

ENDOGENER RHYTHMUS UND CO₂-STOFFWECHSEL BEI PFLANZEN MIT DIURNALEM SÄURERHYTHMUS* **

Von

E. L. NUERNBERGK

Mit 20 Textabbildungen

(Eingegangen am 15. September 1960)

I. Einleitung

Die nachfolgend beschriebenen Versuche und die sie ergänzende Diskussion schließen an drei bzw. vier verschiedene Arbeiten an (NUERNBERGK 1954, 1955 a, b, 1957), die sich vor allem mit dem CO₂-Stoffwechsel von Pflanzen mit succulenten Assimilationsorganen beschäftigen. Als Hauptmeßinstrument wurde bei den Untersuchungen der Ultrarot-Absorptionsschreiber (URAS) benutzt.

Die ganze Versuchseinrichtung wurde seit meiner ersten Veröffentlichung (1954) ständig verbessert (vgl. FEINDT 1960), ohne daß sich prinzipiell an den im Laufe von 6—7 Jahren erhaltenen experimentellen Ergebnissen Wesentliches geändert hat. Ich glaube daher, daß der von mir beobachtete eigenartige CO₂-Stoffwechsel und endogene Rhythmus auf keinerlei „Zufallstreffer“ beruhen.

Obwohl m. E. meine Befunde bei der theoretischen Interpretation des diurnalen Säurestoffwechsels der Succulenten berücksichtigt werden müßten, haben andere Autoren von ihnen nur vereinzelt Notiz genommen. Auch RANSON-THOMAS (1960) gehen in ihrer Übersicht über den Crassulaceen-Säurestoffwechsel (CAM) nicht auf sie ein. Ich will daher, bevor ich meine neuen Untersuchungen beschreibe, nochmals kurz den Hergang des CO₂-Stoffwechsels bei Succulenten schildern, wie er sich aus meinen bisherigen Versuchsergebnissen konstruieren läßt. Dabei ist zu berücksichtigen, daß sich meine Experimente immer auf den gesamten CO₂-Stoffwechsel *intakter* Pflanzen im Verlaufe einer längeren Periode von mindestens 24 h erstrecken, nicht etwa auf kurzfristige Erscheinungen, die im einzelnen innerhalb des größeren Rahmens beobachtet werden können. Ich denke hier z. B. an solche Versuche,

* Herrn Prof. Dr. Dr. h. c. H. v. GUTTENBERG zum 80. Geburtstag gewidmet.

** Folgende Abkürzungen wurden verwandt: ADP = Adenosin-Diphosphat; ATP = Adenosin-Triphosphat; CAM = Crassulaceen-Säurestoffwechsel (Crassulacean acid metabolism); DPN = Diphosphorpyridinnucleotid; DPNH₂ = reduziertes Diphosphorpyridinnucleotid; Pi = anorganisches Phosphat (inorganic phosphate); PEP = Phosphoenolbrenztraubensäure (Phosphoenolpyruvat); PGA = Phosphoglycerinsäure (Phosphoglyceric acid); RDP = Ribulosediphosphat; TPN = Triphosphopyridinnucleotid; TPNH₂ = reduziertes Triphosphopyridinnucleotid.

wo nach einer kurzen Bestrahlung die zuerst in einzelnen Blättern auftretenden Stoffwechselprodukte analysiert worden sind.

Alle Versuchspflanzen wurden in Bimskies kultiviert und 2—3mal wöchentlich mit Nährlösung begossen. Diese hatte folgende Zusammensetzung: Auf 1000 ml Wasser kommen 10 mg NaNO₃, 200 mg MgSO₄ · 7 H₂O, 350 mg Ca(NO₃)₂ · 4 H₂O, 330 mg KH₂PO₄, 100 mg CO(NH₂)₂, 15 mg Ferricitrat und 1 ml Hoaglandsche A-Z-Spurenelementlösung. Die Konzentration beträgt etwa 1⁰/₁₀₀. Angesäuert auf pH 5,5 wird mit Phosphor- oder Salpetersäure.

Als Lichtquelle diente, wenn nichts anderes angegeben ist, die Hochdruck-Hg-Lampe mit Leuchtstoff, Type HPL 400 W von Philips.

Bei vielen Pflanzen mit diurnalem Säurerhythmus gibt es einen parallel verlaufenden 24stündigen Rhythmus des Kohlendioxyd-Stoffwechsels (NUERNBERGK 1954, 1955 a, b, 1957). Der Rhythmus besteht in einer *starken* CO₂-Aufnahme während der Dunkelperiode und einer *schwachen* Kohlendioxydabgabe oder -aufnahme während der Lichtperiode (S. 55 ff.). Das in der Dunkelperiode aufgenommene CO₂ wird in Form von l-Äpfelsäure gespeichert, wodurch die starke Aciditätszunahme des Zellsaftes während dieser Periode zustande kommt. In der Lichtperiode wird die Äpfelsäure wieder abgebaut, während gleichzeitig die Acidität abnimmt. In extremen Fällen wird praktisch alle, für die Assimilation notwendige CO₂ in der vorhergehenden Dunkelperiode gespeichert, und die Pflanze nimmt während der Lichtperiode überhaupt kein CO₂ auf oder gibt dann sogar geringe Mengen CO₂ — vielleicht infolge ihrer Atmung — ab.

Möglicherweise kommt die Kohlendioxyd-Speicherung durch Wasserstoffübertragung mittels reduzierter Pyridinnucleotide (TPNH₂ oder DPNH₂) zustande (S. 64 ff.). In der Lichtperiode werden die während der Dunkelperiode oxydierten Coenzyme wieder durch Aufnahme von Lichtenergie reduziert.

II. Die Voraussetzungen für das Auftreten der nächtlichen CO₂-Fixierung

Damit die nächtliche Kohlendioxydbindung zustande kommt, müssen mindestens 3 Bedingungen erfüllt sein:

1. das Vorhandensein des enzymatischen Reaktionssystems;
2. eine genügende Succulenz der assimilierenden Gewebe, d. h. eine ausreichende Speicherungsmöglichkeit für die Äpfelsäure;
3. eine unterschiedliche Permeabilität (Intra- und Extrabilität)¹ der Chlorophyll enthaltenden Zellen für CO₂ bei Licht und in Dunkelheit.

Zu 1. Man kann annehmen, daß das enzymatische Reaktionssystem als Voraussetzung für das Auftreten des De Saussure-Effektes (nächt-

¹ Der Begriff „Permeabilität“ wird von mir hier provisorisch gebraucht. Hierüber bzw. über die Art der Diffusion von CO₂ in die Zellen von Landpflanzen ist bisher nur äußerst wenig bekannt (vgl. RABINOWITSCH 1951, 1956 und VAN DEN HONERT 1930, S. 227).

liche CO₂-Speicherung) immer vorhanden ist (vgl. RANSON-THOMAS l. c., S. 97). Dieses erhellt daraus, daß nur chlorophyllhaltige Organe zur Speicherung befähigt sind, und daß die Voraussetzung für ihr Eintreten eine ausreichende vorherige Beleuchtung ist. Merkwürdigerweise ist dieser Kardinalpunkt von allen neueren Forschern auf unserem Gebiet übersehen oder nicht genügend berücksichtigt worden, obwohl doch schon DE VRIES (1884) die Abhängigkeit des Grades der nächtlichen Ansäuerung von der Lichtmenge während des vorangegangenen Tages beobachtet hatte (vgl. NUERNBERGK 1957, S. 209).

Da nun der Chlorophyllapparat nach den bisherigen Feststellungen stets Wasserstoff übertragende Enzymsysteme enthält, und für ihre Wirkung beim CAM nur notwendig ist, daß sie mit Hilfe der vom Chlorophyll aufgenommenen Lichtenergie reduziert werden, ist es nicht notwendig, daß die Succulenten mit CAM noch spezifische Enzyme enthalten, die bei Pflanzen mit „normaler“ Photosynthese nicht vorhanden sind.

Zu 2. Dieses ergibt sich auch aus der Analyse der 2. Bedingung. RANSON-THOMAS (1960, S. 85, 97, 98)¹ machen in ihrer Übersicht mit Recht darauf aufmerksam, daß die Entstehung des Malats und seine Speicherung in der Zelle an getrennten Orten stattfindet. Die Malatbildung erfolgt, wie schon oben erwähnt, nur in grünen Organen und ist daher an das Vorhandensein von Chlorophyll gebunden. Dieses findet sich nur im Cytoplasma, und daher kann auch nur das Cytoplasma der Syntheseort für die Äpfelsäure sein. Andererseits können die bedeutenden Mengen Malat, die vor allem während der Nacht bzw. der ersten Stunden der Nyctoperiode gebildet werden, nicht im Cytoplasma verbleiben, sondern werden in der Vacuole gespeichert.

Aus diesen Tatsachen ist es verständlich, daß nur succulente Blätter mit großen Vacuolen in den Zellen in der Lage sind, eine CO₂-Speicherung auszuführen.

Ein schönes Beispiel ist hierfür *Kalanchoe blossfeldiana* (NUERNBERGK 1955 a, b, S. 69 und 1957, S. 288). Meine URAS-Versuche zeigten bei dieser Art, daß nur die succulenten, im Kurztag gebildeten Blätter den De Saussure-Effekt aufweisen, nicht aber die dünnen, im Langtag erzeugten Blätter. Analoge Verhältnisse findet man ferner bei vielen *Orchidaceae*, *Euphorbiaceae* und *Asclepiadaceae*. Auch hier sind die untersuchten Species mit succulenten Assimilationsorganen zur Speicherung befähigt, bei den *Orchidaceae* z. B. *Cattleya*, *Encyclia atropurpurea*, *Epidendrum ellipticum*, *E. schomburgkii*, *Schomburgkia*, nicht aber dünnblättrige Arten, wie *Coelogyne cristata*, *Cymbidium*, *Paphiopedilum* und *Thunia*. In gleicher Weise gibt es bei der Ascle-

¹ Die von RANSON-THOMAS (l. c.) berücksichtigten Arbeiten werden weiterhin nur besonders zitiert, soweit dieses erforderlich ist.

piadacee *Hoya carnosia* mit dicken Blättern eine Speicherung, bei *Hoya bella* mit dünnen Blättern aber keine, bei der cereusartigen *Euphorbia*

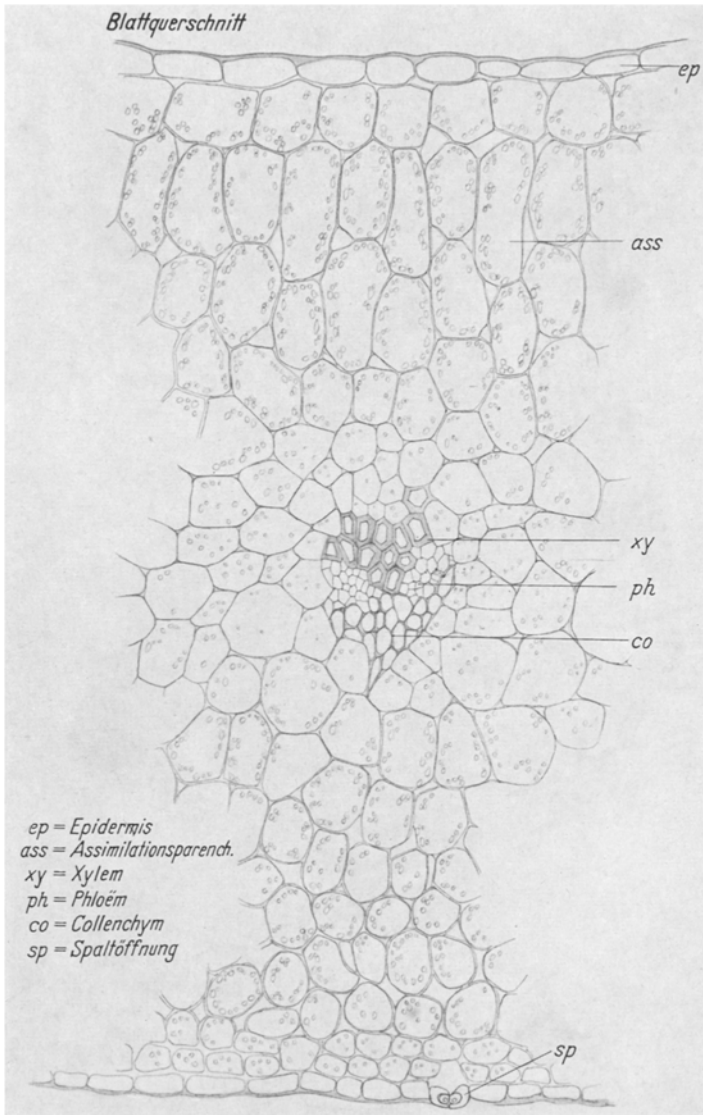


Abb. 1. *Bryophyllum daigremontianum*, Blattquerschnitt (mit De Saussure-Effekt)

grandidens CO₂-Speicherung, nicht aber bei den mit größeren, dünnen Laubblättern versehenen *Euphorbia pulcherrima* (vgl. NÜERNBERGK

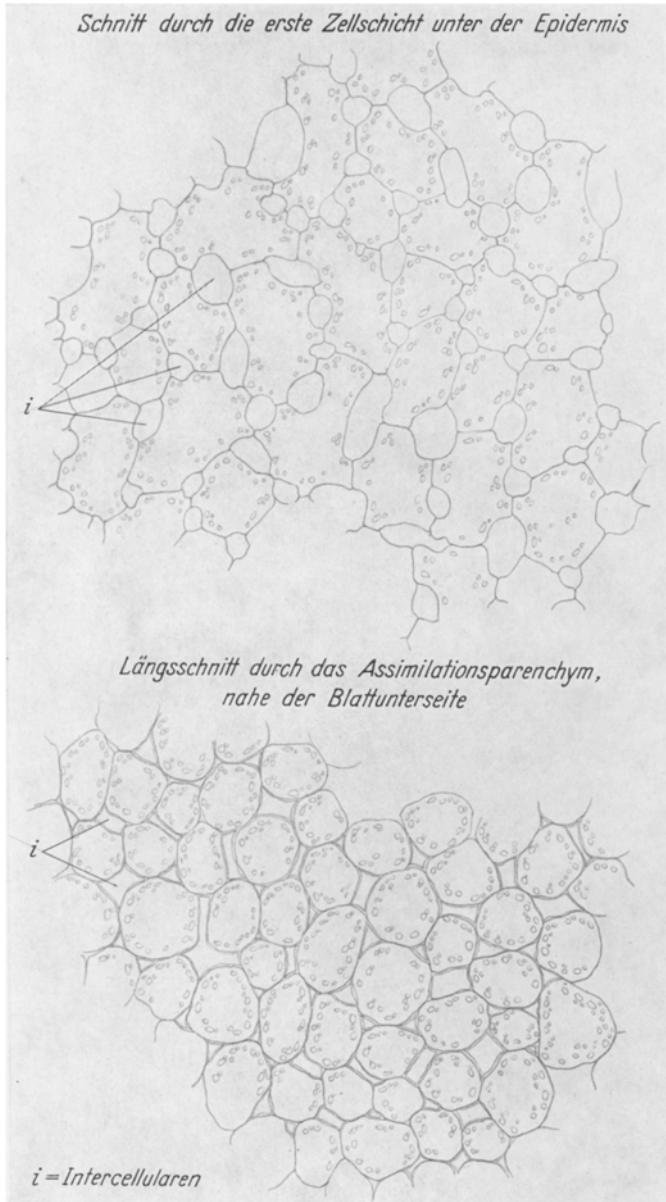


Abb. 2 a u. b. *Bryophyllum daigremontianum*. a Schnitt durch die erste Zellschicht unter der Epidermis; b Längsschnitt durch das Assimilationsparenchym, nahe der Blattunterseite

1957, Abb. 11) und *E. splendens*. Schließlich sind hier auch noch die succulenten *Cactaceae*, z. B. *Zygocactus* mit Speicherung und als Gegen-

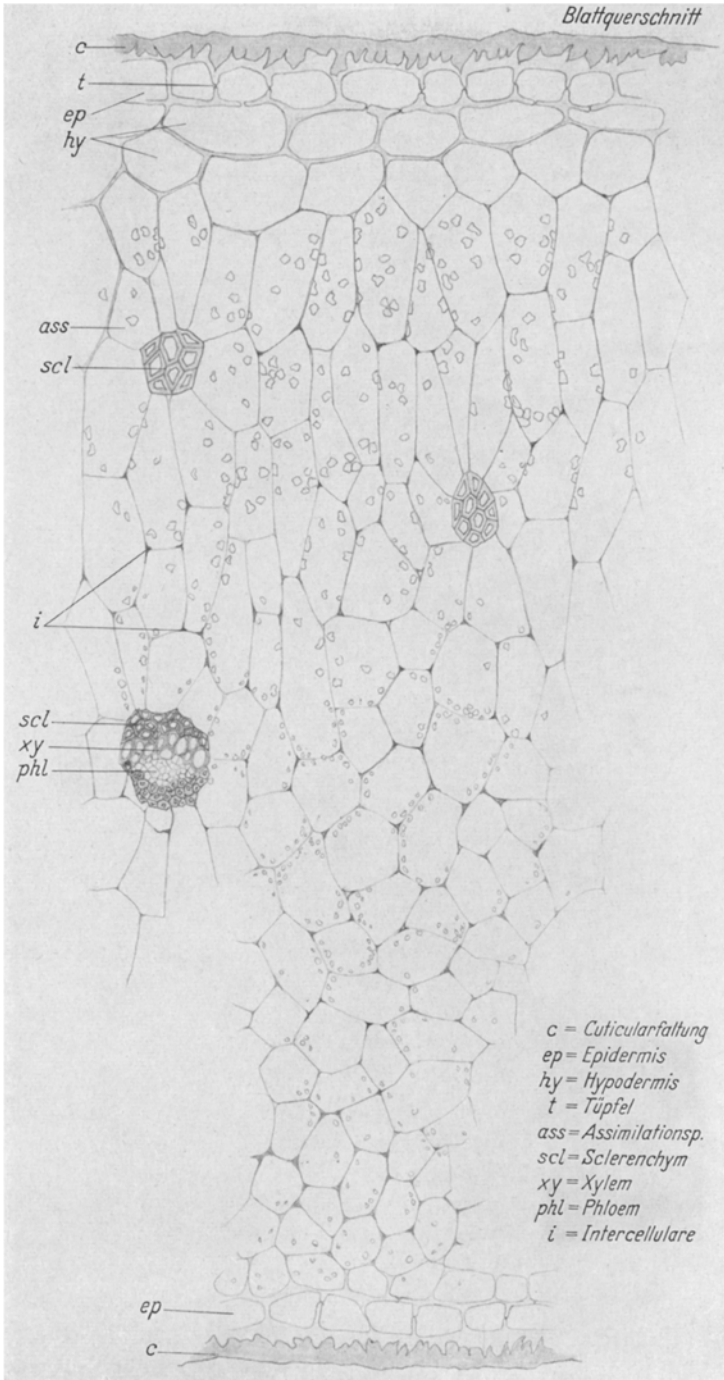


Abb. 3. *Epidendrum ciliare*, Blattquerschnitt (mit De Saussure-Effekt)
Planta, Bd. 56

satz dazu die nicht succulente Cactusart *Peireskia aculeata* ohne Speicherung zu nennen.

Das Vorhandensein von Pseudobulben oder allgemein mäßig verdickten Sproßachsen (z. B. bei *Euphorbia splendens*) ist dabei gleichgültig, so haben *Epidendrum ellipticum* und *E. schomburgkii* keine, *Coelogyne* und *Cymbidium* aber wohl Pseudobulben. Vielleicht ist der

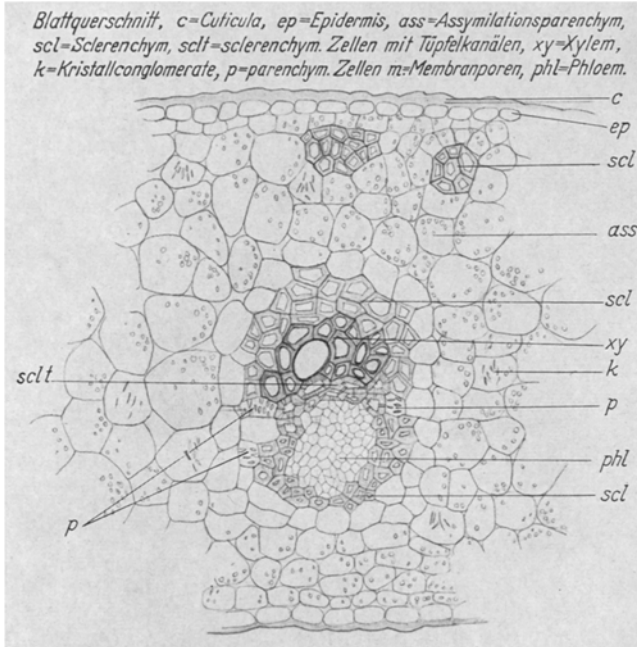


Abb. 4. *Cymbidium pauwelsii hort.* Blattquerschnitt (ohne De Saussure-Effekt)

Chlorophyllgehalt der mehr oder weniger verdickten Sproßorgane zu gering, so daß die Möglichkeit der Aufnahme von genügend Lichtenergie zur Enzym-Reduktion nicht gegeben ist.

Es gibt aber nun auch Pflanzen mit succulenten Blättern, die keinerlei nächtliche CO_2 -Speicherung ausführen und auch keinen ausgeprägten CAM haben (NUERNBERGK 1955a). Sie finden sich vor allem unter den *Mesembryanthemaceae* und wohl auch den *Bromeliaceae*. Trotz äußerlich mehr oder weniger gleichen succulenten Habitus der Assimilationsorgane zeigen einige Arten bzw. Gattungen einen De Saussure-Effekt, andere aber nicht. Unter den succulenten *Mesembryanthemaceae* findet man diesen Gegensatz bei *Faucaria hybrida* mit Speicherung, *Gibbaeum shandii*, *Glottiphyllum* (NUERNBERGK 1955a) und *Oscularia* (NUERNBERGK 1957) ohne Speicherung. *Bergeranthus multiceps* nimmt

mit einem sehr schwachen De Saussure-Effekt eine Mittelstellung ein. Bei den *Bromeliaceae* haben *Billbergia nutans*, *Neoregelia ampullaceae*

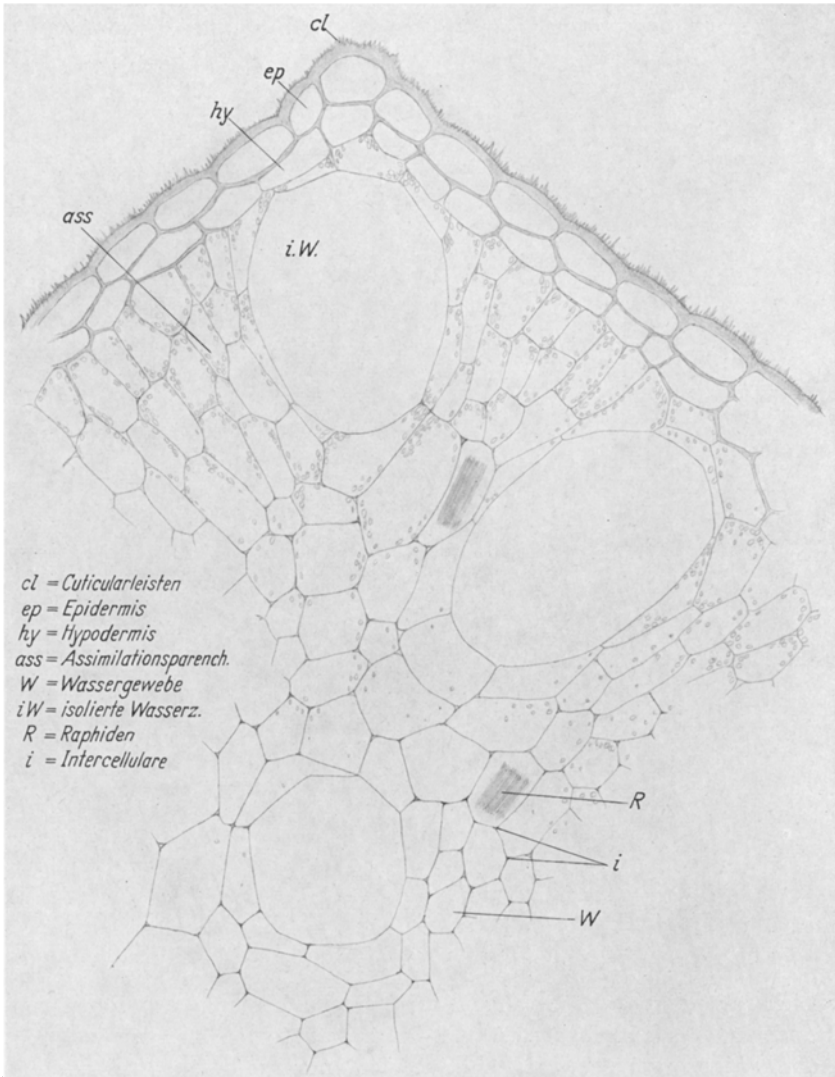


Abb. 5. *Faucaria duncanii*. Blattquerschnitt (mit De Saussure-Effekt)

und *Nidularium mayendorffii* eine CO₂-Speicherung, *Aechmea* dagegen nicht, *Peperomia* (*Piperaceae*) zeigt ebenfalls trotz der dicken Blätter keinen De Saussure-Effekt. Dasselbe gilt für *Columnea*, *Zebrina pendula*

und *Drosera binata* sowie die dünnblättrigen *Asplenium nidus*, *Eucalyptus*, *Fragaria*, *Saxifraga sarmentosa* und *Sinningia*.

Möglicherweise hätten nun anatomische Unterschiede im Blattbau einen Grund für die Fähigkeit einer Pflanze, CO₂ in der Nacht zu

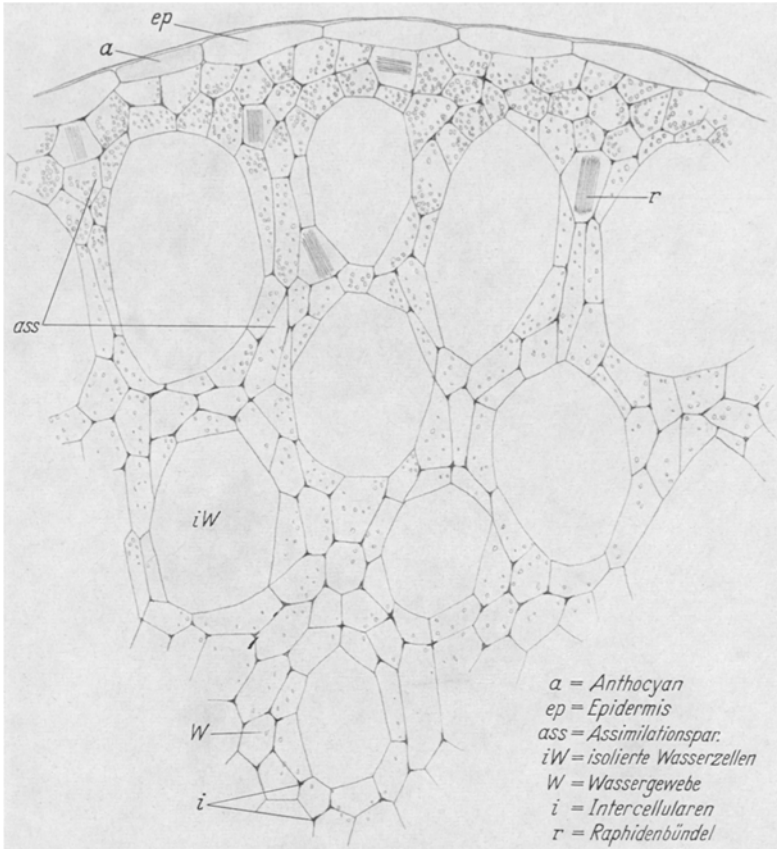


Abb. 6. *Glottiphyllum suave*. Querschnitt durch den Assimilationsmantel des Blattes (ohne De Saussure-Effekt)

speichern, oder ihr Unvermögen dazu, bilden können. Aus den nach Handschnitten gezeichneten Abb. 1—9¹ des anatomischen Aufbaues der Assimilationsorgane einer Anzahl Succulenten mit und ohne Speicherung ist aber ersichtlich, daß dieses nicht der Fall ist. Es sind keine in die Augen fallenden Differenzen vorhanden, aus denen auf das Vorhandensein des Speicherungsvermögens geschlossen werden könnte, sofern man von der unterschiedlichen Organdicke absieht (s. oben).

¹ Die Schnitte und Zeichnungen wurden dankenswerterweise von Fräulein GISELA BRINK angefertigt.

Im allgemeinen sind alle untersuchten Assimilationsorgane dadurch charakterisiert, daß man kein eigentliches Palisadengewebe findet, wohl aber große Interzellularen. Ferner kommen die Chloroplasten in dem assimilierenden Gewebe bzw. den für die Speicherung in Frage kommen-

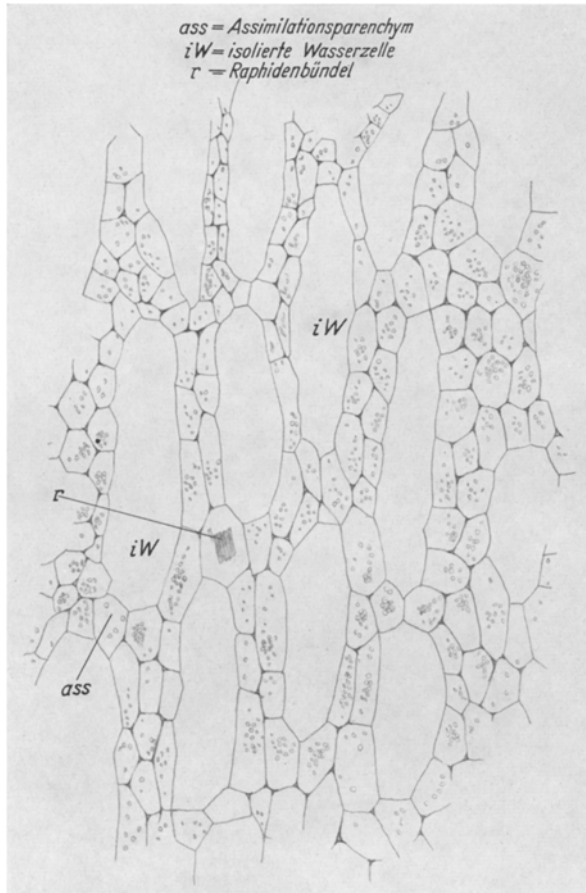


Abb. 7. *Glottiphyllum suave*. Längsschnitt durch das Assimilationsparenchym

den Zellen sehr zerstreut vor. Ob sich die vielfach vorhandenen, praktisch chlorophyllfreien Wasserzellen der *Mesembryanthemaceae* an der Speicherung von Malat beteiligen, bleibe dahingestellt. Ein gewisser Chlorophyllgehalt in den Zellen muß wohl anwesend sein, um sie zur Speicherung zu befähigen. Jedenfalls weisen solche Pflanzen wie *Zebrina pendula*, die nur große wasserhaltige Epidermiszellen ohne Chlorophyll besitzen oder diejenigen Orchideen, die zwar Pseudobulben haben, deren Blätter aber relativ dünn sind, keinen De Saussure-Effekt auf.

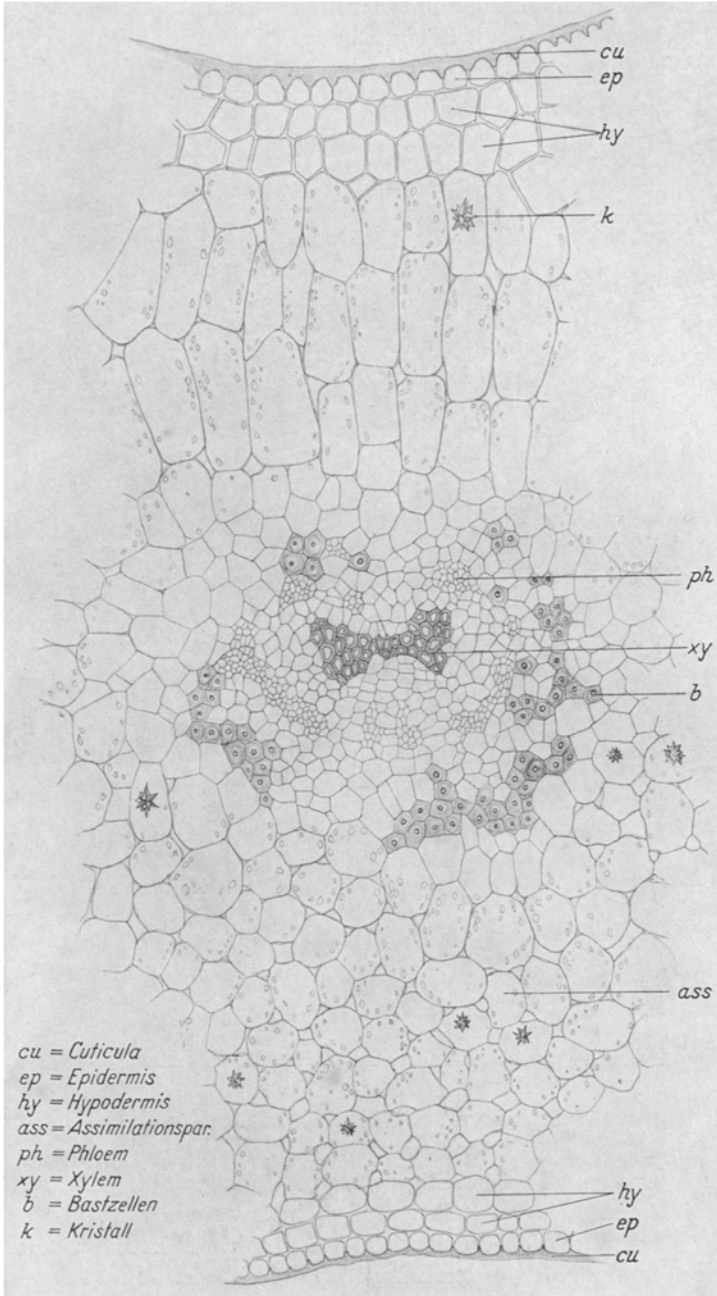


Abb. 8. *Hoya carnosa*. Blattquerschnitt (mit De Saussure-Effekt)

An dieser Stelle sind auch diejenigen Pflanzenarten zu erwähnen, die nach BORGSTRÖM (1934, 1938) ihren diurnalen Säurestoffwechsel nicht auf der Basis von l-Äpfelsäure, sondern von d-Isocitronensäure ausführen (vgl. NUERNBERGK 1957, S. 210). Bei einigen Vertretern dieser

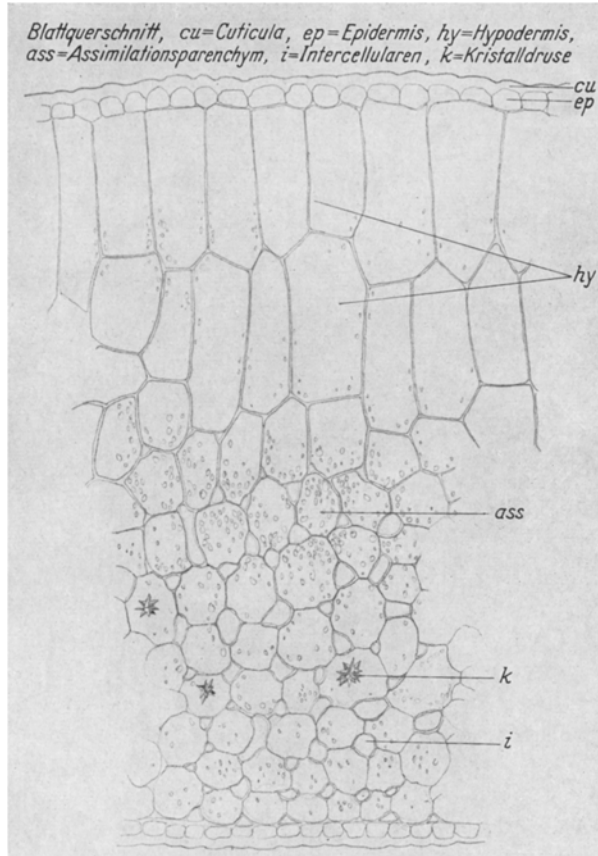


Abb. 9. *Hoya bella*. Blattquerschnitt (ohne De Saussure-Effekt)

physiologischen Gruppe, wie *Sedum dendroideum*, *S. maroccanum*, *Kleinia amaniensis*, *K. anteuophorbium* und *K. articulata* prüfte ich den CO₂-Stoffwechsel, doch war keinerlei Kohlendioxydspeicherung im Dunkeln zu beobachten. Quantitativ scheint eine etwaige CO₂-Speicherung in Form von d-Isocitronensäure nur von untergeordneter Bedeutung für den CO₂-Gesamtstoffwechsel zu sein. Das ergibt sich auch aus den Versuchen von VICKERY (1959). Ob *Aloe arborescens*, welche nach BORGSTRÖM (1934 b) viel Citrat enthält und trotzdem stark speichert (NUERNBERGK 1955 a), eine Ausnahme bildet, bleibe vorerst dahingestellt.

Tabelle I
Das Vorkommen des De Saussure-Effektes

Pflanzenarten mit nächtlicher CO ₂ -Speicherung	Pflanzenarten ohne nächtliche CO ₂ -Speicherung
<i>Asclepiadaceae</i>	
Hoya carnosa	Hoya bella
Stapelia variegata	
<i>Bromeliaceae</i>	
Billbergia nutans	Aechmea
Neoregelia ampullacea	
Nidularium mayendorffii	
<i>Cactaceae</i>	
Echinopsis eyriesii var.	Peireskia aculeata
Mamillaria rhodantha	
Phyllocactus pfersdorffii	
Zygocactus truncatus	
<i>Compositae</i>	
	Kleinia amaniensis
	Kleinia anteuphorbium
	Kleinia articulata
<i>Crassulaceae</i>	
Bryophyllum crenatum	
Bryophyllum	
crenatum × daigremontianum	
Bryophyllum daigremontianum	
Bryophyllum tubiflorum	
Echeveria kircheriana	
Kalanchoe blossfeldiana	Kalanchoe blossfeldiana
(Kurztagblätter)	(Langtagblätter)
Kalanchoe welwitschii	Sedum dendroideum
Sempervivum tectorum	
<i>Euphorbiaceae</i>	
Euphorbia grandidens	Euphorbia pulcherrima
	Euphorbia splendens
<i>Liliaceae</i>	
Aloe arborescens	
Aloe aristata	
Gasteria verrucosa	
Sansevieria trifasciata	
<i>Mesembryanthemaceae</i>	
Bergeranthus multiceps z. T.	Bergeranthus multiceps z. T.
Faucaria hybrida (Faucaria	Gibbaeum shandii
coronata × F. armstrongii)	Glottiphyllum herrei
	Oscularia deltoides
<i>Orchidaceae</i>	
Cattleya labiata var.	Cymbidium lowianum
Epidendrum ellipticum	Coelogyne cristata
Epidendrum schomburgkii	Paphiopedilum insigne
Encyclia atropurpurea	Thunia marshalliana
Schomburgkia crispa	

Tabelle I (Fortsetzung)

Pflanzenarten mit nächtlicher CO ₂ -Speicherung	Pflanzenarten ohne nächtliche CO ₂ -Speicherung
<i>Verschiedene Familien</i>	
	Asplenium nidus Avena sativa Begonia hybrida „Gloire de Lorraine“ Brassica oleracea var. gongyloides Coleus hybridus Columnea Cucumis sativus Drosera binata Eucalyptus globulus Fragaria Lactuca sativa Peperomia Nicotiana tabacum Peperomia Primula obconica Saxifraga sarmentosa Sinningia hybrida Zebrina pendula

Eine Übersicht über das Vorkommen des De Saussure-Effektes bei den bisher von mir mit dem URAS untersuchten Pflanzenarten gibt Tabelle I.

Fassen wir noch einmal das in diesem Abschnitt Gesagte zusammen, so ergibt sich, daß zwar eine gewisse Succulenz der assimilierenden Organe Voraussetzung für eine nächtliche CO₂-Speicherung ist, im übrigen aber nicht notwendigerweise zu einer Speicherung führen muß. Hier dürfte nun die dritte Bedingung, eine unterschiedliche Permeabilität des Cytoplasmas samt seiner Grenzflächen für CO₂ bei Licht und Dunkelheit mit ihrer Wirkung einsetzen.

Zu 3. Bei Succulenten ist der Weg für das Kohlendioxyd zwischen den Chloroplasten, Wasser speichernden Zellen und Interzellularen besonders groß. Das CO₂ muß erheblich mehr Plasmaschichten bzw. -grenzflächen im Verlaufe des CO₂-Stoffwechsels passieren als bei nicht succulenten Blättern. Daher können die vom Licht verursachten Permeabilitätsänderungen des Plasmas und seiner Grenzflächen den Prozeß der Kohlendioxydaufnahme und -abgabe stark beeinflussen.

Einen starken Ausdruck finden diese Permeabilitätsänderungen bei plötzlichen Übergängen von Licht zu Dunkelheit und umgekehrt. Es treten dann charakteristische Sprünge in den CO₂-Stoffwechselkurven auf, die ich seinerzeit (1955 b, S. 74 ff., S. 83) schon beschrieben und mit den Befunden anderer Autoren verglichen habe (1955 b, S. 86).

Parallelen zu diesen Erscheinungen findet man bei den Lichtwachstumsreaktionen der Blätter und anderen reizphysiologischen Vorgängen (s. NUERNBERGK 1955 b, S. 86 ff., 1957, S. 218 ff.). Besonders bei den

Variationsbewegungen dürften die durch Licht/Dunkelwechsel induzierten Permeabilitätsänderungen im Gewebe der mit dicken Parenchymwülsten ausgestatteten Blattgelenke zur Entstehung dieser Bewegungen beitragen.

Wenn sich im übrigen der diurnale CO_2 -Stoffwechsel in mit großen Vacuolen versehenen Blattorganen besonders stark manifestiert, so ist das vielleicht ein weiterer Hinweis für die Bedeutung der Weglänge, die das Kohlendioxyd in succulenten Blattorganen bis zu den Orten seiner chemischen Umwandlung zurückzulegen hat. Verdunkelungsversuche mit einzelnen Blattpaaren ergaben nämlich bei *Bryophyllum daigremontianum*, daß an der Periodizität des CO_2 -Stoffwechsels weit überwiegend die unteren Blattpaare beteiligt sind (Abb. 12). Die Abschirmung dieser Blätter vor Licht mit schwarzem Papier führt zu einer starken Verkleinerung der Ausschläge der CO_2 -Stoffwechselkurven. Diese Feststellung stimmt ganz mit der Hauptbeteiligung der älteren Blätter am CAM überein. Möglich wäre es freilich auch, daß die jüngeren Blätter nur deshalb mangelhaft reagieren, weil sie nur kleine Vacuolen besitzen und deshalb nicht genügend Malat speichern können.

Die Tatsache, daß vor allem bei manchen *Mesembryanthemaceae* trotz Blattsucculenz kein De Saussure-Effekt zu beobachten ist, steht m. E. mit der von mir angenommenen Bedeutung des Permeabilitätsfaktors für das Zustandekommen dieses Effektes nicht in Widerspruch. So gibt es ja auch nahe verwandte Pflanzenarten mit Blattgelenken, von denen einige nyctinastische Bewegungen ausführen, andere aber nicht (HANSGIRG 1890; vgl. auch GOEBEL 1924). Auch reagieren lange nicht alle Blätter so empfindlich auf Licht und Dunkelheit wie diejenigen von *Mimosa pudica* oder *Phaseolus*. In allen diesen Fällen dürfte eine sehr unterschiedliche Empfindlichkeit der Permeabilität der betreffenden Zellen gegenüber dem Wechsel von Licht und Dunkelheit vorliegen, und bei dem periodischen CO_2 -Stoffwechsel braucht daher grundsätzlich nicht daran gedacht zu werden, daß dessen Chemismus in dem einen Falle wohl, in dem anderen aber nicht auf die Bildung und Speicherung größerer Malatmengen eingerichtet ist.

III. Der Einfluß des endogenen 24 h-Rhythmus auf die Gestalt der CO_2 -Stoffwechselkurven

Die Parallelität zwischen dem periodischen CO_2 -Stoffwechsel und dem Ablauf der Variationsbewegungen der Blätter bezieht sich auch auf die endogenen Komponenten, denen alle diese Vorgänge neben der autonomen Steuerung durch den Licht/Dunkelwechsel unterliegen. So entspricht den in der Regel im 24 h-Rhythmus bei Dauerlicht sich abspielenden Blattbewegungen ein gleicher Rhythmus der CO_2 -Aufnahme und -Abgabe bei den Kohlendioxyd speichernden Pflanzenarten.

Früher glaubte ich (1957, S. 213, 223), daß zwischen dem Rhythmus des Kohlendioxyd-Stoffwechsels im Dauerlicht als spezifischer Erscheinung und der Fähigkeit zur nächtlichen CO₂-Fixierung zu unterscheiden und z. B. bei der Kohlendioxyd-Speicherung der Orchideen keine endogene Komponente vorhanden sei. Nach neueren Untersuchungen trifft dies aber nicht zu. *Alle* von mir untersuchten Pflanzenarten einschließlich der *Orchidaceae* weisen bei Dauerlicht einen endogenen 24 h-CO₂-Stoffwechsel-Rhythmus auf, *sofern* sie den De Saussure-Effekt zeigen. Der Rhythmus ist zwar je nach der Species unterschiedlich und teilweise nur schwach ausgeprägt, doch ist er *immer* vorhanden. RANSON-THOMAS (1960) haben diesen interessanten Aspekt der Erforschung des „Crasulaceen-Stoffwechsels“ nicht berücksichtigt, da die von ihnen zitierten Autoren sich hiermit nicht abgegeben haben. Nur WILKINS (1959, 1960) beschreibt einen Atmungsrythmus, der in gewisser Hinsicht mit dem von mir aufgefundenen Rhythmus zu vergleichen ist (s. S. 50).

Schon 1955 (NUERNBERG 1955 b, S. 76) und 1957 (S. 216) trachtete ich danach, experimentell den 24 h-Rhythmus zu verändern. Hierzu wurden die Versuche mit dem 36 h-Rhythmus unternommen, da hierfür eine geeignete Schaltuhr zur Verfügung stand. Am meisten bemerkenswert war bei diesen Experimenten, daß sehr lange, d. h. mindestens 1—1½ Jahre lang im 36 h-Rhythmus kultivierte Pflanzen von *Bryophyllum daigremontianum* den De Saussure-Effekt nicht mehr zeigen, sondern ebenso wie normale Pflanzen *ohne* diurnalen Rhythmus bei Licht CO₂ aufnehmen und bei Dunkelheit CO₂ abgeben (vgl. das oben Gesagte und S. 46). Es war also nicht möglich, einen regelrechten 36 h-Rhythmus des CO₂-Stoffwechsels zu erzielen.

Später wurden mit Hilfe der 36 h-Schaltuhr verschiedene weitere Licht/Dunkelwechsel-Versuche in ihrer Wirkung auf den CO₂-Stoffwechsel von *Bryophyllum daigremontianum* untersucht, von denen einer auf S. 56 noch genauer beschrieben werden wird. Am interessantesten war das Resultat eines Versuches mit einem Licht/Dunkelwechsel von 9:9:9:9 h, der vom 23. 9.—9. 10. 58 lief. Es wurden für ihn Bryophyllen gebraucht, die vorher über 1 Jahr lang im 36 h-Rhythmus kultiviert worden waren. Die Beleuchtungsstärke betrug 36 000 lx, der Luftdurchsatz 160—170 l/h und die Temperatur 23—26° C.

Die Versuchspflanzen begannen sofort einen auffälligen Rhythmus ihres CO₂-Stoffwechsels zu zeigen (s. Abb. 10). Bei Lichtbeginn war zunächst ein großer, zunehmender CO₂-„Aufnahmebogen“ der Kurve, dann 5 h nach Lichtanfang ein umgekehrter CO₂-„Abnahmebogen“ zu beobachten. Bei Beginn der Dunkelperiode war eine schwache „Zacke“ in der Kurve zu sehen, verbunden mit CO₂-Aufnahme. In den ersten 2 Doppelperioden = 2 × 9:9 h fand während der Dunkelperiode überwiegend CO₂-Abgabe statt. Nach und nach hebt sich aber die Kurve in der

Dunkelperiode, und von Dunkelperiode 5 an ist im Dunkeln fast nur noch CO_2 -Aufnahme vorhanden. In der folgenden Doppelperiode ist aber wieder Abnahme der CO_2 -Aufnahme während der Dunkelperiode zu beobachten, dann wieder eine Zunahme derselben. In der 8.—9. Doppelperiode sieht man im Dunkeln eine starke CO_2 -Aufnahme, ebenso in der 13., 17. und 21. Doppelperiode.

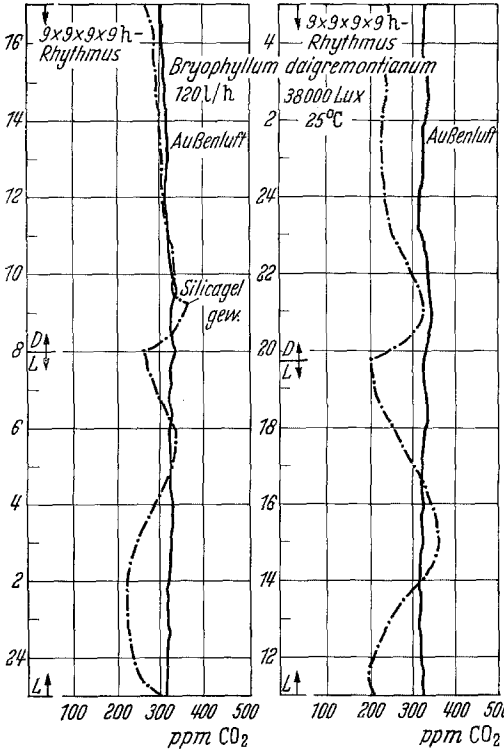


Abb. 10. CO_2 -Stoffwechsel von 36 h-Pflanzen von *Bryophyllum daigremontianum* im $9 \times 9 \times 9 \times 9$ h Licht/Dunkelrhythmus. Links um 9 h Silicagel gewechselt. Ordinatens = Uhrzeit

Dieser Versuch stimmt in seinem Ergebnis gut mit dem auf S. 56 noch zu beschreibenden Experiment, das zu einer anderen Jahreszeit ausgeführt wurde, überein. Im übrigen zeigen auch die beiden Abb. 5 und 6 aus meiner Arbeit von 1957, ein Maximum der CO_2 -Aufnahme in den frühen Morgenstunden, niemals aber in den Mittagsstunden.

Meines Erachtens ist mit diesen Ergebnissen genügend erwiesen, daß in den Bryophyten ein latenter 24 h-Rhythmus vorhanden ist, der auch durch sehr unterschiedliche Licht/Dunkel-Wechsel nicht beseitigt werden kann.

Unter geeigneten Bedingungen (s. unten) ist es praktisch nicht möglich, diesen 24 h-Rhythmus zum Verschwinden zu bringen. Anhaltspunkte darüber, wie bzw. ob überhaupt seine tägliche Regulierung

Es ergibt sich also, daß dem $9 \times 9 \times 9 \times 9$ Licht-Dunkelrhythmus ein 24 h-Rhythmus überlagert ist.

Fällt die 9:9 h-Periode so, daß von 20—5 h oder von 2—11 h Dunkelheit herrscht, so ist die CO_2 -Aufnahme während dieser Zeit (De Saussure-Effekt) maximal.

Fällt aber die Dunkelperiode in die Zeit von 8 bis 17 h, so ist die CO_2 -Aufnahme im Dunkeln minimal bzw. es ist eine CO_2 -Abgabe vorhanden. Die 2 gegenübergestellten 9:9 h-Kurven der Abb. 10, in der die Dunkelheit einmal in die Zeit von 8—17 h, das andere Mal in die Zeit von 20—5 h fällt, geben den Unterschied im Verlauf der Kurven deutlich wieder.

erfolgt, kann ich aus meinen bisherigen Experimenten nicht ziehen. In großen Zügen dürfte er ontogenetisch festgelegt sein wie ja auch eine Uhr für einen 24stündigen Tagesablauf eingerichtet ist, doch schließt dieses nicht die Notwendigkeit aus, daß von Zeit zu Zeit eine Regulierung auf den täglichen Tag- und Nachtwechsel erfolgen muß. Dagegen hat die Annahme BÜNNINGs (1959, 1960) manche Wahrscheinlichkeit für sich, daß der 24stündige CO₂-Stoffwechsel-Rhythmus irgendwie mit dem Rot/IR-Pigmentsystem gekoppelt ist.

In früheren Experimenten mit Dauerlicht konnte ich bei verschiedenen Pflanzenarten, vor allem *Bryophyllum daigremontianum*, stets wieder feststellen, daß der Rhythmus verhältnismäßig schnell abklingt, wenn zur Beleuchtung starkes Fluoreszenzlicht mit viel Blauanteil benutzt wurde. Wurden z. B. Bryophyllen mit 20 000 spez. lx = $\sim 6000 \mu\text{W}/\text{cm}^2$ (s. NUERNBERGK 1955 b, S. 68) oder noch intensiverem Dauerlicht von Philips-HPL-Lampen bestrahlt, so flachten sich die Amplituden der CO₂-Stoffwechselkurven bald bis zu ihrem völligen Verschwinden ab. Ähnlich war bei *Kalanchoe welwitschii* nach 3wöchentlichem Dauerlicht mit 35 000 lx HPL-Licht kein Rhythmus mehr zu erkennen. Betrug dagegen die Intensität des Dauerlichtes nur 5000 lx spez. lx = $\sim 15 000 \mu\text{W}/\text{cm}^2$, so war der CO₂-Stoffwechsel-Rhythmus bei *Bryophyllum* ohne merkliche Abschwächung viele Wochen lang zu beobachten.

Benutzte ich nun aber Natrium-Dampflicht (etwa $1000 \mu\text{W}/\text{cm}^2$), das nur sehr wenig Blau enthält, und zu 85 % die Wellenlängen 589/950 nm emittiert, so konnte ich den Rhythmus noch nach 2—3 Monaten Dauerlicht nicht zum Verschwinden bringen, vielmehr lief er mit konstanter Stärke weiter.

Die Rot absorbierende Pigmentform scheint also den Rhythmus zu begünstigen, die IR und Blau absorbierende Form ihn dagegen zu hemmen, was mit dem Wirkungsspektrum der „Hochenergiereaktion“ (vgl. MOHR 1959) übereinstimmt.

Auch bei den Variationsbewegungen dürfte eine schwächere Blaustrahlung fördernd auf die Aufrechterhaltung des endogenen Rhythmus einwirken. So verwendeten BÜNNING-SCHÖNE-SCHNEIDERHÖHN (1957) als Dauerlichtquelle bei ihren Versuchen mit *Phaseolus*-Blättern nur eine 40 W-Tageslicht-Leuchtstofflampe, die 1 m über den Pflanzen angebracht war (vgl. BÜNNING 1956 b). Hiermit dürften am Standort der Pflanzen nur etwa 150—200 lx erreicht werden, und doch zeigt Abb. 4 a der beiden Autoren, daß die Blattbewegungen nach 5—6 Tagen noch unvermindert fortgehen. Die Befunde von BÜNNING-LÖRCHER (1957), nach denen hellrotes Licht (etwa 610—690 nm) die Dauer der endogenen periodischen Variationsbewegungen verlängert und die Periodenlänge besonders beeinflusst, bieten ebenfalls eine Parallele zu dem oben

geschilderten Verhalten des De Saussure-Effekts (=CAM) in verschiedenfarbigem Licht. Die beiden Autoren glauben, daß auch hier die Regulierung durch Mitwirkung der Rot/IR-Pigmentsysteme zustande kommt. In unserem Falle kann man sich die Verhältnisse allerdings auch so gelagert vorstellen, daß die endogene plasmatische Permeabilitätskomponente durch kurzwellige Strahlung analog zum Phototropismus stark gestört bzw. unterdrückt wird, während langwelliges Licht sie mehr oder weniger unbeeinflusst läßt.

Während bei den Variationsbewegungen, wenn diese nach längerer Versuchsdauer im Dauerdunkel nachlassen, eine „Ankurbelung“ der endogenen 24 h-Periode durch vorübergehend im 24 h-Rhythmus gegebene Lichtimpulse, z. B. 1 h Licht auf 23 h Dunkelheit, zu einem längeren Andauern der periodischen Bewegungen führt, erreicht man mit dem spiegelbildlichen Modus bei den endogenen CO₂-Stoffwechselrhythmen von *Bryophyllum daigremontianum* nicht den gleichen Erfolg. Hier wird vielmehr, wenn man z. B. das Dauerlicht in 24-stündigem Abstand durch 1 h Dunkelheit unterbricht, d. h. auf 23 h Licht 1 h Dunkelheit gibt, nicht etwa die Gesamtdauer des endogenen 24 h-Rhythmus verlängert, sondern der sonst übliche Ablauf dieses Rhythmus verändert: während der einstündigen Dunkelperiode tritt ein kurzzeitiges Unterschreiten des Kompensationspunktes ein, dem ein langsamer Anstieg der Photosynthesekurve bis zur nächsten Lichtunterbrechung folgt. Diese Erscheinung beobachtet man sogar bei Na-Dampfbeleuchtung (Abb. 11), die besonders geeignet für die Aufrechterhaltung des endogenen Rhythmus ist (s. oben).

Vielleicht induziert die Unterbrechung der Lichtzufuhr eine Störung der sonst im Dauerlicht sich rhythmisch abspielenden Permeabilitätsänderungen. Im übrigen kann man dieses Versuchsergebnis mit einer anderen Erscheinung in Parallele bringen, die sich auf den CO₂-Stoffwechsel der im 36 h-Licht/Dunkelwechsel (z. B. 20:16 h) aufgewachsenen Bryophyten bezieht. Diese Bryophyten, welche sich wie normale Pflanzen verhalten und im Dunkeln keine oder fast keine CO₂ mehr speichern (s. NUERNBERGK 1957, S. 216, 217), zeigen nämlich beim plötzlichen Übergang von (Kunst-)Licht zu Dunkel und umgekehrt auch nicht mehr die charakteristischen, auf S. 41 erwähnten Kurvenausschläge, die sonst für alle CO₂-speichernden Pflanzen typisch sind, wenn diese im Laboratorium mit Kunstlicht behandelt werden (vgl. NUERNBERGK 1955a, S. 395 und 1955b, S. 74 ff.). Bei den 1957 (Abb. 5 und 6) wiedergegebenen Kurven, wo der CO₂-Stoffwechsel von 36 h-Bryophyten bei einem Licht/Dunkel-Wechsel von 12:24 h bzw. 24:12 h beschrieben wurde, sind zwar bei den Licht/Dunkel-Übergängen und vice versa noch kleine Kurvensprünge vorhanden, doch befanden sich die Versuchspflanzen erst etwas über 1 Jahr im 36 h-Rhythmus. Dagegen zeigt eine vom

8. 8. 57 datierte Kurve für einen Licht/Dunkel-Rhythmus von 20:16 h keinerlei Kurvensprünge mehr. Seit den erwähnten älteren Kurven waren die Bryophyllen aber inzwischen 18 Monate länger im 36 h-Rhythmus kultiviert worden.

Meines Erachtens kann bei derartigen Bryophyllen das CO₂-Speicherungssystem praktisch nicht mehr in Aktion treten, weil die starke Störung des endogenen Rhythmus-Systems durch die aufgezwungene 36 h-Periode den unterschiedlichen Einfluß von Licht und Dunkelheit auf die Permeabilität der betreffenden Speicherzellen mehr oder weniger unterdrückt hat. Die Permeabilität dürfte sich daher sowohl im Licht als auch im Dunkeln nicht oder kaum ändern. Allerdings ergibt ein Licht/Dunkel-Wechsel im 9:9:9:9 h-Rhythmus, wie wir gesehen haben (S. 43), wiederum sehr wohl rhythmische CO₂-Stoffwechselkurven, die auch mit „Kurvensprüngen“ verbunden sind. Dieses Verhalten erinnert an die eigenartige Reaktionsweise von Tomatenblättern, wo nach den Angaben von BONDE (1955) und HILLMAN (1956) Cyclen von 4:4 h, 12:12 h und 16 bis 20:8—4 h keinerlei Chlorophyllschäden hervorrufen, dagegen die Cyclen 8:4 h, 11:4 h, 14:4 h und bei konstanter Temperatur auch der Cyclus 6:6 h chlorophyllschädigend wirken.

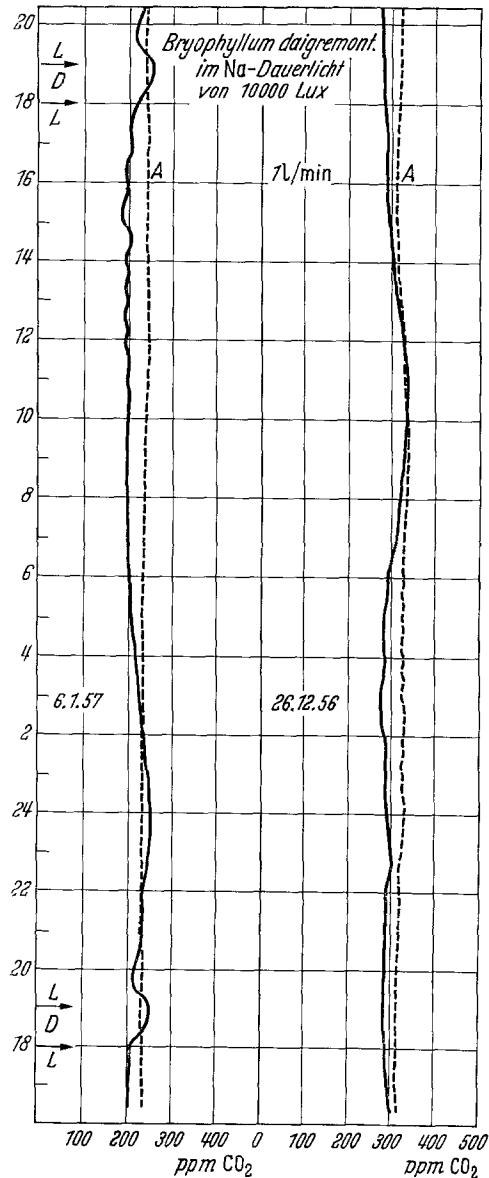


Abb. 11. CO₂-Stoffwechsel von *Bryophyllum daigremontianum* im Natriumdampf-Dauerlicht (etwa 2370 μ W/cm²) bei einstündiger Unterbrechung der Beleuchtung. Ordinate = Uhrzeit

Neben dem endogenen 24 h-Rhythmus „normaler“ Pflanzen weist *Bryophyllum* noch einen endogenen Jahresrhythmus auf (vgl. BÜNNING 1956a und OVERBECK 1957). Dieser äußert sich in einer jahreszeitlich wechselnden Speicherfähigkeit für Kohlendioxyd und einem damit

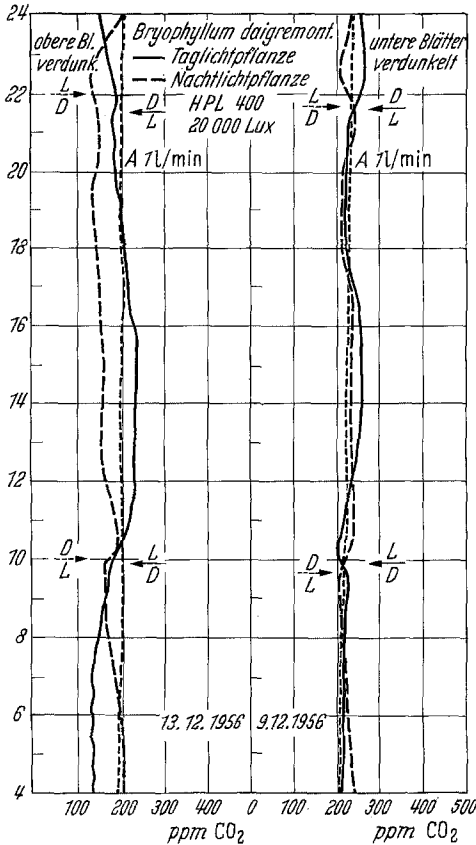


Abb. 12. CO_2 -Stoffwechselkurven von *Bryophyllum daigremontianum* im normalen und spiegelbildlichen Licht/Dunkelrhythmus im Dezember (13. 12. 56) und mit partieller Verdunklung der Blätter.
Ordinate = Uhrzeit

variierenden Vermögen zur schnelleren oder langsameren Umstellung des Rhythmus auf andere Licht/Dunkelperioden. Nach den von mir (1955b, S. 79ff.) beschriebenen CO_2 -Stoffwechselkurven ist die Speicherfähigkeit im Frühjahr — genauer von etwa Dezember bis April — geringer als im Sommer (ab Mitte Mai) und Herbst, obwohl die natürlichen Strahlungsintensitäten im Frühjahr höher als im Herbst sind. Eine Analogie zu dieser Erscheinung bildet das Reaktionsvermögen der *Avena*-Koleoptile auf Wuchsstoff, das ebenfalls von November bis April verringert ist.

Die eben erwähnte, durch die starke endogene Komponente bedingte Variabilität in der Umstellung auf andere Beleuchtungsrhythmen ist aus folgenden Versuchsergebnissen ersichtlich: Bestrahlt man *Bryophyllum*-Pflanzen im Sommer oder Herbst von 18—8 h und läßt sie von

8—18 h im Dunkeln, so paßt sich die CO_2 -Stoffwechselkurve schnell an die veränderten Lichtzeiten an (Abb. 12; vgl. auch NUERNBERGK 1955a). Macht man den gleichen Versuch im zeitigen Frühjahr, so dauert es mehrere Wochen (~ 5), bis die Stoffwechselkurven einigermaßen spiegelbildlich gegenüber denjenigen verlaufen, welche die Pflanzen im Licht/Dunkelwechsel von 8—18 h/18—8 h machen (Abb. 13). Die Umstellung ist jetzt ferner nicht ganz vollständig und die CO_2 -Abgabe in der Lichtperiode von 18—8 h weniger stark als bei Pflanzen im normalen Rhythmus. Meist

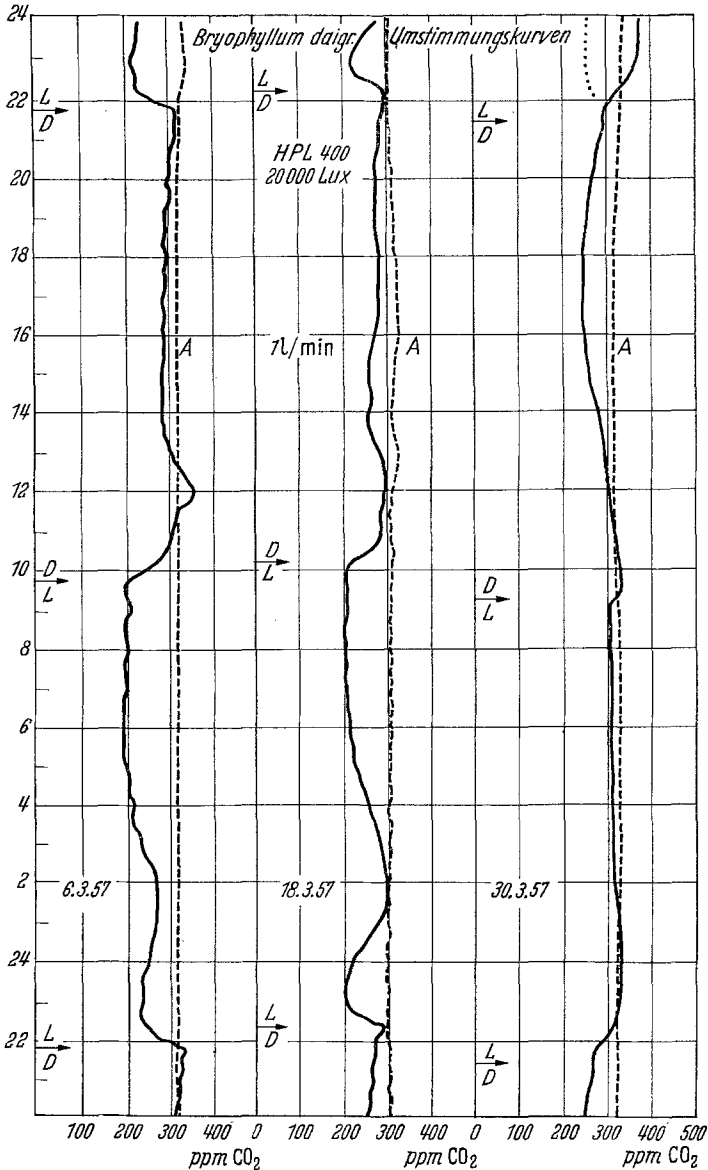


Abb. 13. CO₂-Stoffwechselkurven von *Bryophyllum daigremontianum* während der Umstimmung auf den umgekehrten Licht/Dunkelrhythmus 22—10/10—22 h im März (6. 3. bis 30. 3. 57). Ordinate = Uhrzeit

zeigen sie, besonders die im Frühjahr auf Nachtbestrahlung umgestimmten Bryophyten, bei anschließender Dauerbeleuchtung mit starkem Fluoreszenzlicht (HPL-Lampen) keinen endogenen Rhythmus mehr, sondern nehmen gleichmäßig konstant CO₂ auf. Sie ähneln damit weit-

gehend den im 36 h-Rhythmus aufgezogenen Pflanzen ohne Rhythmus im Dauerlicht (S. 46, 47).

Interessant ist es, die in diesem Abschnitt gegebene Beschreibung des endogenen CO₂-Stoffwechsel-Rhythmus intakter Bryophyten mit dem von WILKINS (1959, 1960) beobachteten Atmungsrythmus einzelner Blätter und sogar von Blattgewebe bei *Bryophyllum fedtschenkoi* zu vergleichen. Infolge des unterschiedlichen Versuchsmaterials treten neben manchen Analogien auch verschiedene Differenzen in den beiderseitigen Ergebnissen auf. Zwar läßt sich in meinen CO₂-Stoffwechselkurven während der Atmungsperiode auch der 24 h-Rhythmus nachweisen (S. 62), doch ist er in den Versuchen von WILKINS mehr prononciert. Allerdings mußte er dafür seine Versuchsobjekte in CO₂-freie Luft bringen, denn in Normalluft war der Atmungsrythmus in seiner Meßanordnung nur schwach ausgeprägt. Außerdem hatte er die größten, allerdings schon nach wenigen Tagen sich abschwächenden Amplituden im Dauerdunkel, während Dauerlicht den Rhythmus zum Erlöschen brachte. Mit meinen Ergebnissen beim integralen CO₂-Stoffwechselrythmus intakter Pflanzen stimmen diese Daten wenig überein. Andererseits konnte aber WILKINS den Atmungsrythmus schon bei Blattgewebe von nur 1 cm² Fläche nachweisen, was meinen Vorstellungen über die Bedeutung der Permeabilität des Zellgewebes für die Entstehung des CO₂-Stoffwechselrythmus eine Stütze gibt.

WILKINS findet für den Atmungsrythmus im Dunkeln meist nur eine Periodenlänge von 22 h, während ich immer nur Perioden von 24 h Dauer beobachtet habe. Schließlich hemmt bei WILKINS rotes Dauerlicht den Rhythmus und blaues fördert ihn, während ich das Umgekehrte gefunden habe. Allerdings benutzt WILKINS niedrigere Strahlungsintensitäten als ich, so daß man daran denken könnte, daß im einen Fall eine Niedrig-, im anderen aber eine Hochenergiereaktion beobachtet worden ist.

Vielleicht ist die von WILKINS beschriebene Form des Atmungsrythmus latent auch in meinen CO₂-Stoffwechselrythmen enthalten, nur tritt er bei meiner Versuchsmethodik nicht hervor und wird durch die viel bedeutendere rhythmische CO₂-Aufnahme meiner *Bryophyllum*-Pflanzen verdeckt. Man kann das der von WILKINS (1959, Fig. 5C) gegebene Kurve für Normalluft entnehmen, wo das Versuchsobjekt zur „üblichen“ Zeit (21—4 h) CO₂ aufnimmt. Zu der gleichen Zeit weisen WILKINS Kurven 1959, Fig. 5A, B; 1960, Fig. 2 in CO₂-freier Luft ein Minimum der Atmung, d. h. CO₂-Abgabe auf.

IV. CO₂-Stoffwechsel und Blühzustand

Während nach den von RANSON-THOMAS (1960) zitierten Autoren der CAM einen Einfluß auf die Blütenbildung ausübt bzw. durch diese beeinflusst wird, hatte ich bereits 1957 (S. 228) bei *Kalanchoe blossfeldiana*

zeigen können, daß zwischen CO₂-Stoffwechsel und generativer Phase keine direkten Beziehungen bestehen. Neuere Beobachtungen an *Bryophyllum daigremontianum* bestätigen dies. Ende 1958 konnten 2 blühende 24 h-Pflanzen mit dem URAS untersucht werden. Eine dieser Pflanzen atmete bei der Registrierung ihres CO₂-Stoffwechsels ständig (Kurven vom 27. 11.—2. 12. 58). Das andere Exemplar mit noch nicht erblühten Knospen zeigte in seinen Kurven vom 11. 12.—15. 12. dagegen den typischen De Saussure-Effekt. Diese Pflanze wurde an der Wurzel abgeschnitten. Trotzdem veränderte sie ihren Rhythmus überhaupt nicht,

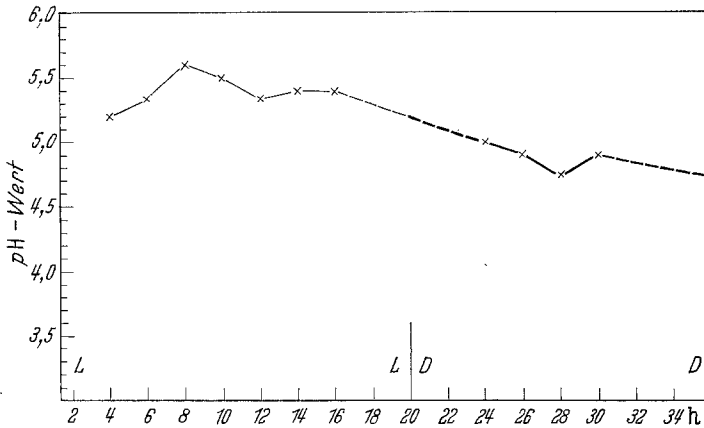


Abb. 14. Verlauf des pH-Wertes des Zellsaftes von adaptierten 36 h-Pflanzen von *Bryophyllum daigremontianum* im 20—16 h Licht/Dunkelrhythmus

nur nach 3 Tagen wird die nächtliche CO₂-Aufnahme etwas schwächer (Kurven vom 15.—20. 12. 58). Aus diesen Versuchen ist zu ersehen, daß auch das Blühen von *Bryophyllum* mit dessen CO₂-Stoffwechsel nichts zu tun hat.

V. Beobachtungen über den Verlauf des pH-Wertes des Zellsaftes von Succulentenblättern

Während man anatomisch kaum unterscheiden kann, ob ein Blatt zur CO₂-Speicherung mittels Malates in der Lage ist, läßt eine 24stündige Beobachtung des pH-Wertes des Zellsaftes dieses eher zu. Die Abb. 14 bis 16 geben derartige Messungen wieder, bei denen der pH-Wert geringer Mengen ausgepreßten Zellsaftes elektrometrisch bestimmt wurde. Soweit URAS-Kurven für die betreffenden Pflanzenarten vorliegen, ist eine befriedigende Parallelität zwischen den Ergebnissen beider Methoden vorhanden. Ich erwähne z. B. die Kurve für *Hoya carnososa*, die im Unterschied zur Kurve von *Hoya bella* starke Schwankungen im diurnalen Säurewert erkennen läßt, was mit dem Vermögen zur CO₂-Speicherung übereinstimmt. Analog weist der pH-Wert des Zellsaftes bei adaptierten

36 h-Pflanzen von *Bryophyllum daigremontianum* nur geringe Schwankungen auf, was mit ihrem Verhalten bei der URAS-Analyse übereinstimmt (s. S. 56).

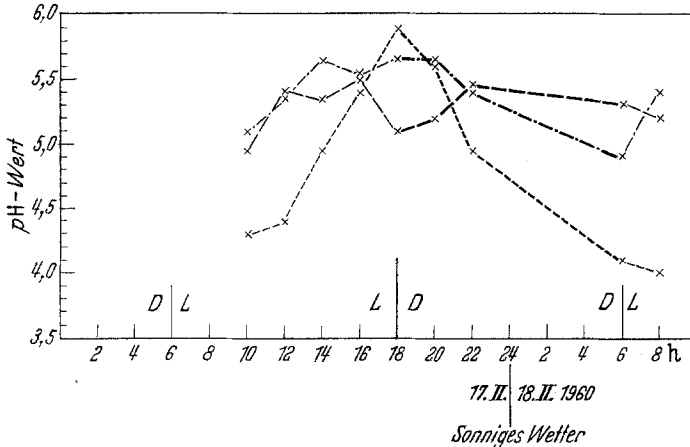


Abb. 15. Verlauf des pH-Wertes des Zellsaftes von *Oscularia* (ohne De Saussure-Effekt), *Hoya carnosa* (mit De Saussure-Effekt) und *Hoya bella* (ohne De Saussure-Effekt). Gewächshausversuch. ——— *Oscularia* (ohne CO₂-Speicherung); - - - - *Hoya carnosa* (mit CO₂-Speicherung); - · - · *Hoya bella* (ohne CO₂-Speicherung)

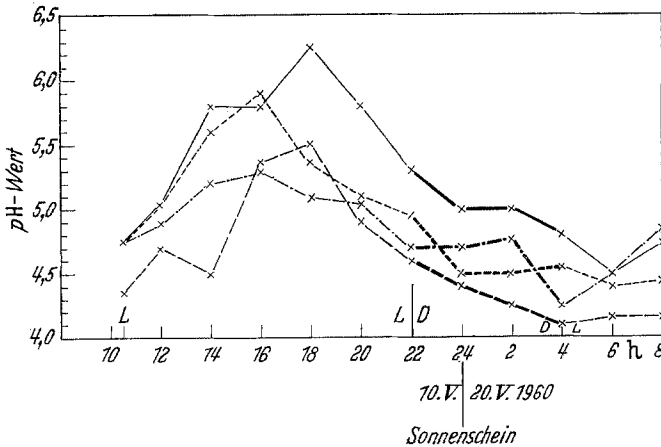


Abb. 16. Verlauf des pH-Wertes des Zellsaftes von *Aloë arborescens* (mit De Saussure-Effekt), *Senecio herreianus*, *Epidendrum ellipticum* (mit De Saussure-Effekt) und *Vanilla*. Gewächshausversuch. ——— *Aloë arborescens*; - - - - *Senecio herreianus*; - · - · *Epidendrum ellipticum*; · · · · *Vanilla aromatica*

Bei 2 pH-Wert-Kurven, nämlich denen von *Senecio herreianus* und *Vanilla aromatica* liegen noch keine URAS-Kurven vor, aus denen man ersehen könnte, ob hier gleichfalls die Parallelität zwischen CO₂-Stoffwechsel und Verlauf des pH-Wertes des Zellsaftes gegeben ist. Von *Vanilla* erwähnten bereits WARBURG (1886) und BENDRAT (1929) eine

Lichtentsäuerung über Tag und eine Ansäuerung während der Nacht. Ich habe verschiedentlich versucht, CO₂-Stoffwechselkurven von *Vanilla* zu erhalten, doch zeigten die Versuchsobjekte jedesmal ein bei vielen Arten im URAS-Versuch häufig zu beobachtendes Verhalten: sie „taten nichts“, d. h. die CO₂-Stoffwechselkurve zeigt nur eine mehr oder weniger konstante, äußerst geringe Atmung an. Man kann dieses Verhalten sehr oft wahrnehmen, ohne daß man den Versuchspflanzen äußerlich ihre Stoffwechselruhe ansehen kann. Bei vielen mehrjährigen Pflanzen, wozu meine Versuchsobjekte ja durchgehend gehören, läßt sich eine längere oder kürzere Ruheperiode postulieren, in der auch der CO₂-Stoffwechsel in gewisser Analogie zur Samenruhe minimal ist. Während dieser Periode ist von Assimilation keine Rede, doch ist auch die Atmung auf ein Minimum reduziert. Äußerlich ist sie, wie erwähnt, nicht zu erkennen.

Die Kurve von *Senecio herreianus* weist einen ausgeprägten Säurerhythmus auf. Das ist auffallend, weil ich bei verschiedenen ebenfalls zu den Compositen gehörenden *Kleinia*-Arten nie einen De Saussure-Effekt beobachten konnte. Vielleicht mögen hier die gleichen Verhältnisse wie bei den auf S. 31 erwähnten *Euphorbia*-Arten vorliegen, wo die dünnblättrigen Species keine CO₂-Speicherung aufweisen. Bei *Kleinia articulata* z. B. ist ebenfalls nur der Stamm verdickt, nicht jedoch sind es die Blätter, während bei *Senecio herreianus* die Blätter hoch succulent sind.

VI. Der absolute Betrag des CO₂-Stoffwechsels von Succulenten

Will man den CO₂-Stoffwechsel der Succulenten unter *normalen* Verhältnissen richtig deuten, so ist die Kenntnis der absoluten Werte ihrer CO₂-Aufnahme und -Abgabe unerläßlich. In der Literatur konnte ich hierüber keine näheren Angaben finden, denn weder der Photosynthese-Band 5 des Handbuchs der Pflanzenphysiologie (1960) noch die von RABINOWITCH (1951, S. 996ff.) gegebenen Tabellen über die maximale Photosynthese höherer Landpflanzen enthalten Succulentennamen.

Aus einer Zahl von *Bryophyllum*-Kurven, wo nach Versuchsabschluß Blattgröße und -trockengewicht bestimmt worden war, ließ sich aber der absolute Betrag der CO₂-Aufnahme und -Abgabe rechnerisch ermitteln. Es seien hier einige Daten für die *maximale* Aufnahme und Abgabe von CO₂ angeführt, die allein von besonderem Interesse sind, weil ja infolge der eigenartigen Gestalt der Stoffwechselkurven alle Werte vom Maximum bis zu 0 vertreten sein können.

Bryophyllum crenatum. Kurve vom 9. 4. 59, 25000 lx, 12:12 h Licht-Dunkelwechsel, 20° C.

Maximale CO₂-Aufnahme gegen Ende der Lichtperiode = 4,42 mg CO₂/h · dm² = 8,23 mg CO₂/h · g Trockengewicht.

Maximale CO₂-Abgabe = 1,6 mg CO₂/h · dm² = 2,99 mg CO₂/h · g Trockengewicht.

Bryophyllum daigremontianum. Kurve vom 25. 4. 59, 25000 lx, 12:12 h Licht/Dunkelwechsel, 20° C.

Maximale CO₂-Aufnahme in der Dunkelperiode = 5,66 mg CO₂/h · dm²
= 7,04 mg CO₂/h · g Trockengewicht.

Maximale CO₂-Abgabe in der Lichtperiode = 1,7 mg CO₂/h · dm²
= 2,11 mg CO₂/h · g Trockengewicht.

Unter besonderen Bedingungen kann die maximale CO₂-Aufnahme von *Bryophyllum daigremontianum* bedeutend höher als der oben angeführte Wert liegen. So wurde in den noch zu besprechenden Versuchen mit CO₂-freier Luft beobachtet, daß nach einem 14 h-Aufenthalt in CO₂-freier Luft während der gleichzeitigen Lichtperiode gegen Ende der darauffolgenden 10 h-Dunkelperiode in Normalluft eine maximale CO₂-Aufnahme von 11,27 mg CO₂/h · dm² = 10,88 mg CO₂/h · g Trockengewicht auftrat (Kurve vom 24./25. 6. 59).

Verglichen mit dem CO₂-Stoffwechsel anderer Pflanzenarten seien folgende Daten erwähnt, die mit meiner URAS-Apparatur, d. h. also unter vergleichbaren Verhältnissen ermittelt worden sind. So beträgt nach VILLWOCK (1959) die CO₂-Aufnahme von Flechtenarten (*Lecanora varia*, *Parmelia furfuracea* und *P. physodes*) bei 20000 lx 1,8—2,7 mg CO₂/h · g Trockengewicht. Für Tomaten und Gurken wurde von FEINDT (1960) bei einer maximale Assimilation gewährleistenden Beleuchtungsintensität von 28000—45000 lx und 25—27° C eine reelle Assimilation von 9,77 bzw. 10,18 mg CO₂/h · dm² = 39,73 bzw. 47,05 mg CO₂/h · g Trockengewicht bestimmt. HAMDORF (1959) fand bei ihren ebenfalls mit dem URAS ausgeführten Photosynthesebestimmungen für die apparente Assimilation von *Phaseolus*, Tomate, Kohlrabi und Spinat Raten von 7,95 (Bohne) bis 13,90 mg CO₂/h · dm².

Die Dunkelatmung wurde von FEINDT für Tomaten mit 1,22 und für Gurken mit 1,52 mg CO₂/h · dm² ermittelt.

Der CO₂-Stoffwechsel der Bryophyten verläuft also im Normalfalle bedeutend intensiver als derjenige der Strauchflechten, erreicht aber doch nur etwa die Hälfte desjenigen von Tomaten, Gurken und Kohlrabi und ²/₃ des Stoffwechsels von *Phaseolus*, wenn man ihn auf die Blattfläche bezieht. Andererseits kann aber *Bryophyllum* im Sonderfall eine sehr hohe, der Tomate vollkommen vergleichbare CO₂-Aufnahme vollziehen.

Dieses deutet darauf hin, daß die Stomata bei Blattsucculenten vom Typus *Bryophyllum* keine besondere Bedeutung für den CO₂-Stoffwechsel besitzen (vgl. NUERNBERGK 1957, S. 225 und WILKINS 1959, S. 385).

Auf das Trockengewicht bezogen ist der *Bryophyllum*-CO₂-Stoffwechsel freilich nur klein gegenüber demjenigen der oben genannten Gemüsepflanzen, jedoch erheblich größer als der von Flechten. Die Ursache hierfür liegt zweifellos in dem großen Anteil von nicht assimilierender Substanz (Wassergewebe) bei *Bryophyllum* im Vergleich zu den Blättern von Gurke und Tomate.

Zusammenfassend läßt sich feststellen, daß der CO₂-Stoffwechsel von *Bryophyllum*, auf die Blattfläche bezogen, mit dem entsprechenden Stoffwechsel von Mesophytenblättern durchaus quantitativ vergleichbar ist, wie z. B. Daten von BOYSEN-JENSEN (1932) zeigen, nach denen etwa die Lichtblätter von *Fagus* eine CO₂-Assimilation von 6,6, die Schattenblätter eine solche von 2,4 mg CO₂/h · dm² aufweisen.

VII. Das Verhältnis der CO₂-Aufnahme während der Photo- und Nyctoperiode bei Succulenten, insbesondere *Bryophyllum*

RANSON-THOMAS vertreten in ihrem Bericht noch die These, der Ausgangspunkt für die Bildung der Äpfelsäure im Succulentengewebe seien *vorher* gebildete Hexosen, d. h. die Kohlenhydratbildung wird *vor* die Acidifizierung und nicht *hinter* die Acidifizierung gelegt (meine Hypothese; s. NUERNBERGK 1957).

Die nachfolgenden Angaben bieten m. E. eine kräftige Stütze für meine Ansicht. Was die Versuche hierüber betrifft, sei hinzugefügt, daß die Versuchspflanzen bei der Untersuchung ihres CO₂-Stoffwechsels nach Möglichkeit die günstigsten Bedingungen hierfür vorfinden, d. h. in möglichst natürlichem Zustand untersucht werden. In vielen Fällen kann ich jetzt *Bryophyllum*-Pflanzen 14 Tage und länger in den Versuchsküvetten lassen, ohne daß sich ihre Reaktionseigenschaften nennenswert verändern.

Zunächst habe ich aufs Geratewohl einige Kurven hinsichtlich des Betrages der CO₂-Aufnahme und -Abgabe im Dunkeln und im Hellen analysiert. Die Methode besteht in einer Planimetrierung der Flächen, welche die Kurven oberhalb und unterhalb der Kompensationslinie (CO₂-Gehalt der in die Küvetten tretenden Außenluft) umschreiben. Die gemessenen Quadratzentimeter sind dann ein relatives Maß für die aufgenommenen und abgegebenen CO₂-Mengen, das man aber unschwer auf absolute Werte umrechnen kann, wenn man CO₂-Analysen, wie sie in Abschnitt VI beschrieben wurden, hinzufügt. Hier seien zunächst nur relative Werte angegeben.

CO₂-Stoffwechselkurven von *Bryophyllum daigremontianum* bei 35000 lx, 14:10 h Licht/Dunkelwechsel.

Relative Werte für die CO₂-Aufnahme und -Abgabe, berechnet nach den Flächen der Kurven vom 13. 6.—18. 6. 58.

Datum	Licht		Dunkel	
	CO ₂ -Aufnahme	CO ₂ -Abgabe	CO ₂ -Aufnahme	CO ₂ -Abgabe
13. 6. 58	50,5	—	45,4	—
14. 6. 58	55,4	—	39,5	—
15. 6. 58	38,4	3,3	57,9	—
16. 6. 58	25,0	4,0	41,0	—
17. 6. 58	15,5	3,0	31,0	—
18. 6. 58	44,0	—	42,5	—
	+ 228,8	— 10,3	+ 257,3	—
	— 10,3			
	+ 218,5			

In der Nyctoperiode wurden 257,3 p CO₂ aufgenommen.

In der Photoperiode wurden 218,5 p aufgenommen, obwohl die Photo-

periode 4 h länger als die Nyctoperiode dauerte.

Kurven vom 19. 6. bis 27. 6. 58. Gleiche Bedingungen und Pflanzen wie Tabelle S. 55.

In der Nyctoperiode wurden jetzt 285,4 p CO₂, in der Photoperiode 255,2 p CO₂ aufgenommen.

Die hier oben analysierten Kurven geben keineswegs ein besonders auffallendes Bild der CO₂-Aufnahme im Dunkeln.

Datum	Licht		Dunkel	
	CO ₂ -Aufnahme	CO ₂ -Abgabe	CO ₂ -Aufnahme	CO ₂ -Abgabe
19. 6. 58	37,3	1,2	30,3	—
20. 6. 58	25,0	—	30,8	—
21. 6. 58	33,0	3,3	33,0	—
22. 6. 58	29,0	2,0	29,0	—
23. 6. 58	13,0	5,2	30,0	—
24. 6. 58	39,6	3,1	34,8	—
25. 6. 58	37,1	2,5	36,5	—
26. 6. 58	33,6	0,8	30,5	—
27. 6. 58	25,8	0,1	30,5	—
	+ 273,4	— 18,2	285,4	—
	— 18,2			
	+ 255,2			

Viel bedeutender ist diese z. B. nach der folgenden Tabelle bei den Kurven vom 28. 3. 59, 25. 4. und 26. 4. 59.

Tabelle 2

Datum	Netto-CO ₂ -Aufnahme in der					
	12,5 h-Lichtperiode			11,5 h-Dunkelperiode		
	Relativ p	mg CO ₂ /dm ²	mg CO ₂ /g Trockengewicht	Relativ p	mg CO ₂ /dm ²	mg CO ₂ /g Trockengewicht
28. 3. 59	21,0			58,0		
25. 4. 59	22,3	15,9	19,7	44,8	32,4	40,2
26. 4. 59	21,8	15,7	19,5	54,8	39,4	48,9

Jedenfalls zeigen die mitgeteilten Zahlen, daß in der Regel die nächtliche CO₂-Aufnahme so bedeutend ist, daß die Bildung von Malat aus vorher vorhanden gewesenen Hexosen unmöglich den CO₂-Stoffwechsel von Succulenten allein zu erklären vermag.

Zum Vergleich mit der CO₂-Stoffwechselbilanz der im normalen 24 h-Licht/Dunkelwechsel gehaltenen Bryophyllen folgen nunmehr die entsprechenden Zahlenwerte für die „36 h-Bryophyllen“ (S. 43, 46).

Kurven vom 25. 4.—29. 4. und 12.—15. 5. 58. Drei kleine 36 h-Bryophyllen, 30 000 lx, 20:16 h Licht/Dunkelwechsel 400 l/h Luftdurchsatz, Temperaturen zwischen 15° C (Dunkelperiode) und 24° C (Lichtperiode) schwankend.

Wie man sieht, übertrifft bei diesen 36 h-Bryophyllen die CO₂-Aufnahme am Tage (362,1 p) bedeutend diejenige bei Nacht (65,8 p), d. h.

Tabelle 3

Datum	Licht		Dunkel	
	CO ₂ -Aufnahme	CO ₂ -Abgabe	CO ₂ -Aufnahme	CO ₂ -Abgabe
23. 4. 58	46,4 (T)	0,4	9,4 (N)	2,1
25. 4. 58	36,4 (N)		8,5 (T)	8,3
26. 4. 58	50,3 (T)		23,2 (N)	2,0
28. 4. 58	47,5 (N)		5,8 (T)	8,2
29. 4. 58	48,5 (T)		21,0 (N) : nur 9 h lang	
12./13. 5. 58	61,4 (N)		12,0 (T)	10,0
14. 5. 58	72,0 (T)		21,5 (N)	5,0
	+ 362,5	0,4	+ 101,4	35,6
	- 0,4		- 35,6	
	+ 362,1 p		+ 65,8 p	

die 36 h-Pflanzen haben mehr oder weniger einen „normalen“ CO₂-Stoffwechsel. Trotzdem ist aber analog zu dem auf S. 43 beschriebenen Versuch auch hier ein versteckter endogener 24 h-Rhythmus zu beobachten. Die Angaben (N) und (T) bedeuten nämlich, daß die Lichtperiode während des 20:16 h-Licht/Dunkelwechsels bald in die natürliche Licht- und bald in die natürliche Dunkelperiode fällt. Nun verläuft ja der normale Stoffwechsel eines 24 h-*Bryophyllums* aus dem Gewächshaus z. B. nach den Daten von S. 55, 56 so, daß hauptsächlich CO₂ während der Nacht, nicht aber am Tage aufgenommen wird. Folglich konnte man erwarten, daß, wenn die 16 h-Dunkelperiode in die natürliche Nacht fällt, auch die CO₂-Aufnahme eine größere ist, sofern eben der endogene 24 h-Rhythmus noch vorhanden ist. Dieses ist, wie die kursiv gedruckten Zahlen zeigen, tatsächlich der Fall, denn sie liegen alle höher als die entsprechenden Werte für eine in die natürlichen Tagesstunden fallende Dunkelperiode. Wir haben also auch hier ein schönes Beispiel dafür, daß sich der endogene 24 h-Rhythmus auf keine Weise ganz aus den Bryophyten verbannen läßt, selbst wenn diese 1½ Jahre lang in einem 36 h-Licht/Dunkelrhythmus aufgezo-gen worden sind.

VIII. Die CO₂-Aufnahme und -Abgabe von Bryophyten, wenn sich diese periodisch in CO₂-freier Luft befinden

Für meine Hypothese, daß für den CO₂-Stoffwechsel von Bryophyten in erster Linie die in der Nacht aufgenommene Kohlensäure und ihre Umwandlung in Malat maßgebend ist, bilden Versuche mit CO₂-freier Luft eine wichtige Stütze. Wie ich früher (1955b) erwähnt hatte, ist es technisch schwierig, völlige CO₂-Freiheit der Küvettenluft in einem offenen Zirkulationssystem zu erzielen. Nach zahlreichen Versuchen konnten die Küvetten aber so gut abgedichtet werden, daß der URAS bei lebhaftem Luftwechsel durch die Küvetten nach 1—2 h (bei großem Küvetteninhalt) auf 0 zurückging. Die Versuchsmethodik wurde nun so

eingerichtet, daß mit der Schaltuhr, welche den Licht/Dunkelwechsel steuerte, ein elektrisches Gasventil verbunden wurde, so daß nach Belieben entweder Licht + CO₂ oder Dunkelheit + CO₂ oder Licht ohne CO₂ oder Dunkelheit ohne CO₂ geboten werden konnte. Stickstoff aus der Bombe statt CO₂-freier Luft zu bieten, war nicht möglich, denn bei O₂-Mangel verschlechterte sich der Allgemeinzustand der Bryophyten sofort außerordentlich (vgl. RANSON-THOMAS l. c., S. 90).

Nach meiner Hypothese muß es nun den Bryophyten mehr oder weniger gleichgültig sein, wenn sie während der Lichtperiode kein CO₂ erhalten, wohl aber ist die Darbietung von CO₂ in der Dunkelperiode wichtig. Die Kurven bestätigten diese Anschauung und widerlegten gleichzeitig die Meinung, für die Bildung von Malat sei am Tage zuvor eine Photosynthese erforderlich.

*Allgemeiner Verlauf der Kurven unter periodischer Darbietung
von CO₂-freier Luft*

(Kurven vom 18. 6.—6. 7. 59.) 25 000 lx, Licht/Dunkelwechsel 14:10 h, 25° C. Luftdurchsatz 1 l/min.

1. *Modalität* (Abb. 17, 18). Licht + Normalluft; Dunkelheit + CO₂-freie Luft. Der Kurvenverlauf während der Lichtperiode ist praktisch nicht von dem unter normalen Verhältnissen zu unterscheiden. Während der Dunkelperiode mit CO₂-freier Luft geht jedoch der Schreiber des URAS nicht auf 0, sondern zeigt einen gewissen CO₂-Gehalt an, der auf Abgabe von CO₂ durch Atmung der Versuchspflanze zurückzuführen ist. Diese bewegt sich für mehrere, derartige CO₂-freie Dunkelperioden bei etwa 2,06—2,9 mg CO₂/h · dm² = 1,99—2,82 mg CO₂/h · g Trockengewicht. Im Verlauf einer Dunkelperiode, d. h. bis zum Beginn der nächsten Lichtperiode verläuft die CO₂-Abgabe sehr konstant. Der konstante Zustand der CO₂-Abgabe wird etwa 2 h nach Umschaltung auf CO₂-freie Luft erreicht.

Für den Verlauf der Lichtperiode mit Normalluft sei die Kurve vom 20. 6. 59 als repräsentativ beschrieben: Sowie das Licht um 8 h angeht und Normalluft eintritt, geht die CO₂-Kurve stark nach rechts und erreicht nach etwa 2¹/₂ h den K.P. Der Kurvenverlauf während dieser Zeit weist aber darauf hin, daß an sich der endogene Rhythmus latent während der CO₂-freien Dunkelperiode weitergegangen ist. Daher findet man um 12 h 15' — wie üblich — während der Photoperiode eine geringe CO₂-Abgabe (2,22 mg CO₂/h · dm²) und darauf bis Ende der Lichtperiode einen schwachen Anstieg der Kurve, der am Schluß bei Beginn der Dunkelheit zu einer CO₂-Aufnahme von 3,8 mg/h · dm² führt. Am folgenden Tage (21. 6.) dauerte die CO₂-Abgabe während der Photoperiode + Normalluft länger und war stärker (bis zu 3,07 mg/h · dm²). Sonst war kein Unterschied im Verhalten des Versuchsobjektes zu

beobachten. Am 22. 6. und 23. 6. war während der Lichtperiode + Normalluft sogar nur CO₂-Abgabe festzustellen (3,9 mg/h · dm²).

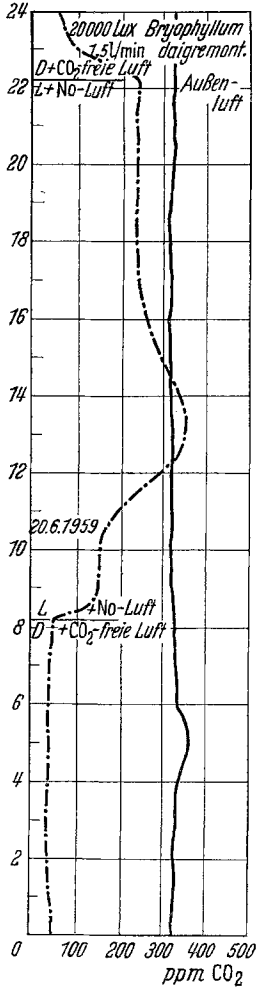


Abb. 17

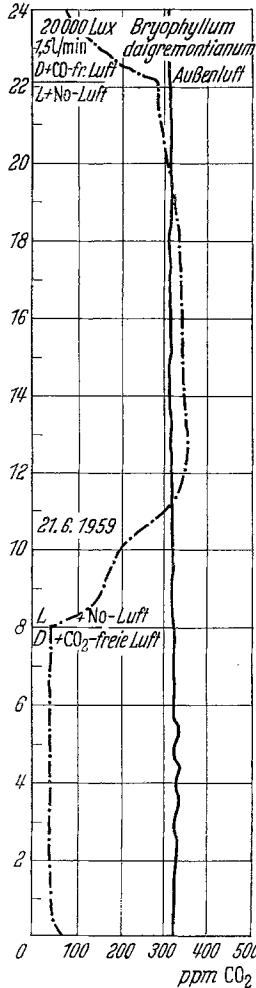


Abb. 18

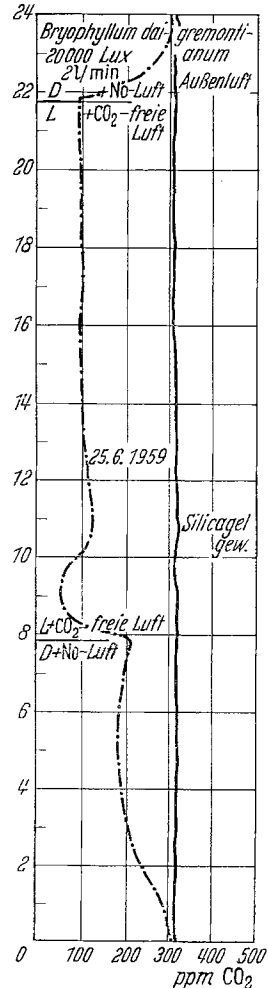


Abb. 19

Abb. 17. CO₂-Stoffwechselkurve von *Bryophyllum daigremontianum* bei CO₂-freier Luft während der Dunkelperiode, früherer Zustand. Ordinate = Uhrzeit

Abb. 18. CO₂-Stoffwechselkurve von *Bryophyllum daigremontianum* bei CO₂-freier Luft während der Dunkelperiode, späterer Zustand. Ordinate = Uhrzeit

Abb. 19. CO₂-Stoffwechselkurve von *Bryophyllum daigremontianum* bei CO₂-freier Luft während der Lichtperiode. Ordinate = Uhrzeit

2. Modalität (Abb. 19). Am 24. 6. wurde während der Lichtperiode CO₂-freie Luft und während der Dunkelperiode Normalluft gegeben. In diesem Falle findet während der Photoperiode nur Atmung statt,

die mit 3,79—9,11 mg CO₂/h · dm² erheblich höher als die CO₂-Abgabe in CO₂-freier Dunkelperiode liegt. Der höchste Wert von 9,11 mg ist dabei durch die Wirkung des endogenen Rhythmus bzw. den Übergang von Dunkel zu Licht bedingt, der auch bei der „Normalkurve“ immer nach Lichtbeginn einen Ausschlag der CO₂-Stoffwechselkurve zuerst weiter nach links und dann von links nach rechts erzeugt, d. h. von zuerst noch niedrigerem CO₂-Gehalt der Küvettenluft zu später höherem Gehalt.

Bei Beginn der Nyctoperiode mit Normalluft wiederholt sich dieser Ausschlag im gleichen Sinne, so daß 2 h nach Lichtabschalten fast der K. P. erreicht wird. Nunmehr beginnt aber die Pflanze wieder bis zu einem Maximum von 11,27 mg/h · dm² CO₂ aufzunehmen. Wenn das Licht am 25. 6. um 8 h wieder eingeschaltet wird, tritt der oben erwähnte „Kurvensprung“ erneut ein und die Pflanze gibt darauf während der Photoperiode mit 5,03—6,0 mg/h · dm² ziemlich konstant Kohlendioxyd ab. In den folgenden Tagen wiederholt sich das gleiche Spiel, nur ist es auffallend, daß die CO₂-Aufnahme während der Dunkelperiode in Normalluft nicht besonders hoch ist, z. B. am 26. 6. maximal 12,23 mg/h · dm², am 27. 6. maximal 5,3 mg, am 28. 6. maximal 7,06 mg/h · dm².

Nach diesem Versuch wurde die Wirkung des Luftventils kontrolliert. Um bis zum Kohlendioxydgehalt 0 zu kommen, waren bei dem gewählten Luftdurchsatz immerhin 4 h notwendig, während nach Umschalten von kohlendioxydfreier Luft auf Normalluft der normale CO₂-Gehalt in der Küvette bereits nach 2 h erreicht wurde.

Ein weiterer analoger Versuch mit anderen *Bryophyllum*-Pflanzen hatte prinzipiell das gleiche Ergebnis. Fassen wir dieses alles noch einmal zusammen, so ist folgendes festzustellen:

1. Während des Wechsels von Normalluft zu CO₂-freier Luft, gleichgültig ob die Normalluft während der Lichtperiode oder während der Dunkelperiode geboten wird, läuft der endogene Rhythmus weiter.

2. Die bereits auf S. 41 erwähnten „Kurvensprünge“ der CO₂-Stoffwechselkurven beim plötzlichen Übergang von Licht zu Dunkel und vice versa sind, wenn die Normalluft während der Dunkelperiode gegeben wird, in genau dem gleichen Ablauf vorhanden. Wird dagegen die Normalluft während der Photoperiode gegeben, so sind sie mehr oder weniger stark unterdrückt.

3. Nach dem auf S. 41 ff. Gesagten ist für diese Kurvensprünge und den Ablauf des endogenen Rhythmus nur die Deutung möglich, daß es sich um Veränderungen der Plasmapermeabilität für CO₂ handelt.

Diese Änderungen können aber weniger gut sichtbar werden, wenn die Bryophyten allein in der Photoperiode CO₂-haltige Luft erhalten, weil sie das CO₂ dann auf Grund ihres spezifischen CO₂-Stoffwechsels nicht recht aufnehmen können. Die CO₂-Tension in den Geweben dürfte

daher in diesem Falle nur gering sein, so daß kein CO₂ für die Kurvensprünge oder „gushes and bursts“ der Literatur zur Verfügung steht.

4. Die CO₂-freie Luft macht sich sowohl bei Licht als auch im Dunkeln dadurch bemerkbar, daß eine beträchtliche CO₂-Abgabe durch die Pflanzen eintritt, welche aber im Lichte größer ist als im Dunkeln.

Möglicherweise ist diese CO₂-Abgabe so zu interpretieren, daß in CO₂-freier Luft ein starkes Gefälle für CO₂ zwischen den Zellen bzw. deren Zellwänden und der Intercellularenluft vorhanden ist.

Im übrigen ist aus den bisherigen Versuchen zu schließen, daß der CO₂-Entzug während der Lichtperiode nur insofern einen Einfluß auf die CO₂-Aufnahme während der Dunkelperiode ausübt, als daß diese etwas niedriger als im Normalfall ist.

Normalluft während der Lichtperiode hindert andererseits die Bryophyten nicht daran, während dieser Zeit praktisch kaum CO₂ aufzunehmen, vielmehr meistens in dem für den „Normalfall“ gültigen schwachen CO₂-Abgabezustand zu verharren.

IX. Die CO₂-Aufnahme und -Abgabe von Succulenten, welche periodisch mit 10%iger Zuckerlösung bespritzt werden

Diese Versuche zeigen eine gewisse Analogie zu den unter VIII. beschriebenen Experimenten, und zwar aus dem Grunde, weil man hier nach der Darreichung von Zucker wiederum fast immer nur eine starke CO₂-Abgabe erhält.

Die Versuche mit dem Bespritzen von Saccharose-Lösung auf die Blätter wurden mit *Aloe aristata* und vor allem *Bryophyllum daigremontianum* ausgeführt. Die Darreichung der Lösung erfolgte durch Übergießen der Pflanzen mit einer kleinen Brause. Da *Bryophyllum*-Blätter Spaltöffnungen auch auf der Oberseite haben, war ein Eindringen der Nährlösung gewährleistet, doch wäre die Wirkung vielleicht eindringlicher gewesen, wenn mit einem Zerstäuber auch die Unterseite behandelt worden wäre. Gelegentlich wurde die 10%ige Zuckerlösung, wenn sie mehrere Tage aufbewahrt werden sollte, zum Schutz vor Pilzinfektionen mit Spuren von Chinosol versehen. Die Darreichung der Lösung erfolgte im 1. Teil der 14-stündigen Photoperiode.

Ganz allgemein tritt kürzere oder längere Zeit nach dem Geben der Zuckerlösung eine starke CO₂-Abgabe (Atmung) auf, die teilweise beträchtlich stärker als die vorhergehende CO₂-Aufnahme ausfällt. Bei *Aloe* ist diese Atmung gewöhnlich intensiver als bei *Bryophyllum*, was vielleicht damit zusammenhängt, daß sich die Lösung zwischen den gestauchten angeordneten Blättern länger hält, während sie bei den *Bryophyllum*-Blättern schnell abtropft. Nach und nach klingt die Zuckerwirkung ab, was sich bei *Bryophyllum* durch Abnahme der CO₂-Abgabe ausdrückt. Man kann dann besonders deutlich sehen, daß

der endogene Plasmarhythmus weiter — auch im Atmungsbereich — anhält, denn wenn das Licht an- und abgeschaltet wird, treten die auf S. 41 erwähnten Kurvensprünge auf.

Vielfach verlaufen die Kurven der mit Zuckerlösung bespritzten Pflanzen völlig parallel zu den Kurven der nicht behandelten Pflanzen, nur sind sie unter die Kompensationslinie (= Kurve für den CO_2 -Gehalt der Außenluft) nach der Atmungsseite zu verschoben. Hält man die Pflanzen im Dauerdunkel, so ist die CO_2 -Abgabe entsprechend stärker als bei beleuchteten Pflanzen.

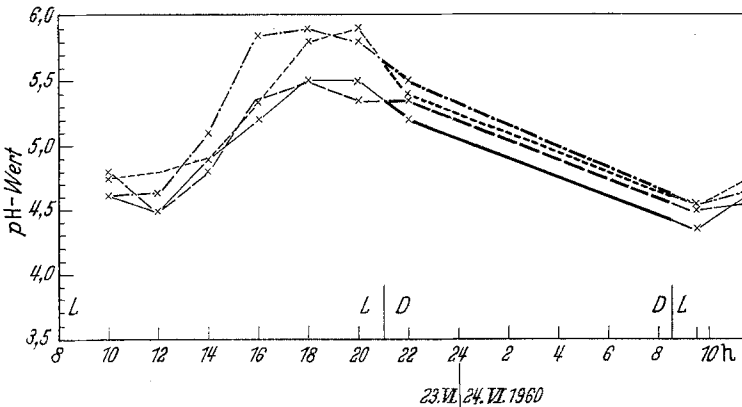


Abb. 20. Verlauf des pH-Wertes des Zellsaftes von *Bryophyllum daigremontianum* mit (-----; - - - -) und ohne (———; ———) Zuckerfütterung der Blätter

Bei manchen Pflanzen dauert es länger, bei anderen kürzer, bis die Zuckerwirkung auf den CO_2 -Stoffwechsel einsetzt. Im günstigsten Fall geht das Versuchsobjekt fast sofort nach Darreichen der Zuckerlösung zur CO_2 -Abgabe über, im ungünstigsten Fall vergehen bis zu diesem Stadium über 24 h. Ebenso ist auch die Dauer der Zuckerwirkung unterschiedlich. So ging ein vorher im Gewächshaus befindliches *Bryophyllum daigremontianum*, das in der Küvette vom 26. 2.—6. 3. 59 bei einem Luftdurchsatz von 240 l/h, 14:10 h Licht/Dunkelwechsel, und 25000 lx nur schwachen CO_2 -Stoffwechsel mit De Saussure-Effekt (nächtliche CO_2 -Aufnahme) zeigte und am 5. 3. 59 Zucker bekam, vom 6. 3. 59 10 h an zu starker CO_2 -Abgabe über. Diese dauerte trotz des Licht/Dunkelwechsels noch bis zum 9. 3. 59 an.

Auch bei *Aloe* trat häufiger der Fall ein (Kurve vom 10. 1. 59), daß die CO_2 -Abgabe mit ihrem Maximum erst etwa 24 h nach dem Begießen mit der Zuckerlösung einsetzte, und dann tagelang (hier bis zum 15. 1.) anhält. Es ist nicht ausgeschlossen, daß die verspätete Reaktion der Pflanzen auf das Bespritzen mit Zucker durch das unkontrollierbare verzögerte Eindringen des Kohlenhydrates in die Zellen bedingt ist.

Was mit dem Zucker in der Pflanze geschieht, kann nicht ohne weiteres gesagt werden. Daß er von etwa in den Intercellularen der Blätter vorhandenen Mikroorganismen oxydiert wird, ist unwahrscheinlich, denn dann würde sich bei der CO₂-Abgabe wohl nicht der endogene Rhythmus so deutlich bemerkbar machen. Ich habe den p_H-Wert von mit Zucker bespritzten und unbespritzten Bryophyllen über 24 h lang verfolgt, wobei die Acidität des Zellsaftes der gespritzten Blätter deutlich niedriger lag (Abb. 20). Hieraus ist zu schließen, daß ein Einbau des Kohlenhydrates in Malat — wenn überhaupt — nur unvollkommen erfolgt. Die Malatsynthese scheint aber trotz der Zuckergabe, wenn auch mit verringerter Intensität vor sich zu gehen, denn sonst wäre der auch jetzt vorhandene diurnale Aciditätswechsel nicht zu verstehen. Wahrscheinlich wird der Großteil des Zuckers unabhängig vom Malat-Speicherungssystem nach dem Schema des normalen Atmungsstoffwechsels über den Tricarbonsäurecyclus zu CO₂ abgebaut.

MEYER-MEVIVS (1959, S. 588) fütterte *Tropaeolum*-Blätter ebenfalls mit Saccharose, aber auch mit anderen Hexosen. Sie maß den O₂-Verbrauch in der Warburg-Apparatur und stellte bei Darreichung von Saccharose eine bedeutend höhere Atmung als bei Fütterung mit z. B. Lactose und Rhamnose fest. Der Wert des Respirationsquotienten habe bei den mit Rohrzucker gefütterten Proben nahe 1 gelegen. In unserem Fall hätte man den Respirationsquotienten genau nur mit einer gleichzeitig mit den URAS-Messungen stattfindenden Gasanalyse des Sauerstoffverbrauchs bestimmen können. Hierfür standen aber keine Apparaturen zur Verfügung.

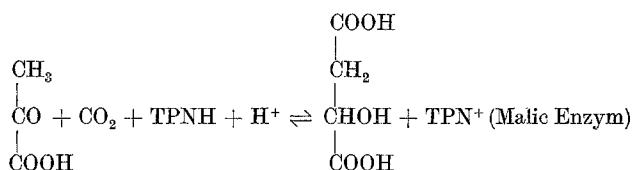
X. Über die Natur des für die CO₂-Fixierung bei den Succulenten erforderlichen Reaktionssystems

Wie schon in Abschnitt II betont (S. 30), ist für das Zustandekommen der nächtlichen CO₂-Fixierung bei den Pflanzen mit diurnalem Säurerhythmus 1. genügend starke Beleuchtung in der der Dunkelperiode vorangegangenen Lichtperiode, 2. das Vorhandensein eines lichtempfindlichen enzymatischen Reaktionssystems erforderlich. Vor allem in meiner Arbeit von 1957 (S. 205 ff.) suchte ich diese beiden Punkte an der Hand von Literaturangaben zu analysieren. Die Notwendigkeit der Beleuchtung für das Zustandekommen der CO₂-Fixierung im Dunkeln ist vielleicht das interessanteste Problem der Art und Weise, wie die Succulenten ihre Photosynthese ausführen, denn dieser Prozeß ist bei ihnen schon von Natur aus in mindestens zwei Teilvorgängen zerlegt, den wir bei den Pflanzen mit „normaler“ Photosynthese erst künstlich konstruieren müssen, nämlich 1. die Aufnahme von Lichtenergie und 2. der nach diesem photochemischen Prozeß rein chemisch im Dunkeln ablaufende Vorgang der CO₂-Fixierung und deren

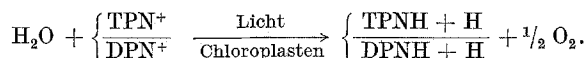
Einbau in organische Substanz. Ich möchte annehmen, daß sich an diesen 2. Prozeß ein 3. lichtabhängiger Vorgang anschließt, in dem die von der aufgenommenen CO_2 herrührende Äpfelsäure unter Abgabe dieser CO_2 wieder in ihre Ausgangsverbindung überführt wird, während das CO_2 in normaler Weise photosynthetisch zu Kohlenhydrat umgewandelt wird.

Im folgenden seien mangels eigener experimenteller Befunde an Hand der neuen Literatur die Modalitäten diskutiert, die maßgebend für die Dunkelfixierung der CO_2 nach vorheriger Beleuchtung und den nachfolgenden Abbau der CO_2 sind.

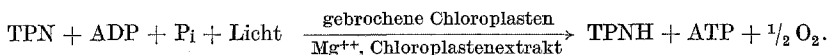
1957 (S. 207 ff.) nahm ich vielleicht zu sehr vereinfacht an, der Hauptvorgang der Dunkelfixierung der CO_2 liege nach einem Befund von OCHOA (1951) in der reduktiven Karboxylierung von Brenztraubensäure zu l-Äpfelsäure unter Aufnahme von CO_2 mittels des hydrierten Coenzym TPNH + H^+ . PIRSON (1957) hielt diese Annahme für bisher unbewiesen.



Trotzdem dürfte das Prinzip dieser Hypothese nach wie vor zutreffen, nur sind mehrere enzymatische Reaktionen an dem Prozeß beteiligt, von denen aber eine sicherlich in der Reduktion von Pyridin-Nucleotiden durch das Licht besteht.



1958 ist außerdem von ARNON et al. (s. die Übersicht von KANDLER 1960) entdeckt worden, daß Lichtenergie mit Hilfe von gebrochenen Chloroplasten (d. h. Chloroplasten-Suspension in Wasser) und Chloroplastenextrakt gleichzeitig neben der Pyridinnucleotid-Reduktion auch aus ADP + anorganischem Phosphat ATP zu bilden vermag nach der Formel:



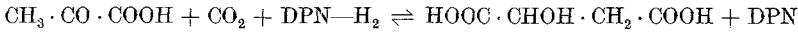
Das Vorhandensein von ATP ist aber wichtig für die Bildung von Ribulose-Diphosphat aus Ribulose-5-Phosphat (s. S. 66).

Im übrigen wird jetzt von vielen Autoren (s. z. B. DUYSSENS-AMESZ 1959, BUTLER 1960, KANDLER l. c., S. 51) TPNH neben ATP als absolut notwendig für die CO_2 -Reduktion über PGA bei der Photosynthese angesehen.

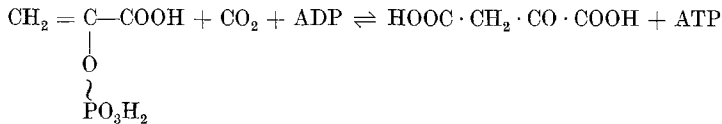
EBERHARDT (1958, S. 180) zählt in seiner Zusammenfassung 3 verschiedene Möglichkeiten der CO_2 -Dunkelfixierung auf, die alle eine

Variante der auch von mir (1957, S. 208) in Erwägung gezogenen Wood-Werkman-Reaktion sind, nämlich:

1. Mittels Äpfelsäureenzym (malic enzyme) die oben erwähnte reduktive Karboxylierung der Brenztraubensäure, wobei nach ihm nur statt TPN das Coenzym DPN als Wasserstoffüberträger dient.

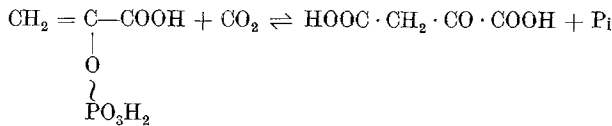


2. Mittels Phospho-enol-Brenztraubensäure, Carboxykinase und ADP die Umwandlung des PEP zu Oxalessigsäure:



Diese Reaktion hat aber nach RANSON-THOMAS (l. c., S. 97) weniger Wahrscheinlichkeit, weil man PEP-Carboxykinase, obwohl an sich weit verbreitet in Pflanzengewebe, bisher noch nicht in Pflanzen mit CAM nachgewiesen hat.

3. Die gleiche Reaktion wie unter 2., jedoch ohne ADP mit Hilfe von PEP-Carboxylase:



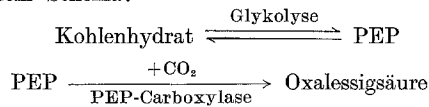
Die 3. Reaktion halten EBERHARDT und RANSON-THOMAS (1960, S. 98) für am wahrscheinlichsten, weil man im Blattextrakt von *Bryophyllum* PEP-Carboxylase und außerdem als erstes Produkt der Dunkelfixierung von CO₂ Oxalessigsäure hat nachweisen können.

Die Reduktion der Oxalessigsäure zu Äpfelsäure erfolgt dann weiter durch Äpfelsäuredehydrogenase und DPN-H₂. Dieses DPN-H₂ müßte dann aber nach meiner Hypothese während der Lichtperiode aus DPN reduziert werden, so daß also auch hier die Mitwirkung des Pyridinnucleotids erforderlich ist.

Gegen die unter 3. beschriebene Hypothese spricht nur die von mir 1957 zitierte Feststellung ОСНОАС, daß in der Regel die Koppelung der beiden Reaktionen Brenztraubensäure-Oxalessigsäure und Oxalessigsäure-l-Äpfelsäure in vitro nicht gelingt.

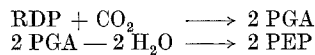
Wichtig ist bei der Beurteilung der Versuchsergebnisse verschiedener Autoren die Vorbehandlung ihres Versuchsmaterials. Zum Beispiel benutzten SALTMAN-KUNITAKE-SPOLTER-STITTS (1956) nur junge Blätter von 1–2 cm Länge von *Bryophyllum calycinum* für ihre Versuche. Nun sind nach dem auf S. 42 Gesagten vor allem nur die älteren, ausgewachsenen Blätter an dem diurnalen Säurerhythmus beteiligt, nicht aber die jungen, noch unausgewachsenen. Außerdem konnten die abgeschnittenen Blätter nur 20 min lang im Dunkeln CO₂ fixieren.

Wenn nun SALTMAN et al. als erstes Produkt der CO_2 -Fixierung die Oxalessigsäure postulieren nach dem Schema:



so mag die Art der Bildung des PEP vielleicht für ihre Versuche zutreffen, dürfte sich aber nicht unbedingt auf den allgemeinen Fall der CO_2 -Speicherung im diurnalen CO_2 -Stoffwechselrhythmus erstrecken.

RANSON-THOMAS (1960, S. 102) stellen auch die Möglichkeit in Betracht, daß Ribulose-Diphosphat *und* PEP als CO_2 -Akzeptoren fungieren:



Allerdings können sie sich nicht erklären, wie im Dunkeln RDP gebildet wird. Da nun aber nach ARNON et al. (s. S. 64) ATP mit Hilfe von Lichtenergie aus $\text{ADP} + \text{P}_i$ gebildet und andererseits nach dem Calvin-Schema der Photosynthese RDP mit Hilfe von ATP und Kinase aus Ribulose-5-Phosphat entsteht (vgl. LEUTHARDT 1959, S. 527), hat dieser Weg der Malatsynthese Wahrscheinlichkeit gewonnen. Hierbei könnte sogar in doppelter Weise CO_2 fixiert werden, einmal mit Hilfe von RDP, das andere Mal bei der Umsetzung von PEP zu Oxalessigsäure. Eine Dunkel- CO_2 -Fixierung über RDP mittels ATP würde indessen nicht die so charakteristische Vergrößerung des Malatgehaltes während der Dunkelperiode verursachen können.

Vielleicht hat aber die CO_2 -Fixierung mittels RDP größere Bedeutung für die Umsetzung des in der Nacht gebildeten Malats in Kohlenhydrate. Dieses kann nur bei Licht geschehen, denn sonst würde bereits im Dunkeln die Malatmenge abnehmen. Außerdem stellte schon VICKERY (1954) fest, daß Stärke im Dunkeln höchstens verschwindet, nicht aber gebildet wird, was nur im Licht geschieht (VICKERY 1959).

Nach RANSON-THOMAS (l. c., S. 104) wird zunächst die Äpfelsäure wieder decarboxyliert und ergibt dabei CO_2 und Pyruvat oder PEP sowie DPNH. Sie erörtern die Frage, was mit dem Pyruvat oder PEP geschieht. Es wird angenommen, daß nur wenig Pyruvat oder PEP, z. B. über PGA auf dem umgekehrten Weg der Glykolyse direkt zu Kohlenhydraten synthetisiert wird. Der Hauptteil soll über den Tricarbonsäure-Cyclus zu CO_2 oxydiert werden.

Meines Erachtens wird aber diese Anschauung dem Problem der Kohlenstoffgewinnung bei den Succulenten nicht gerecht. Es ist nicht einzusehen, warum das in der Nacht gebildete Malat erst am folgenden Tag über den Tricarbonsäurecyclus wieder vollständig zu CO_2 abgebaut werden muß. Einen wirklichen Kohlenstoffgewinn hat die Pflanze doch nur von dem CO_2 , das bei der Decarboxylierung des Malats anfällt. Das PEP braucht sie aber wieder für die Malatbildung in der folgenden

Dunkelperiode, denn sonst müßte dieses aus Kohlenhydraten neu gebildet werden¹. Ich glaube daher, daß in der Hauptsache das PEP unangetastet bleibt und nur das bei seiner Bildung anfallende CO₂ nach dem Calvin-Schema (BASSHAM-CALVIN 1960, S. 915) durch RDP zu PGA umgesetzt wird. Die hierfür notwendige Lichtenergie ist bei der für die RDP-Bildung notwendigen Umsetzung von ADP zu ATP verbraucht worden. Das bei der Decarboxylierung der Äpfelsäure wieder reduzierte Pyridinnucleotid könnte entweder mit ATP zur Überführung der PGA in Phosphoaldo bzw. -ketotriose gebraucht werden, oder es dient in der folgenden Dunkelperiode erneut zur Umsetzung von PEP bzw. Oxalessigsäure in Malat. In diesem Falle würde allerdings die Abhängigkeit der Malatbildung von der zuvor gegebenen Lichtmenge schwieriger zu deuten sein. Jedenfalls bedeutet die Kohlenhydratbildung über PGA den endgültigen Kohlenstoffgewinn.

Mit dieser Hypothese dürfte man wohl am ehesten erklären, warum bei Pflanzen wie *Kalanchoe*, dünne Blätter direkt die CO₂ assimilatorisch verwerten können und nur dicke Blätter den Umweg über die Malatbildung beschreiten, oder wenn bei 36 h-Bryophyllen eine Photosynthese ohne nächtliche Speicherung erfolgt. Das hängt davon ab, ob die CO₂ tagsüber Zugang zu den Chloroplasten hat. Ist dieser beschränkt bzw. wird kein CO₂ aufgenommen, so muß die Lichtenergie über Tag und das CO₂ über Nacht gespeichert werden. Ist aber das CO₂ einmal im Malat inkorporiert, so steht es in der folgenden Lichtperiode für die Photosynthese zur Verfügung, und es macht nichts aus, wenn von außen her kein CO₂ aufgenommen werden kann. Im übrigen ergibt sich hieraus, wie wichtig für das Zustandekommen des CAM eine in Licht und Dunkelheit wechselnde Eintrittsmöglichkeit für das CO₂ in die assimilierenden Zellen bzw. die Einflüsse des endogenen Rhythmus sind.

Zusammenfassung

1. Das Vorkommen des „De Saussure-Effektes“ (nächtliche CO₂-Speicherung durch Malat) ist von 3 Bedingungen abhängig:

- a) Dem Vorhandensein eines lichtempfindlichen enzymatischen, auf die Bildung und den Abbau von Äpfelsäure wirkenden Reaktionssystems;
- b) einer genügenden Succulenz der assimilierenden Organe;
- c) einer bei Licht und Dunkelheit wechselnden CO₂-Permeabilität des Zellgewebes für Kohlendioxyd.

Im übrigen lassen sich für das Vorkommen des De Saussure-Effektes bei den einzelnen Pflanzenfamilien keine bestimmten Regeln aufstellen,

¹ So konnten die Pflanzen in den auf S. 58 beschriebenen Versuchen mit CO₂-freier Luft auch bei CO₂-Entzug während der Lichtperiode in der folgenden Dunkelperiode CO₂ aufnehmen. Es mußte also genügend PEP trotz Unmöglichkeit einer direkten Photosynthese zur Verfügung gestanden haben.

jedoch führt ein diurnaler Wechsel eines etwaigen Gehaltes an Isocitronensäure meist zu keinem De Saussure-Effekt.

2. Die succulenten Blätter von Pflanzen mit und ohne De Saussure-Effekt weisen keine auffallenden anatomischen Unterschiede auf.

3. Der De Saussure-Effekt ist mit einem 24stündigen endogenen Rhythmus verknüpft, der in einer auch im Dauerlicht konstanter Intensität vorhandenen Änderung des CO_2 -Stoffwechsels besteht.

4. Der De Saussure-Effekt hat bei *Bryophyllum daigremontianum* einen Jahresrhythmus, denn seine Umstellung auf andere Beleuchtungsrhythmen erfolgt nur im Sommer und Herbst schnell und vollständig. Im zeitigen Frühjahr geschieht sie träge und unvollständig.

5. Der endogene 24 h-Rhythmus ist noch bemerkbar, wenn sich *Bryophyllum* in einem 36 h-Licht/Dunkelrhythmus verschiedener Unterteilung (z. B. 20:16 h oder 9:9:9:9 h) befindet. Wahrscheinlich steht er unter dem Einfluß der Hochenergiereaktion des Rot/IR-Pigmentsystems. Im konstanten Dauerlicht der Natriumdampflampe läuft er monatelang weiter, klingt dagegen in starkem Fluoreszenzlicht mit viel Blaustrahlung ab.

6. Der pH -Wert des Zellsaftes von Succulenten mit De Saussure-Effekt verläuft über 24 Std mit dem CO_2 -Stoffwechsel annähernd parallel. Bei Nichtvorhandensein von nächtlicher CO_2 -Aufnahme sind die diurnalen Schwankungen des pH -Wertes viel geringer.

7. Es werden weitere Versuche beschrieben, nach denen das Zustandekommen der generativen Phase bei photoperiodischen Gewächsen direkt *nichts* mit deren CO_2 -Stoffwechsel zu tun hat.

8. Für die CO_2 -Aufnahme der Blätter von *Bryophyllum daigremontianum* wurden im Normalfall Werte bis zu $5,66 \text{ mg CO}_2/\text{h} \cdot \text{dm}^2$ ermittelt. Unter bestimmten Umständen erfährt dieser Wert eine bedeutende Steigerung.

9. Der Netto-Betrag der CO_2 -Aufnahme im Dunkeln ist normalerweise stets höher als der Betrag der CO_2 -Aufnahme im Licht.

Häufig wird in der Dunkelperiode mehr als 2,5mal so viel CO_2 als im Lichte aufgenommen.

10. In CO_2 -freier Luft befindliche Bryophyllen geben während der Lichtperiode mehr CO_2 als während der Dunkelperiode ab. Der endogene Rhythmus macht sich auch in CO_2 -freier Luft bemerkbar. CO_2 -Entzug während der Photoperiode verringert etwas die CO_2 -Aufnahme während der Nyctoperiode.

11. Darreichung von Saccharose über die Blätter an *Aloe aristata* und *Bryophyllum daigremontianum* führt während längerer Zeit zu starker CO_2 -Abgabe. Auch während dieser Zeit läßt sich das Weiterbestehen des endogenen Rhythmus nachweisen.

12. Der lichtabhängige Chemismus der CO_2 -Fixierung wird diskutiert.

Meiner Assistentin Fr. GIESA BOIT danke ich sehr für ihre Mitarbeit bei den Versuchen.

Literatur

- BASSHAM, J. A., and M. CALVIN: The path of carbon in photosynthesis. In Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 5/1, S. 884—922. Berlin-Göttingen-Heidelberg: Springer 1960.
- BENDRAT, M.: Ein Beitrag zur Kenntnis des Säurestoffwechsels sukkulenter Pflanzen. *Planta* (Berl.) **7**, 508—584 (1929).
- BONDE, K. K.: The effect of various cycles of light and darkness on the growth of tomato and Cockerbur plants. *Physiol. Plantarum* (Cph.) **8**, 913—923 (1955).
- BORGSTRÖM, G. A.: The amount of citrate present in the leaves of some *Kleinia*-species. A new type of succulent plants. *Kgl. fysiograf. Sällsk. Lund Förh.* **4**, 142 (1934a).
- Further notes on the occurrence of citrate in succulent plants. *Kgl. fysiograf. Sällsk. Lund Förh.* **4**, 235—243 (1934b).
- Citrate in crassulacean leaves. *Skand. Arch. Physiol.* **80**, 52—58 (1938).
- BOYSEN-JENSEN, P.: Die Stoffproduktion der Pflanzen. Jena 1932.
- BÜNNING, E.: Endogenous rhythms in plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **7**, 71—90 (1956a).
- Versuche zur Beeinflussung der endogenen Tagesrhythmik durch chemische Faktoren. *Z. Bot.* **44**, 515—529 (1956b).
- Mechanismus und Leistung der physiologischen Uhr. *Nova Acta Leopoldina*, N. F. **21**, Nr 143, 179—194 (1959).
- , u. G. JOERRENS: Tagesperiodische antagonistische Schwankungen der Blau-Violett-Gelbrot-Empfindlichkeit als Grundlage der photoperiodischen Diapause-Induktion bei *Pieris brassicae*. *Z. Naturforsch.* **15b**, 205—213 (1960).
- , u. L. LÖRCHER: Regulierung und Auslösung endogentagesperiodischer Blattbewegungen durch verschiedene Lichtqualitäten. *Naturwissenschaften* **44**, 472—473 (1957).
- , u. G. SCHÖNE-SCHNEIDERHÖHN: Die Bedeutung der Zellkerne im Mechanismus der endogenen Tagesrhythmik. *Planta* (Berl.) **48**, 459—467 (1957).
- BUTLER, W. L.: A secondary photosynthetic carboxylation. *Plant Physiol.* **35**, 233—237 (1960).
- DUYSENS, L. N. M., and G. AMESZ: Quantum requirement for phosphopyridine nucleotide reduction in photosynthesis. *Plant Physiol.* **34**, 210—213 (1959).
- EBERHARDT, F.: Stoffwechsel organischer Verbindungen. II. *Fortschr. Bot.* **20**, 169—199 (1958).
- FELNDT, F.: Untersuchungen über den Einfluß von Stickstoff- und Phosphor-Mangel auf die CO₂-Assimilation und Atmung bei Gurke und Tomate. Unveröffentl. Diplomarbeit. Hamburg 1960.
- GOEBEL, K.: Die Entfaltungsbewegungen der Pflanzen und deren teleologische Deutung, 2. Aufl. Jena 1924.
- HAMDORF, G.: Experimentelle Untersuchungen zur Erfassung der maximalen photosynthetischen Leistung bei Landpflanzen. *Flora* (Jena) **147**, 521—552 (1959).
- HANSGIRG, A.: Beiträge zur Kenntnis über die Verbreitung der Reizbewegungen und der nyctitropischen Variationsbewegungen der Laubblätter. *Ber. dtsh. bot. Ges.* **8**, 355—364 (1890).
- HILLMAN, W. S.: Injury of tomato plants by continuous light and unfavorable photoperiodic cycles. *Amer. J. Bot.* **43**, 89—96 (1956).
- HONERT, T. H. VAN DEN: Carbon dioxide assimilation and limiting factors. *Rec. Trav. bot. néerl.* **27**, 149—286 (1930).

- KANDLER, O.: Energy transfer through phosphorylation mechanisms in photosynthesis. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **11**, 37—54 (1960).
- LEUTHARDT, F.: Lehrbuch der physiologischen Chemie, 14. Aufl. Berlin 1959.
- MEYER-MEVIUS, U.: Vorkommen und Transport von Kohlenhydraten und Stickstoffverbindungen in den pflanzlichen Leitungsbahnen. *Flora (Jena)* **147**, 553—594 (1959).
- MOHR, H.: Der Lichteinfluß auf das Wachstum der Keimblätter bei *Sinapis alba* L. *Planta (Berl.)* **53**, 219—245 (1959).
- NUERNBERGK, E. L.: Vergleichende Dauerregistrierung der Photosynthese gärtnerisch wichtiger Pflanzen mit dem Ultrarot-Absorptionsschreiber. *Proc. 1rst Intern. Photobiol. Congr. Amsterdam 1954*, S. 352—356. 1954.
- Über den zeitlichen Verlauf der Photosynthesen bei Gewächshauspflanzen. *Gartenbauwiss.* **19**, 391—398 (1955a).
- Zur Technik der vergleichenden Messung der Photosynthese mittels des URAS und ihre Anwendung auf die Untersuchung periodischer Photosynthesekurven. *Gartenbauwiss.* **20**, 58—91 (1955b).
- Weitere Beiträge zum Kohlendioxyd-Stoffwechsel von Pflanzen mit diurnalem Säurerhythmus und von Lang- und Kurztagpflanzen. *Mitt. Inst. allg. Bot. Hamburg* **11**, 205—232 (1957).
- OCHOA, S.: Biosynthesis of dicarboxylic and tricarboxylic Acids by Carbon dioxide Fixation. *Symp. Soc. exp. Biol.* **5**, 29—51 (1951).
- OVERBECK, G.: Zellphysiologische Studien an *Bryophyllum* in Zusammenhang mit dem täglichen Säurewechsel. *Protoplasma* **48**, 241—260 (1957).
- PIRSON, A.: Stoffwechsel organischer Verbindungen I (Photosynthese). *Fortschr. Bot.* **19**, 235—262 (1957).
- RABINOWITCH, E. I.: Photosynthesis II/1, 2. 1951—1956.
- RANSON, S. L., and M. THOMAS: Crassulacean acid metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* **11**, 81—110 (1960).
- SALTMAN, P., G. KUNITAKE, H. SPOLTER and CL. STITTS: The dark fixation of CO₂ by succulent leaves: the first products. *Plant. Physiol.* **31**, 464—468 (1956).
- VICKERY, H. B.: The effect of abnormally prolonged alternating periods of light and darkness upon the composition of *Bryophyllum* leaves. *Plant Physiol.* **29**, 520—526 (1954).
- Effect of light upon the behavior of citric acid in leaves of *Bryophyllum calycinum* Salisb. *Plant Physiol.* **34**, 418—427 (1959).
- VILLWOCK, I.: Ökologisch-physiologische Untersuchungen zur Frage von Großstadteinflüssen auf die Verbreitung epiphytischer Flechten. *Diss. Hamburg*, 73 S. Manusk. (1959).
- VRIES, H. DE: Über die periodische Säurebildung der Fettpflanzen. *Bot. Ztg* **42**, 337—344, 353—358. Siehe auch *Opera e priodicis collata* **4**, 396—451 (1884).
- WARBURG, O.: Über die Bedeutung der organischen Säuren für den Lebensprozeß von Pflanzen (speziell der sog. Fettpflanzen). *Unters. bot. Inst. Tübingen* **2**, 53—150 (1886).
- WILKINS, M. B.: An endogenous rhythm in the rate of carbon dioxide output of *Bryophyllum*. I. *J. exp. Bot.* **10**, 377—390 (1959). II. *J. exp. Bot.* **11**, 269—288 (1960).

Prof. Dr. E. L. NUERNBERGK,
Staatsinstitut für Allgem. Botanik, Hamburg 36, Jungiusstr. 6—8