

Über Zusammenhänge zwischen dem CO₂-Austausch und der Abgabe von Wasserdampf durch *Bryophyllum daigremontianum* Berg

MANFRED KLUGE und KARL FISCHER

Botanisches Institut der Technischen Hochschule Darmstadt

Eingegangen am 25. Juli 1967

Relations between CO₂-Exchange and Transpiration in Bryophyllum daigremontianum

Summary. 1. The transpiration in leaves of *Bryophyllum daigremontianum* exactly follows the changes in consumption of atmospheric carbon dioxide (caused by the Crassulacean acid metabolism) during the light and dark periods. After removal of the epidermis no distinct rhythm in the course of transpiration can be observed any more, whereas the characteristic CO₂ exchange continues in an unchanged manner. For this reason we assume that the changing rate of CO₂ uptake from the atmosphere determines the concentration of carbon dioxide in the intercellular spaces of the leaves and in this way controls the opening of stomata.

2. CO₂ uptake from the atmosphere in the light phase decreases faster than CO₂ consumption in the dark when the plants are held under water stress conditions. At the endpoint CO₂ is fixed only in the dark period. On the basis of the connection between CO₂ uptake and movement of stomata we assume a closure of the stomata during the light period (since no extracellular CO₂ is fixed). Since evaporation values in the light phase are high under natural conditions, this manner of gas exchange minimizes the loss of water during water stress conditions, and nevertheless guarantees a positive balance of carbon.

I. Einleitung

Viele Succulenten, vor allem Vertreter der Crassulaceen, zeichnen sich durch ihr Vermögen aus, Kohlendioxid im Dunkel zu fixieren und in Form von Äpfelsäure zu speichern. In der folgenden Lichtperiode wird der Kohlenstoffspeicher durch Abbau des Malat und Umsetzung der dabei anfallenden Bruchstücke im Photosynthesecyclus wieder geleert, so daß als Folge dieser Vorgänge eine rhythmische Zu- und Abnahme des Säuregehaltes in den Blättern zu beobachten ist. Diese Erscheinung wird als „Diurnaler Säurerhythmus“ oder „Crassulacean Acid Metabolism“ (CAM) bezeichnet (neuere zusammenfassende Darstellungen unter anderem bei RANSON u. THOMAS, 1960; BEEVERS, STILLER u. BUTT, 1966).

Durch die Arbeiten von SPEAR u. THIMANN (1954) sowie NUERNBERGK (1955, 1957, 1961, 1962) wissen wir, daß mit dem Ablauf des CAM ein charakteristischer Gaswechsel einhergeht, der sich vor allem in der

starken Aufnahme von externem CO₂ in der Dunkelphase und einer mehr oder weniger stark ausgeprägten Unterdrückung der Aufnahme von Kohlendioxid im Licht äußert. Wir wissen bisher jedoch nicht, wie die Abgabe von Wasserdampf durch die Pflanze in den einzelnen Phasen des CO₂-Wechsels verläuft. Diese Lücke wird vor allem dann spürbar, wenn es gilt, exakt fundierte Argumente für die Deutung des CAM als Anpassungserscheinung an aride Klimaverhältnisse (vergl. NUERNBERGK, 1955 u. a.) anzuführen. Das Ziel unserer Arbeit ist es deshalb, durch simultane Messung des CO₂-Austausches und der Transpiration, und zwar vor allem unter sich ständig verschlechternden Wasserverhältnissen im Boden, weitere experimentelle Anhaltspunkte zum Verständnis der biologischen Bedeutung des CAM zu liefern.

Außerdem läßt die Kenntnis der Transpirationsintensität in den einzelnen Phasen der Hell-Dunkel-Perioden indirekte Hinweise auf den Öffnungszustand der Stomata erwarten. Derartige Informationen sind wiederum wichtig, wenn beurteilt werden soll, welche Rolle die Spaltöffnungen bei der Ausprägung des für die Pflanzen mit CAM charakteristischen CO₂-Wechsels zukommt.

II. Material und Methoden

a) *Die Versuchspflanzen.* Die Versuche wurden mit Abkömmlingen eines Klons von *Bryophyllum daigremontianum* BERG. durchgeführt. Die Pflanzen wurden im Gewächshaus unter natürlichen Licht- und Temperaturverhältnissen in Blumentöpfen mit „Kakteenerde“ herangezogen. Im Alter von 4–7 Monaten wurden sie bei unseren Experimenten eingesetzt. Sie hatten zu diesem Zeitpunkt 4–7 Blatt-paare voll entwickelt.

b) *Die Klimakammer und die Beleuchtungseinrichtungen.* Unsere Versuche wurden in einer temperaturgeregelten Klimakammer bei einer Solltemperatur von 25° C durchgeführt. Kontrollen mit Feinthermometern zeigten Abweichungen von ± 0,5° C. Die Temperatur in den Versuchsküvetten (s. unten) lag im Licht 1,5° C über der Temperatur der Klimakammer, im Dunkel unterschieden sich die Werte nicht. Als Lichtquelle diente eine Quecksilberdampf-lampe (Osram-HQL, 1000 Watt) mit RF-Reflektor. Sie wurde durch 40 Leuchtstoffröhren ergänzt (Osram L, 40 Watt), von denen je sechs Rosa- bzw. Blautonröhren waren. Die Beleuchtungszeit konnte durch Schaltuhr geregelt werden. Unsere Versuche wurden im 12:12-Std-Rhythmus durchgeführt. Unter unseren Bedingungen waren die Versuchspflanzen einer Beleuchtungsstärke von 7000 Lux (gemessen innerhalb der Küvette in Höhe der Pflanzen) ausgesetzt. Wärmestrahlung der Lichtquelle wurde durch eine 5 cm dicke Schicht fließenden Wassers, die sich unter der Lampe befand, abgefangen.

c) *Der Gaskreislauf und die Meßanordnungen.* (s. hierzu Abb. 1). Die Versuchspflanzen wurden luftdicht in Plexiglasküvetten von 3,8 l Rauminhalt (konstruiert von BEZUIDENHOUT, 1964) derart eingeschlossen, daß sich nur die Assimilationsorgane im Innenraum der Küvette befanden. Membranpumpen förderten Luft aus einem 50 l-Reservoir (das aus dem Botanischen Garten gespeist wurde) mit einer Flußrate von 60 l/h zunächst durch mit Kieselgel gefüllte Trockentürme, danach durch die Küvette mit der Versuchspflanze. Nach dem Passieren der Küvette, in der die zugeführte Luft je nach Aktivität der Pflanze mit CO₂ angereichert oder an Kohlendioxid verarmt und mit Wasserdampf beladen wurde, führten gesteuerte

Magnetventile den Luftstrom wechselweise zur CO_2 -Messung und zur Wasserdampfmessung. Zur Registrierung des CO_2 -Gehaltes der Luft wurde ein URAS (Fa. Hartmann u. Braun) in Differenzschaltung benutzt. Die dabei benötigte Vergleichsluft wurde aus dem gleichen Reservoir entnommen wie die den Pflanzen zugeführte Meßluft. Der CO_2 -Gehalt erwies sich als hinreichend konstant. Die Empfindlichkeit des URAS wurde so gewählt, daß ein Teilstrich der 150fach geteilten Schreiberskala 2 ppM bedeutete. Ein von der Versuchspflanze unbeeinflusster Luftstrom wurde über eine Meßstelle des Gasumschalters in den URAS geleitet und zur Markierung des „Kompensationspunktes“ und zur Kontrolle der Konstanz der o-Linie mitregistriert.

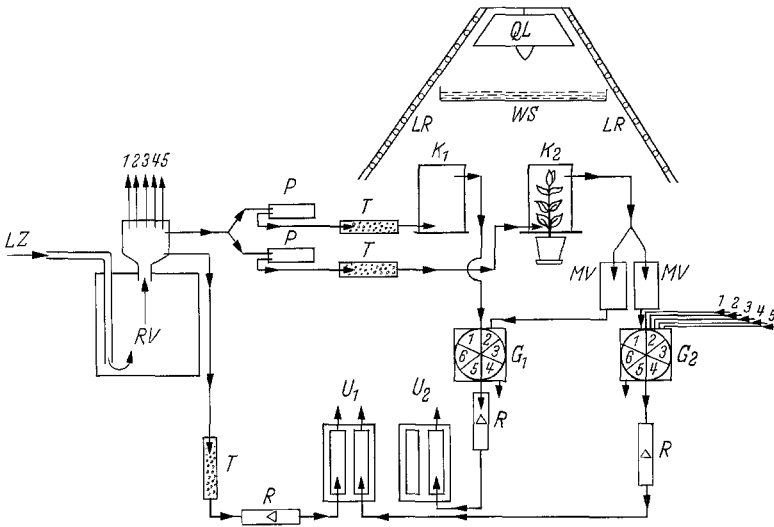


Abb. 1. Die Versuchsanordnung zur simultanen Messung des CO_2 -Austausches und der Transpiration. LZ Luftzufuhr aus dem Botanischen Garten, RV Reservoir P Pumpen, T Trockentürme, K_1 Vergleichsküvette, K_2 Küvette mit den Versuchspflanzen, LR Leuchtstoffröhren, QL Quecksilberdampf Lampe, WS Wasserschicht, MV Magnetventile, G_1, G_2 Gasumschalter, R Rotameter, U_1 CO_2 -Uras, U_2 H_2O -Uras, 1, 2, 3, 4, 5 weitere Gaskreisläufe, \longrightarrow Richtung des Gasstromes

Der Wasserdampfgehalt der Luft wurde ebenfalls mit einem URAS gemessen (Fa. Hartmann u. Braun). Die Messung erfolgte in Absolutwerten. Als Vergleich diente wiederum Luft aus dem Reservoir, die durch eine leere Küvette (in der gleichen Position zur Lichtquelle wie die Küvette mit der Versuchspflanze, Temperaturverhältnisse im Innern daher identisch) geführt wurde und über den Gasumschalter in die Meßkammer des URAS gelangte. Die Eichung des H_2O -Uras erfolgte durch Luftströme, deren Wasserdampfgehalt durch Aufsättigung mit Wasserdampf bei bestimmter Temperatur eingestellt und durch Messung der Luftfeuchte mit einem Aspirationpsychrometer nach ASSMANN kontrolliert wurde. Ein Skalenteil der 50teiligen Skala des Schreibers bedeutete 0,5 mg H_2O /l Luft.

Mit unserer Anordnung war es möglich, bei jeweils einer Pflanze den CO_2 -Austausch und die Transpiration synchron über eine Zeitdauer von vielen Tagen zu registrieren. Die anderen Meßstellen des Gasumschalters wurden zur Messung der „Außenluft“ (s. oben) und des CO_2 -Wechsels weiterer Versuchspflanzen (ohne

H₂O-Messung) genutzt. Am H₂O-URAS wurden nur zwei Stellen des Gasumschalters verwendet.

Die im folgenden mitgeteilten Ergebnisse sind in mehreren Einzelversuchen immer wieder bestätigt worden. Dieser qualitativen Reproduzierbarkeit steht eine mehr oder weniger große Abweichung der Absolutwerte der CO₂- und H₂O-Messungen bei Versuchswiederholungen (wohl biologisch bedingt) gegenüber, so daß deren Mittelung nicht sinnvoll erscheint. Wir haben daher immer die Ergebnisse eines repräsentativ für mehrere Wiederholungen stehenden Einzelversuches dargestellt. Die hier aufgezeigten Experimente wurden in den Monaten Oktober und November 1966 durchgeführt.

Unsere Untersuchungen wurden von der Deutschen Forschungsgemeinschaft unterstützt. Frau DORIS BENKERT danken wir für technische Mitarbeit, Herrn Gartenmeister HÄFNER für die Betreuung der Versuchspflanzen und der Werkstatt des Botanischen Instituts für Unterstützung beim Aufbau der Versuchseinrichtungen.

III. Ergebnisse

a) *Der Verlauf des CO₂-Wechsels und der Transpiration bei intakten Pflanzen und bei Pflanzen ohne Epidermis.* Unsere kontinuierlichen Messungen des CO₂-Austausches im Verlauf zwölfstündiger Hell-Dunkel-Perioden bestätigen die Ergebnisse NUERNBERGKS (1961, 1962). In der Dunkelphase werden beträchtliche Mengen externes CO₂ aufgenommen (Abb. 2A). Die CO₂-Aufnahme im Licht ist im Vergleich dazu geringer. Sie wird unmittelbar nach dem Einsetzen der Beleuchtung beobachtet, und zwar zunächst sprunghaft gesteigert, sinkt jedoch schnell zum Kompensationspunkt ab. Auch das letzte Drittel der Lichtperiode zeichnet sich durch CO₂-Aufnahme aus. Zwischen diesen beiden Abschnitten liegt eine Zeitspanne von mehreren Stunden, in der die CO₂-Kurve am Kompensationspunkt verläuft oder ihn sogar nach der Seite der CO₂-Abgabe hin überschreitet. Unsere simultane Bestimmung der Transpiration zeigt, daß ihr Verlauf ein in allen Einzelheiten vollkommenes Abbild der CO₂-Kurve darstellt. Dies trifft besonders bei kurzfristigen Änderungen des Kohlendioxid austausches, etwa nach dem Ein- und Abschalten der Beleuchtung, sehr eindrucksvoll in Erscheinung.

Wir glauben uns zu dem Schluß berechtigt, daß der Gleichklang zwischen CO₂-Aufnahme und Wasserdampf abgabe durch die Pflanze eine entsprechend gleichläufige Stomatabewegung widerspiegelt. Diese Annahme wird besonders auch durch die Ergebnisse NISHIDAS (1963) gestützt, der die Spaltöffnungsweiten bei *Bryophyllum daigremontianum* mit Porometermethoden registrierte und dabei Kurven erhielt, die unseren Messungen bis in die Details entsprechen (s. Abb. 2A).

Vor allem NUERNBERGK (1955, 1957, 1962) betont dagegen wiederholt, daß im Verlauf des für *Bryophyllum* (und andere Succulenten) charakteristischen CO₂-Ganges keine entsprechenden Spaltöffnungsbewegungen zu beobachten seien.

Es ist nun zu fragen, ob der typische Verlauf des Succulentengaswechsels nicht überhaupt erst durch das Verhalten der Stomata geprägt

wird, etwa in dem Sinne, daß die Blätter zu jeder Zeit der Tag- und Nachtperiode in der Lage sind, externes CO_2 aufzunehmen und nur der Öffnungszustand der Spaltöffnungen darüber entscheidet, ob atmosphärisches Kohlendioxid zu den Orten seiner Verarbeitung gelangen kann oder nicht.

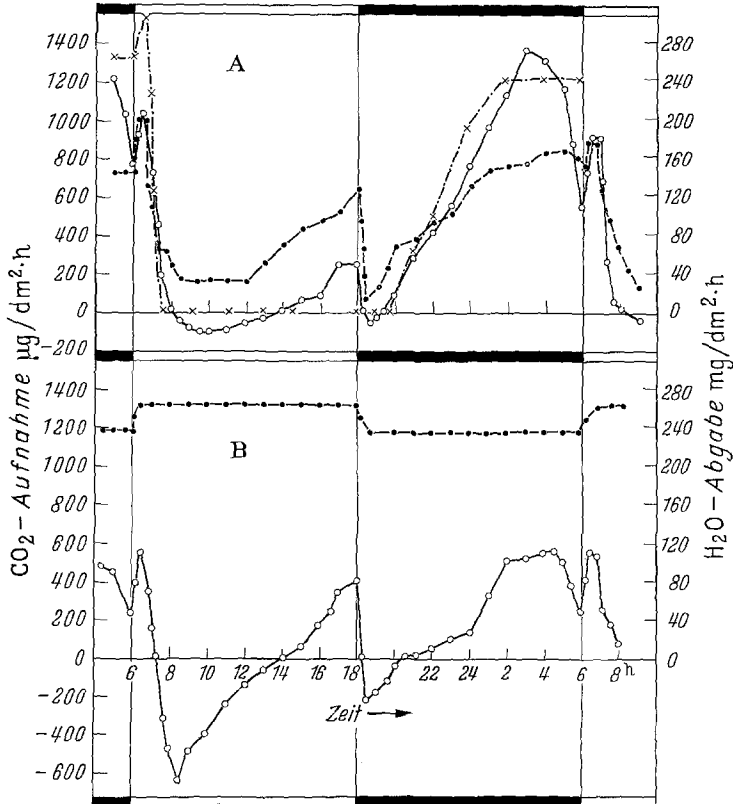


Abb. 2. Der zeitliche Verlauf des CO_2 -Austausches und der Transpiration bei einer Pflanze mit intakter Epidermis (A) und bei der gleichen Pflanze nach Abziehen der Epidermis (B). Stadium 16 Std nach dem Eingriff. $\circ\text{---}\circ$ CO_2 -Kurve, $\bullet\text{---}\bullet$ Transpirationskurve, $\times\text{---}\times$ Verlauf der von NISHIDA für *Bryophyllum daigremontianum* gefundenen Porometerwerte (übertragen aus NISHIDA, 1963, Seite 287, Fig. 2)

Dieses Problem ließ sich durch das Studium des Gaswechsels von *Bryophyllum*, denen die Epidermis der Unterseite aller Blätter entfernt wurde, lösen.

Die Epidermis der Blattunterseite läßt sich bei *Bryophyllum daigremontianum* ohne große, darüber hinausgehende Verletzungen des Blattes entfernen, wenn die Epidermis an der Blattspitze mit einer Pinzette gefaßt und schnell in Richtung

der Blattbasis abgezogen wird. Mit einiger Übung ist es möglich, mit einem Mal die Epidermis einer Blatthälfte zu beseitigen. Die Versuchspflanzen überstehen diesen Eingriff, ohne daß die Blätter sichtbare Welkeerscheinungen zeigen, wenn während des Versuchs ausreichend bewässert wird. Nach einigen Tagen ist die verlorene Epidermis durch ein Abschlußgewebe aus Kork ersetzt.

Abb. 2B zeigt das Ergebnis eines derartigen Versuches. Es fällt sofort auf, daß die charakteristische Gestalt der CO₂-Kurve bei Pflanzen ohne Epidermis im wesentlichen erhalten bleibt. Die Spaltöffnungen bestimmen also offensichtlich nicht, wann externes CO₂ vom Blatt verarbeitet wird und wann CO₂-Bindung unterbleibt. Die Transpiration dagegen verliert erwartungsgemäß ihren Rhythmus völlig und stellt sich auf ein gleichmäßiges Niveau ein (vergleiche die Pflanze mit intakten Blättern, Abb. 2A).

Das Ausmaß der Wasserdampfabgabe ist in der Lichtperiode im Vergleich zur Dunkelperiode etwas angehoben. Wahrscheinlich ist die Ursache hierfür die Temperaturerhöhung in der Küvette (1,5° C) im Licht und die damit verbundene Steigerung der Evaporation, ein rein physikalischer Effekt also.

Wir neigen nach diesem Ergebnis zu folgender Erklärung: Der Verlauf der Transpiration wird vom Öffnungszustand der Stomata bestimmt, der die CO₂-Kurve prägende Faktor ist dagegen nicht in der Epidermis lokalisiert. Wir vermuten ihn in den biochemischen Vorgängen des CAM in den Zellen des Blattparenchyms (vergl. NISHIDA, 1963). Dem Säurestoffwechsel der Crassulaceen kommt ja bekanntlich (s. die in der Einleitung zitierte Übersichtsliteratur) eine überragende Rolle im CO₂-Umsatz zu. Da sich der Transpirationsverlauf und die von ihm angezeigte Spaltöffnungsbewegungen mit dem CO₂-Austausch als völlig gekoppelt erweist, darf angenommen werden, daß der CAM über die Beeinflussung des CO₂-Partialdruckes in den Intercellularen den Öffnungszustand der Stomata und damit die Intensität der Wasserdampfabgabe in den einzelnen Phasen der Hell-Dunkel-Periode bestimmt (vergl. RASCHKE, 1966).

b) Der Verlauf der Wasserdampfabgabe und des CO₂-Wechsels bei fortschreitender Austrocknung des Bodens. Es schien nun wünschenswert, zu untersuchen, wie sich das Zusammenspiel zwischen Transpiration und CO₂-Austausch unter sich verschlechternden Wasserverhältnissen im Boden verhält, unter Bedingungen also, die einen auf aride Klimaverhältnisse bezogenen Anpassungsmechanismus auf die Probe stellen. Es ist zu erwarten, daß sich die Leistungsfähigkeit eines Anpassungssystems gerade unter angespannten Verhältnissen am deutlichsten manifestiert und daß sich somit hier am klarsten zeigt, wie berechtigt die Deutung des CAM als Anpassungserscheinung tatsächlich ist.

Die Versuchspflanzen wurden vor Beginn des Experiments reichlich gegossen, so daß zunächst der Gaswechsel bei optimaler Wasserversorgung gemessen werden konnte. Im Anschluß daran wurden CO₂-Austausch und Transpiration über viele

Tage hin kontinuierlich registriert, während der Boden in den Blumentöpfen immer stärker austrocknete. Gegen Ende des Versuchs wurden die Pflanzen erneut gegossen, um die Reaktion des Gaswechsels auf diese Maßnahme kennenzulernen. Für die Darstellung wurden charakteristische Zustände ausgewählt, so daß die Tage im Versuchsablauf, die keine neuen Informationen erbrachten, übersprungen sind. Die Aufzeichnung des Versuchs begann 2 Tage nach der letzten Bewässerung.

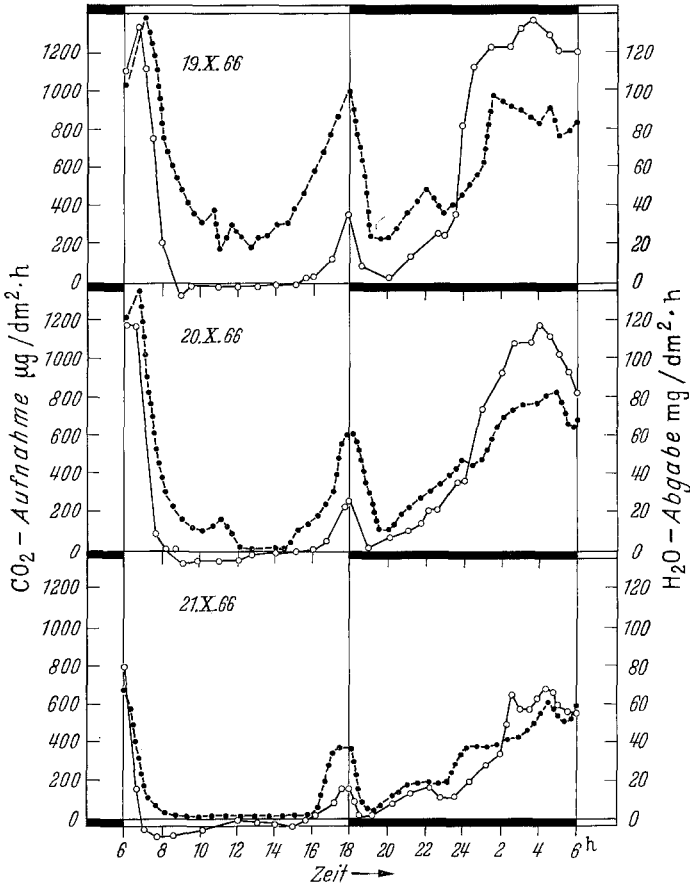


Abb. 3. Die Veränderung des CO₂-Austausches und der Transpiration im Verlauf einer Austrocknungsperiode. ○—○ CO₂-Kurve, ●—● Transpirationskurve

Abb. 3 stellt den Ablauf eines derartigen Experiments dar. Die gut bewässerte Pflanze zeigt die oben beschriebenen typischen Merkmale des Succulentengaswechsels. Die Phase gesteigerter Wasserdampfabgabe deckt sich mit den Phasen erhöhter CO₂-Aufnahme. Daß die Transpirationskurve während der Lichtperiode zunächst nicht wie die CO₂-Kurve auf den O-Punkt zurückgeht (s. 19. 10. 66), erscheint bemerkens-

wert. Wir wissen nicht, ob es sich um cuticuläre Transpiration oder um Wasserabgabe bei unvollständigem Spaltenschluß handelt. Am folgenden Tag ist die Transpiration bei qualitativ gleichem Verlauf in der Lichtperiode merklich vermindert. Die CO₂-Kurve zeigt dagegen noch keine Änderung. Im Verlauf der weiteren Austrocknung wird deutlich, daß

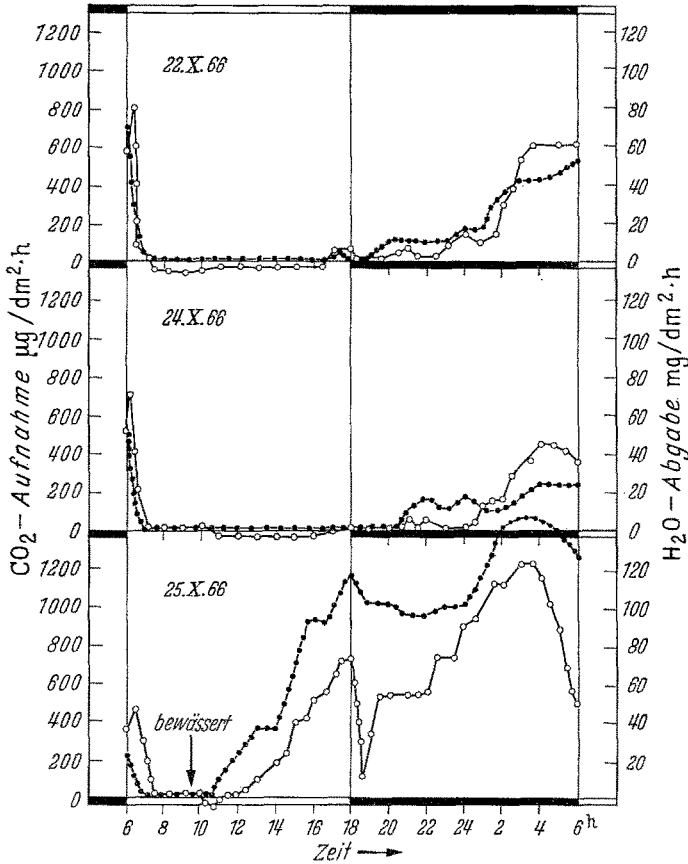


Abb. 3 (Fortsetzung)

die CO₂-Aufnahme im Licht und damit die Transpiration während dieser Phase immer stärker eingeschränkt wird, bis schließlich der Zustand eintritt (24. 10. 66), in dem in der Lichtphase praktisch kein CO₂ mehr aufgenommen und damit kein Wasserdampf mehr abgegeben wird. In diesem Zustand hat die Turgescenz der Blätter deutlich nachgelassen. Die gesamte CO₂-Aufnahme fällt jetzt in die Dunkelperiode. Sie wird im Verlauf fortschreitender Austrocknung zwar auch deutlich gesenkt, doch konnten wir auch nach länger als im vorliegenden Versuch

andauernden Trockenperioden nie beobachten, daß sie ganz zum Erliegen kam.

So zeigten Phyllodien von *Bryophyllum tubiflorum* immer noch deutliche CO_2 -Dunkelfixierung, nachdem sie bereits 8 Tage von der Pflanze abgetrennt und ohne Wasser aufbewahrt worden waren.

Auf eine neue Bewässerung reagiert die Pflanze erstaunlich schnell mit sofort einsetzendem Verbrauch von atmosphärischem CO_2 im Licht (25. 10. 66) und gesteigerter CO_2 -Aufnahme im Dunkel. Der folgende Tag zeigt wieder den normalen Kurvenverlauf (s. 19. 10. 66).

Aus diesen Experimenten geht hervor, daß dem Succulentengaswechsel tatsächlich erhebliche biologische Bedeutung zukommen kann. Selbst bei längeren Trockenperioden (die Grenzen wurden noch nicht bestimmt) wird durch die offensichtlich recht dürreresistente CO_2 -Dunkelfixierung eine positive Kohlenstoffbilanz gewährleistet, auch wenn die photosynthetische CO_2 -Bindung durch die Dürrebelastung schon längst blockiert ist. Diese Blockierung verhindert, da CO_2 -Aufnahme und Transpiration ja gekoppelt sind, den Wasserverlust im Licht. In Anbetracht der Tatsache, daß die Lichtperiode am natürlichen Standort durch hohe Wärmeeinstrahlung und damit erhöhte Evaporation gekennzeichnet ist, liegt der Vorteil einer derartigen Einrichtung auf der Hand. Der Wasserverlust in der Dunkelperiode ist unvermeidlich, jedoch gewährleistet die niedrigere Evaporation in der Nacht das kleinstmögliche Ausmaß.

IV. Diskussion

Unsere Methode, an ganzen Pflanzen die Epidermis der Blattunterseite zu entfernen, mag auf Bedenken stoßen. Es sei jedoch nochmals betont, daß durch diese Maßnahme keine sichtbare Verschlechterung des Zustandes der Pflanzen hervorgerufen wurde. Die sehr bald erfolgende Ausbildung eines Korkabschlusses zeugt zudem für die weiterhin gute Syntheseleistung der Zellen des Blattparenchyms. Ob die nach Abzug der Epidermis zu beobachtende verstärkte Abgabe von CO_2 im Licht (Abb. 2B) als Wundatmung gedeutet werden darf, können wir nicht entscheiden. Es wäre dies auch eine Erklärungsmöglichkeit für die im Vergleich zur intakten Pflanze gedrosselt erscheinende CO_2 -Aufnahme im Dunkel.

Unsere Versuche haben gezeigt, daß der den CO_2 -Austausch bestimmende Faktor im Blattparenchym und nicht in der Epidermis mit ihren Stomata lokalisiert ist. Wir vermuten, daß die wechselnde Intensität, mit der im Verlauf des CAM extracelluläres Kohlendioxid verarbeitet wird (wir werden in einer folgenden Veröffentlichung darüber berichten), den CO_2 -Partialdruck in den subepidermalen Räumen bestimmt und daß dieser wiederum über komplizierte Regelmechanismen (RASCHKE,

1966) den Öffnungszustand der Stomata kontrolliert. Auf diese Weise ist die Spaltöffnungsbewegung bei unserem Versuchsobjekt völlig abhängig vom Säurestoffwechsel im Blattparenchym. Wir möchten an dieser Stelle betonen, daß wir im CAM bei *Bryophyllum* zwar das hauptsächlich wirksame Steuerprinzip für die Schließzellenbewegung und damit für den Transpirationsgang vermuten, daß wir jedoch nicht entscheiden wollen, ob nicht auch noch weitere Faktoren (KETELLAPER, 1963) unter bestimmten Bedingungen regulierend eingreifen und so auf das Ausmaß der CO₂-Aufnahme und der Transpiration Einfluß nehmen können. Unsere Versuche sind jedoch nicht in Einklang zu bringen mit den Vorstellungen BOSIANS (1966). Für die Ausprägung der Transpirationskurve erwiesen sich ja gerade die Stomata als von ausschlaggebender Bedeutung. Ohne die Epidermis mit ihren Spaltöffnungen konnten wir keinen charakteristischen Transpirationsgang beobachten. Außerdem spielt der Temperaturfaktor im Sinne BOSIANS in unserem Falle bestimmt keine entscheidende Rolle, denn unsere Versuchsbedingungen gewährleisteten zumindestens innerhalb jeweils der Licht- und Dunkelperiode so konstante Bedingungen, daß Temperaturschwankungen als Erklärungsmöglichkeit für die zu beobachtenden Kurvenverläufe ausscheiden.

Daß der Succulentengaswechsel im Hinblick auf die Kohlenstoff- und Wasserbilanz vor allem durch die massive CO₂-Aufnahme in der Dunkelperiode tatsächlich einen biologischen Vorteil darstellt, haben unsere Austrocknungsversuche gezeigt. Die CO₂- und Wasser-Bilanz ist jedoch nur ein Teilaspekt des Problems. Ein tatsächlicher Vorteil für die Pflanze wäre erst dann mit dem CAM verbunden, wenn die nächtliche CO₂-Fixierung durch in der vorangehenden Lichtperiode aufgenommene und gespeicherte Energie betrieben werden könnte. Tatsächlich ist die Fixierung von Kohlendioxid im Dunkel von der tagsüber empfangenen Lichtmenge abhängig (vergl. dazu WOLF, 1956). Wir stellten fest (unveröffentlicht), daß unter unseren oben beschriebenen Bedingungen eine Beleuchtungsdauer von mindestens 4 Std erforderlich ist, um in der folgenden Dunkelphase eine meßbare CO₂-Fixierung zu erzielen. In welcher Form bei den Succulenten die im Licht aufgenommene Energie bis zur Dunkelperiode gespeichert werden kann, entzieht sich trotz einiger bestehender Hypothesen (NUERNBERGK, 1961, 1962) noch unserer Kenntnis. (Das Problem wird derzeit in unserem Laboratorium bearbeitet.)

Wir können vorläufig noch nicht sagen, welche Ursachen die fortschreitende Depression der CO₂-Aufnahme im Licht bei sich verschlechternden Wasserverhältnissen hat. Wir vermuten jedoch, daß der mit der angespannten Hydratur verbundene erhöhte osmotische Wert des Zellinhaltes die photosynthetische CO₂-Bindung zu drosseln vermag

(SANTARIUS, 1967). Die bei Dürrebelastung ebenfalls erniedrigte CO_2 -Aufnahme in der Nacht könnte ihre Ursache in dem bei Wassermangel sicherlich verkleinerten Speicherraum der Vacuole für das bei der CO_2 -Dunkelfixierung entstehende Malat haben. Es ist jedoch auch damit zu rechnen, daß gerade unter angespannten Wasserverhältnissen die Spaltöffnungen stärker zu Schließbewegungen tendieren und Erniedrigungen des CO_2 -Partialdruckes in den Intercellularen nur träge und unvollständig mit einer Öffnungsreaktion beantwortet werden. Vorläufig sind wir auch hier jedoch auf Vermutungen angewiesen.

Bryophyllum unterscheidet sich in seinem Verhalten unter Dürrebelastung von *Opuntia uberula*, für die KAUSCH (1965) angibt, daß die CO_2 -Aufnahme im Dunkel bei Wassermangel unterbunden sei. Wir vermögen die Gültigkeit unserer Ergebnisse für andere Succulenten noch nicht zu überblicken, möchten in diesem Zusammenhang jedoch erwähnen, daß Experimente mit *Bryophyllum tubiflorum* die gleichen Resultate erbrachten (das Abziehen der Epidermis ist bei dieser Art allerdings nicht möglich) wie bei *Br. daigremontianum*.

Unser Befund, daß bei Wassermangel nur in der Dunkelheit CO_2 aufgenommen wird, spricht für die essentielle Bedeutung der Fixierung von externem CO_2 bei der nächtlichen Malatsynthese (NUERNBERGK, 1961, 1962). Wir konnten uns überzeugen, daß *Bryophyllum* bei ausschließlicher CO_2 -Aufnahme in der Nacht immer noch deutlich ansäuerte. In diesem Zustand scheidet jedoch im Licht aufgenommenes, dabei in Kohlenhydrate eingebautes und schließlich im Dunkel durch oxydativen Abbau wieder freigesetztes CO_2 als Kohlenstoffquelle für das nächtlich gebildete Malat aus.

Zusammenfassung

1. Transpiration und CO_2 -Aufnahme zeigen bei *Bryophyllum daigremontianum* sowohl im Licht als auch im Dunkel völlige Gleichläufigkeit. Die charakteristische Kurve des CO_2 -Austausches (massive CO_2 -Aufnahme im Dunkel, teilweise Unterdrückung der CO_2 -Aufnahme im Licht) bleibt erhalten, wenn die Epidermis der Blätter entfernt wird. Der Rhythmus des Transpirationsverlaufes geht bei dieser Maßnahme verloren. Es wird deshalb angenommen, daß die mit dem CO_2 -Austausch verbundenen Abläufe des Säurestoffwechsels der Crassulaceen im Blattparenchym über die Kontrolle des CO_2 -Partialdruckes in den Intercellularen die Spaltöffnungsweite und damit die Transpirationsintensität in den einzelnen Phasen der Licht- und Dunkelperiode bestimmen.

2. Bei fortschreitender Austrocknung des Bodens wird die CO_2 -Aufnahme im Licht stärker eingeschränkt als im Dunkel. Als Endzustand ist CO_2 -Aufnahme ausschließlich in der Dunkelphase zu beobachten. Da die Transpiration mit der CO_2 -Aufnahme gekoppelt ist, wird in dieser

Phase tagsüber (und damit zur Zeit erhöhter Evaporation unter natürlichen Bedingungen) stomatär kein Wasser abgegeben. Die Koppelung zwischen dem Säurestoffwechsel und dem Gasaustausch erweist sich somit als vorteilhaft im Hinblick auf die Kohlenstoff- und Wasserbilanz der Pflanze.

Literatur

- BEEVERS, H., M. N. STILLER, and V. S. BUTT: Metabolism of the organic acids. In: F. C. STEWARD, Plant physiology, vol. IVB. New York and London: Academic Press 1966.
- BEZUIDENHOUT, S. J. P.: Physiologische Charakterisierung südafrikanischer Kulturpflanzen unter Dürrebelastung. Diss. d. TH Darmstadt (D 17) 1964.
- BOSIAN, G.: Zum Gaswechselproblem: Beweisführung zur gravierenden Bedeutung der Temperatur für Transpiration u. Respiration. Ber. dtsch. bot. Ges. **79**, 385—400 (1966).
- KAUSCH, W.: Beziehungen zwischen Wurzelwachstum, Transpiration und CO₂-Gaswechsel bei einigen Kakteen. *Planta* (Berl.) **66**, 229—238 (1965).
- KETELLAPER, H. J.: Stomatal physiology. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* **14**, 249—270 (1963).
- NUERNBERGK, E. L.: Über den zeitlichen Verlauf der Photosynthese bei Gewächshauspflanzen. *Gartenbauwiss.* **19**, 391—398 (1955).
- Weitere Beiträge zum Kohlendioxidstoffwechsel von Pflanzen mit diurnalem Säurerhythmus und von Lang- und Kurztagpflanzen. *Mitt. Inst. allg. Bot. Hamburg* **11**, 206—232 (1957).
- Endogener Rhythmus und CO₂-Stoffwechsel bei Pflanzen mit diurnalem Säurerhythmus. *Planta* (Berl.) **56**, 28—70 (1961).
- Temperatur und Kohlendioxid-Stoffwechsel bei *Bryophyllum daigremontianum* BERG. *Port. Acta biol. A* **6**, 298—358 (1962).
- NISHIDA, K.: Studies on stomatal movement of crassulacean plants in relation to the acid metabolism. *Physiol. Plant.* (København) **16**, 281—298 (1963).
- RANSON, S. C., and M. THOMAS: Crassulacean acid metabolism. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* **11**, 81—110 (1960).
- RASCHE, K.: Die Reaktionen des CO₂-Regelsystems in den Schließzellen von *Zea mays* auf weißes Licht. *Planta* (Berl.) **68**, 111—140 (1966).
- SANTARIUS, K. A.: Das Verhalten von CO₂-Assimilation, NADP- und PGS-Reduktion und ATP-Synthese intakter Blattzellen in Abhängigkeit vom Wassergehalt. *Planta* (Berl.) **73**, 228—242 (1967).
- SPEAR, I., and K. V. THIMANN: The interrelation between CO₂-metabolism and photoperiodism in *Kalanchoe*. II. Effekt of prolonged darkness and high temperatures. *Plant Physiol.* **29**, 414 (1954).
- WOLF, J.: Der Diurnale Säurerhythmus. In: RUHLAND, *Handbuch der Pflanzenphysiologie*, Bd. XII/2. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1960.

Dr. MANFRED KLUGE

Dr. KARL FISCHER

Botanisches Institut der Technischen Hochschule
61 Darmstadt, Roßdörfer Str. 140