

Über den Einfluß verschiedenfarbigen Lichtes auf die Kohlensäureassimilation.

Von

H. Kniep und F. Minder.

Mit 1 Textfigur.

LIBRARY
NEW YORK
BOTANICAL
GARDEN.

Schon oft ist die Lösung der Frage versucht worden, welches der Einfluß der Lichtqualität auf die Assimilationsgröße der Pflanzen ist. Eine zeitlang glaubte man als sicher annehmen zu können, daß die Assimilation im roten bzw. rotgelben Lichte am stärksten vor sich geht und nach dem blau-violetten Teile des Spektrums zu allmählich abnimmt. Gegen diese Anschauung sind vor allem von Timiriazeff¹⁾ und von Engelmann²⁾, später auch von Kohl³⁾ Bedenken erhoben worden. Timiriazeff schloß aus seinen Befunden, daß die Assimilationskurve ein zweites Maximum im Blau aufweise. Er arbeitete mit Sonnenspektrum und bestimmte die Assimilationsgröße auf gasanaly-

¹⁾ Vgl. besonders: C. Timiriazeff, Recherches sur la décomposition de l'acide carbonique dans le spectre solaire par les parties vertes des végétaux. Ann. d. chim. et phys. 1877. Sér. V. Bd. 12. S. 355. — État actuel de nos connaissances sur la fonction chlorophyllienne. Ann. scienc. nat. Bot. VIII^{me} Série. T. 2. 1885. S. 99. — The cosmical Function of the Green Plant. Proc. of the Royal Soc. Vol. LXXII. London 1904. S. 424.

²⁾ Th. W. Engelmann, Über Sauerstoffausscheidung im Mikrospektrum. Bot. Ztg. 1882. Bd. 40. S. 419. — Farbe und Assimilation. Ebenda 1883. Bd. 41. S. 1. — Untersuchungen über die quantitat. Beziehungen zw. Absorption des Lichts und Assimilation in Pflanzenzellen. Ebenda 1884. Bd. 42. S. 81.

³⁾ F. G. Kohl, Die assimilatorische Energie der blauen und violetten Strahlen des Spektrums. Ber. d. d. bot. Ges. 1897. Bd. 15. S. 111. — Die assimilatorische Energie des blauen Lichts. Ebenda S. 361. — Die assimilatorische Funktion des Karotins u. d. zweite Assimilationsmaximum. Ebenda 1906. Bd. 24. S. 222.

tischem Wege. Zu im wesentlichen dem gleichen Resultate kam auf ganz anderem Wege Engelmann mit Hilfe seiner bekannten Bakterienmethode. Die 1884 veröffentlichten Versuche von Reinke¹⁾ hatten wieder als Ergebnis ein einziges Maximum im langwelligen Teile des Spektrums. Die Assimilationskurve Reinkes stimmt ihrem allgemeinen Verlaufe nach mit derjenigen überein, welche 1871 Pfeffer²⁾ auf Grund seiner Versuche gewonnen hatte, nur liegt nach Reinke das Assimilationsmaximum mehr nach dem Rot zu verschoben, etwa zwischen den Fraunhoferschen Linien a und B, während bekanntlich Pfeffer die stärkste Assimilation zwischen C und D fand.

Gegen Engelmanns Ergebnisse sind außer den widersprechenden Angaben Reinkes auch noch von anderer Seite Bedenken erhoben worden. Nur kurz sei hier erinnert an die Einwände, die Timiriaseff (a. a. O. 1885. S. 107 ff.) gegen die Bakterienmethode geltend gemacht hat. Das Vorhandensein eines zweiten Assimilationsmaximums im Blau, welches sich auf Engelmanns Abbildung (a. a. O. 1882. S. 422) in einer deutlichen Ansammlung der Bakterien um einen vom Mikrospektrum beleuchteten Cladophorafaden bei der Linie F ausspricht, konnte Pfeffer³⁾ nicht bestätigen. Die Kritik, welche Jost⁴⁾ neuerdings an den Angaben Engelmanns geübt hat, bezieht sich auf die Frage nach dem Zusammenhang zwischen Assimilationsgröße und Menge des vom Chlorophyllfarbstoff absorbierten Lichtes. Das Hauptergebnis der Engelmannschen Untersuchungen besteht bekanntlich darin, daß eine sehr einfache quantitative Beziehung zwischen der Menge des absorbierten Lichtes und der Assimilationsgröße bestehen soll. Bezeichnet man die absorbierte Energiemenge E_{abs} und die bei der Assimilation produzierte potentielle chemische Energie mit E_{ass} , so gilt nach Engelmann die Gleichung $E_{abs} = E_{ass}$. Die Wellenlänge des Lichts käme danach nur insofern in Betracht, als sie für

¹⁾ J. Reinke, Untersuchungen über die Einwirkung des Lichtes auf die Sauerstoffausscheidung der Pflanzen. 2. Mitteilung. Botan. Ztg. Bd. 42. 1884. S. 1.

²⁾ W. Pfeffer, Die Wirkung farbigen Lichtes auf die Zersetzung der Kohlensäure in Pflanzen. Arb. d. botan. Instituts Würzburg. 1871. I. S. 1.

³⁾ Pfeffer, Pflanzenphysiologie I. 2. Aufl. 1897. S. 335.

⁴⁾ L. Jost, Vorlesungen über Pflanzenphysiologie. 1908. 2. Aufl. S. 148.

die Absorptionsgröße bestimmend ist. Wenn nun Jost aus Engelmanns Angaben, im speziellen aus dessen Tabelle I (Engelmann a. a. O. 1884. S. 91), welche die Verhältnisse bei grünen Zellen wiedergibt, folgern zu müssen glaubt, daß eine derartige einfache Beziehung zwischen Assimilation und Absorption sich aus den Befunden Engelmanns nicht ergibt, so liegt hier offenbar ein Mißverständnis vor. Es ist nämlich wohl zu beachten, daß in der betreffenden Tabelle die Werte, die für die Assimilation verzeichnet sind, von der absoluten Menge der Lichtenergie abhängen, die für die Absorption angegebenen dagegen relativer Natur sind. Mit anderen Worten: die von Engelmann als n bezeichnete Größe (welche von Jost Absorption genannt wird) gibt das Verhältnis der Menge des absorbierten zur Menge des auffallenden Lichtes wieder. Über die absolute Größe der absorbierten Energie wird damit nichts ausgesagt, und es ist selbstverständlich, daß diese sehr klein sein kann, wenn n sehr groß ist. Unter der Voraussetzung, daß die absorbierte Energie für die Assimilation das Maßgebende ist, wäre eine Übereinstimmung im Verlauf der Assimilationskurve und der Kurve der n -Werte nur dann zu erwarten, wenn das auffallende Licht in allen Spektralbezirken seiner Intensität nach gleich wäre. Diesen Punkt bewertet Engelmann richtig, wenn er sagt (a. a. O. 1884. S. 92): »Die auffälligste Disproportionalität zwischen A (Assimilationsgröße) und n , das Sinken von A nach dem violetten Ende hin, trotz erheblichen Steigens von n , schien aus dem nach allen Angaben hier ziemlich schnell erfolgenden Sinken der Energie des Sonnenlichtes erklärlich zu sein.« Die folgenden Berechnungen Engelmanns sind daher auch unter Berücksichtigung dieses Faktors ausgeführt.

Wir wollen damit nicht sagen, die Richtigkeit der Beobachtungen Engelmanns, so wertvoll sie sind, sei über jeden Zweifel erhaben. Wer einmal mit der Bakterienmethode gearbeitet hat, der weiß, wie außerordentlich schwierig es ist, damit exakte quantitative Werte zu erhalten. Es ist daher unter allen Umständen wünschenswert, eine Ergänzung mit Hilfe einer rein objektiven Methode zu liefern.

Weshalb es so wichtig ist, die Beziehungen zwischen Absorption des Lichts und Assimilation festzustellen, das bedarf

heute keiner näheren Begründung mehr. Einmal hat die Frage rein physiologisches Interesse. Vor allem aber ist sie in ökologischer Beziehung wichtig. Darauf hat ja Stahl¹⁾ neuerdings in seinen interessanten Schriften hingewiesen. Bekanntlich betrachtet Stahl die grüne Farbe des Laubes als eine Anpassung an die Beleuchtungsverhältnisse, wie sie sich nach Durchgang des Sonnenlichts durch das trübe Medium der Atmosphäre darstellen. Im direkten Sonnenlicht wiegen die roten bis gelben Strahlen vor. Sie werden von dem in den Chloroplasten enthaltenen blaugrünen Anteil des Pigments absorbiert und so der Pflanze dienstbar gemacht. Dagegen herrschen im diffusen Tageslichte die kürzerwelligen, blauen und violetten Strahlen vor, welche von dem gelben Anteil des Chlorophylls ausgenutzt werden.

Überblicken wir die vorliegenden Angaben über die in Rede stehende Frage, so könnte man den Stand unserer gegenwärtigen Kenntnisse etwa folgendermaßen zusammenfassen: Die Assimilation der grünen Pflanzen ist am stärksten im Rot; ob die Assimilationskurve ein zweites, geringeres Maximum im Blau aufweist, ist noch nicht endgültig entschieden. Daraus würde dann die Fragestellung entspringen: Hat die Assimilationskurve ein oder zwei Maxima und wie verhalten sich beide in ihrer Größe zueinander? Es bedarf indessen keiner großen Überlegung, um einzusehen, daß diese Art der Fragestellung eine im höchsten Grade unpräzise ist. Ehe wir daher an die Beantwortung denken können, müssen wir das, was beantwortet werden soll, erst schärfer formulieren.

Nehmen wir einmal an, wir hätten eine Lichtquelle, die ein konstantes Licht von einer bestimmten Kerzenzahl liefert. In einer bestimmten Entfernung von der Lichtquelle befinde sich die Pflanze, deren Assimilation untersucht werden soll. Es werde nun zwischen Lichtquelle und Pflanze ein Lichtfilter geschaltet, welches nur den roten Teil des Spektrums, etwa von Wellenlänge $620 \mu\mu$ an aufwärts durchläßt. Man finde, daß die Assimilation in diesem Rotlicht die Größe a erreicht. Darauf werde durch ein Blaufilter der rote Teil des Spektrums ausgeschlossen. Die Assimilationsgröße im Blaulicht betrage b . Angenommen

¹⁾ E. Stahl, Laubfarbe und Himmelslicht. Naturw. Wochenschrift, 1906, Bd. V, No. 1. — Zur Biologie des Chlorophylls. Jena, 1909.

$b < a$, läßt sich dann aus dem Versuche schließen, daß die Assimilation im Blau geringer ist als im Rot?

Wir werden uns da zuerst fragen müssen: ist dieses »geringer« relativ oder absolut zu verstehen, mit anderen Worten: soll der obige Satz ausdrücken, im Rot von der bestimmten Intensität, wie es von der Lichtquelle geliefert wird, ist die Assimilation größer als in dem von der gleichen Lichtquelle gelieferten Blau — oder soll etwa gesagt sein: Rot hat an sich einen größeren assimilatorischen Effekt als Blau? Daß das zwei ganz verschiedene Dinge sind, bedarf keiner weiteren Auseinandersetzung. Ebenso wenig ist aber eine Erklärung dafür nötig, daß eine Schlußfolgerung in dem zweiten Sinne aus dem angegebenen Ausfalle des Versuchs nicht gezogen werden darf. Sie wäre nur dann berechtigt, wenn die Lichtquelle rotes und blaues Licht in derselben Intensität lieferte — das dürfte aber für keine der zur Verfügung stehenden Lichtquellen zutreffen — und wenn ferner die Lichtfilter gewisse Spektralbezirke vollständig zurückhielten, andere vollständig durchließen oder jeweils gleiche Mengen absorbierten.

Auch dieses letztere trifft nun niemals zu, und damit ist zugleich auf die Beurteilung der zweiten der oben angedeuteten Schlußfolgerungen ein Licht geworfen. Daß auch sie durchaus nicht ohne Einschränkung zulässig ist, das erhellt eben einfach daraus, daß die üblichen Filter das Licht einer Lichtquelle niemals so zerlegen, daß das durchgehende Licht der Intensität nach dem der Lichtquelle selbst entspricht. Wenden wir beispielsweise Lösungen zum Filtrieren an, so wird schon durch das Glas der Gefäße, in denen sie aufbewahrt sind, eine nicht unerhebliche Lichtmenge reflektiert und absorbiert. Außerdem werden durch die Lösungen selbst oft die Strahlen, die durchgehen, sehr erheblich geschwächt. Daraus folgt, daß das gefundene Verhältnis der Assimilationsgrößen a und b sich nicht mit dem Verhältnis deckt, welches wir erhalten würden, wenn wir die filtrierte Strahlenbezirke genau in derselben Beschaffenheit, wie sie in der Lichtquelle enthalten sind, zum Versuche verwandt hätten.

Es ergibt sich nun hieraus ein nicht unwichtig erscheinendes Erfordernis. Wenn man den angedeuteten Weg zur Untersuchung ein-

schlagen will, so ist es zum mindesten nötig, die Strahlenfilter auf ihre Durchlässigkeit zu prüfen, und zwar nicht nur, wie das meist geschieht, qualitativ, sondern vor allem quantitativ; es sind die Durchlässigkeitscoefficienten, d. h. das Verhältnis der durchgelassenen zur auffallenden strahlenden Energie in den verschiedenen Spektralregionen genau zu untersuchen. Dabei wird sich dann ergeben, daß die vielbenutzten Blaufilter (Kupferoxydammoniaklösung) einen verhältnismäßig viel größeren Teil von dem blauen Licht verschlucken als die Rotfilter (Kaliumbichromatlösung) von dem roten. Es ist unstrittig das Verdienst Prillieux¹⁾, darauf hingewiesen zu haben, daß bei derartigen Untersuchungen die quantitativen Verhältnisse Berücksichtigung finden müssen. Daß sich dieser Forscher bei der vergleichenden Bestimmung der Intensitäten des verschiedenfarbigen Lichtes einer falschen, weil subjektiven Methode bedient hat, hat später Sachs²⁾ gezeigt.

Kennt man nun die Absorptionsverhältnisse der Strahlenfilter genau, und besitzt man ferner Mittel, die Intensitäten der durchgelassenen Energie auf dasselbe Verhältnis einzustellen, wie sie sich in der Lichtquelle selbst finden, dann ert wird man einigermaßen Aufschluß darüber erhalten können, wie es sich mit der Assimilation im Normalspektrum der angewandten Lichtquelle verhält. Allerdings bedarf auch diese Folgerung noch einer Einschränkung. Die Intensitäten werden sich im angegebenen Falle zwar relativ ebenso verhalten wie in der Lichtquelle, ihrer absoluten Größe nach aber geringer sein. Es ist nun bisher noch nicht exakt bewiesen, daß Assimilationsgröße und Intensität der Strahlung in den verschiedenen Spektralbezirken im gleichen Verhältnis zu- und abnehmen. Ehe darüber aber keine genaueren Untersuchungen vorliegen, ist es nicht angängig, von Assimilationswerten, die bei niederer Intensität gewonnen wurden auf diejenigen, die höheren Intensitäten entsprechen würden, zu schließen. Nun liegen ja allerdings Beobachtungen im weißen Lichte vor, aus denen folgt, daß innerhalb gewisser Grenzen eine Proportionalität

¹⁾ Prillieux. De l'influence qu'exerce l'intensité de la lumière colorée, sur la quantité de gaz que dégagent les plantes submergées. Ann. des scienc. nat. Bot. Sér. V, V. X. 1869. S. 305.

²⁾ J. Sachs. Die Pflanze und das Auge als verschiedene Reageniten für das Licht. Würzb. Arbeiten I. 1872. S. 276.

zwischen Lichtintensität und Assimilationsgröße besteht¹⁾, doch dürfte auch hieraus nicht mit Sicherheit abzuleiten sein, daß es sich mit dem monochromatischen Licht ebenso verhält.

Um die Farbenfilter, die, wie bemerkt, in der Art und Weise, wie sie bisher verwendet wurden, viele Nachteile bieten, zu umgehen, haben nun verschiedene Forscher mit spektral zerlegtem Lichte gearbeitet. Wie bereits eingangs erwähnt, gilt das beispielsweise für die Untersuchungen von Timiriazeff, Engelmann, Reinke. Daß auch das mit verschiedenen Schwierigkeiten verbunden ist, ist hinreichend bekannt. Da man Gitterspektren wegen ihrer allzugroßen Lichtschwäche nicht verwenden kann, ist man auf Prismenspektren angewiesen. Diese haben wieder den großen Nachteil, daß sie die kurzwelligen Strahlen viel stärker zerstreuen als die langwelligen, womit natürlich die Intensitätsverhältnisse der Spektralbezirke bedeutend verschoben werden. Diesem Übelstand hat Reinke²⁾ mit Hilfe seines Spektrophors vorgebeugt. Hier ist nicht der Ort, des näheren auf die Konstruktion dieses Apparates einzugehen. Wohl aber sei bemerkt, daß das Licht, welches in dem Spektrophor durch ein Prisma und zwei Linsen geht, jedenfalls ganz bedeutend geschwächt wird. Es kommt dazu, daß der Hauptvorteil den das Arbeiten mit dem Spektrum bietet, die Reinheit der Farben, nur bei sehr engem Spalt verwirklicht ist. Je enger der Spalt, um so geringer natürlich die Lichtintensität. Eine Erhöhung der letzteren durch Erweiterung des Spaltes hat wiederum Unreinheit der Farben zur Folge. Das sind ja alles bekannte Dinge, auf die hinzuweisen kaum nötig ist. Nichtsdestoweniger sind sie in vielen Arbeiten nicht genügend beachtet worden. Wenn Reinke mit Spaltbreiten von 10 bis 15 mm arbeitete, so ist dadurch die Reinheit seiner Spektren sicher erheblich beeinflusst worden. Die Fehler, die damit verbunden sind, hat bereits Timiriazeff (a. a. O. 1885, S. 108 ff.) genügend gekennzeichnet, sodaß es sich erübrigt, darauf zurückzukommen. Was wir noch

¹⁾ Vgl. besonders die Arbeiten von Wolkoff (Jahrb. f. wiss. Botanik 1866, Bd. V, S. 1), Reinke (Botan. Ztg. 1883, Bd. XLI, S. 713), Kreuzler (Landwirtsch. Jahrb. 1885, Bd. XIV, S. 952), Pantanelli (Jahrb. f. wiss. Botanik 1904, Bd. XXXIX, S. 167).

²⁾ Reinke. Bot. Ztg. 1884, S. 28.

besonders betonen möchten, ist nur folgendes: arbeitet man mit wirklich reinen Spektren, so ist die Intensität des Lichtes so schwach, daß es zu den größten Bedenken Anlaß geben muß, aus den erhaltenen Ergebnissen Rückschlüsse auf die Verhältnisse zu ziehen, wie sie in der Atmosphäre geboten sind. Mit Rücksicht auf die große biologische Bedeutung des Problems sollte es aber gerade Aufgabe der Forschung sein, sich diesen Verhältnissen möglichst zu nähern.

Schließlich ist in gleichem Maße bei dem Arbeiten mit Spektrum und mit Filtern auf die Inkonstanz der meisten Lichtquellen Rücksicht zu nehmen. Man bezieht die im spektralzerlegten Licht gefundenen Werte meist auf das Normalspektrum, ohne oft genügend zu bedenken, daß dieses Normalspektrum, was die Intensität des Lichts in den verschiedenen Spektralregionen betrifft, eine höchst variable Größe sein kann¹⁾. Wir wissen ja, daß die Intensitätsverhältnisse von kurzwelligem und langwelligem Licht im Sonnenspektrum sehr starken Schwankungen unterworfen sind, daß das blaue Licht am frühen Morgen sehr schwach ist gegen Mittag zunimmt, um dann gegen Abend wieder stark abzunehmen. Es sind daher die auf das Normalspektrum bezogenen oder direkt im Normalspektrum gefundenen Assimilationswerte, sofern sie zu wesentlich verschiedenen Tageszeiten oder an verschiedenen Tagen gewonnen sind, nicht direkt miteinander vergleichbar. Das gilt natürlich in noch viel höherem Maße von solchen Werten, die bei Verwendung verschiedener Lichtquellen gewonnen worden sind.

So erhellt auch hieraus, daß für eine wirklich exakte Lösung des Problems genaue Intensitätsbestimmungen des verschiedenfarbigen Lichtes kaum zu umgehen sind. Arbeitet man mit Sonnenlicht — und das ist, wie bemerkt, in Anbetracht der biologischen Bedeutung der erörterten Frage wünschenswert —, so sind die Untersuchungen auf die Mittagsstunden zu beschränken; denn nur dann ist die Intensität des Sonnenlichtes relativ konstant. Für südliche Breiten gilt das noch in höherem Maße als für die unsrigen; das ist einer der Gründe, weshalb

¹⁾ Die Bedeutung dieses Punktes ist z. B. auch von Sachs in seiner oben zitierten Abhandlung (Die Pflanze und das Auge, Würzb. Arb. 1872) nicht genügend gewürdigt werden.

wir unsere Untersuchungen in Neapel ausgeführt haben. Je nach der Beschaffenheit der Atmosphäre ist natürlich auch da die Lichtintensität an verschiedenen Tagen, auch wenn der Himmel völlig wolkenfrei ist, verschieden. Deshalb ist es unbedingt erforderlich, vor bzw. nach jedem Versuche Intensitätsbestimmungen vorzunehmen.

Daß diese Bestimmungen sich nicht allein auf die Gesamtintensität zu erstrecken haben, sondern vor allem für das farbige Licht, welches zu den Versuchen dient, ausgeführt werden müssen, bedarf nach obigem kaum noch einer eingehenden Begründung. Es ist zudem daran zu denken, daß gleiche Gesamtintensitäten keine zwingenden Schlüsse zulassen auf die Verteilung der Energie im Spektrum. Dasselbe gilt, wenn die Gesamtintensität sich verändert. Nehmen wir z. B. an, die Gesamtintensität einer Lichtquelle (der Sonne) sei I , die Intensitäten der einzelnen Spektralbezirke seien zu gleicher Zeit $a, b, c, d, \dots x$, dann ist $a + b + c + d + \dots x = I$. Verändert sich I , so werden sich auch die Werte von $a, b, c, d, \dots x$ verändern; doch ist es keineswegs nötig, daß sie sich alle in dem gleichen Verhältnis ändern. Daraus erhellt, daß dann, wenn die Gesamtintensität einer Lichtquelle bei photometrischer Bestimmung als konstant gefunden wird, die Intensitätsverteilung im Spektrum nicht unbedingt konstant sein muß. So ist z. B. nach den Messungen von Roscoe¹⁾ und Wolkoff²⁾ die Intensität der »chemischen« Strahlen im Sonnenspektrum oft auch an sehr klaren Tagen ziemlich starken Schwankungen unterworfen, während das weiße Licht für das Auge keine Intensitätsänderungen zeigt.

Künstliches Licht zu verwenden hat neben anderen Nachteilen den, daß die Lichtquellen von sehr hoher Kerzenstärke, die hier allein in Betracht kommen würden, kein sehr konstantes Licht liefern. Die einzigen, die in Frage kommen könnten, wären große Nernstlampen, aber auch sie liefern im Verhältnis zur Menge der roten Strahlen wenig blaue.

Wir ersehen aus dem Gesagten, wie viel zu berücksichtigen ist, wenn die erörterte Frage exakt gelöst werden soll. Ein Überblick über die vorliegende Literatur zeigt, daß verschiedene

¹⁾ Roscoe, Poggend. Annalen der Physik. Bd. CXXIV.

²⁾ Wolkoff, Jahrb. f. wiss. Botanik, 1866. Bd. V. S. 1.

der angedeuteten Punkte nicht oder doch nicht immer genügend gewürdigt worden sind. Gewiß erklärt sich schon daraus ein Teil der Widersprüche, die sich bei einem Vergleich der Resultate der verschiedenen Arbeiten ergeben.

Um den genannten Einwänden soweit als möglich zu entgegen, haben wir versucht, der Frage mit Hilfe einer exakteren Methodik näher zu treten. Eine Lösung des gesamten Problems und seiner vielen Konsequenzen zu geben, kann nicht die Aufgabe dieser kurzen Mitteilung sein. Wir beabsichtigen zunächst nichts weiter als eine Grundlage zu schaffen, auf der weitere Untersuchungen aufzubauen haben. Der Umstand, daß wir zur Zeit nicht in der Lage sind, diese Untersuchungen durchzuführen, möge es rechtfertigen, daß wir unsere bisherigen Ergebnisse schon jetzt veröffentlichen.

Ehe wir nun auf die von uns befolgte Methodik und die damit gewonnenen Resultate näher eingehen, sei zunächst die Fragestellung nochmals genauer präzisiert. Es handelt sich also darum, zu entscheiden, in welcher Weise die Stärke der Kohlensäureassimilation der Pflanzen (und zwar kommen hier vorerst grüne Pflanzen in Betracht) von der Qualität des Lichtes abhängig ist. Um diese Frage objektiv zu lösen, ist es, wie wir sahen, erforderlich, sich in jedem einzelnen Falle Rechenschaft darüber zu geben, wie sich die Intensitäten der verschiedenen Strahlen, deren Wirksamkeit verglichen werden soll, zueinander verhalten; es genügt also nicht, sich auf die vorliegenden Untersuchungen über die qualitative und quantitative Zusammensetzung der Lichtquellen zu berufen, denn dann würde man nur mit Mittelwerten arbeiten und es würde jeder Kontrolle entgehen, wie groß im Einzelfalle die Abweichungen von diesen sind.

Hat man nun absolute, untereinander vergleichbare Werte gewonnen, so läßt sich bestimmen, welches die Assimilationsgröße bei Bestrahlung der Pflanze mit Licht eines bestimmten Strahlenbezirks von bekannter Intensität ist. Damit ist indessen noch nicht alles erreicht. Es handelt sich ja darum, auch die Assimilationsgrößen, die den verschiedenen Lichtqualitäten entsprechen, miteinander vergleichen zu können. Wenn letztere in verschiedenen Intensitäten zu den Versuchen verwandt

wurden, so müßte, um diesen Vergleich durchführen zu können, die Abhängigkeitsbeziehung zwischen Assimilationsgröße und Energie der jeweils einwirkenden Strahlen genau bekannt sein. Dieses Gesetz festzustellen ist aber eine Aufgabe, deren Lösung erst in zweiter Linie nötig ist. In erster Linie wird zu untersuchen sein, wie es sich mit der Assimilation verhält, wenn man Licht von verschiedener Qualität aber gleicher Intensität einwirken läßt.

Methodik.

Nach dem im vorigen Abschnitte Gesagten mußte es unsere wichtigste Aufgabe sein, eine Methode anzuwenden, welche nicht nur eine exakte Bestimmung der Intensität des zu den Versuchen verwandten Lichtes erlaubt, sondern auch gestattet, die verschiedenen Lichtqualitäten ihrer Intensität nach objektiv miteinander zu vergleichen. Da jeder subjektive Faktor ausgeschaltet werden mußte, so konnte an die Verwendung des Spektralphotometers, welches in der Physiologie zu verschiedenen Zwecken benutzt wird¹⁾, nicht gedacht werden. Es bleiben vielmehr nur zwei Wege: die bolometrische Methode, deren sich u. a. Langley bei seinen bekannten Bestimmungen der Energieverteilung im Sonnenspektrum bedient hat, und die thermoelektrische. Wir haben mit der letzteren gearbeitet; sie hat den Vorzug größerer Einfachheit in der Handhabung und gestattet doch, Bestimmungen mit der gleichen Genauigkeit auszuführen, wie es mit dem Bolometer möglich ist.

Das Prinzip der Methode ist kurz folgendes: Eine Thermosäule, welche mit einem empfindlichen Galvanometer verbunden ist, wird mit dem auf seine assimilatorische Wirkung zu untersuchenden Lichte bestrahlt und darauf der Ausschlag des Galvanometers abgelesen. Damit der Galvanometerausschlag wirklich als Maß der Lichtenergie dienen kann, ist zweierlei nötig. Erstens müssen natürlich die Wärmestrahlen ausgeschaltet sein. Das ist leicht erreichbar durch Einschalten einer Wasserschicht zwischen Lichtquelle und Thermosäule. Diese Wasserschicht befand sich bei unseren Versuchen in einer

¹⁾ Vgl. E. Kötgen, Untersuchungen der spektroskopischen Zusammensetzung verschiedener Lichtquellen. Wiedem. Annalen, Neue Folge, Bd. LIII. 1894. S. 793.

genau parallelwandigen, gekitteten Cuvette. Je nach den Versuchsbedingungen benutzen wir Wasserschichten von verschiedener Dicke; das nähere darüber wird unten angegeben werden. Zweitens müssen die beleuchteten Lötstellen der Thermosäule berußt sein. Ruß ist bekanntlich das ideale Absorptionsmittel für Lichtstrahlen, d. h. der Verlust, also diejenige Energie, die nicht in Wärme umgesetzt wird, ist prozentualer so gering, daß sie praktisch völlig vernachlässigt werden kann.

Eine Thermosäule, die sich ihrer hohen Empfindlichkeit wegen für unsere Zwecke als sehr geeignet erwies, ist die von Rubens angegebene¹⁾. Sie besteht aus 20 parallelgeschalteten Eisenkonstantanelementen und hat einen inneren Widerstand von 5 Ohm. Bei Temperaturerhöhung um 1° wird eine elektromotorische Kraft von 0,00106 Volt erzeugt. Die Größe der mit der Thermosäule gerade noch meßbaren Temperaturerhöhung hängt natürlich auch von der Empfindlichkeit des Galvanometers ab. In Verbindung mit einem Panzergalvanometer von 5 Ohm innerem Widerstand, welches für 1 Mikroampère einen Ausschlag von 3600 mm gibt (Skala in 1 m Entfernung), sind mit der Rubens'schen Thermosäule noch Temperaturerhöhungen von weniger als $\frac{1}{1000000}^{\circ}$ zu messen. Beim Gebrauch eines derartigen Instruments ist natürlich auf das sorgfältigste darauf zu achten, daß nicht durch Luftströme oder sekundäre Thermostrome Fehler entstehen. Wir haben, um ersterem vorzubeugen, die vordere Öffnung des Trichters, durch welchen die Strahlen eintreten, mit einer dünnen Glaslamelle bedeckt. Ferner wurden die Drahtverbindungen da, wo sich zwei verschiedene Metalle berühren, dicht mit Wolle umwickelt. Zur Unterbrechung des Stroms muß aus leicht ersichtlichen Gründen ein Quecksilberunterbrecher verwandt werden. Auch ist darauf zu achten, daß die Leitungsdrähte während der Beobachtung völlig ruhig sind, da schon geringe Bewegungen derselben Induktionsströme erzeugen, die das Resultat der Ablesung trüben können.

¹⁾ Siehe Zeitschrift für den physikal. und chem. Unterricht. Jahrg. XI, Heft 3, S. 126. Eine Beschreibung des Apparates findet sich auch in Frick-Lehmann, Physikal. Technik I, S. 613. Bezugsquelle: Keiser & Schmidt, Berlin N., Johannisstraße 20/21.

Das Galvanometer, welches uns zur Verfügung stand, war ein Deprez-d'Arsonval'sches Drehspulengalvanometer. Diese Apparate haben bekanntlich den großen Vorzug, bei hoher Empfindlichkeit von äußeren magnetischen Störungen in hohem Grade unabhängig zu sein. Der Widerstand des Rahmens von unserem Instrument betrug 7,0 Ohm, der Gesamtwiderstand 138,0 Ohm, die Empfindlichkeit $2,6 \times 10^{-9}$, d. h. $2,6 \cdot 10^{-9}$ Ampère rufen bei 1 m Skalenabstand einen Ausschlag von 1 mm hervor. Die Intensität des das Galvanometer passierenden Stromes, welche als objektives Maß für die die beruhten Lötstellen der Thermosäule bestrahlende Lichtenergie anzusehen ist, ist der Tangente des Ausschlagswinkels proportional. Diese wird mit dem Fernrohr direkt abgelesen. Natürlich sind die abgelesenen Werte nur dann direkt miteinander vergleichbar, wenn die Ableseung bei demselben Skalenabstand erfolgt. Aus rein äußeren Gründen wählten wir bei unseren Versuchen einen Skalenabstand von 72,5 cm. Die im folgenden Abschnitt mitgeteilten Werte sind alle auf 100 cm Skalenabstand umgerechnet.

Da es wünschenswert erschien, die zu den Versuchen verwandten Intensitäten nicht nur untereinander zu vergleichen, sondern einen absoluten Maßstab für deren Größe zu haben, so bestimmten wir, wie groß der Galvanometeraussschlag war, wenn die Thermosäule von dem Lichte einer in 1 m Entfernung stehenden Normalkerze bestrahlt wurde. Es stand uns zu diesem Zwecke eine Hefnersche Amylacetatlampe zur Verfügung, in der Form, wie sie in der technischen Reichsanstalt in Berlin benutzt wird.¹⁾ Es wurden unter den beschriebenen Bedingungen zwei Bestimmungen an verschiedenen Tagen ausgeführt, der Ausschlag betrug in einem Falle 9,90, im andern 10,10, im Mittel also 10,00 cm. Nach A. Becker²⁾ beträgt die strahlende Energie der Hefnerlampe, in absolutem Maße ausgedrückt, $21,5 \times 10^{-6}$ gcal pro Sekunde und Quadratcentimeter. Auf Grund dieses Wertes der nach dem von Angström³⁾ angegebenen, mit dem Compensationspyrheliometer gefundenen, umgerechnet ist, lassen sich

¹⁾ Zu beziehen von S. Elster. Gasuhrenfabrik Berlin NO. Neue Königstr. 67/68.

²⁾ A. Becker. Ann. d. Phys. IV. Folge, 1909, Bd. XXVIII, Heft 5.

³⁾ Angström. Absolute Bestimmung der Wärmestrahlung. Wied. Ann. 1899, Bd. LXVII, S: 647.

alle in den folgenden Versuchsprotokollen mitgeteilten Werte für die Lichtintensitäten (Galvanometerausschläge) in Grammkalorien nach dem absoluten Maßsystem wiedergeben.

Was die Lichtquelle anlangt, deren wir uns bedienten, so haben wir zuerst einige Versuche mit einer Bogenlampe von ca. 700 Kerzen gemacht. Da diese jedoch sehr wenig blaues Licht lieferte und die Werte an sich mit den im Sonnenlicht gewonnenen nicht vergleichbar sind, so sehen wir von der Mitteilung dieser wenigen Versuche im Folgenden ab und wollen auch die Methode, nach der sie angestellt wurden, hier nicht näher erörtern. Das Sonnenlicht wurde durch einen Johnstonschen Heliostaten reflektiert. Als Arbeitsraum stand uns ein großes, nach Süden gerichtetes Dunkelzimmer zur Verfügung, in welches das Sonnenlicht durch einen 9×9 cm großen Fensterausschnitt eintreten konnte. Aus Gründen die im ersten Abschnitt auseinandergesetzt worden sind, konnten wir nur an völlig wolkenfreien Tagen in den Mittagsstunden Versuche machen. Wir arbeiteten gewöhnlich zwischen 11 und $2\frac{1}{2}$ Uhr. Vergleichende Intensitätsmessungen ergaben, daß während dieser Zeit die Konstanz des Lichtes eine ausreichende war (vgl. Teil III).

Um den Einfluß des verschiedenfarbigen Lichtes auf die Assimilation zu untersuchen, wandten wir Farbenfilter an. Von der Verwendung der vielbenutzten Kaliumbichromat- und Kupferoxydammoniaklösungen sahen wir ab, da die letztere im Vergleich zur ersteren das durchgehende Licht viel zu stark schwächt. Dank der Bemühungen der Firma Schott u. Gen. in Jena besitzen wir ja jetzt Gläser, die bestimmte Spektralbezirke in relativ großer Lichtstärke durchlassen. Wir verfügten über eine Rotscheibe (Fabrikbezeichnung F 4512) und eine Blauscheibe (F 3873), beide waren 2,5 mm dick und $9,2 \times 9,2$ cm groß. Für die Versuche im grünen Licht diente eine Lösung, die nach Nagel's Angabe¹⁾ durch Mischung einer Kaliummonochromatlösung mit Kupferoxydammoniak hergestellt war. Sie wurde in einer parallelwandigen, gekitteten Glasküvette von 1 cm lichtem Durchmesser aufbewahrt.

¹⁾ W. Nagel. Über flüssige Strahlenfilter. *Biolog. Centralblatt* 1898, Bd. XVIII. S. 649.

Die qualitative Untersuchung der Lichtfilter auf ihre Farbdurchlässigkeit führte zu folgendem Ergebnis:

Die Rotscheibe läßt durch:

Licht von $\lambda = 620 \mu\mu$ bis Ultrarot

„ „ $\lambda = 608 \mu\mu$ bis $620 \mu\mu$ wird ganz schwach durchgelassen.

Die Blauscheibe läßt durch:

Licht von $\lambda = 523,8 \mu\mu$ bis Ultraviolett. Wird sie von dem intensiven Licht der Mittagssonne beleuchtet, so kann man im Spektrum noch ein schwaches Band im Hellgrün zwischen D und E, ferner ein sehr schwaches bei der Linie B im Rot sehen. Das Licht, welches an diesen Stellen durchgeht, hat indessen eine so außerordentlich geringe Intensität, daß es als Fehlerquelle bei den Versuchen nicht in Betracht kommt.

Die Grünlösung läßt durch:

Licht von $\lambda = 512 \mu\mu$ bis $524 \mu\mu$.

Inbetreff der Quantität des durchgelassenen Lichtes sind folgende Angaben zu machen. Ist D der Durchlässigkeitskoeffizient für 1 mm Glasdicke, d. h. das Verhältnis der durch eine Glasplatte von 1 mm Dicke durchgelassenen Lichtenergie (E_d) zur auffallenden (E_a), dann gelten für die von uns verwandten Farbläser in den einzelnen Spektralbezirken folgende Werte.

Rotfilter: λ in $\mu\mu$: 644 578 546 509

D = 0,94 0,05 0,02 0,00

Blaufilter: λ in $\mu\mu$: 546 509 480 436 405 384 361 340 332

D = 0,00 0,18 0,50 0,73 0,69 0,59 0,36 0,10 0,00

Da nun bei einer Glasdicke x nur noch D^x Bruchteile der Lichtenergie durch gehen, so müssen wir die Werte von D in die 2,5te Potenz erheben und gelangen somit für unsere Glasscheiben zu folgenden Durchlässigkeitskoeffizienten:

Rotscheibe:

λ in $\mu\mu$: 644 578 546 509

$D^{2,5} = 0,846$ 0,00056 0,000057 0,000

Blauscheibe:

λ in $\mu\mu$: 546 509 480 436 405 384 361 340 332

$D^{2,5} = 0,00$ 0,0109 0,177 0,455 0,395 0,267 0,078 0,010 0,000

Für die Grünlösung liegen uns leider keine quantitativen Bestimmungen vor.

Es sei noch bemerkt, daß der Durchlässigkeitskoeffizient eine von der Intensität des auffallenden Lichtes unabhängige Größe ist, die relative Menge der durchgelassenen Lichtenergie ist also bei allen Intensitäten die gleiche.

Würden wir nun aus den obigen Werten von $D^{2,5}$ Kurven konstruieren, so würden diese uns, wie leicht einzusehen, ein

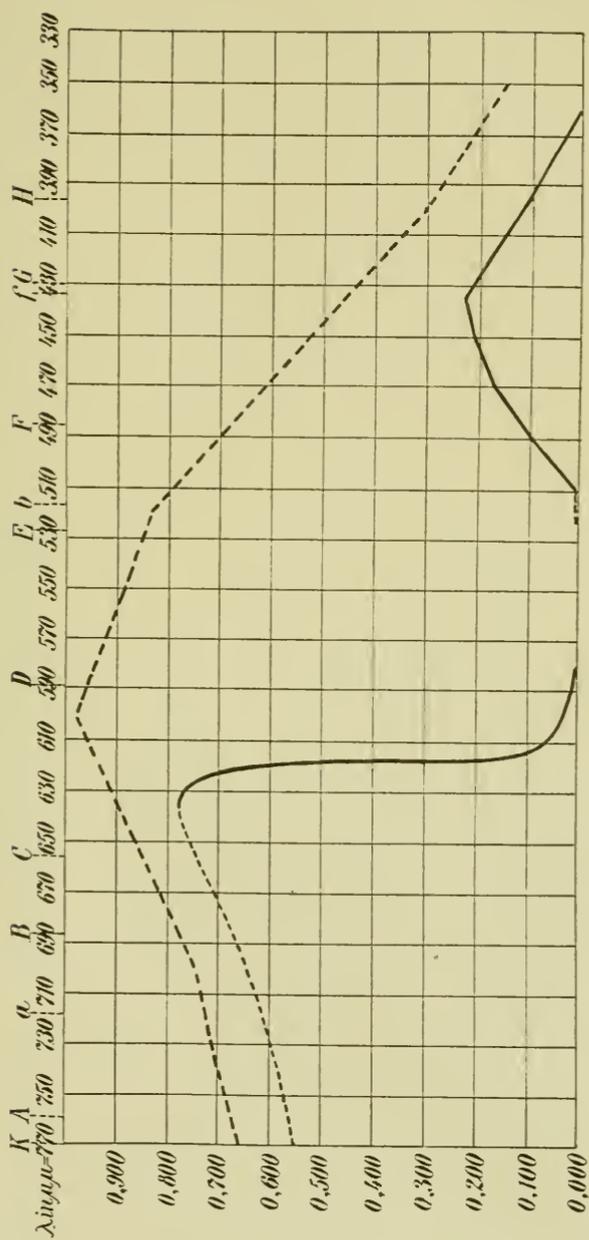
Bild von der tatsächlichen Energie in den einzelnen, die Filter passierenden Spektralbezirken nur unter der Voraussetzung geben, daß die Energieverteilung im Spektrum der Lichtquelle eine absolut gleichmäßige ist. Das trifft aber für keine Lichtquelle zu. Um den erwähnten Zweck zu erreichen, ist es also nötig, die Energieverteilung im Spektrum zu kennen; diese Werte für die Energie in den einzelnen Spektralbezirken sind dann mit den entsprechenden Werten von $D^{2.5}$ zu multiplizieren.

Die unten abgebildeten Kurven sind auf Grund dieser Berechnung für das Sonnenspektrum durchgeführt. Für die Energieverteilung im Normalspektrum der Sonne wurden Langleys¹⁾ Werte zugrunde gelegt; sie ist durch die obere gestrichelte Kurve wiedergegeben. Die Kurve links unten bezieht sich auf das durch die Rotscheibe gehende Licht. Der gestrichelte Teil derselben ist hypothetisch, da über diese Spektralbezirke keine genaueren Messungen vorliegen. Nichtsdestoweniger dürfte er von der Wahrheit nicht allzusehr abweichen; die Kurven für derartige Rotfilter zeigen jedenfalls nicht mehrere Erhebungen. Die Kurve rechts unten gibt die Energieverteilung in dem durch die Blauscheibe gegangenen Sonnenlicht wieder. Wir ersehen aus dieser Darstellung, daß das Licht, welches die Rotscheibe passiert viel intensiver ist als das von der Blauscheibe durchgelassene. Im experimentellen Teil werden wir auf diese Kurven zurückzukommen haben.

Die Wärmestrahlen wurden in unseren Versuchen, wie bereits oben bemerkt, durch Vorschalten von mit destilliertem Wasser gefüllten parallelwandigen Kuvetten ausgeschlossen. Gibt man zu dem Wasser geringe Spuren von $K_2Cr_2O_7$ und $CuSO_4$, so hat man eine Lösung, die nur den sichtbaren Teil des Spektrums durchläßt, also Ultrarot und Ultraviolett praktisch ausschließt.

Es bedarf nun noch einiger Bemerkungen über die Bestimmung der Assimilationsgröße. Wir haben uns zunächst darauf beschränkt, mit der Gasblasenmethode zu arbeiten. Als Versuchsobjekt diente *Elodca canadensis*. Die Verwendbarkeit der Gasblasenmethode für exakte, vergleichende Bestimmungen

¹⁾ Langley. La distribution de l'énergie dans le spectre normal. *Annal. de chimie et de physique*. V. Ser., Bd. 25, 1882, S. 212.



Obere Kurve: Energieverteilung im Normalspektrum des direkten Sonnenlichtes nach Langley.
 Kurve links unten: Energieverteilung in dem vom Rotfilter durchgelassenen Spektralbereich des direkten Sonnenlichtes.
 Kurve rechts unten: Energieverteilung in dem vom Blaufilter durchgelassenen Spektralbereich des direkten Sonnenlichtes.
 Weitere Erklärung im Text.

der Assimilationsgröße ist bekanntlich viel diskutiert worden. Hier auf die Literatur näher einzugehen, kann nicht unsere Aufgabe sein. Die älteren Arbeiten, die sich mit dieser Frage beschäftigen, sind ausführlich bei Reinke (a. a. O. 1884, S. 24) zitiert. Was an neueren Untersuchungen darüber vorliegt, ist zum größten Teil in den bekannten Handbüchern von Pfeffer und Jost angegeben.

Nach unseren Erfahrungen kann es ebensowenig einem Zweifel unterliegen, daß die Methode brauchbar ist, als daß bei ihrer Verwendung mit größter Vorsicht zu Werke gegangen werden muß. Nur zu leicht kann es vorkommen, daß Resultate vorgetäuscht werden, die sich bei näherem Zusehen als das Ergebnis gewisser sekundärer, mit der Assimilation nicht in dem geringsten Zusammenhang stehender Erscheinungen herausstellen.

Ein erstes, wichtiges Erfordernis ist, daß das Wasser, in welchem die Versuchspflanzen sind, nicht mit Gasen übersättigt ist. Aus den wichtigen Untersuchungen von Devaux¹⁾ geht hinreichend hervor, wie wesentlich dieser Umstand ist. Frisches Leitungswasser ist aus diesem Grunde zu vermeiden, da dasselbe fast immer mit Gasen übersättigt ist. Ferner muß natürlich jede Temperaturänderung auch eine Änderung der Gas-sättigung des Wassers zu Folge haben, wodurch die Resultate sehr stark beeinflußt werden können. Man verwendet daher am besten Wasser, das etwa einen Tag im Versuchsraum gestanden hat. Sollte dadurch der CO₂-Gehalt zu gering geworden sein, so kann man dem leicht abhelfen, indem man etwas einbläst. Daß Temperaturerhöhung des Versuchswassers durch Bestrahlung während des Versuchs ausgeschlossen war, geht aus der oben angegebenen Versuchsanordnung hervor.

Ob der genannte Fehler im Spiele ist, läßt sich ja leicht an dem Verhalten der Pflanzen im Dunkeln erkennen. Es ist natürlich vor und nach jedem Assimilationsversuch zu prüfen, ob der Blasenstrom bei Verdunkelung aufhört. Nur wenn das der Fall ist, können natürlich die bei verschiedener Beleuchtung gewonnenen Werte — wenigstens innerhalb gewisser, von

¹⁾ H. Devaux, Du Mécanisme des échanges gazeux chez les plantes aquatiques submergées. Ann. scienc. nat. Bot., Ser. VII, Bd. IX. 1889. S. 35.

einigen anderen Umständen abhängiger Grenzen¹⁾ — direkt miteinander verglichen werden. Ist, was bei schwach übersättigtem Wasser leicht erreicht werden kann, auch im Dunkeln längere Zeit ein langsamer, konstanter Blasenstrom zu konstatieren, so ist dessen Wert natürlich zum mindesten von den im Licht erhaltenen Werten abzuziehen.

Unsere Versuche wurden nur mit Pflanzen ausgeführt, die bei einsetzender Verdunkelung den Blasenstrom sogleich einstellten. In gewissen Fällen kann es vielleicht angebracht sein, schwach übersättigtes Wasser zu verwenden, nämlich dann, wenn es sich um sehr schwache Assimilation handelt. Um die Schnittfläche zu verlassen, müssen ja die Blasen immer einen gewissen Widerstand überwinden. Ist daher der durch die Sauerstoffproduktion der Pflanze bewirkte Drucküberschuß im Innern nur sehr gering, so wird leicht der Fall eintreten können, daß der erwähnte Widerstand nicht überwunden wird und der Blasenstrom folglich ausbleibt. Von dem Vorhandensein so schwacher Sauerstoffproduktion kann man sich eventuell Rechenschaft geben, wenn man im Innern der Pflanze auf anderem Wege einen während längerer Zeit konstanten Gasüberdruck erzeugt (der sich durch die Konstanz der Blasenzahl im Dunkeln zu erkennen gibt) und die Differenz der Blasenzahl im Licht und Dunkeln bestimmt.

Beiläufig sei bemerkt, daß für absolute Bestimmungen natürlich auch die Diffusion des in den Interzellularen befindlichen Sauerstoffs durch das Pflanzengewebe in das umgebende Wasser in Rücksicht gezogen werden müßte, eine Größe, die allerdings gerade für den Sauerstoff keine große Bedeutung hat, eine um so größere aber, wie Devaux (a. a. O.) gezeigt hat, für die Kohlensäure. Daß endlich die Gasblasenmethode auch insofern nur relative Werte liefert, als der ausgeschiedene Sauerstoff nicht absolut der Menge des bei der Assimilation

¹⁾ Es sei hier nur darauf hingewiesen, daß bei Vergleichsversuchen beispielsweise die Verminderung der Blasenzahl auf die Hälfte noch nicht eine sichere Bürgschaft dafür ist, daß die Assimilation auch halb so groß ist. Es müßte erst nachgewiesen sein, daß die in größeren Abständen auftretenden Blasen auch genau den gleichen Sauerstoffgehalt besitzen wie die schneller auftretenden, und das ist aus verschiedenen Gründen nicht selbstverständlich.

gebildeten entspricht, sondern diejenige Menge darstellt, welche sich nach Abzug des bei der Atmung verbrauchten ergibt, ist kaum nötig, hier zu erwähnen, seitdem Pringsheim¹⁾ darauf gebührend hingewiesen hat.

Zum Schluß sei hier noch eines Punktes gedacht, den besonders Pantanelli²⁾ betont hat. Wenn man vergleichende Versuche mit Lichtquellen macht, deren assimilatorischer Effekt ein verschiedener ist, so tritt der Blasenstrom nicht sogleich in der Größe auf, die der betreffenden Lichtquelle entspricht. Es kann dabei entweder vorkommen, daß man in den ersten Augenblicken der Beobachtung einen zu hohen, oder daß man einen zu geringen Wert findet. Das hängt von der individuellen Beschaffenheit der Pflanze und von der jeweiligen Vorbehandlung ab. Man muß also in jedem Falle erst einige Zeit verstreichen lassen, ehe man die Ablesung beginnt.

Die Untersuchung des Einflusses des verschiedenfarbigen Lichtes auf die Assimilation bei *Elodea* kann natürlich nur zu der sekundären Assimilationskurve im Sinne Pfeffers³⁾ führen. Wir möchten hier die Gelegenheit benutzen, zu bemerken, daß nicht nur durch die Chromatophoren, sondern auch durch die Membran die Qualität des Lichts unter Umständen erheblich verändert werden kann⁴⁾. Stark kutinisierte Membranen können nämlich die kurzwelligen Strahlen ganz bedeutend schwächen, und insofern wird der Ausfall der Assimilationsversuche sehr von der Beschaffenheit der Assimilationsorgane abhängen. Für *Elodea* dürfte diese Fehlerquelle kaum in Betracht kommen.

Experimentelles.

Die Versuche, über die wir im folgenden berichten wollen, beschäftigen sich, wie bereits erwähnt, in erster Linie mit der Frage, wie es sich mit der Assimilationsgröße verhält, wenn die durch das Rot- und Blaufilter gehenden Sonnenstrahlen auf

¹⁾ N. Pringsheim, Zur Kritik der bisherigen Grundlagen der Assimilations-theorie der Pflanzen. Monatsber. d. Berl. Akad., Febr. 1881, S. 15.

²⁾ E. Pantanelli, Abhängigkeit der Sauerstoffausscheidung belichteter Pflanzen von äußeren Bedingungen. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 39, 1903, S. 167.

³⁾ W. Pfeffer, Pflanzenphysiologie I. 2. Aufl., 1897, S. 327.

⁴⁾ Wir verdanken den Hinweis auf diesen Punkt einer freundlichen persönlichen Mitteilung des Herrn Professor Ambronn.

gleiche oder annähernd gleiche Intensität abgeglichen werden. Die Intensität des Lichtes ist in den folgenden Tabellen stets als Galvanometeraussschlag angegeben, also als Tangente des Ausschlagswinkels, welche ja der Intensität des Thermostromes proportional ist. Die Therмосäule war in annähernd derselben Entfernung von der Buntscheibe aufgestellt wie der *Elodea*spieß. Da es sich um direkt reflektiertes Sonnenlicht handelt, so war es nicht nötig, auf diesen Umstand besonderen Wert zu legen. Die *Elodea*spresse befanden sich in größeren, etwa 1 l fassenden Küvetten und waren der vorderen, nach der Lichtquelle gewandten Seite derselben angelegt, damit das auffallende Licht in der Küvette nicht eine größere Wasserschicht zu passieren hatte, ehe es an den *Elodea*spieß gelangte. Die Beobachtung der Gasblasen geschah in der Weise, daß der eine von uns die Blasen zählte, der andere alle 15 Sekunden die Zahl derselben notierte.

Die unten zu je einem Versuch zusammengefaßten Beobachtungsreihen beziehen sich stets auf denselben *Elodea*spieß. Während eines Versuchs war die Temperatur des Wassers, in welchem die Pflanze suspendiert war, ganz konstant. Die Werte lagen in den einzelnen Versuchen zwischen 18,5 und 20,5°.

Wir teilen nunmehr die einzelnen Ergebnisse mit. Die Beobachtungen geschahen in der Reihenfolge, in der sie hier angegeben sind¹⁾.

Versuch 29. März.

Galvanometeraussschläge: Rotes Licht: 34,2

Blaues Licht: 39,0.

Die folgenden Zahlen bedeuten, wie oben bemerkt, die Anzahl der Gasblasen, welche in 15 Sekunden aufstiegen:

Blaues Licht	Rotes Licht	Blaues Licht
20	24	25
21	22	22
21	22	23
19	22	24
21	24	Mittel: 23,5
22	Mittel: 22,8	
22		

Mittel: 20,9

¹⁾ Auf die links stehende Beobachtungsreihe folgt immer die rechte, nicht die darunterstehende.

Nach kurzer Unterbrechung wird der Versuch fortgesetzt.
Bei Verdunkelung stellte sich der Blasenstrom sogleich ein.

Blaues Licht	Rotes Licht	Blaues Licht
28	28	25
29	28	25
27	28	Mittel: 25,0
27	28	
29	Mittel: 28,0	
Mittel: 28,0		

Kurze Zeit verdunkelt. Darauf nochmalige Prüfung:

Blaues Licht	Rotes Licht
21	23
22	21
21	20
Mittel: 21,3	Mittel: 21,3

Versuch 7. April.

Galvanometerausschläge: Rotes Licht: 41,9

Blaues Licht: 40,0

Grünes Licht

- zwischen Grünlösung und Thermosäule eine 5,5 cm dicke Wasserschicht geschaltet: 29,2,
- ohne die Wasserschicht: Skala aus dem Gesichtsfeld.

Blasenzahl pro 15 Sekunden:

Rotes Licht	Blaues Licht	Rotes Licht
29	23	29
30	33	33
28	34	34
29	35	37
32	36	35
33	33	34
33	32	33
33	34	34
Mittel: 30,9	33	Mittel: 33,6
	35	Pflanze verdunkelt. Der
	Mittel: 32,8	Blasenstrom hört auf.
	Pflanze verdunkelt. Der	
	Blasenstrom hört auf.	

Grünes Licht (mit Zwischenschaltung der Wasserschicht)		Grünes Licht (ohne Wasserschicht)
Beobachtung 4 Minuten. Es steigt keine Blase auf.		Nach 98 Sekunden steigt eine Blase auf, nach 150 Sekunden eine weitere.
Blaues Licht	Rotes Licht	Direktes Sonnenlicht
30	32	(unter Ausschaltung von Ultrarot und Ultraviolett)
32	34	Blasenstrom bedeutend beschleunigt. Blasen unzählbar.
39	38	
39	35	
39	39	
Mittel: 35,8	35	
Pflanze verdunkelt. Der Blasenstrom hört auf.	39	
	38	
	Mittel: 36,0	

Nachdem die Pflanze kurze Zeit im direkten Sonnenlicht assimiliert hat, wird das Grünfilter (ohne Zwischenschaltung der Wasserschicht) vorgeschoben. Es steigen in den ersten 15 Sekunden 31, in den zweiten 16, in den dritten 4 Blasen auf, von da ab keine mehr.

Es ergibt sich aus diesen Versuchen, daß Rotlicht und Blaulicht bei Intensitäten, die nicht sehr stark voneinander abweichen, zu annähernd gleichen Assimilationsgrößen führen. Hat das Sonnenlicht dagegen die Grünlösung (welche Licht von 512 bis 524 $\mu\mu$ Wellenlänge durchläßt) passiert, so bleibt die Gasblasenentwicklung völlig aus, wenn die Intensität etwa 70% von derjenigen des Rot- und Blaulichts beträgt. Selbst dann, wenn die Intensität des Grünlichts die des roten und blauen erheblich übertrifft, ist die Gasentwicklung so außerordentlich schwach, daß eine nennenswerte Assimilation nicht stattfinden kann. Bei der oben an letzter Stelle verzeichneten Beobachtung hörte bereits nach 45 Sekunden der Gasblasenstrom völlig auf.

Wir teilen nun zur Bestätigung des Gesagten weitere Beobachtungsreihen mit.

Versuch 8. April.

Galvanometerausschläge: Rotes Licht: 44,6

Blaues Licht: 45,4

Grünes Licht (ohne Zwischenschaltung der Wasserschicht): Skala aus dem Gesichtsfeld.

Blasenzahl pro 15 Sekunden:

Rotes Licht	Blaues Licht
27	26
26	26
26	25
26	27
27	26
26	26
Mittel: 26,3	25
Pflanze verdunkelt, Blasenstrom hört auf.	26
	Mittel: 25,9
	Pflanze verdunkelt, Blasenstrom hört auf

Rotes Licht	Blaues Licht
29	29
26	28
28	28
26	27
26	Mittel: 28,0
Mittel: 27,0	Pflanze verdunkelt, Blasenstrom hört auf.
Pflanze verdunkelt, Blasenstrom hört auf.	

Grünes Licht	Direktes Sonnenlicht	Grünes Licht
Keine Blasenauausscheidung	(unter Ausschaltung von Ultrarot und Ultraviolett)	Der Blasenstrom klingt schnell aus.
	Sehr starker Blasenstrom. Zahl nicht bestimmbar.	

Rotes Licht	Blaues Licht
27	30
27	35
26	33
26	32
25	32
Mittel: 26,2	Mittel: 32,4
	Einige Zeit verdunkelt. Der Blasen- strom hörte sogleich auf.

Versuch 8. April (sogleich nach dem vorhergehenden ausgeführt).

Galvanometeraussschläge: Rotes Licht: 44,6

Blaues Licht: 43,0

Grünes Licht: Skala aus dem Gesichtsfeld.

(ohne Zwischenschaltung der Wasserschicht)

Blasenzahl pro 15 Sekunden:

Rotes Licht

14

15

15

15

Mittel: **14,8**

Pflanze verdunkelt, Blasenstrom hört auf.

Blaues Licht

15

17

16

16

16

15

15

15

15

Mittel: **15,6**

Direktes Sonnenlicht

(ohne Ultrarot und Ultraviolett)

Blasenzahl bedeutend erhöht.

Grünes Licht

Der Blasenstrom klingt schnell aus.

Rotes Licht

18

19

18

18

17

16

15

16

16

Mittel: **17,0**

Blaues Licht

13

14

14

14

Mittel: **13,8**

Die Pflanze wird verdunkelt und nach einiger Zeit von neuem beleuchtet.

Rotes Licht

26

28

27

27

27

25

Mittel: **26,7**

Blaues Licht

23

25

25

24

23

22

25

26

26

25

Mittel: **24,4**

Pflanze verdunkelt, Blasenstrom hört auf.

Versuch 9. April.

Galvanometerausschläge: Rotes Licht: 47,9

Blaues Licht: 47,6

Blasenzahl pro 15 Sekunden:

Rotes Licht	Blaues Licht	Rotes Licht
17	14	20
17	17	22
18	16	26
18	17	26
18	17	25
19	17	27
21	17	24
20	Mittel: 16,4	26
21	Nach etwa 7 Minuten	Mittel: 25,8
20	Unterbrechung wird der	Nach 3 Minuten Unter-
Mittel: 18,9	Versuch fortgesetzt.	brechung Fortsetzung des
Pflanze verdunkelt,		Versuchs.
Blasenstrom hört auf.		

Blaues Licht

24

24

24

24

Mittel: **24,0**

Nach 2 Minuten Unterbrechung Beleuchtung mit rotem Licht (siehe rechts).

Rotes Licht

26

26

28

28

25

28

26

28

27

27

Mittel: **26,9**

Versuch 17. April.

Galvanometerausschläge: Rotes Licht: 44,8

Blaues Licht: 44,8

Blasenzahl in 15 Sekunden:

Rotes Licht	Blaues Licht
23	22
24	20
23	22
25	20
Mittel: 23,8	20
	Mittel: 20,8

Nach 20 Minuten Unterbrechung:

Rotes Licht	Blaues Licht
28	28
26	28
27	28
27	Mittel: 28,0
Mittel: 27,0	Der Blasenstrom wurde nach jedesmaliger Verdunkelung sogleich sistiert.

Versuch 18. April.

Galvanometerausschläge: Rotes Licht: 37,3

Blaues Licht: 37,7.

Blasenzahl in 15 Sekunden:

Rotes Licht	Blaues Licht
27	26
26	24
26	22
25	23
25	23
Mittel: 25,8	Mittel: 23,5

Nach 15 Minuten Unterbrechung:

Blaues Licht	Rotes Licht
29	33
30	31
30	33
30	32
Mittel: 29,8	32
	30
	30
	Mittel; 31,6

Versuch 18. April (sogleich nach dem soeben mitgeteilten angestellt).

Rotes Licht	Blaues Licht
29	29
30	31
33	29
34	29
32	29
34	31
Mittel: 32,0	Mittel: 29,7

Auch bei den beiden letzten Versuchen wurde mehrfach festgestellt, daß die Pflanzen nach Verdunkelung aufhören, Blasen abzuscheiden.

Überblicken wir nun die mitgeteilten Beobachtungen, so zeigt sich übereinstimmend, daß bei etwa auf das gleiche Niveau abgeglichenen Lichtintensitäten die Assimilationsgröße im roten und blauen Licht keine erheblichen Verschiedenheiten aufweist. Sie ist in beiden Fällen ungefähr gleich groß, im Blau durchschnittlich um weniges geringer. So oft wir diese Versuche wiederholt haben, sie führten stets zu dem gleichen Ergebnis, niemals erhielten wir im Blau und Rot wesentlich differente Werte. Daß im einzelnen kleine Schwankungen vorkommen, kann nicht wundernehmen. Abgesehen von den Beobachtungsfehlern (bei sehr schneller Aufeinanderfolge der Blasen kann es oft vorkommen, daß man sich verzählt) sind vor allen Dingen die individuellen Differenzen (Chlorophyllgehalt der Pflanzen usw.) zu berücksichtigen. Auch ändert sich infolge äußerer, nicht genauer kontrollierbarer Umstände der Blasenstrom öfter, wenn er für einige Zeit durch Verdunkeln der Pflanze unterbrochen war. Oft lassen sich in diesen Fällen schon mit bloßem Auge Größenunterschiede der einzelnen, zu verschiedenen Zeiten beobachteten Blasen wahrnehmen. Es sind daher nur die gleich aufeinanderfolgenden Beobachtungen direkt miteinander vergleichbar. Schließlich darf nicht vergessen werden, daß auch während der Mittagsstunden die Konstanz des Sonnenlichts natürlich keine absolute ist und daß durch verschiedene Umstände vorübergehende Schwankungen hervorgerufen werden können. Hierauf beruhen vielleicht die etwas abweichenden Werte in den letzten beiden Beobachtungsreihen des Versuchs vom 7. April.

Zur Beurteilung der Ergebnisse ist es nun nötig, auf die S. 635 abgebildeten Kurven zurückzugreifen. Die beiden unteren Kurven stellen, wie oben auseinandergesetzt wurde, die Intensitätsverteilung in dem von dem Rot- und Blaufilter durchgelassenen Sonnenlicht dar. Wir haben nun zu unseren Versuchen nicht dieses Licht direkt verwandt, sondern haben Rot und Blau auf gleiche Intensitäten abgeglichen. Wie aus den Kurven hervorgeht, mußte infolgedessen das rote Licht, welches im

Sonnenspektrum eine höhere Intensität besitzt, und von dem auch durch das Rotfilter prozentualer mehr durchgelassen wird als von der Blauscheibe blaues, wesentlich abgeschwächt werden. Auch das blaue Licht konnte nicht in seiner vollen Intensität zu den Versuchen benutzt werden, es mußte eine mit sehr stark verdünnter Kaliumbichromatlösung gefüllte Cuvette passieren, die zur Ausschaltung der ultravioletten Strahlen und der Wärme, die von der sich ziemlich stark erwärmenden Blauscheibe ausgeht, nötig war. Wenn die zwischengeschalteten Medien die Intensität in allen Teilen des Spektrums in gleichem Maße herabdrücken, nehmen wir z. B. an, auf die Hälfte der in den Kurven verzeichneten Werte, so werden sich die Kurven verflachen. Man wird also eine gleichmäßigere Energieverteilung in den durchgelassenen Spektralbezirken bekommen. Dem wird allerdings wieder dadurch entgegengewirkt, daß wir zur Ausschaltung der ultraroten Strahlen eine stark verdünnte Kupfersulfatlösung anwenden mußten, und die Energie durch vorgeschaltete Wassercuvetten abschwächten. Die Absorptionskurve für Wasser sinkt nun langsam vom Ultrarot bis etwa zu einer Wellenlänge von $617 \mu\mu$, von da ab schneller bis $520 \mu\mu$, um dann etwa horizontal weiterzuverlaufen¹⁾. Da die Intensität des roten Lichtes indessen ziemlich stark herabgedrückt werden mußte, so dürfte der Verlauf der Kurve sich mehr der Horizontalen genähert haben als derjenige der Blau-Kurve. Durch die, wenn auch sehr stark verdünnte Kaliumbichromatlösung (die gelbe Färbung derselben war eben sichtbar) wird das Violett stärker geschwächt als das Blau. Die Kurve dürfte also nach dem Violett zu einen stärkeren Abfall gezeigt haben, dagegen in dem längerwelligen Teile ziemlich gleichmäßig verlaufen sein. Denn der Teil der S. 635 abgebildeten Kurve, welcher eine Erhebung zeigt (bei $\lambda = 436 \mu\mu$) wird stärker herabgedrückt, als der weiter links liegende.

Über das Verhältnis der Assimilationsgrößen im normalen Spektrum des direkten Sonnenlichts sagen unsere Ergebnisse so viel sicher aus, daß die stärkste Assimilation im langwelligen Teile stattfindet. Wir haben eine größere Anzahl von Versuchen gemacht, in denen die Intensität des roten Lichts im Ver-

¹⁾ Vgl. O. v. Aufseß. Die physikalischen Eigenschaften der Seen. Braunschweig 1905, S. 74.

hältnis zu der des blauen gesteigert wurde. In allen Fällen nahm auch dann die Assimilation im Rot zu. Ob diese Zunahme genau proportional mit der Lichtintensität erfolgt, möchten wir noch nicht mit voller Bestimmtheit behaupten, wenngleich wir es innerhalb ziemlich weiter Grenzen für sehr wahrscheinlich halten. Da nun im direkten Sonnenlicht der rote Anteil an Intensität stets stärker ist als der blaue, so wird auch die Assimilation dort stärker sein. Den größten Anteil an der gesamten Assimilationsgröße wird das blaue Licht mittags nehmen, wo es relativ am stärksten ist.

Wenn im diffusen Tageslicht die blauen Strahlen ihrer absoluten Intensität nach vorwiegen, so wird man im kurzwelligeren Teile des Spektrums ein Maximum zu erwarten haben, das höher ist als das im roten Teile gelegene. Das würde sehr zu Gunsten der bekannten Stahlschen Hypothese sprechen. Auch die außerordentlich schwache Assimilation, die wir in Grün fanden, steht damit in gutem Einklang.

Es hat jedenfalls wenig Sinn, von der Assimilationskurve im Spektrum des Sonnenlichts zu reden und die Frage zu erörtern, ob diese ein oder zwei Maxima hat, solange man nicht genau über die Energieverteilung in dem betreffenden Spektrum orientiert ist. Diese schwankt nicht nur im direkten Sonnenlicht erheblich, sie ist im diffusen Licht, welches für die Assimilation der Pflanzen in der Natur ja eine außerordentlich wichtige Rolle spielt, gewiß eine gänzlich andere und sicher auch zu verschiedenen Tageszeiten eine verschiedene. Leider liegen keine Untersuchungen vor, die über den letzteren Punkt ein endgültiges Urteil gestatten.

Schließlich ist noch eins zu berücksichtigen. Da die Galvanometerausschläge natürlich als Maß für die gesamte Energie der die Filter passierenden Strahlen sind, so darf die Länge der Spektralbezirke des durchgelassenen Lichtes nicht außer Acht gelassen werden. Für unsere Versuche dürfte jedoch dieser Faktor keine große Rolle spielen, da die durch die rote und blaue Scheibe durchgehenden Spektralbezirke, auf das Normalspektrum bezogen, annähernd gleiche Ausdehnung hatten.

Die nächste Aufgabe wäre unseres Erachtens die, festzustellen, wie die Assimilationsgröße mit steigender und fallender

der Energie des verschiedenfarbigen Lichtes zu- und abnimmt. Wir haben hierüber Versuche in der Weise angestellt, daß wir zwischen Pflanze und Lichtfilter eine Scheibe schnell rotieren ließen (1500 Umdrehungen pro Minute), deren Ausschnitte variiert werden konnten. Auf diese Weise ist es leicht möglich, die Lichtmenge, welche die Pflanze trifft, beliebig zu variieren, ohne daß dabei die Qualität des Lichtes eine Veränderung erleidet. Besonders wichtig ist, daß die Pflanze bei diesen Versuchen nicht verschoben zu werden braucht, und daß die Beobachtungen sehr schnell hintereinander vorgenommen werden können. Leider sind wir in dieser Frage noch zu keinem abschließenden Resultat gekommen, und ziehen es daher vor, von der Mitteilung unserer Versuchsprotokolle abzusehen.

Für die Entscheidung der sehr wichtigen Frage, wie die Assimilation von den verschiedenen Lichtqualitäten, absolut gesprochen, also gleiche Intensität derselben vorausgesetzt, abhängt, wird es wesentlich sein, ob es gelingen wird, Strahlenfilter herzustellen, die nur sehr schmale Spektralbezirke durchlassen, oder, etwa durch sehr starke Konzentration des Sonnenlichts, reine Spektren zu gewinnen, deren Intensität in allen Teilen so groß ist, daß aus den damit gewonnenen Ergebnissen sichere Schlüsse auf die ökologischen Verhältnisse gezogen werden können. Ist diese Frage einmal einwandfrei entschieden, und kennt man ferner genau die Abhängigkeitsbeziehung zwischen Assimilationsgröße und Lichtenergie in den einzelnen schmal umschriebenen Spektralbezirken, erst dann wird es möglich sein, für jede beliebige Lichtquelle, bei der wir die Energieverteilung im Spektrum kennen, die Assimilationskurve zu konstruieren, und ferner auch exakt festzustellen, welche Beziehungen zwischen Absorption des Lichts und Assimilation bestehen.

Bis zur Erreichung dieses Zieles ist es noch ein sehr weiter Weg. Für viele Untersuchungen, die dazu nötig sein werden, fehlt es, wie erwähnt, noch durchaus an den Vorbedingungen zur exakten Durchführung.

Unsere Versuche wollen nichts weiter sein, als ein erster Schritt auf diesem Wege. Sie zeigen jedenfalls, daß die Verwunderung, die vielfach darüber geäußert wird, daß die Assimilation im Gegensatz zu anderen photochemischen Prozessen

hauptsächlich durch die roten Strahlen hervorgerufen wird, nur teilweise zu Recht besteht. Auch die kurzwelligen Strahlen haben eine sehr erhebliche assimilatorische Wirkung.

Zum Schlusse ist es uns eine angenehme Pflicht, Herrn Geheimrat Dohrn, durch dessen Entgegenkommen uns diese Arbeit ermöglicht wurde, sowie den Herren der Neapler Station, insbesondere dem Leiter der physiologischen Abteilung derselben, Herrn Dr. Burian, für seine freundliche Unterstützung unseren verbindlichsten Dank auszusprechen. Auch Herrn Prof. Koenigsberger in Freiburg sind wir für viele Ratschläge zu großem Danke verpflichtet.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: [Zeitschrift für Botanik](#)

Jahr/Year: 1909

Band/Volume: [1](#)

Autor(en)/Author(s): Kniep Hans, Minder Friedrich

Artikel/Article: [Über den Einfluß verschiedenfarbigen Lichtes auf die Kohlensäureassimilation. 619-650](#)