919) meine alpinen Schattenpflanzen in Basel fast ausnahmslos ab.

Auch die Lichtansprüche der alpinen Schattenpflanzen lassen sich aus den Bedingungen ihres natürlichen Standortes verstehen. Die Pflanzen des Nordhangs und des Schneetals, die nur wenig direktes Sonnenlicht, und dieses nur unter sehr schiefem Einfall, erhalten, weisen einen noch tiefern Lichtschwellenwert auf als die Pflanzen des allerdings lichten Lärchenwaldes der Talsohle, in welchen die Sonnenstrahlen mit steilerem Einfall eindringen können. Die Lage des Lichtoptimums der alpinen Schattenpflanzen bei mittelstarkem Licht ist wohl durch den hohen Chlorophyllgehalt bedingt, den ich für einige der untersuchten Pflanzen schon früher festgestellt habe (*Henrici* 1918 Tabelle 9). Ausserdem wird wohl auch die anatomische Struktur der Blätter eine grosse Rolle

spielen. Jedenfalls ist dieses tiefgelegene Lichtoptimum für die Alpenpflanzen der Nordhänge vorteilhaft.

Die Kohlensäurebilanz gestaltet sich am natürlichen Standort sehr günstig, wenn man die unter diesen Verhältnissen geringe Atmungsgrösse berücksichtigt. Grossen Kohlensäureverlust bedingt allerdings die Entbindung dieses Gases bei niederen Temperaturen. Doch dauert sie — worauf ich schon oben hinwies — nur kurze Zeit und bedeutet jedenfalls keinen Verlust an organisch gebundenem Kohlenstoff. Bei Belichtung wird das entbundene CO_2 sofort wieder assimiliert. Durch die angeführten Tatsachen ist ein prinzipieller Gegensatz nachgewiesen zwischen den Alpensonnenpflanzen (*Henrici* 1918) und den Alpenschattenpflanzen, sowie zwischen diesen und den Schattenpflanzen der Ebene (z. B. *Lubimenko*, *Revue* 1908). Folgende Übersicht möchte dies illustrieren.

	Lichtschwellenwert	Lichtoptimum	Temperaturschwellenwert	Temperaturoptimum
Alpensonnenpflanze	hoch	im starken Licht	höher als bei Alpenschattenpflanzen	hoch
Alpenschattenpflanze	tief	im schwachen bis mittelschwachen Licht	tief	tief
Ebenenschattenpflanze	tief	im schwachen bis mittelschwachen Licht	hoch	hoch

III. Spezielle Resultate über die Kohlensäure-Assimilation der Flechten.

1. Einfluss des Wassergehaltes.

(Tabelle 18, 19).

Jumelle (1892 S. 114—121 und 159—169) hat seinerzeit die Abhängigkeit der CO_2 -Assimilation der Flechten von ihrem Wassergehalt so ausführlich behandelt, dass ich mich kurz fassen kann, zumal sich meine Resultate mit den seinen im grossen und ganzen decken. Im lufttrockenen Zustande assimilieren die von mir untersuchten Flechten viel weniger, als wenn sie mit Wasser gesättigt sind (Tabelle 18). Doch ist der Unterschied in der Assimilation in feuchtem und trockenem Zustand durchaus spezifisch, was wohl darauf beruhen mag, dass der Wassergehalt der einzelnen Spezies sehr verschieden ist, und dass die eine Spezies zur Photosynthese mehr Wasser notwendig hat als die andere. Werden die Flechten in trockenem Zustande dem direkten Sonnenlicht exponiert, so

Tablelle 18. Abhängigkeit der CO₂-Assimilation der Flechten vom Feuchtigkeitsgehalt.
I. Pflanze in feuchtem Zustand. II. Pflanze in trockenem Zustand.

Nr.	Datum	Versuchspflanze	Schalen-temperat. in ° C	Aktivo-metrische Differenz	Relative Feuchtigkeitsgrad in %	CO ₂ -Gehalt der Luft in mgr pro l Liter	Witterungsverhältnisse		CO ₂ -Assimilation			Atmung in mgr pro Std. pro l gr. Fleschgewicht		Verhältnis der Werte		
							I	II	I	II	I	II	I	II		
1918																
209	3. IX.	Alectoria tubata	7°	23,9	72	0,6	Klarer blauer Himmel mit wenig weissen Wolken		7,0	0	—	15,5	0	—		
201	30. VIII.	Cetraria islandica	4°	9,9	73	0,4	Sehr stark bewölkt		4,1	2,1	1,9	2,6	0	—		
252	21. IX.	Gyrophora deusta	9°	24,7	53	0,5	Sonnig. Bewölkt		17,5	3,6	4,16	6,4	10,0	0,64		
251	18. IX.	„	11,5°	2,9	61	0,3	Diffuses Licht Nachmittags		12,5	4,4	2,6	15,0	6,2	2,4		
202	31. VIII	Gyrophora cylindrica	4°	28,3	21	0,8	Klarer blauer Himmel		34,1	14,3	2,37	8,2	4,5	1,8		
246	17. IX.	„	13°	24,5	36	1,2	Klarer blauer Himmel		16,5	9,6	1,6	11,8	6,5	1,8		
247	17. IX.	„	14-15°	29,7	40	1,2	Diffuses Licht. Nachmittags		16,5	7,4	2,2	12,0	2,1	5,7		
207	2. IX.	Lehmania vulpina	8°	6,1	87-97	0,3	Bedeckt. Zeitweise Regen		8,2	7,0	1,17	7,3	0	—		
250	18. IX.	„	13°	13,0	53	0,3	Stark bewölkt, doch direktes Sonnenlicht		7,7	0	—	8,0	4,0	1,9		
249	18. IX.	Lobaria linita	13°	18,6	51	0,3	Stark bewölkt, doch direktes Sonnenlicht		10,6	0,9	11,2	6,8	6,3	1,08		
248	17. IX.	„	13°	24,5	36	1,2	Klarer blauer Himmel, dem diffusen Licht ausgesetzt		22,4	18,0	1,25	6,8	6,3	1,68		
208	3. IX.	Cetraria islandica	6°	14,6	39	0,3	Bedeckt. Malojawind		6,3	6,3	1	2,8	0	—		

wird die Assimilation meist besonders stark herabgesetzt; nur *Gyrophora cylindrica* verhält sich anders; sie ist eben unter den untersuchten Flechten die typische Sonnenpflanze.

Meist wird durch den Wassermangel auch die Atmung herabgesetzt, was ja für die Flechten von grossem Vorteil ist. Die Ausnahme in Versuch 252 kann ich mir nicht erklären.

Ist die Luft, wie unter dem Einfluss des auf Muottas Muraigl oft wehenden Malojawindes, sehr trocken (Versuch 208, 210), so kann es vorkommen, dass feuchtes und trockenes Individuum gleich stark assimilieren, da dann die feuchte Flechte vom Wind so stark ausgetrocknet wird, dass sie nach dem Versuch wie das von vornherein lufttrockene Exemplar brüchig ist. Aus Tabelle 19 geht ohne weiteres hervor, dass Lufttrockenheit die Assimilation der feuchten Flechte herabzusetzen vermag.

2. Einfluss der Lichtintensität.

Tabelle 3, 19, 20, 21.

Dass man unter den Flechten typische Sonnen- und Schattenflechten unterscheiden kann, erscheint einleuchtend, wenn man bedenkt, dass die Flechtenvegetation eines Nordhangs gewöhnlich aus ganz anderen Spezies besteht, als die eines Südhangs. Es ist deshalb nicht verwunderlich, dass diese Verschiedenheit auch in der Photosynthese zum Ausdruck kommt. Nach Tabelle 19 erweisen sich folgende Flechten in physiologischer Beziehung als Sonnenpflanzen: *Alectoria iubata*, *Cladonia gracilis*, *Letharia vulpina*, *Parmelia eucausta*, *Stereocaulon alpinum*, darunter also zwei Flechten des Lärchenwaldes (*Letharia vulpina* und *Alectoria iubata*). Schattenpflanzen dagegen sind *Usnea barbata* var. *dasy-poga* und vor allem *Alectoria ochroleuca* (Tab. 3). Bei der Betrachtung der Assimilation bei verschiedenen Lichtintensitäten fällt es auf, dass die CO_2 -Assimilation in starkem Licht, das keineswegs ultraoptimal ist (Tab. 19), ausserordentlich rasch abnimmt. Leider hatte ich zur Untersuchung dieses Phänomens nicht mehr viel alpines Material zur Verfügung und musste deshalb zum grössten Teil Flechten aus dem Jura verwenden (Tabelle 20). Unter optimalen Lichtverhältnissen assimilieren die Flechten in der ersten Stunde relativ stark, aber schon in der zweiten Stunde sinkt die Menge des assimilierten CO_2 unter Umständen ganz gewaltig (auf 50 % bei *Stereocaulon*) und nimmt mit zunehmender Dauer des Versuchs ab. Diese in den lang dauernden Versuchen deutlich hervortretende zeitliche Abnahme der Assimilation (Tabelle 3) ist also

Tabelle 19. CO₂-Assimilation der Flechten auf Muottas Muraigl.

No.	Datum 1918	Pflanze	Schatten- temperatur in °C	Aktino- metrische Differenz	CO ₂ -Ge- halt der Luft in mg pro Liter	Relative Feuchtig- keit in %	Witterungsverhältnisse	Assimiliertes CO ₂ in mg pro Std. pro 1 gr Frischgewicht
215	5. IX.	Alectoria jubata	7°	11,4	0,4	68	Diffuses Licht. Abends bei Sonnenuntergang	7,3
221	7. IX.	" "	8—10°	13,6	1,1	53	Bewölkung 9	25,5
236	14. IX.	" "	3—4°	26,7	0,7	41	Klarer blauer Himmel	38,1
244	16. IX.	" "	12,4—10,4°	26,4	1,3	55	Klarer blauer Himmel	53,2
216	5. IX.	Cetraria islandica	8°	24,9	0,4	62	Bewölkt, doch direktes Sonnenlicht	6,7
218	6. IX.	Cladonia gracilis Podetien	5°	0°	0,4	93	Regen	0
205	2. IX.	" "	6°	14,6	0,3	85	Bedeckt	3,4
245	16. IX.	" "	10,5°	30,5	1,3	55	Klarer blauer Himmel	7,3
224	10. IX.	Cladonia silvatica	8°	21,5	0,5	66	Bewölkt	3,0
222	7. IX.	" "	8—10°	13,6	1,1	53	Bewölkung 9	24,3
203	31. VIII.	Gyrophora deusta	12°	30,0	0,8	32	Blauer Himmel mit weissen Wolken	20,0
230	12. IX.	" "	8°	1,6	0,8	94	Bewölkung 9	8,2
206	2. IX.	" "	6°	14,6	0,3	85	Bedeckt	9,6
239	14. IX.	Gyrophora cylindrica trocken	6,2—8°	20,0	0,7	53	Klarer blauer Himmel	5,7
243	16. IX.	" "	11,5—12,5°	29,4	1,3	48	Klarer blauer Himmel	5,8

228	10. IX.	<i>Gyrophora cylindrica</i>	6°	3,0	0,5	67	Bewölkt. Diffuses Licht, nach Sonnenuntergang	6,5
254	21. IX.	<i>Haematomma ventosum</i>	12°	23,3	0,5	19	Klarer blauer Himmel	1,7
227	10. IX.	<i>Letharia vulpina</i>	6°	3,0	0,5	67	Bewölkt. Abends	5,7
240	16. IX.	" "	12°	25,9	1,3	45	Klarer blauer Himmel	8,3
237	14. IX.	<i>Lobaria limba</i>	7,5°	29,0	0,7	46	Klarer blauer Himmel	25,2
232	13. IX.	" "	1°	26,1	1,0	53	Klarer blauer Himmel, Bewölkung 4	35,8
242	16. IX.	" "	12°	26,4	1,3	55	Klarer blauer Himmel	44,3
226	10. IX.	<i>Parmelia eucausta</i>	8°	10,0	0,5	64	Bewölkt	2,3
204	5. IX.	" "	12°	24,3	0,8	39	Blauer Himmel mit weissen Wolken	2,8
238	14. IX.	" "	7,5°	31,4	0,7	53	Klarer blauer Himmel	4,6
229	12. IX.	<i>Stereocaulon alpinum</i>	8°	2,5	0,8	94	Bewölkung 9. Zuletzt Regen und Nebel	1,3
231	13. IX.	" "	1°	26,1	1,2	53	Klarer blauer Himmel	3,0
255	21. IX.	" "	12°	23,3	0,5	34	Klarer blauer Himmel	7,4
241	16. IX.	" "	10,5°	24,9	1,3	45	Klarer blauer Himmel	9,2
223	10. IX.	<i>Usnea barbata</i> trocken	8°	21,5	0,5	66	Bewölkt	3,6
213	5. IX.	" "	10—12°	24,6	0,4	62	Sonnig	4,7
214	5. IX.	" "	10°	24,5	0,4	54	Sonnig, doch dem diffusen Licht exponent. Nachmittags	2,3
235	14. IX.	" "	3—4°	26,7	0,7	47	Klarer blauer Himmel	0,5

Tabelle 20. „Zeitfaktor“ bei der CO₂-Assimilation der Flechten.

No.	Datum	Pflanze	Lufttemperatur in °C	CO ₂ -Gehalt der Luft in mgr pro 1 Liter	Beleuchtung in Lux	Assimiliertes CO ₂ in mgr pro 1 gr Frischgewicht in 1 Std.				Prozentuales Verhältnis der assimilierten CO ₂ -Mengen 1 Std. = 100 ⁰ /o		
						1 Std.	2 Std.	5 Std.	6 Std.	2 Std.	5 Std.	6 Std.
277	23. XII. 18	<i>Parmelia caperata</i> vorher verdunkelt	14 ⁰	0,6	2000	4,2	4,2	4,2		100%	100%	
		„ vorher am Tageslicht				1,3	1,3	1,3		100%	100%	
278	6. I. 19	vorher 3 Tage verdunkelt	17 ⁰	2,1	8000	38,5	30,9	16,3	6,4	80%	42%	17%
		vorher belichtet				24,0	23,0			97%		
		vorher 3 Stunden verdunkelt				31,2	30,8			98%		
279	7. I. 19	aus dem Freien	17 ⁰	0,7	8000	14,1	11,3		8,8	80%		62%
280	7. I. 19	<i>Xanthoria parietina</i> Vorher verdunkelt	17 ⁰	0,7	8000	16,3	16,3		8,7	100%		53,3%
255	22. X. 18	<i>Stereocaulon alpinum</i> aus dem Freien	14 ⁰	3,3	3500	8,7	4,4	0		50,5%	0%	

durch die lange Versuchsdauer und nicht etwa durch das starke Licht als solches bedingt. Es ergibt sich somit eine ähnliche Kurve, wie sie *Blackman* und *Matthaei* (1905) für die Abhängigkeit der Photosynthese von der Temperatur erhielten. Die Kurve der Flechten ist ihrer Entstehungsweise, nicht ihrer Form nach durchaus verschieden von der Lichtkurve der phanerogamen Schattenpflanzen (S. 145 ff.); denn diese zeigen nie, auch bei noch so kurz dauernden Versuchen, hohe Assimilationswerte bei starkem Licht. Die Kurve der Flechten ist jedenfalls bedingt durch die komplexe Natur dieser Pflanzen. Bei mittelstarkem Lichte, in welchem auch bei langer Versuchsdauer keine Abnahme der Assimilation zu bemerken ist, assimiliert die Alge gut und leitet offenbar der Pilz die Assimilate fortwährend ab. In starkem Licht assimiliert die Alge anfänglich noch mehr als in mittelstarkem Licht; doch scheint der Pilz mit dem Ableiten der Assimilate, vermutlich der grössern Stärkemengen, nicht nachzukommen, so dass schliesslich die Chloroplasten der Alge inaktiviert werden. Wenn es sich tatsächlich um die Bildung von Di- und Polysacchariden handelt, so wäre die langsame Ableitung durch die Tatsache zu erklären, dass der Pilz im intensiven Licht die Enzyme, welche die Hydrolyse der nicht diosmierenden Kohlehydrate besorgen sollten, nur in ungenügender Menge produziert.

Bei mittelstarkem Lichte, in welchem überdies infolge geringerer Stärkebildung noch mehr Hexosen vorhanden sind, die unverändert abgeleitet werden können, wirkt das Licht offenbar noch nicht schädlich auf die Enzymproduktion.

Ganz anders liegen die Verhältnisse bei *Alectoria ochroleuca*, die bei geringem CO₂-Gehalt der Luft durch starke Beleuchtung so sehr geschädigt wurde, dass sie bei keiner Lichtintensität mehr zu assimilieren vermochte, während die Atmung konstant blieb; demnach wäre die Alge durch das starke Licht geschädigt, eventuell getötet worden, der Pilz hingegen unversehrt geblieben.

Alle andern Flechten erwiesen sich dagegen bei den nach Abschluss der Versuche ausgeführten Stichproben nach längerem Ruhen als völlig normal; doch musste ich bei den Flechten mit den Stichproben länger warten als bei den Phanerogamen, was wohl darauf zurückzuführen ist, dass die Ableitung der Assimilate längere Zeit beansprucht als bei den Blütenpflanzen.

Interessant ist die Beobachtung, dass *Solorina crocea* wie manche Phanerogamen Sonnen- und Schattenindividuen aufweist. (Tabelle 21). Die auf Muottas Muraigl gewonnenen Resultate

Tabelle 21.

CO₂-Assimilation von Sonnen- und Schattenexemplaren von *Solorina crocea* auf Muottas Muraigl.

I. Sonnenexemplar; II. Schattenexemplar.

Nr.	Datum 1918	Schatten- temperatur in ° C.	Aktino- metrische Differenz	CO ₂ -Ge- halt der Luft in mgr pro 1 Liter	Relative Feuchtig- keit der Luft in %o	Witterungsverhältnisse	Assimiliertes CO ₂ in mgr pro Std. pro 1 gr Frischgewicht		Ver- hältnis der Werte I:II
							I	II	
233	13. IX.	4 ⁰	29,5	1,0	42	Starke Sonne. Bewölkung 4. Nachmittags	32,9	25,4	1,3
234	13. IX.	2 ⁰	5,5	1,0	42	Im künstlich diffusen Licht bei Bewölkung 6	17,0	23,3	0,73
212	5. IX.	10-12 ⁰	24,6	0,4	62	Sonnig. Vormittags	—	0	—
217	6. IX.	5 ⁰	0	0,4	93	Regen	—	2,2	—
220	7. IX.	10 ⁰	23,8	1,1	49	Im künstlich diffusen Licht bei blauem, später stark bewölktem Himmel	—	12,3	—
225	10. IX.	8 ⁰	20,3	0,5	67	Bewölkt	2,6	—	—

Nach dem Versuch
Thallus völlig gebleicht

decken sich so völlig mit den Befunden bei Phanerogamen, dass ich sie nicht ausführlich zu besprechen brauche (siehe S. 150); wie bei diesen wirkt starkes Licht günstig auf die Assimilation der Sonnenexemplare, schwaches Licht günstig auf die der Schattenexemplare. Ob dieser Unterschied rein physiologisch ist, oder ob auch eine anatomische Verschiedenheit mitspielt, habe ich nicht untersucht.

3. Einfluss der Temperatur.

Tabellen 5, 19.

Aus Tabelle 19 geht unzweideutig hervor, dass Temperatursteigerung die Assimilation der Flechten fördert; allerdings sind die in den alpinen Versuchen beobachteten Temperaturen nicht hoch. So war es von Wichtigkeit, dass dieses Resultat durch Versuche in Basel bei höherer Temperatur geprüft wurde (Tab. 5). Abgesehen von der starken Assimilation unter 0° nimmt die photosynthesische Leistung der Flechten von 0° bis $+24^{\circ}$ mit wenigen Ausnahmen zu; bei mancher Spezies scheint 24° noch nicht einmal die optimale Temperatur zu sein. Die Tatsache, dass die Flechten auch bei hohen Temperaturen noch gut assimilieren, ist deshalb von Interesse, weil sie zeigt, dass die bei starker Beleuchtung erfolgende Abnahme der Assimilationstätigkeit nicht auf der starken Erwärmung des rasch austrocknenden Flechtenthallus beruht.

Bei einigen Spezies nimmt auch die Atmung von 0° — 24° annähernd gleichmässig zu. Bei andern Spezies scheint sie aber unter Umständen von der Temperatur so wenig abhängig zu sein, dass sie nicht durch eine Kurve, sondern durch eine horizontale Gerade dargestellt werden kann (Evernia Vers. 285 Tab. 5).

4. Spezifisches Assimilationsvermögen der Flechten.

Im allgemeinen wird den Flechten ein geringes Assimilationsvermögen zugeschrieben (*Fünfstück* 1907 in *Engler* und *Prantl* S. 37) und damit ihr langsames Wachstum erklärt. Wie aus den Tabellen 1, 3, 5, 18, 19 hervorgeht, finden sich tatsächlich nirgends hohe Assimilationswerte, wie wir sie etwa bei Phanerogamen soniger Standorte antreffen. Doch zeigt ein Vergleich der für die Flechten gefundenen Zahlen mit Tabelle 22, dass es auch Phanerogamen gibt (z. B. *Anthyllis Vulneraria*), die nicht stärker als die Flechten assimilieren. Bedenkt man, dass auf 1 gr Frischgewicht von Flechten sehr viel weniger assimilierende Zellen kommen als auf 1 gr Frischgewicht von Phanerogamenblättern, so

Tabelle 22.

Größenordnung der CO₂-Assimilationswerte bei Phanerogamen.
Pro 1 gr Blatt-Frischgewicht pro Stunde.

Pflanze	Assimiliertes CO ₂ in mgr
Anthyllis Vulneraria (1700 m)	1,6—6,9
Bellis perennis (2000 m)	12,1—108,7
Primula farinosa (1700 m)	12,2—67,5
Taraxacum officinale (2450 m)	5,9—53,7

muss man den flechtenbildenden Algen ein relativ starkes Assimilationsvermögen zuschreiben. Dabei ist in Betracht zu ziehen, dass die Atmung der untersuchten Laubflechten meist recht klein ist, dass also unter günstigen Umständen die CO₂-Bilanz vorteilhaft ist.

D) Zusammenfassung.

1. Die Kohlensäure-Assimilation der alpinen phanerogamen Schattenpflanzen und Flechten ergibt nicht immer die bis jetzt bekannte eingipflige Assimilationskurve, wenn sie einerseits als Funktion der Temperatur bei konstanter Lichtintensität, andererseits als Funktion der Lichtintensität bei konstanter Temperatur untersucht wird. Sie liefert vielmehr eine zweigipflige Kurve, wenn man stärkefreien Pflanzen — wie sie in unserm Klima im Winter die Regel sind — während des Versuchs Gelegenheit bietet, Stärke zu bilden.

2. Bedingungen, welche auch im Winter der Stärkebildung während des Versuchs ermöglichen, sind höhere Temperatur oder stärkeres Licht als im Winter herrschen. Während beispielsweise unter 0° C. von alpinen Schattenpflanzen unter keinen Umständen Stärke gebildet wird — es sei denn, dass die Pflanzen ganz starker Beleuchtung ausgesetzt werden, die eine starke Erhöhung der Innentemperatur der Pflanzen bewirkt — ist der Beginn der Stärkebildung bei schwachem Licht von der Dauer der Exposition abhängig. Beobachtungen über die CO₂-Assimilation phanerogamer Schattenpflanzen in ultraoptimaler Lichtintensität beweisen, dass das Licht einen fördernden Einfluss auf die Stärkebildung ausübt. Der Einwand, dass die fördernde Wirkung des Lichtes auf die Stärkebildung einfach auf der Steigerung der Assimilation und

damit auf der Vermehrung des vorhandenen Zuckers beruhe, wird dadurch entkräftet, dass die Pflanzen vor Beginn der Stärkebildung mehr assimilieren als während derselben.

3. Gerade diese Tatsache hat die Zweigipfligkeit der Assimilationskurve zur Folge. Der Licht- resp. Temperaturschwellenwert für die CO_2 -Assimilation liegt bedeutend tiefer als der Schwellenwert für die Stärkebildung. Mit steigender Temperatur resp. Lichtintensität nimmt die Kohlensäure-Assimilation von ihrem Schwellenwert an bis zu einem ersten Maximalwert zu; während dieses ganzen Intervalls wird keine Stärke, sondern nur Zucker gebildet. Bei weiter steigender Temperatur resp. Lichtintensität setzt Stärkebildung ein, wodurch die CO_2 -Assimilation stark herabgesetzt wird; die Erscheinung ist auf die durch die Stärkebildung verursachte Inaktivierung der Chloroplasten bei der noch immer niedrigen Temperatur resp. Lichtintensität zurückzuführen. Bei weiter steigender Temperatur resp. Lichtintensität geht die Assimilationskurve durch einen zweiten Minimalwert und steigt dann nochmals bis zu einem zweiten Maximalwert, dem bis jetzt bekannten Optimum, und fällt schliesslich ziemlich schnell ab.

Dass das Auftreten der Stärke die Kurvenform bedinge, wurde durch zahlreiche Versuche erwiesen. So zeigen habituelle Zuckerblätter eine eingipflige Kurve, ebenso Blätter, denen durch Zuckerrütterung bei höherer Temperatur vor dem Versuch Gelegenheit zur Stärkebildung gegeben worden war.

4. Die Lage des zweiten Maximalwertes ist spezifisch und wird ausserdem durch den Standort der Pflanze bedingt. Die alpinen, phanerogamen Schattenpflanzen haben ihr Lichtoptimum bei Intensitäten von 400—2000 Lux; ihr Temperaturoptimum liegt zwischen $+8^\circ$ und 15° , während es für Sonnenindividuen derselben Spezies, sowie für die untersuchten Flechten bedeutend höher, meist zwischen 24° und 30° , liegt.

5. Der Temperaturschwellenwert der CO_2 -Assimilation liegt bei alpinen Schattenpflanzen und Flechten weit unter 0° , was für Flechten schon von *Jumelle* (1892) festgestellt wurde. Die Photosynthese der alpinen Sonnenpflanzen beginnt erst bei höherer Temperatur als die der Schattenindividuen derselben Spezies; doch liegt auch der Schwellenwert für Sonnenpflanzen unter 0° .

6. Die tiefe Lage des Temperaturschwellenwertes wird wohl hauptsächlich durch den tiefen Gefrierpunkt der Alpenpflanzen bedingt. Während sich auf ihrer Oberfläche schon zahlreiche Eiskristalle befinden, ist das Innere des Blattes z. B. noch ungefroren, allerdings vielleicht unterkühlt. Die gleichzeitig zu beobachtende Sprödigkeit der Blätter wird durch sehr hohen osmotischen

Druck (bis $\frac{4}{5}$ Mol. KNO_3) bedingt; die dadurch bedingte Brüchigkeit der Blätter kann, wenn die Pflanze sehr niederen Temperaturen ausgesetzt worden war, auch bei Temperaturen von bis $+8^\circ$ noch tagelang bestehen bleiben.

7. Die Vergrößerung des osmotischen Druckes bei niederer Temperatur wird sehr wahrscheinlich durch den bei der Assimilation gebildeten Zucker verursacht, der ja bei niederer Temperatur nicht zu Stärke kondensiert werden kann.

8. Der bei der Assimilation gebildete Zucker wirkt wohl auch als Schutzstoff im Sinne von *Lidfors* (1907), der den Erfrierpunkt einer Pflanze schon bei relativ geringer Konzentration herabsetzt.

9. Die im Innern der phanerogamen Schattenpflanzen und Flechten auftretende Eisbildung setzt die CO_2 -Assimilation stark herab, hemmt sie aber zunächst nicht völlig. Erst bei weiterem Sinken der Temperatur hört die Photosynthese ganz auf. Für einzelne phanerogame Schattenpflanzen konnte die Lage des Schwellenwerts ungefähr zu -16° Lufttemperatur bestimmt werden; für die Flechten scheint er unter -20° zu liegen. Das schliessliche Aufhören der Assimilation lässt sich wohl dadurch erklären, dass infolge der Eisbildung in den phanerogamen Blättern Wassermangel eintritt, der die Einstellung der Assimilation bedingt. Da die Flechten weitgehenden Wasserentzug vertragen können, verhindert ein solcher ihre Photosynthese nicht vollständig; sie sind daher imstande, auch bei sehr tiefen Temperaturen, also bei Gegenwart von viel Eis im Thallus, noch relativ kräftig zu assimilieren.

Literaturverzeichnis.

1917. *Arrhenius, O.* und *Söderberg, E.* Der osmotische Druck der Hochgebirgspflanzen. *Svensk botanisk Tidskrift*. Band 11. S. 373—380.
1910. *Badalla, Lina.* Lo svernamento di alcune sempreverdi nel clima di Piemonte. *Annali di botanica* 8, pag. 549—615.
1910. *Bartetzko, Hugo.* Untersuchungen über das Erfrieren von Schimmelpilzen. *Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik*. Bd. 47. S. 57—98.
1905. *Blackman, Forst.* Optima and limiting factors. *Annals of Botany*. Vol. 19. S. 281—295.
1905. *Blackman* and *Matthaei.* Experimental researches in vegetable assimilation and respiration. N. IV. A quantitative study of carbon-dioxide assimilation and leaf-temperature in natural illumination. *Proceedings of the royal society*. B. Vol. 76. S. 402—460.
1884. *Bonnier et Mangin.* Sur les échanges gazeux entre les lichens et l'atmosphère. *Bulletin de la Société botanique de France* 1884.
1895. *Bonnier, Gaston.* Recherches expérimentales sur l'adaptation des plantes au climat alpin. *Annales des sciences naturelles*. Botanique. 7e série. Tome 20, pag. 217—360.

1911. *Cailletet, L.* Sur l'origine du carbone assimilé par les plantes. Comptes rendus de l'Académie des sciences. Paris. Vol. 152. pag. 1215—1217.
1901. *Czapek, F.* Der Kohlehydrat-Stoffwechsel der Laubblätter im Winter. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. Bd. XIX. S. 120—127.
- 1905 und 1913. *Czapek, F.* Biochemie der Pflanzen. Erste und zweite Auflage. Jena. G. Fischer.
1912. *Detmer.* Das kleine pflanzenphysiologische Praktikum. 4. Auflage.
1896. *Ewart, Alfred James.* On assimilatory inhibition in plants. Journal of the Linnean society. Bot. Bd. 31. S. 364—461.
1874. *Fliche, P. et Grandeau.* De l'influence de la composition chimique du sol sur la végétation du chataignier. Annales de chimie et de physique. 5^e série. Tome II. pag. 354—379.
1891. *Fischer, Alfred.* Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. 22. S. 73—160.
1907. *Fünfstück.* Lichenes: (Flechten) A. Allgemeiner Teil. Die natürlichen Pflanzenfamilien von Engler und Prantl. 1. Teil. 1. Abteilung S. 1—49. *Harmand.* Lichens de France.
1918. *Henrici, M.* Chlorophyllgehalt und Kohlensäure-Assimilation bei Alpen- und Ebenenpflanzen. Verhandlungen der naturforschenden Gesellschaft in Basel. Bd. XXX. S. 43—136.
1914. *Höber, Rudolf.* Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. 4. Auflage. Leipzig und Berlin. Engelmann.
1892. *Jumelle, Henri.* Recherches physiologiques sur les lichens. Revue générale de botanique. Bd. 4. pag. 49—64, 103—121, 159—175, 220—231, 259—272, 305—320.
1914. *Kohlbrausch, Friedrich.* Lehrbuch der praktischen Physik. 12. Auflage. Leipzig und Berlin. B. G. Teubner.
1868. (1869—70). *Kraus, Gregor.* Einige Beobachtungen über den Einfluss des Lichtes und der Wärme auf die Stärkeerzeugung im Chlorophyll. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. 7. S. 511—531.
1899. *Kübel, F.* Ueber die Einwirkung verschiedener chemischer Stoffe auf die Tätigkeit des Mundspeichels. Pflügers Archiv für die gesamte Physiologie. Bd. 76. S. 276—305.
1892. *Lamarlière, L. Gêneau de.* Recherches physiologiques sur les feuilles développées à l'ombre et au soleil. Revue générale de botanique. Vol. 4. pag. 481—496 et 529—544.
1907. *Lidforss, Bengt.* Die wintergrüne Flora. Eine biologische Untersuchung. Lunds Universitets Årsskrift. N. F. Bd. 2. Afd. 2 Nr. 13. S. 1—76.
1913. *Lindau, Gustav.* Die Flechten. Berlin. Springer 1913.
1919. *Lohr, P. Louis.* Untersuchungen über die Blattanatomie von Alpen- und Ebenenpflanzen. Recueil des travaux botaniques néerlandais. Vol. XVI. Livraison I. pag. 1—61.
1908. *Lubimenko.* La concentration du pigment vert et l'assimilation chlorophyllienne. Revue générale de botanique. Bd. 20. S. 162—177; 217—238, 253—267, 285—297.
1911. *Maquenne, L.* A propos d'une communication récente de M. L. Cailletet. Comptes rendus de l'Académie de Paris. Vol. 152. pag. 1818—19.
1905. *Matthaei, Gabrielle.* Experimental researches on vegetable assimilation and respiration. N. III. On the effect of temperature on carbone dioxide assimilation. Philosophical Transactions. London. B. Vol. 197. S. 47—105.

1912. *Maximow, N. A.* Chemische Schutzmittel der Pflanzen. I, II, III. Berichte der deutschen botanischen Gesellschaft. Bd. 39. I. S. 52–65, II. S. 293–305, III. S. 504–516.
1914. *Maximow, N. A.* Experimentelle und kritische Untersuchungen über das Gefrieren und Erfrieren der Pflanzen. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. 53. S. 327–420.
1916. *Meier, Joseph.* Zur Kenntnis des osmotischen Wertes der Alpenpflanzen. Inaugural-Dissertation. Freiburg. Fragnière.
1913. *Mendreca, S.* Etude sur les Algues saprophytes. Thèse. Genève. Bulletin de la Société botanique de Genève. 2 série. Vol. V.
1876. *Mer, E.* De la constitution et des fonctions des feuilles hivernales. Bulletin de la société botanique de France Vol. 13. pag. 231–238.
1905. *Mez, Carl.* Neue Untersuchungen über das Erfrieren eisbeständiger Pflanzen. Flora. Bd. 94. S. 89–123.
1902. *Miyaké, Kiichi.* On the starch of evergreen leaves and its relation to photosynthesis during the winter. Botanical gazette. Vol. 33. pag. 321–340.
1897. *Molisch, Hans.* Untersuchungen über das Erfrieren der Pflanzen. Jena Fischer.
1880. *Müller-Thurgau, H.* Ueber das Gefrieren und Erfrieren von Pflanzen. Landwirtschaftliche Jahrbücher Bd. 9. Berlin 1880. S. 133–189.
1886. *Müller-Thurgau, H.* Ueber das Gefrieren und Erfrieren von Pflanzen. Landwirtschaftliche Jahrbücher Bd. 15. Berlin. S. 453–610.
1913. *Oppenheimer, Carl.* Die Fermente und ihre Wirkungen. 4. Auflage. Leipzig. Vogel.
1899. *Overton, E.* Beobachtungen und Versuche über das Auftreten von rotem Zellsaft bei Pflanzen. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik Bd. 33. S. 171–231.
1904. *Pantaneli, Enrico.* Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen von äussern Bedingungen. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik Bd. 39. S. 167–228.
1912. *Parkin, John.* The carbohydrates of the foliage leaf of the snow drop (*Galanthus nivalis*), and their bearing on the first sugar of photosynthesis. The biochemical journal. Vol. 6. pag. 1–47.
- 1897 und 1904. *Pfeffer, W.* Pflanzenphysiologie. 2. Aufl. Leipzig. Engelmann.
1913. *Rosé, Edmond.* Energie assimilatrice chez les plantes cultivées sous différents éclaircements. Annales des sciences naturelles. 9. série. Bot. Bd. 17. S. 1–110.
1914. *Rosenthaler, L.* Der Nachweis organischer Verbindungen. Die chemische Analyse Bd. XIX/XX. Stuttgart. Enke.
1885. *Schimper, A. F. W.* Ueber die Bildung und Wanderung der Kohlehydrate in den Laubblättern. Botanische Zeitung. Bd. 43. S. 737–743, 753–763, 769–787.
1909. *Schinz und Keller.* Flora der Schweiz. 1. Teil. 3. Aufl. Zürich. Raustein.
1904. *Schroeter, C.* Das Pflanzenleben der Alpen. Zürich. Raustein.
1888. *Schulz, Ernst.* Ueber Reservestoffe in immergrünen Laubblättern. Flora. N. F. Bd. 56. S. 223–241 und 243–257.
1903. *Treboux, Octave.* Einige stoffliche Einflüsse auf die Kohlensäure-Assimilation bei submersen Pflanzen. Flora. N. F. Bd. 92. S. 48–76.
1909. *Voigtländer, Hans.* Unterkühlung und Kältetod der Pflanzen. Beiträge zur Biologie der Pflanzen. Bd. 9. S. 359–414.
1918. *Willstätter, R. und Stoll, A.* Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin. Springer.

1913. *Winkler, Albert*. Ueber den Einfluss der Aussenbedingungen auf die Kälteresistenz ausdauernder Gewächse. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. 52. S. 467—506.
1898. *Winkler, Hans*. Untersuchungen über die Stärkebildung in den verschiedenartigen Chromatophoren. Jahrbücher für wissenschaftliche Botanik. Bd. 32. S. 525—556.

Tabellenverzeichnis.

Tabelle	Seite
1. Kontrolltabelle der Flechtenassimilation	113
2. Temperatur der Pflanzen in der Kältemischung bei wechselnder Beleuchtung	116
3. Abhängigkeit der CO ₂ -Assimilation der Flechten von der Lichtintensität bei konstanter Temperatur	119
4. Abhängigkeit der CO ₂ -Assimilation der phanerogamen, alpinen Schattenpflanzen von der Lichtintensität	120
5. Abhängigkeit der CO ₂ -Assimilation und Atmung der Flechten von der Temperatur	126
6. Abhängigkeit der CO ₂ -Assimilation und Atmung der phanerogamen, alpinen Schattenpflanzen von der Temperatur	127
7. Einfluss der Eisbildung auf die CO ₂ -Assimilation	123
8. Lage des absoluten Nullpunktes der CO ₂ -Assimilation	128
9. Osmotischer Druck der Mesophyll- und Epidermiszellen der Blätter bei verschiedener Temperatur	125
10. CO ₂ -Entbindung und Atmung bei niedrigerer Temperatur	129
11. Einfluss der Vorbehandlung der Flechten auf die CO ₂ -Assimilation bei verschiedenen Lichtintensitäten	130
12. Einfluss der Vorbehandlung der phanerogamen, alpinen Schattenpflanzen auf die CO ₂ -Assimilation bei verschiedener Lichtintensität	131
13. Abhängigkeit der CO ₂ -Assimilation von den dargebotenen Nährsalzen bei verschiedener Lichtintensität	132
14. CO ₂ -Assimilation einer Zuckerpflanze	138
15. CO ₂ -Assimilation abgeschnittener Blätter	144
16. CO ₂ -Assimilation von phanerogamen, alpinen Schattenpflanzen auf Muottas Muraigl	146
17. CO ₂ -Assimilation von phanerogamen Sonnen- und Schattenindividuen derselben Spezies auf Muottas Muraigl	151
18. Abhängigkeit der CO ₂ -Assimilation der Flechten von ihrem Feuchtigkeitsgehalt	158
19. CO ₂ -Assimilation der Flechten auf Muottas Muraigl	160
20. „Zeitfaktor“ bei der CO ₂ -Assimilation der Flechten	162
21. CO ₂ -Assimilation von Sonnen- und Schattenexemplaren von <i>Solorina crocea</i> auf Muottas Muraigl	163
22. Grössenordnung der CO ₂ -Assimilationswerte bei Phanerogamen	165

Inhalts-Verzeichnis.

	Seite
Einleitung	107
A. Das Untersuchungsmaterial	108
B. Bisherige Untersuchungen über die CO ₂ -Assimilation von alpinen, phanerogamen Schattenpflanzen und Flechten	110

	Seite
C. Eigene Untersuchungen über die CO ₂ -Assimilation alpiner, phanerogamer Schattenpflanzen und Flechten	111
a) Methodik der Versuche	111
I. Bestimmung der Assimilation	111
II. Berechnung der Assimilationswerte auf die Einheiten von Gewicht und Fläche	112
III. Bestimmung der äussern Faktoren	114
1. Temperatur und Licht	114
2. Luftfeuchtigkeit und der dadurch bedingte Wassergehalt der Pflanzen	117
3. Nährsalze	117
b) Ergebnisse der eigenen Untersuchungen	118
I. Uebereinstimmende Resultate bei phanerogamen alpinen Schattenpflanzen und Flechten	118
1. Einfluss der Lichtintensität bei konstanter Temperatur	118
2. Einfluss der Temperatur bei konstantem Licht	121
a) Lage des Gefrierpunktes der Blätter und Flechtenthalli	121
β) Die CO ₂ -Assimilation phanerogamer alpiner Schattenpflanzen und Flechten bei verschiedenen Temperaturen	125
3. Vorkommen und Ursache der zweigipfligen Assimilationskurve	129
α ¹) Stärkefrei: sogenannte Zuckerpflanzen	138
α ²) Stärkereich: infolge künstlicher Zuckerezufuhr	139
β ¹) Stärkefrei: niedere Temperatur	140
β ²) Stärkehaltig: infolge Erwärmung durch intensive Beleuchtung	140
γ) Stärkefrei: Winter. Stärkehaltig: Sommer	140
δ) Einfluss des Lichtes und des CO ₂ -Gehaltes der Luft auf die Stärkebildung	141
ε) Kurven ausgehungerner Pflanzen	143
ξ) Kurven abgeschnittener Blätter	144
II. Spezielle Resultate über die Photosynthese der phanerogamen, alpinen Schattenpflanzen	145
1. Einfluss der Lichtintensität	145
2. Einfluss der Temperatur	152
3. Spezifisches Assimilationsvermögen der phanerogamen Schattenpflanzen	154
4. Einige Angaben über den CO ₂ -Gewinn der Blätter	155
5. Biologische Betrachtungen über die CO ₂ -Assimilation der phanerogamen alpinen Schattenpflanzen	155
III. Spezielle Resultate über die CO ₂ -Assimilation der Flechten	157
1. Einfluss des Wassergehaltes	157
2. Einfluss der Lichtintensität	159
3. Einfluss der Temperatur	164
4. Spezifisches Assimilationsvermögen der Flechten	164
D. Zusammenfassung	165
Literaturverzeichnis	167



ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Verhandlungen der Naturforschenden Gesellschaft zu Basel](#)

Jahr/Year: 1920-1921

Band/Volume: [32_1920-1921](#)

Autor(en)/Author(s): Henrici Marguerite

Artikel/Article: [Zweigipflige Assimiationskurven. Mit spezieller Berücksichtigung der Photosynthese von alpinen phanerogamen Schattenpflanzen und Flechten 107-171](#)