

**Zeitschrift:** Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse  
**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft  
**Band:** 34 (1925)  
**Heft:** 34

**Artikel:** Chromatophoren und Kohlensäure-Assimilation nicht-grüner Gefässpflanzen  
**Autor:** Henrici, M. / Senn, G.  
**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-22952>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. [Mehr erfahren](#)

### **Conditions d'utilisation**

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. [En savoir plus](#)

### **Terms of use**

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. [Find out more](#)

**Download PDF:** 18.02.2026

**ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, <https://www.e-periodica.ch>**

## Chromatophoren und Kohlensäure-Assimilation nicht-grüner Gefäßpflanzen.

Von *M. Henrici* und *G. Senn*.

Im Hinblick auf Willstätter und Stoll's (1918) Untersuchungen über die Kohlensäure-Assimilation wird heute niemand mehr daran zweifeln, dass zur Kohlensäure-Assimilation höherer Pflanzen das Vorhandensein von Chlorophyll unerlässlich notwendig ist. Diese Ansicht ist zwar schon von den ersten Autoren, die auf diesem Gebiete gearbeitet haben, wie z. B. Dutrochet (1837, I. S. 360) geäußert worden. Aber unter dem Einflusse von Engelmanns Resultaten (1888), nach welchen Purpur-Bakterien mit Hilfe des Lichts, trotz dem Fehlen von Chlorophyll, die Kohlensäure zu assimilieren vermögen, bekämpfte Josopait (1900) die herrschende Ansicht und gab an, dass verschiedene chlorophyllfreie Chromatophoren die Kohlensäure der Luft assimilierten. Da diese Behauptung allen andern Erfahrungen widerspricht, muss man an den von Josopait untersuchten Objekten nachprüfen, ob dieser Forscher ungenau gearbeitet hat, oder ob seine Versuchspflanzen vielleicht gar nicht chlorophyllfrei gewesen sind.

Die Frage nach der Kohlensäure-Assimilation nicht grün gefärbter Pflanzen wurde akut, als ich bei meinen Versuchen (Senn 1908) über die Lageveränderungen der Chromatophoren zu entscheiden versuchte, ob nur assimilierende Chromatophoren einer Lageveränderung, speziell einer Phototaxis, fähig seien, ob also die Fähigkeit zur Verlagerung mit der Fähigkeit zur Kohlensäure-Assimilation und mit dem Besitz von Chlorophyll verbunden sei. Über die in dieser Richtung angestellten Versuche habe ich (Senn 1907 und 1908) erst summarisch berichtet. Als sich dann meine Schülerin, Fräulein Dr. Henrici, in die Untersuchungsmethoden der Kohlensäure-Assimilation eingearbeitet hatte, veranlasste ich sie, meine gasvolumetrischen Versuche titrimetrisch zu wiederholen und weiter auszudehnen. Sie hat dies an drei der von mir unter-

suchten Objekte getan. Durch ihre Übersiedelung nach Südafrika (1922) wurde sie verhindert ihre Arbeit zu publizieren, erklärte sich aber damit einverstanden, dass ich ihre Resultate in Verbindung mit meinen eigenen früheren Resultaten veröffentliche. Da das Interesse an der Physiologie nicht-grüner Gefäßpflanzen in neuerer Zeit wieder bedeutend reger geworden ist — ich verweise auf die Publikationen Fuchs und Ziegenspeck's (1925) und meines Schülers H. Wolff (1925) über *Neottia* und ihre Mycorrhiza — möchte ich die Publikation unserer Resultate nicht länger verschieben. Welche Abschnitte auf Fräulein Henrici's Untersuchungen fussen, werde ich jeweilen angeben.

## I. Die Chromatophoren und die Farbstoffe einiger nicht-grüner Gefäßpflanzen.

### 1. Fertile Sprosse von *Equisetum arvense*.

Die fertilen Sprosse mancher unserer einheimischen *Equiseten* zeichnen sich durch vollkommenen oder teilweisen Mangel an Chlorophyll aus. Diejenigen von *E. Telmateja* Ehrb. sind völlig farblos und enthalten nur Leukoplasten, während *E. arvense* L. und *silvaticum* L. eine fleischrote Färbung aufweisen, die durch rötliche Chromatophoren hervorgerufen wird. *Equisetum heleocharis* Ehrb. und *palustre* L. endlich zeigen diese Eigentümlichkeit nur in dem die Blüte tragenden Internodium, während die untern normal grün gefärbt sind.

Die eigentümlichen roten Chromatophoren fertiler *Equisetum*-Sprosse wurden zum ersten Male von Schimper (1885 S. 108) an *E. arvense* L. genauer untersucht. Er gibt an, dass die Chromatophoren, abgesehen von den roten tröpfchenartigen Einschlüssen, völlig farblos seien. Der Umstand, dass Schimper diese Stengel erst in fortgeschrittener Jahreszeit untersuchte, was ihm auch nicht erlaubte, die Entwicklungsgeschichte der Chromatophoren festzustellen, macht es erklärlich, dass er ausser dem roten Farbstoff die deutliche, wenn auch nur zarte Grünfärbung der jungen Chromatophoren nicht sah. Umso auffallender ist es, dass auch seinem Schüler Josopait (1900 S. 25), der mit jungen Pflanzen operierte, der Chlorophyllgehalt entgangen ist.

Über die **Entwicklungsgeschichte** dieser Chromatophoren konnte ich folgendes feststellen:

Im Marke ca. 2 mm langer Internodien, die von den Scheidenblättern noch vollständig umhüllt werden, sind um die Zellkerne zahlreiche Leukoplasten gelagert, welche mehr oder weniger grosse Stärkekörner enthalten. In den peripheren Gewebepartien finden sich deutlich grüne Chloroplasten, die mit zunehmendem Alter des Gewebes in die roten übergehen. Diese entstehen somit nicht direkt aus Leukoplasten, sondern aus Chloroplasten, wobei der grüne Farbstoff zunächst erhalten bleibt und leuchtend rote Tröpfchen in Hohlräume des Stromas eingelagert werden (Senn 1908 Fig. 57), die allerdings das zarte Grün fast vollständig übertönen.

Derselbe Übergang von grünen in rote Chromatophoren lässt sich auch in den Scheidenblättern verfolgen. Diese enthalten noch intensiv grüne Chloroplasten, wenn die Internodien schon lebhaft fleischrot gefärbt sind. Erst später treten auch hier in den Chloroplasten einzelne rote Tröpfchen auf, die aber das Grün nicht so sehr zurückdrängen, wie in den Internodialzellen.

Mit zunehmendem Alter der Sprosse schwindet das Chlorophyll aus den Chromatophoren der Stengel, so dass das Stroma nur noch die roten Tropfen enthält, die zuweilen zu grösseren zusammenfliessen. Bei *E. silvaticum* fand ich rote Chromoplasten, die in ihrer ganzen Grösse dunkelrot gefärbt waren und keine Spur von Chlorophyll zeigten.

Die Bildung der roten Tröpfchen vollzieht sich bei *E. arvense* offenbar auf Kosten des Chlorophylls unter dem Einfluss intensiven Lichtes, vielleicht auch in Verbindung mit niedriger Temperatur. Denn nur diejenigen Partien der Internodien enthalten rote Chromatophoren, welche von den Scheidenblättern nicht bedeckt sind. Auch kann man etwa beobachten, dass die Internodien besonders auf einer, wohl der stärkst belichteten Seite besonders lebhaft rot gefärbt sind.

Die **Substanz der roten Tropfen** ist in kaltem Alkohol sehr leicht löslich, leichter als das im gleichen Chromatophor enthaltene Chlorophyll. Kurz nachdem der Alkohol in die Zellen eingedrungen ist, färben sich diese infolge der Lösung des roten Farbstoffs diffus rosa. Das Stroma der Chloroplasten erscheint nun noch deutlich hellgrün, und lässt grosse farblose Hohlräume erkennen, deren



Grösse genau derjenigen der vorher dort vorhandenen roten Tropfen entspricht. Das Chlorophyll wird erst später aus dem Stroma herausgelöst.

Aus der alkoholischen Lösung des roten Farbstoffes kristallisieren beim Verdunsten des Lösungsmittels schön rote, längliche Prismen aus, die deutliche Doppelbrechung zeigen.

Wird die alkoholische, hellfleischrote Farbstofflösung mit Benzol oder Schwefelkohlenstoff geschüttelt, so färben sich diese Flüssigkeiten intensiv pfirsichrot, während die übrige Lösung völlig farblos wird. Xanthophyll und Carotin fehlt somit den fertilen Equisetumsprossen; ich konnte solches auch mit Hilfe der Kalimethode (vgl. S. 116) nicht nachweisen.

Interessant ist die Übereinstimmung dieser Resultate mit denjenigen *Haberlandts* (1876, S. 284), die dieser Forscher bei seinen Versuchen mit winterlich braun gefärbten Koniferenzweigen gewonnen hat. Auch er erhielt beim Schütteln des alkoholischen Extraktes solcher Sprosse mit Benzol und besonders deutlich mit Schwefelkohlenstoff eine weinrote Lösung. Der vom Carotin durch Benzol und Schwefelkohlenstoff trennbare Bestandteil der alkoholischen Chlorophyll-Lösung wird also bei manchen Koniferen durch niedere Temperatur und starkes Licht in einen ähnlichen Farbstoff umgewandelt wie bei den fertilen Sprossen von *Equisetum arvense*. Die auffallende Färbung dieser Organe steht somit im Pflanzenreich nicht völlig isoliert da.

Nach *Haberlandts* (1876, S. 282) Angaben würde allerdings ein Unterschied zwischen den beiden roten Farbstoffen bestehen, indem derjenige von *Thuja* die Chromatophoren und das Plasma gleichmässig rotbraun färben soll, während er bei *Equisetum* nur in den Chromatophoren sitzt. Nach meinen Beobachtungen an *Thuja (Biota) orientalis* (1904 III 19) ist jedoch das Plasma nicht gefärbt, sondern nur die Chromatophoren, was schon daraus hervorgeht, dass die an die Epidermis stossenden Enden der Palisadenzellen völlig farblos waren. Der rote Körper scheint also auch bei den Koniferen die Chromatophoren nicht zu verlassen, solange diese überhaupt noch existieren. Demnach wäre die Übereinstimmung zwischen der Rotfärbung der Coniferenzweige und der fertilen Equisetumsprosse vollständig.

## 2. *Neottia Nidus avis*.

Über die Entwicklungsgeschichte der braunen Chromatophoren von *Neottia Nidus avis* liegen schon mehrere Angaben vor. Da aber keine dieser Darstellungen vollständig ist, habe ich versucht, die Entwicklung von Anfang bis zu Ende zu verfolgen.

Wiesner (1872 S. 576 ff.) befasste sich zuerst mit den Chromatophoren von *Neottia* und konstatierte, dass neben den spitzigen auch runde vorkommen. Viel genauer sind die Untersuchungen von Prillieux (1874 S. 114), der an jungen Pflanzen zuerst die farblosen Stärkekörner beobachtete, die sich kurz vor dem Aufblühen mit einer hellbraunen Hülle umgeben. Diese braune Substanz nimmt an bestimmten Punkten zu und bildet ein Kristalloid um das Stärkekorn. Mit zunehmender Kristallisation nimmt die Stärke allmählich ab, bis sie ganz verschwindet. Schimper (1885 S. 118) entdeckte an den im Stengelinnern liegenden Stärkekörnern, sowie an den Farbstoffkristallen ein farbloses Stroma. Die gleichmässig braun gefärbten und mit Stärke beladenen Chromoplasten sind diesem Forscher offenbar entgangen.

Durch Vereinigung der Angaben von Prillieux und Schimper erhält man die richtige und vollständige Entwicklungsgeschichte, die sich im Folgenden zusammenfassen lässt.

Wenn die jungen Sprosse aus der Erde hervortreten, liegen die grossen, zusammengesetzten Stärkekörner im Innern von Leukoplasten, die eine ziemlich dünne Hülle um das feste Korn bilden. Diese wird durch das Auftreten eines hellbraunen Farbstoffs frühe gleichmässig braun gefärbt (Senn 1908 Fig. 58 A). Bald beginnt aber dieser — zuerst in den peripheren Zellschichten — zu kristallisieren, wobei der Gehalt an Stärke immer geringer wird, nicht grösser, wie Lindt (1885 S. 826) angibt. Die Kristalle bilden sich in den Randpartien des Chromoplasten, sodass dieser im Innern anfangs noch gleichmässig braun gefärbt bleibt; er erscheint dann als polygonales Plättchen, das häufig noch kleine Stärkekörner enthält (Senn 1908 Fig. 58 B). Allmählich schwinden aber diese und aller Farbstoff kristallisiert aus, sodass, wie Schimper richtig erkannt hat, mehrere nadelförmige Farbstoffkristalle in dem nun völlig farblosen Stroma eingebettet sind, und dasselbe oft unregelmässig ausziehen, aber niemals durchbrechen



(Senn 1908 Fig. 58 D). In dieser Gestalt bleiben die Chromoplasten lange erhalten; es scheint allerdings, dass die Leukoplasten vor den braunen Kristallen zugrunde gehen, sodass letztere, wie die Carotinkristalle von *Daucus Carota*, zuletzt frei in der Zelle liegen. Die Entwicklungsgeschichte der letzteren stimmt nach den von Arthur Meyer (1883 S. 48) und Schimper (1885 S. 126) gemachten Angaben auch sonst mit derjenigen der *Neottia*-Chromatophoren überein (vgl. S. 117).

Der Gehalt an braunem Farbstoff schwankt, wie schon Drude (1873 S. 21) bemerkt hat, an jedem einzelnen Individuum beträchtlich. Am intensivsten sind die Blüten gefärbt, und in diesen wieder das Labellum. Aber auch verschiedene Individuen können sehr starke Unterschiede im Farbenton aufweisen. So erhielt ich (1904 V. 31) aus einem Bestand dichtwachsender Rottannen fast farblose Exemplare, die auch in dem relativ stark gefärbten Labellum nur spärliche, äusserst dünne Kristalle aufwiesen. Ob das schwache Licht oder die chemische Zusammensetzung des Bodens diese „Chlorose“ hervorgerufen hat, kann ich nicht angeben (vgl. Weber 1920 S. 239).

Über die **Natur des braunen Farbstoffs** wurden schon zahlreiche Untersuchungen angestellt.

Während Wiesner (1872 S. 581) der Ansicht war, dass ein brauner Farbstoff das schon intra vitam vorhandene Chlorophyll maskiere, hat Prillieux (1874 S. 112) nachgewiesen, dass nicht nur Lösungsmittel des Chlorophylls, sondern beliebige andere Agentien die Chromatophoren zum Ergrünen bringen. Das Chlorophyll wird also erst durch den Eingriff abgespalten resp. gebildet. Schimper (1885 S. 119) und Lindt (1885 S. 833) schlossen sich Prillieux an und führten seine Gedanken weiter aus. Da Molisch (1905 S. 133 f.) neuerdings festgestellt hat, daß die Farbstoffkörper der *Phaeophyceen* und *Diatomeen* unter ähnlichen Umständen wie diejenigen von *Neottia* ergrünen, ist das Interesse für diese Orchidee neu erwacht.

Dass der amorphe Farbstoff von *Neottia* als solcher auskristallisiert und dass die braunen Kristalle wie der amorphe Farbstoff grün werden können, spricht in hohem Masse für seine ursprüngliche Einheitlichkeit, was natürlich nicht hindert, dass dieser einheitliche Farbstoff aus mehreren Farbstoff-Komplexen besteht.

Als solcher wurde auf Grund optischer Untersuchungen schon von Drude (1873 S. 22) und von Prillieux (1874 S. 113) Chlorophyll festgestellt. Da Willstaetter und Page (1914 S. 245) den Beweis erbracht haben, dass in den lebenden Braunalgenzellen die beiden Chlorophyllkomponenten a und b, jedoch in andern Mengenverhältnissen als in den höheren Pflanzen vorkommen und von Fucoxanthin und zwei andern Carotinoiden verdeckt werden, nahmen Willstaetter und Stoll (1918 S. 142) an, dass auch *Neottia Nidus avis* Chlorophyll in ähnlicher Form enthalte wie die Braunalgen. Die Richtigkeit dieser Auffassung hat Wilschke (1914 S. 358) durch den Nachweis der Chlorophyllkomponente a festgestellt.

Ausserdem konnte ich in den *Neottia*-Chromatophoren Carotin in bedeutender Menge nachweisen. Werden nämlich die braunen Partien in die von Molisch (1896 S. 18 ff.) angegebene Lösung von 20 % Kaliumhydrat in 40 % Alcohol gebracht, so färben sie sich schön orangegelb und zeigen in allen Zellen deutlich rotgelbe Kristalle, die viele Ähnlichkeit mit denjenigen der gelben Rübe haben. Besonders gross und zahlreich sind sie in den Perianthblättern, die ja auch die meisten und grössten braunen Kristalle enthalten. Wird nun Schwefelsäure zugesetzt, so färben sich diese gelbroten Kristalle dauernd blau, während sie unter dem Einfluss von Salpetersäure nur vorübergehend blau, nachher aber gelbbraun werden. Am Aufbau des braunen *Neottia*farbstoffes ist also eine sehr beträchtliche Menge von *Carotin* beteiligt, die auch Wilschke festgestellt hat.

Da also im braunen *Neottia*-Farbstoff Chlorophyll nachgewiesen werden kann, so ist zu erwarten, dass dieser Farbstoff es ist, der die Chromatophoren zur Assimilation der Kohlensäure befähigt, allerdings nur so lange, als er das Stroma gleichmässig durchdringt. Dass dagegen der auskristallisierte Farbstoff dessen nicht mehr fähig sei, davon war schon Prillieux (1874 p. 115) überzeugt: „Il me paraît du reste audacieux d'assimiler, sans preuve certaine, un cristalloïde à un grain de chlorophylle, et d'admettre qu'une substance qui exerce dans les phénomènes vitaux un rôle aussi actif, aussi important que la chlorophylle se présente sous forme cristalline.“

Dass Prillieux's Überlegung vollständig richtig ist, geht aus den später zu besprechenden Assimilationsversuchen hervor.



### 3. *Daucus Carota*.

Dass die Carotin-Kristalle der *roten Rübe* unter Kristallisation des Farbstoffes aus Chromoplasten entstehen, die vorher vom amorphen Farbstoff gleichmässig gelb-rot gefärbt sind und auch Stärkekörner enthalten, hat Schimper (1885 S. 126) festgestellt. Diese Carotin-Kristalle machen somit die gleiche Entwicklung durch, wie die braunen Kristalle in den Chromatophoren von *Neottia*.

### 4. *Orobanch*e.

Wiesner (1872 S. 582) hat festgestellt, dass die Stärkekörner der *Orobanchen* nicht von farblosem, sondern von gelb gefärbtem Plasma, also von einem gelben Stroma umgeben sind. Ich habe mich von der Richtigkeit dieser Angabe an verschiedenen Species überzeugt. Die kleinen Stärkekörner sind von einem goldgelb gefärbten Stroma in ziemlich dicker Schicht gleichmässig umgeben, während den grossen, bis 15  $\mu$  langen Körnern, das Stroma an einem Schmalende mützenartig ansitzt; der Rest des Kornes wird nur von einer dünnen gelben Schicht umspannt, die dank ihrer Färbung ohne Schwierigkeit gesehen werden kann. Dass die gelben Chromatophoren auch Chlorophyll enthalten, hat Wiesner ebenfalls festgestellt.

## II. Die Kohlensäure-Assimilation.

Trotz genauer Kenntnis des Entwicklungsganges und des Farbstoffs eines Chromatophors ist dieser doch erst dann als genügend bekannt zu betrachten, wenn wir auch über seine physiologischen Leistungen, speziell seine Kohlensäure-Assimilation, unterrichtet sind. Dies gilt für die nicht-grünen Chromatophoren in erster Linie.

### A. Methodisches.

Josopait (1900) hat die Chromatophoren unserer Pflanzen mit Hilfe sauerstoffempfindlicher Bakterien auf ihre Kohlensäure-Assimilation geprüft. Damit diese Methode zuverlässige Resultate liefere, muss sie mit der nötigen Kritik verbunden werden. Wenn sich die Bakterien in der Nähe eines Schnittes ansammeln und

lebhaft bewegen, so kann dies durch die in den Zellen enthaltenen gelösten Stoffe hervorgerufen werden, von allfälligem Vorhandensein von Luft in den Intercellularen gar nicht zu reden. Nur dann darf auf Sauerstoffausscheidung resp. Kohlensäure-Assimilation geschlossen werden, wenn die Bakterienbewegung ausschliesslich bei Belichtung stattfindet, bei Verdunkelung jedoch aufhört. Diese Erwägung erscheint so selbstverständlich, dass ihre Erörterung überflüssig wäre, wenn nicht gerade in der Arbeit von Josopait nur in den wenigsten Fällen (*Equisetum*) darauf Rücksicht wäre genommen worden. Dieser Umstand macht die teilweise verblüffenden Resultate dieses Autors begreiflich.

Aber auch die mit der erforderlichen Kritik angewendete Bakterienmethode lässt uns vollständig im Stich, wenn die Kohlensäure-Assimilation so gering ist, dass der dabei gebildete Sauerstoff durch die Atmung vorweg verbraucht und deshalb aus der Zelle nicht ausgeschieden wird. Uns kommt es aber darauf an, ob Kohlensäure überhaupt assimiliert wird oder nicht. Man muss deshalb Methoden anwenden, welche erlauben, ausser der Assimilation auch die Atmung zu bestimmen. Ihrer Einfachheit wegen wandte ich selbst die gasvolumetrische Methode in der von Pfeffer (1871 S. 9) angegebenen Weise an. Sie besteht in der Bestimmung der Kohlensäuremenge, welche in einem abgeschlossenen Raum von einem bekannten Gemisch von Luft und Kohlensäure übrig bleibt, nachdem eine Pflanze eine bestimmte Zeit darin assimiliert hat. Die nicht verarbeitete Kohlensäure lässt man durch Kalilauge absorbieren. Die Bestimmung der von derselben Pflanze durch die Atmung in der Zeiteinheit produzierten Kohlensäuremenge ermöglicht dann, die gesamte Assimilation zu berechnen. Tritt auch der Sauerstoff nicht aus, so wird doch der umgebenden Luft kein solcher entzogen; ihr Kohlensäuregehalt bleibt deshalb geringer, als wenn gar keine Assimilation stattgefunden hätte.

Da Pfeffer mit Blättern operierte, konnten diese vor der Analyse der Gase mit Hilfe eines Drahtes durch das abschliessende Quecksilber hindurch herausgezogen werden. Bei den meisten meiner Versuchsobjekte (*Equisetum*, *Neottia* usw.) war dies nicht möglich, sodass ich die Gasanalyse bei Anwesenheit der Pflanze vornehmen musste. Obwohl dieser Umstand die Genauigkeit beeinträchtigte, erhielt ich dadurch hinreichend genaue Resultate, dass ich Kon-



trollversuche über die Raschheit der Kohlensäureabsorption durch die Kalilauge (ohne Pflanzen) anstellte und mit Hilfe der gewonnenen Zahlen berechnete, wieviel Kohlensäure zu einer bestimmten Zeit nach dem Zusatz von Kalilauge (z. B. bei der Verdunkelung der Pflanze) tatsächlich, im Gegensatz zu der direkt abgelesenen Menge, noch vorhanden war. Da die gesamte Kohlensäuremenge allerspätestens nach acht Stunden absorbiert war, war ich sicher, dass bei der meist 13-stündigen Verdunkelung die in den letzten 5 Stunden absorbierte Kohlensäure ausschliesslich bei der Atmung gebildet worden war. Die abgelesenen Gasvolumina wurden natürlich auf gleiche Temperatur und normalen Barometerstand reduziert.

Ausser der aus einem Stück bestehenden graduierten Glasröhre, wie sie Pfeffer anwandte, brauchte ich bei der Untersuchung blühender Orobanche- und Neottiasprosse eine graduierte Röhre, die sich oben zur Aufnahme des Blütenstandes kelchartig erweiterte. In diesen kelchartigen Teil war ein Deckel mit einem etwa 3 cm breiten Rande eingeschliffen, der oben in eine kurze, durch Glasstab und Gummischlauch absolut dicht verschliessbare Röhre endigte. Auch der Deckel schloss, mit Vaseline eingefettet, absolut dicht, sodass hier keine Fehler entstehen konnten.

Vor Beginn eines Assimilationsversuches leitete ich ca. 5 Volumprozent  $\text{CO}_2$  in die Röhre. Da bei meinen Objekten die Kohlensäureassimilation oft hinter der gleichzeitigen Atmung zurückblieb, konnte ich die späteren Versuche dadurch vereinfachen, dass ich vor ihrem Beginn keine Kohlensäure zuleitete, ohne fürchten zu müssen, dass die Pflanze deswegen hungere.

Trotz den genannten Vorsichtsmassregeln haften den Versuchen manche Fehler an; doch sind z. B. die für die stündliche Assimilation berechneten Grössen eher zu klein als zu gross, da die Atmungsgrössen nach der nächtlichen Kohlensäureabgabe berechnet wurden, wo diese in Folge der niedrigeren Temperatur stets geringer war als bei Tage.

Um die bei dieser Methode unvermeidlichen Fehler auszuschalten, veranlasste ich Fräulein Dr. Henrici mit den bei ihren Assimilationsversuchen verwendeten Methoden (Henrici 1918 S. 68 bis 73) titrimetrisch mit  $\text{Ba}(\text{OH})_2$  oder (Henrici 1921 S. 111) gewichtsanalytisch mit Natronkalk die Assimilation der gleichen

Pflanzen zu untersuchen. Dabei wurde im Gegensatz zu meinen volumetrischen Versuchen nicht in einem abgeschlossenen Volumen mit ruhender Luft operiert, sondern in einem Strom gewöhnlicher Luft, deren Kohlensäuregehalt vor jedem Versuch bestimmt wurde. Die Form der Rezipienten, in denen die Pflanzen untersucht wurden, entsprach jeweilen deren Gestalt. So verwendete Fräulein Henrici für die dünnen Sprosse von *Equisetum arvense* weite Reagenzröhren, für *Neottia* und *Orobanche* das von mir gebrauchte, oben kelchartig erweiterte und mit einem eingeschliffenen Deckel versehene Glasrohr.

## B. Assimilations-Versuche.

### 1. Fertile Sprosse von *Equisetum arvense*.

#### a) Versuche von G. Senn.

Dass die roten Chromatophoren der fertilen Sprosse von *Equisetum arvense* assimilieren, hat Josopait (1900 S. 26) mit der Bakterien-Methode einwandfrei nachgewiesen, indem sich die Bakterien bei Belichtung bewegten, bei Verdunkelung dagegen zur Ruhe kamen. Trotzdem prüfte ich seine Resultate mit der gasvolumetrischen Methode nach. Um die in den Scheidenblättern und unter diesen im Stengelgewebe vorhandenen grünen Chromatophoren ausser Tätigkeit zu setzen, schnitt ich die Scheidenblätter weg und ersetzte sie durch Staniol, wodurch die darunter befindlichen grünen Partien verdunkelt wurden. Die so vorbereiteten, auch vom Sporophyllstand befreiten Stengel wurden in der beschriebenen Weise auf ihre Assimilation untersucht. Bei der Berechnung der Resultate musste berücksichtigt werden, dass bei Tage während der von den roten Stengelteilen vollzogenen Assimilation die von den Staniolscheiden umgebenen verdunkelten Stengelteile wie die belichteten Partien auch atmeten. Ich berechnete Atmung und Assimilation auf die Einheit der Stengellänge.

Im ersten Versuche vom 11./12. V. 1903, der mit zwei Stengeln in demselben Apparat ausgeführt wurde, erhielt ich folgende Zahlen:

Länge der assimilierenden Internodien total	203	mm
Totallänge beider Stengel . . . . .	291,5	mm



291,5 mm Stengel atmeten in 13 $\frac{1}{2}$ Stunden	1,885 cm <sup>3</sup> CO <sub>2</sub> ,
pro Stunde	0,140 cm <sup>3</sup> CO <sub>2</sub> aus;
100 mm Stengel atmeten	pro Stunde 0,048 cm <sup>3</sup> CO <sub>2</sub> aus.
203 mm Stengel assimilierten in 7 $\frac{1}{4}$ Stunden	1,710 cm <sup>3</sup> von der
eingeleiteten + der durch die Atmung	
entstandenen CO <sub>2</sub>	pro Stunde 0,236 cm <sup>3</sup> ;
100 mm Stengel assimilierten	pro Stunde 0,116 cm <sup>3</sup> CO <sub>2</sub> .

Das Verhältnis von Assimilation: Atmung, d. h. der ökonomische Coefficient betrug somit 2,4.

In einem zweiten Versuche vom 12./13. V. 1903 erhielt ich eine Atmung von 100 mm Stengel pro Stunde von 0,062 cm<sup>3</sup>, eine Assimilation von 100 mm Stengel pro Stunde von 0,129 cm<sup>3</sup>.

Der ökonomische Coefficient betrug somit 2,1.

Die Resultate der beiden mit drei Stengeln ausgeführten Versuche stimmen also im wesentlichen untereinander überein. Die Kohlensäure-Assimilation ist pro Einheit der assimilierenden Stengel-länge etwas mehr als doppelt so stark als die durch die Atmung entstehende Kohlensäureabgabe, sodass eine deutliche Sauerstoffausscheidung stattfinden kann, die Josopait (1900 S. 25) mit der Bakterienmethode tatsächlich nachgewiesen hat.

### c) Frl. Henricis Versuche.

Im Gegensatz zu meinem Verfahren berechnete Frl. Dr. Henrici die Assimilation auf das Frischgewicht als Einheit. Die Resultate ihrer Versuche sind in Tabelle 1 zusammengestellt. Diese zeigt zunächst, dass die photosynthetische Leistung der fertilen Sprosse von Equisetum in engstem Zusammenhang mit ihrem Chlorophyllgehalt steht. Mit zunehmendem Alter nimmt nämlich die Kohlensäureassimilation beständig ab, dagegen zeigen sehr junge Sprosse eine recht intensive Assimilation (Versuch 3, 5, 6, 7, 8, 12, 17, 18). Ja, die bei starkem Licht an jungen Sprossen erhaltenen Werte stehen den auf das Frischgewicht bezogenen Werten chlorophyllreicher Pflanzen kaum nach, z. B. *Anthyllis Vulneraria* mit 1,6 bis 6,9 mgr. CO<sub>2</sub> (Henrici 1921, Tab. 22 S. 165). Die grosse assi-

milatorische Leistung des chlorophyllarmen *Equisetum* illustriert somit von neuem die Unabhängigkeit der von der Pflanze assimilierten CO<sub>2</sub>-Menge von deren Gehalt an Farbstoff (Willstaetter und Stoll 1918 S. 120).

Entsprechend der Zunahme des roten Farbstoffs und der Abnahme des Chlorophylls in den *Equisetum*-Chromatophoren zeigt die Kohlensäure-Assimilation der Sprosse eine starke Abnahme (Versuch 9, 10, 11, 13), obwohl die Sprosse in diesem Zustande nur 5—10 cm hoch und noch in lebhaftem Wachstum begriffen sind, sowie einen noch vollständig geschlossenen Sporophyll-Stand tragen. Bei der Sporenreife hat die Assimilation noch mehr abgenommen (Versuch 1, 2, 14, 15, 16); gleichzeitig kann in den Chromatophoren kein Chlorophyll mehr nachgewiesen werden. Während der Ausstreuung der Sporen und unmittelbar nachher konnte in den nunmehr völlig roten Sprossen keinerlei Assimilation mehr nachgewiesen werden (6 Versuche).

Um die in den Sporophyll-Ständen (grüne Sporen!) oder in den Scheidenblättern enthaltenen Chloroplasten von der Kohlensäure-Assimilation auszuschliessen, wurden in mehreren Fällen beide Organe entfernt. Ohne Sporophyll-Stände assimilieren die Sprosse im Mittel eher etwas mehr als in intaktem Zustand, was offenbar auf die grössere Masse der Stände zurückzuführen ist, deren Inneres nicht belichtet werden und darum auch nicht assimilieren kann. Überraschend ist die Tatsache, dass die der Scheiden beraubten Sprosse viel mehr assimilieren als intakte. Dieses Resultat ist wohl darauf zurückzuführen, dass die Internodien zu einer Zeit noch stark assimilieren, in der die photosynthetische Leistung der Scheidenblätter schon wesentlich reduziert ist.

Die Tabelle gibt ausserdem noch einige interessante Aufschlüsse über die Abhängigkeit der Kohlensäure-Assimilation des fertilen *Equisetum*sprosses von äusseren Einflüssen. Die Assimilation kann bei starkem und schwachem Licht, d. h. von 400—3500 Lux\* stattfinden. Auffallenderweise ist bei hohem CO<sub>2</sub>-Gehalt der Luft die photosynthetische Leistung bei starkem und schwachem Licht ungefähr gleich. Dagegen ist sie bei niedrigem Kohlensäuregehalt (Versuch 1, 2, 21) in schwachem Licht (400 Lux) viel

---

\*  $\text{Lux} = K = \frac{J}{d^2}$ ; K = Beleuchtungsstärke einer in  $d$  Metern entfernten Fläche; J = Kerzenstärke der Lichtquelle (Henrici 1921, S. 114).



schwächer als in starkem, ja sie kann sogar völlig ausbleiben. Also wird mit sinkendem Kohlensäuregehalt der Lichtschwellenwert der Photosynthese erhöht. Nun ist aber im Vergleich mit dem bei den alpinen Schattenpflanzen (Henrici 1921, S. 145) gefundenen Schwellenwert von 75 Lux ein solcher von 400 Lux als hoch zu bezeichnen. Er ist jedenfalls wie bei *Primula farinosa* (Henrici 1918, S. 102) wenigstens zum Teil durch die geringe Chlorophyllmenge bedingt. Immerhin zeigen die Versuche mit *Neottia* (S. 125), dass die Assimilation bei geringem Chlorophyllgehalt auch bei niedriger Lichtintensität vor sich gehen kann. Obwohl die Assimilation von *Equisetum* nur bei einer kleinen Zahl verschiedener Lichtstärken untersucht worden ist, lässt sich doch mit Sicherheit erkennen, dass die Abhängigkeit vom Licht ganz anderer Art ist als etwa bei relativ chlorophyllarmen Sonnenpflanzen (Lubimenko 1905, S. 414), bei denen die Kohlensäure-Assimilation bei zunehmender Lichtstärke stetig zunimmt.

Das Verhältnis von Kohlensäureassimilation : Atmung, d. h. der ökonomische Koeffizient, erreicht bei jungen *Equisetum*sprossen den Wert 2,25, und zwar bei Lichtintensitäten von 400, 2000 und 3500 Lux. Bei älteren über 5 cm hohen Sprossen beträgt dieses Verhältnis 0,6 und bei solchen mit grünen Sporen sogar nur 0,5—0,2. Daraus geht hervor, dass die fertilen Sprosse von *Equisetum arvense* im besten Falle etwas mehr als doppelt soviel Kohlensäure assimilieren, als sie bei der Atmung produzieren, dass aber ihre Atmung die Produktion organischer Substanz übertrifft, sobald die Sprosse ihre Sporen entwickelt haben. In diesem Stadium sind sie somit auf die Zufuhr organischer Substanz aus dem Rhizom und aus den sterilen assimilierenden Sprossen angewiesen.

### c) Schlussfolgerungen.

Die von Josopait mit der Bakterienmethode festgestellte Kohlensäure-Assimilation der fertilen Sprosse von *Equisetum arvense* konnten somit durch meine volumetrischen und Frl. Henricis titrimetrischen Bestimmungen durchaus bestätigt werden. Im Gegensatz zu Josopaits Angaben wird aber diese Assimilationstätigkeit nicht durch ausschliesslich rote Chromoplasten, sondern durch die allerdings nur schwach chlorophyllhaltigen Chloroplasten jüngerer Sprosse vollzogen.

## 2. *Neottia Nidus avis*.

Diese Humusorchidee ist schon wiederholt auf ihre Fähigkeit zur Kohlensäure-Assimilation geprüft worden. Drude (1873 S. 18) arbeitete nach der von Pfeffer angewendeten, allerdings etwas abgeänderten gasanalytischen Methode. Er stellte fest, dass *Neottia* tatsächlich assimiliere, dass jedoch die Assimilation nur wenig grösser sei, als die bei der Atmung stattfindende Kohlensäureproduktion. Prillieux's (1874 S. 115) Assimilationsversuche konnten bei der Ungenauigkeit seiner Methode zu keinen Resultaten führen. Josopait (1900 S. 28) gibt an, dass er nur bei Schnitten, die viele Chromatophoren enthielten, ein positives Resultat erhalten habe, während Schnitte, die nur Leukoplasten enthielten, negativ ausfielen. Willstaetter und Stoll (1918 S. 143) konnten jedoch bei Licht von Sonnenstärke und bei einer Temperatur von 28—30° keine Kohlensäure-Assimilation nachweisen. Andererseits scheinen die durch Friedl Weber (1920 S. 241) mit der Indig-Weiss-Methode (vergleiche S. 129) ausgeführten Versuche die von Drude und von mir (Senn 1907) erhaltenen positiven Resultate zu bestätigen.

### a) Versuche von G. Senn.

Meine eigenen gasvolumetrischen Versuche ergaben, dass ein frischer, eben aufgeblühter Spross (1903 VI. 10) von 4,76 g Frischgewicht

pro Stunde 0,588 cm<sup>3</sup> CO<sub>2</sub> assimilierte,  
während er 0,276 cm<sup>3</sup> CO<sub>2</sub> ausatmete.

Es werden also von  
4,76 g Frischgewicht 0,312 cm<sup>3</sup> CO<sub>2</sub> oder von 1 g Frischgewicht 0,065 cm<sup>3</sup> CO<sub>2</sub> pro Stunde mehr assimiliert, als in derselben Zeit ausgeatmet wurden. Das Verhältnis von Assimilation: Atmung betrug somit 2,1.

Von einem älteren Exemplare, dessen älteste Blüten teilweise schon verdorrt waren (1903 VI. 22) wurden bei 8,07 g Frischgewicht

pro Stunde nur 0,025 cm<sup>3</sup> CO<sub>2</sub> assimiliert,  
während 0,297 cm<sup>3</sup> CO<sub>2</sub> ausgeatmet wurden, so dass die Assimilation hinter der Atmung weit zurückblieb; das Verhältnis Assimilation: Atmung hatte den Wert 0,07.



### b) Frl. Henricis Versuche.

Im Hinblick auf die Tatsache, dass *Neottia* eine Pflanze kühler, schattiger Wälder ist, stellte Frl. Henrici ihre Assimilationsversuche wie F. Weber und ich selbst in schwachem Lichte und bei relativ niedriger Temperatur an. Sie verwendete dabei stets ganze Pflanzen. Der Einfluss, den Licht und Temperatur auf die Kohlensäure-Assimilation von *Neottia* ausüben, wird durch die Tabellen 3 und 4 wiedergegeben, aus welchen auch der Einfluss des Alters der Pflanzen zu ersehen ist.

Die Versuche über den Einfluss verschiedener Licht-Intensitäten (Tabelle 3) zeigen, dass bei der relativ niedrigeren Temperatur von 15° die höchsten Assimilationswerte junger Pflanzen bei Intensitäten von 100—900 Lux vorkommen, während dieselben Individuen bei 8000 und 32,000 Lux bedeutend schwächer assimilieren. Da aber auch eine Intensität von 32,000 Lux noch schwächer ist, als diejenige der Sonne, ist das negative Resultat der Versuche von Willstaetter und Stoll (1918 S. 143), in welchen eine Belichtung von Sonnenstärke angewendet wurde, jedenfalls z. T. auf zu hohe Licht-Intensität zurückzuführen. Der Licht-Schwellenwert liegt bei *Neottia* bei 75 Lux oder darunter, während er sich bei *Equisetum* bei gleichem Kohlensäuregehalt bei 100 Lux befindet. Vom Schwellenwert an steigt die Assimilation sehr rasch und kann schon bei 400 Lux den Maximalwert erreichen. Jedenfalls ist bei jungen Exemplaren die Assimilation nur im Gebiet des mittelstarken Lichts intensiv und sinkt in stärkerem Lichte sofort. Biologisch ist dieses Resultat durchaus verständlich, da am natürlichen Standort der Pflanze immer schwaches Licht herrscht und die Temperatur während der Vegetationsperiode wohl nie über 20° steigt. Ausserdem sorgt wohl der Humusboden für reichliche Kohlensäurezufuhr, die ihrerseits die Schwellenwerte für Licht und Temperatur herabsetzt.

Die Versuche über den Einfluss der Temperatur (Tabelle 4) zeigen eindeutig, dass eine Temperatur von 15° nicht weit vom Optimum entfernt sein kann. Bei dieser Temperatur zeigen nicht nur die jüngeren Individuen die stärkste Assimilation, sondern auch ältere Stadien, die bei 4° C. schon nicht mehr assimilieren, lassen bei 15° eine wenn auch nur schwache Assimilation erkennen. Während ein junges Exemplar noch bei 23° ein allerdings nur

schwach ausgeprägtes positives Resultat lieferte, assimilierte ein anderes ebenfalls junges Individuum bei 30° nicht mehr. Der negative Ausfall des von Willstaetter und Stoll angestellten Versuches ist darum schon im Hinblick auf die dabei herrschende Temperatur von 30° verständlich. Ob die schwächere Assimilation der Pflanzen Nr. 35 und 34 ausschliesslich durch das höhere Alter der Sprosse oder auch durch den geringeren Kohlensäuregehalt der Luft bedingt war, lässt sich aus vorliegenden Versuchen nicht ersehen.

Der Einfluss des Alters der *Neottia*-Sprosse geht aus Tabellen 3 und 4 hervor. Auch bei dieser Pflanze assimilieren junge, nur wenige cm hohe Individuen am besten. Schon bei etwas grösseren Pflanzen (Nr. 27 und 30) zeigt sich ein deutlicher Rückgang der assimilatorischen Leistung; dieser ist hauptsächlich in mittelstarkem Licht und bei einer Temperatur von 15° deutlich. Auffallend bleibt, dass dabei das Verhältnis Assimilation: Atmung zunächst nicht verändert wird. Erst wenn sich die Blüten öffnen, sinkt dieses Verhältnis infolge einer Atmungs-Steigerung beträchtlich, ohne dass die assimilatorische Leistung herabgesetzt wird. Sind jedoch alle Blüten eines Sprosses geöffnet, so sinkt die Assimilation stark, oder setzt vollständig aus (5 Versuche, die in der Tabelle nicht verzeichnet sind).

### c). Schlussfolgerungen.

Da gleichzeitig mit der Abnahme der CO<sub>2</sub>-Assimilation die Kristallisation des Farbstoffes überhand nimmt, darf wohl der Schluss gezogen werden, dass diese Veränderung der Chromatophoren die Abnahme der photosynthetischen Fähigkeit verursache. Um den direkten Beweis zu erbringen, dass Zellen, die Chromatophoren mit amorphem Farbstoff enthalten, assimilieren, solche mit kristallisiertem dagegen nicht, stellte ich (1903) Versuche mit Sauerstoff-empfindlichen Bakterien an. Sie ergaben aber kein Resultat, da die Bakterien in der Nähe der Schnitte ihre Beweglichkeit sofort einbüssten. F. Weber (1920, S. 240) hat bei seinen Versuchen genau dasselbe beobachtet und zudem den Beweis erbracht, dass *Neottia*-Preßsaft gut bewegliche, Sauerstoff-empfindliche Bakterien bei Anwesenheit von Sauerstoff unbeweglich macht. Mein Versuch, durch Neutralisation des Saftes diese unerwünschte Wirkung auszuschliessen, hatte keinen Erfolg. Um so auffallender



erscheint Josopaits (1900, S. 28) Angabe, dass er bei seinen Bakterien-Versuchen an *Neottia* ein positives Resultat erhalten habe. Ob dieses nur in einer Brown'schen Molekularbewegung bestand, oder in Bewegung im Licht und Unbeweglichkeit im Dunkeln, sagt er nicht. Da er ausserdem zwischen *Neottia*-Chromatophoren mit amorphem und solchen mit kristallisiertem Farbstoff keinen Unterschied macht, kommen seine Versuche für unsere Frage nicht in Betracht. Angesichts dieses Versagens der Bakterien, das ich wie Weber beobachtet habe, erscheinen aber Josopaits Angaben überhaupt zweifelhaft. Im Hinblick auf die Resultate unserer Assimilationsversuche erscheint es immerhin sehr wahrscheinlich, dass die bei jungen *Neottia*-Sprossen sicher nachgewiesene Fähigkeit zur  $\text{CO}_2$ -Assimilation nur den mit amorphem Farbstoff gleichmässig durchtränkten Chromatophoren zukommt, während sie mit der Kristallisation des Farbstoffes verloren geht.

Für die Beurteilung der Frage, wie weit sich *Neottia* autotroph ernährt, d. h. ihren Bedarf an organischen Substanzen durch Assimilation anorganischer Verbindungen (inkl.  $\text{CO}_2$ ) selbst deckt, ist der ökonomische Koeffizient, das Verhältnis zwischen Assimilation: Atmung, von besonderer Wichtigkeit. In Tabelle 5 sind die bei verschiedenen alten Individuen und bei verschiedener Lichtintensität gefundenen Verhältnisse zusammengestellt.

Bei 20 Lux, bei 8000 Lux und darüber liegt der Wert des Koeffizienten meist unter 1, d. h. *Neottia* atmet dann mehr organische Substanz aus, als sie produziert. Das günstigste Verhältnis trifft man bei jungen Individuen, die noch keine Blüten geöffnet haben. Hier ist die Assimilation in einem einzigen Falle bei 100 Lux 3,6 mal grösser als die Atmung, während sonst öfters eine 1,8 bis 2,5 mal stärkere Assimilation gefunden wurde, und zwar bei Intensitäten von 75 bis 900 Lux. Die höchsten Werte erreicht das Verhältnis bei sehr jungen Individuen.

Dass allerdings dieser Überschuss an Produktion über den Verbrauch organischer Substanzen genügt, um die auffallend grossen Stärkemengen zu erzeugen, die in Wurzeln und Sprossen von *Neottia* schon in frühester Jugend (Fuchs und Ziegenspeck, 1924, S. 131) vorhanden sind, ist wohl ausgeschlossen. Es scheint viel mehr, dass dieser Humus-Orchidee wohl durch Vermittlung ihrer Mycorrhiza noch eine andere Kohlenstoffquelle als das  $\text{CO}_2$  der

Luft zur Verfügung steht. Durch die Untersuchungen meines Schülers H. Wolff (1925) scheint die alte Frage nach der Ernährungsweise von *Neottia* ihrer Lösung wenigstens nahe gerückt zu werden. Bevor aber diese Untersuchungen abgeschlossen sind, erscheint es mir verfrüht, von der Ernährungsweise der *Neottia* sich eine abschliessende Vorstellung zu bilden.

### 3. Rote Pfahlwurzel von *Daucus Carota*.

Da ich in Übereinstimmung mit Wilschke's Resultaten (1914 S. 358) nachweisen konnte, dass in den Chromatophoren von *Neottia* viel Carotin enthalten ist, liegt die Vermutung nahe, dass die ausgesprochene Tendenz ihres braunen Farbstoffes zur Kristallisation durch das Vorhandensein des Carotins bedingt wird, das ja sehr leicht auskristallisiert. Da nun die Versuche mit *Neottia* ergaben, dass die Fähigkeit zur Kohlensäure-Assimilation mit fortschreitender Kristallisation des braunen Farbstoffes abnimmt, schien mir Josopait's Angabe (1900 S. 30), dass die roten Carotin-Kristalle junger diesjähriger Rüben ebenso starke Sauerstoffabgabe zeigten, wie die roten Chromatophoren von *Equisetum arvense*, der Nachprüfung sehr zu bedürfen. Ein erster Assimilationsversuch, bei dem ich zu Beginn eine Kohlensäuremenge von ca. 5 % in den Apparat eingeführt hatte, ergab, dass eine Rübe von 10,9 gr. Frischgewicht, von welcher alle grünen Teile weggeschnitten waren,

im Licht	pro Stunde	0,398 cm <sup>3</sup> CO <sub>2</sub> ausatmete,
in der Dunkelheit	„ „	0,167 cm <sup>3</sup> (1903 VIII 1).

Infolge dieses Resultats leitete ich bei einem zweiten Versuch keine Kohlensäure mehr ein, sondern fügte sogleich Kalilauge zu. Der Versuch, der am 7. VIII 1903 abends begann, lieferte folgende Zahlen:

In der Nacht v. 7./8. VIII	pro Stde.	0,433 cm <sup>3</sup> CO <sub>2</sub> produziert
am Tage v. 8. VIII	„ „	0,538 cm <sup>3</sup> CO <sub>2</sub> „
in der Nacht v. 8./9. VIII	„ „	0,393 cm <sup>3</sup> CO <sub>2</sub> „

Die Atmung der Rübe war somit in beiden Nächten ungefähr gleich stark, während sie bei Tage, wohl infolge der höheren Temperatur, wesentlich mehr betrug.

Es wäre nun denkbar, dass die Atmung bei Tage so sehr gesteigert werde, dass eine etwa vorhandene schwache Assimilation



bei meiner Versuchsanstellung nicht zur Geltung gekommen wäre. Dies zugegeben, so ist doch jegliche Sauerstoffausscheidung ausgeschlossen, die Josopait'schen Resultate sind also unrichtig.

Um dies noch auf eine andere Art festzustellen, bediente ich mich der von Kny (1897 p. 389) angewandten Indigweissmethode. Von einer halbwegs im Boden steckenden Pfahlwurzel, deren obere belichtete Rindenpartien durch Chloroplasten grün, die verdunkelten Teile durch Carotinkristalle rot gefärbt waren, schnitt ich je zwei gleich grosse rote und grüne Stücke ab und injizierte sie unter der Wasserstrahlpumpe mit Wasser (1904 V. 18). Dann kamen die gleichgefärbten Stücke in je einen zirka 15 cm<sup>3</sup> fassenden Glaszylinder, der mit Indigweisslösung gefüllt war. Beide Zylinder wurden mit Glasstöpseln so verschlossen, dass keine Luftblase darin blieb; dann setzte ich sie dem direkten Sonnenlicht aus. Schon nach 7 Minuten stiegen von den grünen Stücken blaue Wolken auf, ein Zeichen der Sauerstoffausscheidung, während bei den roten Stückchen nichts davon zu bemerken war. Nach halbstündiger Besonnung war die Flüssigkeit, welche die grünen Wurzelstücke enthielt, deutlich blaugrün, während das mit den roten beschickte Glas seine ursprüngliche, gelbe Farbe beibehalten hatte.

Es kann also weder mit der gasvolumetrischen noch mit der Indigweissmethode in kultivierten roten Rüben, resp. bei kristallisiertem Carotin eine Kohlensäure-Assimilation nachgewiesen werden. Josopait's Angabe, dass Carotinkristalle einer CO<sub>2</sub>-Assimilation fähig seien, kann somit nicht aufrecht erhalten werden. Sollten die gelbroten Chromatophoren der *Daucus*, so lange sie in amorphem Zustande das Stroma gleichmässig färben, einer CO<sub>2</sub>-Assimilation fähig sein, so verlieren sie, gerade wie die braunen *Neottia*-Chromatophoren diese Fähigkeit offenbar mit der Kristallisation des Farbstoffs.

#### **4. Orobanche.**

Über die assimilatorische Fähigkeit der gelben Chromatophoren von *Orobanche* lagen bisher nur die negativen Versuchsergebnisse Lorys (1847, S. 162) und die positiven Josopait's (1900, S. 28) vor.

##### **a) Versuche von G. Senn.**

Ich habe deshalb mit verschiedenen Arten dieser Gattung gasvolumetrische Bestimmungen der Assimilation ausgeführt; sie

sind in Tabelle 6 zusammengestellt. Es geht aus ihnen hervor, dass bei den drei untersuchten Orobanche-Spezies eine Kohlensäure-assimilation tatsächlich stattfindet, dass sie jedoch so gering ist, dass sie die Atmung meist nicht kompensiert; überstieg doch das Verhältnis Assimilation : Atmung die Einheit nur ein einziges Mal, während der nächsttiefere Wert nur  $\frac{2}{3}$  beträgt. Deshalb konnte Lory (1874, S. 159 ff.) mit seiner rohen gasvolumetrischen Methode keine Kohlensäure-Verarbeitung nachweisen. Aus diesem Grunde ist bei dieser Gattung weder die Indigweiss- noch die Bakterienmethode imstande, die Assimilation festzustellen.

#### b) Frl. Henricis Versuche.

Zu denselben Resultaten wie ich gelangte auch Frl. Henrici bei ihren viel zahlreicheren Versuchen. Um den Stengel der Versuchspflanzen nicht zu verletzen, liess sie jeweilen ein kleines Stück der Wirtswurzel mit ihr in Verbindung. Die Tabellen 7 und 8 enthalten übrigens nur eine Auswahl aus ihren zahlreichen Bestimmungen, da diese zwar positive, quantitativ jedoch nicht übereinstimmende Resultate lieferten.

Bei den Versuchen über den Einfluss der Lichtintensität stellte sich heraus, dass die Kohlensäure-Assimilation bei irgend einer Intensität in allen Fällen nachgewiesen werden konnte. Wurde dagegen das gleiche Individuum kurze Zeit nach dem ersten Versuch einer andern Lichtintensität exponiert, so liess sich gewöhnlich keine Assimilation feststellen. Nach längerer Pause trat jedoch bisweilen wieder Assimilation ein. Offenbar können die Orobanchen unter Umständen das  $\text{CO}_2$  assimilieren, scheinen dabei aber sehr bald zu ermüden. Diese Tatsache kann nicht nur dem grossen Stärkegehalt ihrer gelben Chromatophoren zur Last gelegt werden, da ja auch diejenigen von *Neottia* trotz ihrem Stärkereichtum viel stärker assimilieren als diejenigen von Orobanche. Dementsprechend konnte Fräulein Henrici die von mir festgestellte Tatsache bestätigen, dass die Atmung häufig stärker ist als die Assimilation.

Ein einheitlicheres Resultat lieferten die Versuche über den Einfluss verschiedener Temperaturen auf die Assimilation von *Orobanche Hederae* (Tabelle 8). Unter  $10^\circ$  findet keine Assimilation statt; dagegen assimilieren die Orobanchen bei  $17^\circ$  und bei  $35^\circ$  deutlich, und zwar bei  $35^\circ$  bedeutend mehr als bei  $17^\circ$ . Sie ver-



tragen also im Gegensatz zu *Neottia* hohe Temperaturen gut, was im Hinblick auf ihr Vorkommen an sonnigen, warmen Standorten verständlich ist. Aber selbst bei der günstigsten Temperatur von 35° blieb die assimilatorische Leistung hinter der gleichzeitigen Atmung zurück, wenn auch der ökonomische Koeffizient bei dieser Temperatur einen grösseren Wert (0,9) hatte als bei 17° (0,4).

### c) Schlussfolgerungen.

Die geringe Assimilationstätigkeit von *Orobanche* beweist, dass dieser Parasit bei seiner Ernährung in weitgehendem Masse auf seine Wirtspflanze angewiesen ist. Immerhin müssen die von uns untersuchten Spezies von *Orobanche* im Hinblick auf das Vorhandensein einer Kohlensäure-Assimilation noch zu den Halbparasiten gezählt werden. Da aber ihre holophytische Ernährung sehr schwach ist, nähern sie sich sehr stark den Vollparasiten. Ob andere Arten dieser Gattung schon völlig parasitisch geworden sind, müssen weitere Untersuchungen zeigen.

### 5. *Lathraea Squamaria*.

Obwohl festgestellt ist, dass *Lathraea* keine Chloroplasten, sondern nur Leukoplasten besitzt (Heinricher, 1896, S. 349), untersuchte sie Fräulein Dr. Henrici doch noch auf ihr Assimilationsvermögen hin. Sie konnte jedoch bei allen Temperaturen zwischen 0° und 30° und bei allen Lichtintensitäten zwischen 20 Lux und 32,000 Lux keinerlei Spuren einer Kohlensäure-Assimilation feststellen. Dagegen zeigt *Lathraea* im Gegensatz zu *Neottia* und *Equisetum arvense* (fertil) eine sehr starke Atmung, welche diejenige intensiv assimilierender grüner Pflanzen sogar übertrifft. Diese Tatsache stimmt nicht mit Sorauers (1908, Band II, S. 513) Auffassung, nach welcher *Lathraea* als Schmarotzer nur eine geringe Bedeutung zukommt.

## III. Zusammenfassung und allgemeine Betrachtungen.

In methodischer Beziehung haben unsere Untersuchungen ergeben, dass die volumetrische Bestimmung der Kohlensäure bei Assimilationsversuchen ebenfalls brauchbare, absolut vielleicht nicht

so genaue Resultate liefert, wie die titrimetrische. So liegen meine, allerdings wenig zahlreichen ökonomischen Koeffizienten ausnahmslos zwischen den Minimal- und Maximalwerten, die Frl. Dr. Henrici auf Grund eines viel umfangreicheren titrimetrisch und gewichtsanalytisch gewonnenen Materials berechnet hat. Dagegen ist die von Josopait (1900 S. 28) vertretene Ansicht als unrichtig zurückzuweisen, dass schwache Kohlensäure-Assimilation nur mit der Bakterien-Methode nachgewiesen werden könne. Im Gegenteil versagt diese vollständig, sobald die Assimilation kleiner ist als die Atmung. Vermutlich tritt dann überhaupt kein Sauerstoff mehr aus den Zellen aus, weil er sogleich bei der Atmung aufgebraucht wird. Infolgedessen vermögen die Bakterien ebensowenig wie das Indigweiss die Bildung von Sauerstoff anzugeben, während dieser mit der volumetrischen, titrimetrischen und gewichtsanalytischen Methode zwar auch nicht direkt nachgewiesen, jedoch berechnet werden kann. Der hervorragende Wert der Bakterien- und der Indigweiss-Methode besteht in der Möglichkeit, lokal, auf mikroskopisch kleinem Raum, das tatsächliche Vorhandensein von Sauerstoff festzustellen.

Aus unsern mit der gasvolumetrischen, titrimetrischen und gewichtsanalytischen Methode gewonnenen Resultaten kann der Schluss gezogen werden, dass die studierten nicht-grünen Chromatophoren so lange einer, wenn auch nur schwachen Kohlensäure-Assimilation fähig sind, als ihr Farbstoff in amorphem Zustand das Stroma gleichmässig durchdringt, wie dies bei *Equisetum*, *Neottia* und *Orobanche* der Fall ist, dass jedoch mit der Lokalisation des Farbstoffs auf gewisse Stellen des Stromas, eventuell unter gleichzeitiger Kristallisation des Farbstoffs, die Fähigkeit zur Kohlensäure-Assimilation endgiltig verloren geht (*Neottia*, *Daucus*). Diese Schlussfolgerung kann übrigens auch auf die etiolierten und auf die herbstlich degenerierten Chloroplasten ausgedehnt werden. Da verschiedene Autoren, zuletzt Willstätter und Stoll (1918 S. 135) die Fähigkeit etiolierter Chloroplasten (deren Stroma gleichmässig mit dem gelben Farbstoff durchsetzt ist) zur Kohlensäure-Assimilation nachgewiesen haben, kann ich auf die Mitteilung meiner ebenfalls positiven Versuchs-Resultate verzichten. Dagegen ist es vielleicht nicht überflüssig zu erwähnen, dass ich bei herbstlich gelb gefärbten Blättern von *Populus alba*



und *Liriodendron tulipiferum*, deren Zellen noch plasmolysiert werden konnten, jedoch nur noch ungleichmässig gelb gefärbte und in Desorganisation begriffene Chromatophoren enthielten, weder mit der Indigweiss- noch mit der gasvolumetrischen Methode eine Photosynthese nachzuweisen vermochte.

Dass die roten, fertilen Sprosse von *Equisetum arvense* der Kohlensäure-Assimilation fähig sind, ist in Anbetracht des Chlorophyllgehalts ihrer Chromatophoren nicht zu verwundern. Ihre Rotfärbung wird durch eine rote, den schwach grünen Chloroplasten als Tröpfchen eingelagerte Substanz verursacht, die mit dem die winterliche Rotfärbung von *Thuja* und anderer *Koniferen* erzeugenden Stoff identisch zu sein scheint.

E w a r t s (1896, S. 430) Befunden gegenüber, der mit Hilfe der Bakterien-Methode feststellte, dass lebhaft grüne Chloroplasten ihre Assimilationstätigkeit einstellen, sobald ihr Stärkegehalt ein gewisses Mass übersteigt, verdient die Tatsache besondere Aufmerksamkeit, dass die mit Stärke beladenen Chromatophoren von *Neottia* und *Orobanche* einer allerdings schwachen Kohlensäure-Assimilation fähig sind. Es könnte zwar der Einwand erhoben werden, dass die Versuche Ewarts nicht einwandfrei seien, weil er mit der Bakterien-Methode eine die Atmung nicht kompensierende Assimilation nicht habe nachweisen können. Diesen Einwand habe ich allerdings nicht direkt durch gasvolumetrische Versuche widerlegt, kann ihn aber indirekt auf Grund der verschiedenen Verlagerungs-Fähigkeit stärkearmer und stärkereicher Chloroplasten entkräften. Wie ich nämlich gezeigt habe (Senn, 1908, S. 206), sind die mit Stärke schwer beladenen Chloroplasten durchgehends unfähig, auf einen Lichtreiz mit Verlagerung zu reagieren. Da diese Unfähigkeit für alle nicht assimilierenden Chromatophoren festgestellt werden konnte, muss ich schliessen, dass den stärkereichen Chloroplasten die Fähigkeit zur Kohlensäure-Assimilation, wie Ewart angibt, tatsächlich vollständig fehlt. Dass aber die Chromatophoren von *Neottia* und *Orobanche* trotz ihrem Stärkereichtum assimilieren und wohl deshalb auch phototaktischer Bewegungen fähig sind (Senn, 1908, S. 155), hängt vielleicht mit der Beschaffenheit ihres Farbstoffes zusammen, welcher von demjenigen der gewöhnlichen Chloroplasten wesentlich verschieden ist.

Die photosynthetische Fähigkeit dieser Chromatophoren ist offenbar auf ihr Chlorophyll zurückzuführen. Wiesner (1872) glaubte dasselbe bei beiden Pflanzen festgestellt zu haben; doch wurde dessen Vorkommen in den intakten Chromatophoren von *Neottia* vielfach wieder bestritten. Nun hat aber Wilschke (1914, S. 358) nachgewiesen, dass der Farbstoff der lebenden *Neottia* der Chlorophyllkomponente a entspricht. Somit ist durch unsere und schon Drudes Untersuchungen der Beweis erbracht worden, dass diese Komponente der Kohlensäure-Assimilation fähig ist, ob allerdings allein, oder nur in Verbindung mit Fucoxanthin (bei den Braunalgen), oder mit einem andern Carotinoid, wie bei *Neottia*, darüber geben unsere Untersuchungen keine Auskunft. Josopaits Angabe, dass auch bei völligem Mangel an Chlorophyll (*Equisetum*) und bei Kristallisation des Farbstoffes (*Daucus*) Photosynthese stattfindet, ist somit nicht richtig, umsoweniger als unsere Versuche bei *Equisetum* und bei *Neottia* einen deutlichen Parallelismus zwischen der Abnahme des Chlorophylls resp. der Kristallisation des Chromatophoren-Farbstoffs und der Fähigkeit zur Photosynthese ergeben haben.

Gleichzeitig konnte auch für die untersuchten Pflanzen festgestellt werden, dass sie bei ihrer CO<sub>2</sub>-Assimilation, entsprechend der Verschiedenheit ihrer Standorte, an die Lichtintensität durchaus verschiedene Ansprüche stellen. So brauchen *Equisetum* und *Orobanche* starkes, *Neottia* dagegen schwaches Licht. Da Lubimenko (1908 S. 412) nachweisen konnte, dass die Schattenpflanzen an Chlorophyll reich sind, fällt es auf, dass *Neottia* diesen Farbstoff in so geringer Menge bildet. Nun enthält aber das Licht, das auf den Boden des Laubwaldes gelangt, nach Knuchels (1914 S. 84) Untersuchungen fast ausschliesslich grüne und gelbe, dagegen keine roten Strahlen. Da wäre es denkbar, dass *Neottia* mit ihrem braunen Farbstoff, der zu Grün einigermaßen komplementär ist, auch bei geringem Chlorophyllgehalt eine für ihre Assimilation hinreichende Menge von Lichtenergie zu absorbieren vermag, während hiezu die rein grünen Pflanzen des Waldbodens grosse Mengen von Chlorophyll brauchen, das ja die grünen Strahlen nur wenig absorbiert.

Unter unsern Versuchspflanzen erreicht *Equisetum* die höchsten Assimilationswerte, nämlich im Maximum 10,0 mgr. CO<sub>2</sub> pro 1 gr.



Frischgewicht pro Stunde. Da es aber auch intensiv atmet, liegt der Maximalwert seines ökonomischen Koeffizienten (Assimilation: Atmung) nicht höher als 2,25. *Neottia* dagegen assimiliert höchstens 2,1 mgr. CO<sub>2</sub> pro 1 gr. Frischgewicht in der Stunde, atmet aber auch beträchtlich weniger, sodass ihr ökonomischer Koeffizient bei günstiger Lichtintensität sogar etwas höher liegt (bei 2,5—3,6) als beim stark assimilierenden *Equisetum*. Dass jedoch dieser Koeffizient, trotz grosser Unterschiede in den Assimilationsgrössen, bei beiden Pflanzen ungefähr gleiche Werte aufweist, dass also die stark assimilierenden auch stark atmen, somit überhaupt einen intensiveren Stoffwechsel haben, als schwach assimilierende, ist eine verbreitete Erscheinung (Henrici 1918 S. 90). Ob dieser Parallelismus auch noch bei *Orobanchë* besteht, darüber geben die Tabellen Fräulein Henricis leider keine Auskunft. Bei der völlig chlorophyllfreien *Lathraea Squamaria* besteht er natürlich nicht mehr, da diese einer Photosynthese nicht fähig ist. Jedoch atmet sie recht intensiv; offenbar stehen ihr in der Wirtspflanze grosse Mengen organischer Substanz zur Verfügung.

So lässt die Kohlensäure-Assimilation unserer Versuchspflanzen den allmählichen Übergang von der autotrophen (*Equisetum*) zur symbiontischen Lebensweise (*Neottia* mit Mycorrhiza), und vom Halb- (*Orobanchë*) zum Vollparasitismus (*Lathraea*) deutlich erkennen.

Tabelle 1.

**Equisetum arvense. Abhängigkeit der CO<sub>2</sub>-Assimilation von Licht und CO<sub>2</sub>-Gehalt der Luft. Temperatur: 15°.**

Nr.	Zustand der Pflanze	CO <sub>2</sub> -Ge- halt der Luft in mgr. pro Lit.	Assimiliertes CO <sub>2</sub> in mgr. pro 1 gr. Frischgewicht bei			Mittelwerte		
			400 Lux	2000 Lux	3500 Lux	Zustand der Pflanze	schwaches Licht	starkes Licht
A. Pflanzen mit Sporophyllständen und Scheiden-Blättern								
3	Ohne reife Sporen	3,8	10,0	10,0		Jung	7,4	7,9
4	" " "	3,8	5,4	5,7				
1	Mit grünen Sporen . .	0,7	0	1,6		Älter	0	1,3
2	" " " . .	0,7	0	1,0				
B. Pflanzen ohne Sporophyllstände								
5	Jung, kleiner als 5 cm .	3,8	10,5					
6	" " " 5 " .	3,8	8,7					
7	" " " 5 " .	2,8	10,0		11,6	Jung	8,9	9,9
8	" " " 5 " .	2,8	5,1		8,3			
12	" " " 5 " .	2,2	10,2		9,8			
9	Älter, über 5 cm gross .	1,9			4,9			
10	" " 5 " " .	1,9			4,1	über 5 cm gross	3,5	4,4
11	" " 5 " " .	2,8	3,4		4,2			
13	" " 5 " " .	2,8	3,7					
14	Mit grünen Sporen . .	2,2	4,1		3,6	mit grünen Sporen	2,6	3,2
15	" " " . .	2,2			2,8			
16	" " " . .	2,2	1,1					
C. Pflanzen ohne Sporophyllstände und Scheiden-Blätter								
18	Sehr jung, 2 cm gross .	3,1	19,5		20,7			
17	Jung . . . .	3,1	10,6		13,7	Jung	15,0	17,2
21	Über 5 cm gross	0,9	2,0		(8000Lux) 4,0	Älter	2,0	4,0



**Tabelle 2. Equisetum arvense. Verhältnis der Assimilation zur ausgeatmeten Kohlensäure ( $\frac{\text{Assimilation}}{\text{Atmung}}$ )**

Nr.	Zustand der Pflanze	400 Lux	2000 Lux	3500 Lux
4	Jung . . . . .	1,3	1,5	—
3	" . . . . .	2,25	2,25	—
17	" . . . . .	1,64	—	2,1
18	" . . . . .	1,45	—	1,5
5	" . . . . .	2,0	—	—
6	" . . . . .	2,0	—	—
7	" . . . . .	1,0	—	1,2
8	" . . . . .	0,9	—	1,33
12	" . . . . .	1,3	—	1,2
9	Älter, über 5 cm hoch	—	—	0,6
10	" " " "	—	—	0,6
11	" " " "	0,66	—	0,66
13	" " " "	0,6	—	—
14	Mit grünen Sporen	0,7	—	0,6
15	" " "	0,3	—	—
16	" " "	0,2	—	—
1	" " "	—	0,5	—
2	" " "	—	0,16	—

**Tabelle 3. Neottia Nidus avis. Einfluss des Lichts auf die CO<sub>2</sub>-Assimilation bei einer Temperatur von 15°.**

Nr.	Zustand der Pflanze	CO <sub>2</sub> -Gehalt der Luft in mgr. pro Lit.	Pro 1 gr. Frischgewicht in 1 Stunde assimiliertes CO <sub>2</sub> in mgr. bei folgenden Lichtintensitäten in Lux							
			75	100	225	400	900	3500	8000	32000
28	Jung . . . . .	1,8	—	—	—	—	2,1	—	—	1,1
29	" . . . . .	1,0	—	1,9	1,9	1,8	1,9	—	0,7	—
37	" . . . . .	0,7	0,3	0,4	—	—	—	—	—	—
27	Etwas älter } Blüten .	1,8	—	—	—	1,1	—	—	1,3	—
30	" " } geschlossen	1,0	—	0,6	—	1,1	1,0	—	0,4	—
19	Älter } einzelne offene	1,3	—	0,8	—	—	—	1,2	—	—
20	" " } Blüten . .	1,3	—	0,9	—	—	—	0,8	—	—
Mittelwerte:										
	Jung		0,3	1,1	1,9	1,8	2,0	—	0,9	—
	Mittelalt		—	0,6	—	1,1	1,0	—	0,8	—
	Älter		—	0,8	—	—	—	1,0	—	—
			20 Lux	75 Lux	100 Lux					
36	Bestimmung des Schwellenwertes		0	0,3	0,4					
37	" " "		0	0,3	0,4					

Tabelle 4.

**Neottia Nidus avis.**

**Einfluss der Temperatur auf die CO<sub>2</sub> Assimilation**

Lichtintensität 400 Lux; Frischgewicht der Pflanzen 10—20 gr.

Nr.	Zustand der Pflanze	CO <sub>2</sub> -Gehalt der Luft in mg pro Lit.	Assimiliertes CO <sub>2</sub> in mgr pro 1 gr Frischgewicht pro Std. b. Temperaturen von		
			4°	15°	30°
31	Blüten noch geschlossen .	2,3	1,0	2,0	0,0
32	Blüten z. T. noch geschlossen	2,3	0,8	1,4	0,6 (bei 23°)
35	Ältere Pflanze . . . . .	0,7	0,0	0,6	0,0
34	" " . . . . .	0,7	0,0 (bei 0°)	0,3	0,0

Tabelle 5.

**Neottia Nidus avis. Ökonomischer Koeffizient ( $\frac{\text{Assimilation}}{\text{Atmung}}$ )**

Temperatur 15°.

Nr.	Zustand der Planze	Verhältnis der assimilierten zur ausgeatmeten Kohlensäure bei den Lichtintensitäten in Lux							
		20	75	100	225	400	900	8000	32000
28	Jung . . . . .	—	—	—	1,75	—	—	—	1,0
29	" . . . . .	—	—	1,9	—	1,8	1,8	0,7	—
36	" . . . . .	0	2,3	3,6	—	—	—	—	—
37	" . . . . .	—	2,0	2,5	—	—	—	—	—
27	Etwas älter . .	—	—	—	—	1,7	—	—	1,3
30	" " . .	—	—	1,3	—	2,1	2,0	—	0,8
20	Älter } Blüten . .	—	—	—	—	0,5	—	0,4	—
19	" } z.T. geöffnet	—	—	—	—	0,6	—	0,9	—

Tabelle 6.

**Orobanche-Spezies.**

**Gasvolumetrische Bestimmungen der CO<sub>2</sub>-Assimilation v. G. Senn**

In diffusem Licht, bei 20° C.

Datum	Species	Frisch- gewicht	Assimilation pro Stde.	Atmung pro Stde.	Verhältnis $\frac{\text{Assimilation}}{\text{Atmung}}$
1903					
V. 25	O. Teucrit .	3,28 gr.	0,293 cm <sup>3</sup>	0,449 cm <sup>3</sup>	0,65
VI. 25	O. caryophyllacea .	6,01 "	0,392 "	0,381 "	1,03
VI. 26	Fortsetzung	" "	0,139 "	0,448 "	0,31
VII. 28	O. Hederae .	6,01 "	0,060 "	0,424 "	0,14
VII. 29	Fortsetzung	" "	0,099 "	0,552 "	0,18



Tabelle 7.

**Orobanche-Species. Einfluss der Lichtintensität auf die CO<sub>2</sub>-Assimilation** bei Temperatur 15—17°. Frischgewicht 20—30 gr.

Gewichtsanalytische Bestimmungen von M. Henrici.

Pro 1 gr. Frischgewicht und pro Stunde assimiliertes CO<sub>2</sub> in mgr.

Nr.	Species	Zustand der Pflanze	CO <sub>2</sub> -Gehalt der Luft in mgr. pro 1 Lit.	bei Lichtintensitäten in Lux							
				20	75	100	225	400	900	2000	8000
38	O. hederæ	sehr jung	0,7	0	0	0	—	0,4	0,5	1,1	0
41	" "	" "	0,7	0	—	—	0,3	0,4	0,4	0,4	0,4
42	" "	" "	0,7	—	—	—	0,4	0,4	0,5	—	0,9
43	" "	jung	0,7	—	—	—	2,7	2,9	3,6	—	2,9
44	" "	sehr jung	0,7	0	—	—	—	1,0	—	1,2	2,8
39	" "	jung	0,7	0	0,4	0,4	0,4	0,4	0,4	0,6	0
40	" "	mittelalt	0,7	0	—	—	0,1	0,2	0,2	0,4	0,7
45	" "	einzelne Blüten offen	0,7	—	—	—	—	—	0,4	1,0	0,5
25	O. caryophyllacea		—	—	—	—	—	—	—	0,5	—
26	" "		—	—	—	—	—	—	—	0,5	—

Tabelle 8.

**Orobanche Hederæ. Einfluss verschiedener Temperaturen auf die CO<sub>2</sub>-Assimilation, in mgr. CO<sub>2</sub>.**

Frishgewicht zirka 10 gr., Lichtintensität 2000 Lux.

Nr.	CO <sub>2</sub> -Gehalt der Luft in mgr. pro Liter	bei Temperaturen von				Koeffizient <sup>Assimilation</sup> <sub>Atmung</sub>	
		0°	8—10°	17°	35°	bei 17°	bei 35°
46	0,7	0	0	0,3	0,5	0,4	0,9
47	0,7	0	0	0,1	0,4	0,4	0,6

## Literatur-Verzeichnis.

1873. *Drude, O.* Die Biologie von *Monotropa Hypopitys* und *Neottia Nidus avis*. Von der Philos. Fakultät zu Göttingen gekrönte Preisschrift. Göttingen, Dieterich.
1837. *Dutrochet, H.* Mémoires pour servir à l'histoire anatomique et physiologique des Végétaux et des Animaux. 2 Bde. mit Atlas. Baillière, Paris.
1888. *Engelmann, Th. W.* Die Purpurbakterien und ihre Beziehungen zum Lichte. Botan. Zeitung, S. 661, 677, 693, 709.
1896. *Ewart, A. J.* On assimilatory Inhibition in Plants. Journ. of the Linnean Society, Botany, Bd. 31, S. 364 ff.
1924. *Fuchs, A.* und *Ziegenspeck, H.* Entwicklungsgeschichte einiger Orchideen. Botanisches Archiv, Bd. 5, S. 120.
1925. — und — Bau und Form der Wurzeln der einheimischen Orchideen im Hinblick auf ihre Aufgaben. Botan. Archiv, Bd. 12, S. 290-379.
1876. *Haberlandt, G.* Untersuchung über die Winterfärbung ausdauernder Blätter. Sitzungsber. d. Wiener Akad. d. Wiss., Bd. 73, Abt. I, S. 267-296.
1896. *Heinricher, E.* Anatomischer Bau und Leistung der Saugorgane der Schuppenwurzarten. Cohns Beiträge zur Biologie der Pflanzen, Bd. 7, S. 313.
1918. *Henrici, M.* Chlorophyllgehalt und Kohlensäure-Assimilation bei Alpen- und Ebenenpflanzen. Diss. Basel, Verhandl. Naturf. Ges. Basel, Bd. 30, S. 43-136.
1921. — Zweigipflige Assimilationskurven. Verhandl. Naturf. Ges. Basel, Bd. 32, S. 107-171.
1900. *Josopait, A.* Über die photosynthetische Assimilationstätigkeit einiger Chlorophyllfreien Chromatophoren. Diss. Basel, Fr. Reinhardt.
1914. *Knuchel, H.* Spektrophotometrische Untersuchungen im Walde. Mitteil. d. Schweiz. Zentralanst. f. forstl. Versuchswesen, Bd. 11, S. 1—94.
1897. *Kny, L.* Die Abhängigkeit der Chlorophyllfunktion von den Chromatophoren und vom Cytoplasma. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 15, S. 388.
1885. *Lindt, O.* Über die Umbildung der braunen Farbstoffkörper in *Neottia Nidus avis* zu Chlorophyll. Botan. Zeitung, Bd. 43, S. 825.
1847. *Lory, Ch.* Observations sur la Respiration et la Structure des Orchidées et autres Plantes vasculaires dépourvues de parties vertes. Annales d. Sciences naturelles, Bot. 3. Sér., Bd. 8, S. 158.



1905. *Lubimenko, W.* Sur la sensibilité de l'appareil chlorophyllien des plantes ombrophiles et ombrophobes. Revue générale de Botanique, Bd. 17, S. 381-415.
1908. — Production de la Substance sèche et de la Chlorophylle chez les Végétaux supérieurs aux différentes intensités lumineuses. Annales d. Sciences naturelles, Bot. 9. Sér., Bd. 7, S. 321.
1883. *Meyer, Arth.* Das Chlorophyllkorn in chemischer, morphologischer und biologischer Beziehung. Leipzig, Arthur Felix.
1896. *Molisch, H.* Die Kristallisation und der Nachweis des Xanthophylls (Carotins) im Blatte. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges., Bd. 14, S. 18-29.
1905. — Über den braunen Farbstoff der Phaeophyceen und Diatomeen. Bot. Zeitung, Bd. 63, S. 131-144.
1871. *Pfeffer, W.* Die Wirkung farbigen Lichtes auf die Zersetzung der Kohlensäure in Pflanzen. Arb. d. Botan. Inst. in Würzburg, Bd. 1, S. 1.
1874. *Prillieux, Ed.* Sur la coloration et le verdissement du *Neottia Nidus avis*. Annales d. Sciences nat. Bot. Sér. 5, Bd. 19, S. 108.
1885. *Schimper, A. F. W.* Untersuchungen über die Chlorophyllkörper und die ihnen homologen Gebilde. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Botanik, Bd. 16, S. 1 ff.
1907. *Senn, G.* Les Chromatophores de quelques Plantes vasculaires dépourvues de Chlorophylle. Archives d. Sc. phys. et nat. Genève, Bd. 24, S. 499.
1908. — Die Gestalts- und Lageveränderung der Pflanzen-Chromatophoren. Leipzig, W. Engelmann.
1908. *Sorauer, P.* Handbuch der Pflanzenkrankheiten, Bd. 2, S. 513 (*Lathraea*). Berlin, Paul Parey.
1920. *Weber, Friedl.* Notiz zur Kohlensäureassimilation von *Neottia*. Ber. d. Deutsch. Botan. Ges., Bd. 38, S. 233.
1872. *Wiesner, J.* Untersuchungen über die Farbstoffe einiger für chlorophyllfrei gehaltenen Phanerogamen. Pringsh. Jahr. f. wiss. Bot., Bd. 8, S. 575 ff.
1914. *Willstaetter, R. und Page, H. J.* Über die Pigmente der Braunalgen. Annalen d. Chemie, Bd. 404, S. 237-271.
1918. — und *Stoll, A.* Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure. Berlin, J. Springer.
1914. *Wilschke, A.* Über die Fluorescenz der Chlorophyllkomponenten. Zeitschr. f. wissensch. Mikroskopie, Bd. 31, S. 338.
1925. *Wolff, H.* Zur Physiologie des Wurzelpilzes von *Neottia Nidus avis*. Verhandl. d. Schweiz. Naturf. Ges. 106. Jahresversammlung Aarau. S. 155.