Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 79 (1969)

Artikel: Eine Methode zur Bestimmung der reellen CO2-Photosyntheserate und ihre Anwendung auf die Messung der CO2-Gaswechselraten bei Coffea arabica

Autor: Schneider, Kurt

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-55540

Nutzungsbedingungen

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

Conditions d'utilisation

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

Terms of use

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

Download PDF: 15.12.2025

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

Eine Methode zur Bestimmung der reellen CO_2-Photosyntheserate und ihre Anwendung auf die Messung der CO_2-Gaswechselraten bei Coffea arabica

Von *Kurt Schneider*
(Institut für Allgemeine Botanik der Universität Zürich)

Manuskript eingegangen am 20. November 1968

Inhalt

1. Einleitung
2. Problemstellung
3. Die Modellvorstellung
4. Experimentelle Voraussetzungen
5. Durchführung der Versuche
6. Resultate
7. Diskussion
8. Detailbeschreibung der Versuchsanlage
Zusammenfassung
Literatur

1. Einleitung

Seit rund hundert Jahren entstand über die Frage, wie sich die Atmung bei Pflanzen unter dem Einfluss elektromagnetischer Strahlung verhält, eine unübersehbare Anzahl von Arbeiten. Von diesen beschäftigt sich ein grosser Teil mit der spezielleren Fragestellung nach dem Verhalten der Atmung photosynthetisch aktiver Pflanzenorgane unter der Einwirkung von sichtbarem Licht. Da die O_2- und CO_2-Gaswechselraten von Atmung und Photosynthese gegenläufig sind, ist es prinzipiell unmöglich, nur aus Messungen der apparenten oder Nettogaswechselraten unter konstanten Umweltbedingungen auf die reellen oder Bruttoraten der Einzelprozesse zu schliessen.

Die Literaturübersichten von Weintraub (1944), Rabinowitch (1945), Rosenstock und Ried (1960) und Egle (1960) zeigen die Fülle der Methoden und Objekte, mit denen eine Auftrennung dieser gegenläufigen Prozesse versucht wurde. Allen Methoden ist die Grundidee gemeinsam, das Objekt, in einen gasdichten Behälter eingeschlossen, verschiedensten Einwirkungen auszusetzen und dabei die sich ändernde Zusammensetzung des eingeschlossenen Gasvolumens zu messen. Die nach den gewählten Einwirkungen oder Objekten sich unterscheidenden Methoden lassen sich wie folgt zusammenstellen:

1. Hemmung der Photosynthese durch spezifische Stoffwechselgifte oder extreme Umweltbedingungen: hohe Temperaturen, hohe Lichtintensitäten, Messung des Gaswechsels in CO_2-freier Umgebung;

2. Verwendung von zur Photosynthese unfähigen Mutanten;

3. Variation der Umgebungsbedingungen in physiologischen Grenzen unter der Annahme verschiedener Empfindlichkeit von Atmung und Photosynthese: Temperatur, Licht, CO_2-Konzentration, Sauerstoffkonzentration;

4. Untersuchungen der Übergangserscheinungen beim Ein- und Ausschalten des Lichts;

5. Anwendung von Isotopen.

Die mit diesen Methoden erreichten Ergebnisse sind jedoch bis heute Anlass zu sehr kontroversen Meinungen. Als Resultate zeigten sich alle drei denkbaren Fälle: reduzierte, gleichbleibende und erhöhte Atmung bei gleichzeitig laufender Photosynthese. Lässt man als Versuchsvoraussetzung begründetermassen zu, dass zwischen der Atmung und der Photosynthese eine enge Wechselwirkung besteht, so sind die auf die Anwendung von Isotopen verzichtenden Methoden mit grundsätzlichen Schwierigkeiten verbunden; es verbietet sich nämlich die Voraussetzung einer einseitigen Beeinflussungsmöglichkeit der Photosynthese. Trotzdem ergaben besonders die Untersuchungen der Übergangserscheinungen wertvolle Anhaltspunkte über eine gegenseitige Beeinflussung von Atmung und Photosynthese. Die Resultate von Dekker (1955, 1957, 1959), Tregunna et al. (1961) und Egle und Döhler (1964) weisen auf eine im Licht erhöhte Atmung hin.

Eine ausgesprochene «Photorespiration» resultierte aus den Untersuchungen des Warburg-Effektes durch Forrester et al. (1966).

Grundsätzlich ist jedoch das Problem nur mit Hilfe der Isotopentechnik lösbar. Der erste Versuch mit $^{14}CO_2$ durch Weigl et al. (1951) an Gerstenblättern zeigte eine 50prozentige Hemmung der Atmung im Licht. Später fanden mit Hilfe von Isotopen an verschiedenen Objekten Steemann Nielsen (1953, 1955), Zalensky (1957), Lister et al. (1961), Ozbun et al. (1964) ebenfalls eine verminderte Lichtatmung. Van Norman und Brown (1952), Brown (1953), Ryther (1956), Weis und Brown (1959), Brown und Weis (1959) stellten eine durch das Licht unveränderte Atmung fest, während eine durch das Licht erhöhte Atmung durch Nishida (1962), Semenko (1964a, 1964b), Tregunna (1964) und Zelitch (1966) in Erwägung gezogen wird.

Die Gründe für die Fülle dieser gegensätzlichen Ergebnisse liegen wohl weniger in der Verwendung von verschiedenen Objekten unter mannigfaltigsten Umweltbedingungen, sondern eher in oftmals ungenügend erarbeiteten theoretischen Voraussetzungen, die sowohl für die Durchführung der Versuche als auch für die Interpretation der Ergebnisse notwendig sind.

Das Ziel unserer Arbeit besteht nun darin, anhand einer exakten Problemstellung zunächst theoretisch an einer Modellvorstellung die Einsatzmöglichkeit von Isotopen zu untersuchen. Ergibt sich daraus ein experimentell gangbarer Weg, so sind die versuchstechnischen Voraussetzungen klar zu formulieren.

2. Problemstellung

Als hauptsächlichste Voraussetzung ist für die in der Einleitung dargelegte Fragestellung eine entscheidende Wechselwirkung zwischen Atmung und Photosynthese

in Rechnung zu stellen. Zudem dürfen im Photosyntheseprozess möglicherweise vor sich gehende Rückreaktionen nicht von vornherein ausgeschlossen werden. Sollten sich diese Voraussetzungen bestätigen, so wäre der Begriff Atmung bei photosynthetisch aktiven Organen für alle einem CO_2-Ausstoss oder einer O_2-Aufnahme zugrunde liegenden Vorgänge unangebracht.

Die messtechnische Ausrüstung unseres Instituts erlaubte nur die Erfassung von $^{14}CO_2$, so dass sich die Fragestellung von vornherein einschränkte: Wie gross ist unter definierten Bedingungen die reelle CO_2-Aufnahme von photosynthetisch aktiven Pflanzenorganen? Somit beziehen sich die Gaswechselraten in folgendem nur auf die von diesen Organen abgegebene oder aufgenommene Kohlensäure. Für die sich notwendigerweise ergebende theoretische Voruntersuchung lautet die Fragestellung:

Ist es möglich, mittels $^{14}CO_2$ die reelle CO_2-Aufnahme von photosynthetisch aktiven Pflanzenorganen zu messen, wenn man

a) einen mit der Atmung oder mit Rückreaktionen verbundenen, teilweisen Wiederausstoss des durch die Photosynthese aufgenommenen $^{14}CO_2$ und

b) eine Abhängigkeit der Atmung im Licht von der Photosyntheseleistung zulässt?

3. Die Modellvorstellung

In einem theoretisch zu untersuchenden Modell wird vorläufig nur der vom Objekt nach aussen in Erscheinung tretende Gaswechsel in Rechnung gestellt. Die Resultate können somit keinen Aufschluss über die Verhältnisse am Reaktionsort geben, sondern sind ein durch Diffusions-, durch Konvektionsvorgänge und eventuell durch weitere Austauschmechanismen beeinflusstes Abbild derselben.

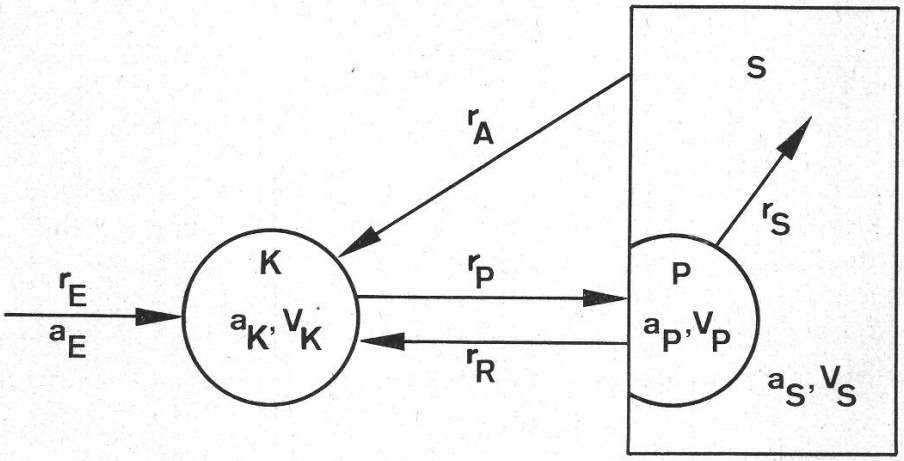

Abbildung 1

Modellvorstellung über die Poolbeziehungen

K: Küvetten-, P: Photosynthese-, S: Pflanzenpool ohne P, r_i: Flussraten (ml CO_2/h), r_E: Eingangsrate zur Aufrechterhaltung des «steady state», r_P: Photosynthese-, r_R: Rückreaktions-, r_S: Synthese-, r_A: Atmungsrate, a_i: Spezifische Aktivitäten (cpm/ml), V_i: Poolvolumina (ml)

Das Modell setzt sich aus den in Abbildung 1 dargestellten Grössen zusammen: Das Objekt befindet sich in einer Küvette, deren Inhalt ohne Pflanze den Pool K mit dem Volumen V_K und der spezifischen Aktivität a_K darstellt. Die Pflanze ist unterteilt in die Pools P und S. P umfasst alle direkt mit der Photosynthese gekoppelten Vorgänge mit dem Volumen V_P und der spezifischen Aktivität a_P und erhält mit der Rate r_P aus K markiertes CO_2 der spezifischen Aktivität a_K, um wiederum mit der Rate r_R markiertes CO_2 der spezifischen Aktivität a_P in die Küvette zu entlassen. S mit dem Volumen V_S erhält aus P einen der Rate r_S entsprechenden Strom von Photosyntheseprodukten der spezifischen Aktivität a_P und kann mit der Atmungsrate r_A CO_2 der spezifischen Aktivität a_S an die Küvette abgeben. Dieses Modell (r_E in Abb. 1 sei vorläufig noch Null) entspricht versuchstechnisch einem geschlossenen Gaskreislaufsystem, in welchem sich ein Gleichgewichtszustand ausbilden wird, für den $r_P = r_R + r_A$ gilt. Ihm entspricht eine charakteristische, lichtabhängige CO_2-Küvettenkonzentration: die Kompensationslage. Um das System in einem beliebigen «steady state» (alle Flussraten r_i und Poolvolumina V_i konstant) halten zu können, ist es notwendig, eine zusätzliche Flussrate r_E einzuführen, die den durch die apparente Photosyntheserate verursachten Abfluss von CO_2 aus der Küvette ausgleicht.

Zwischen den Flussraten gelten somit im «steady state» folgende Beziehungen:

Gl. 1 $r_E = r_P - r_R - r_A = r_N$

(Nettoassimilations- oder apparente Photosyntheserate)

Gl. 2 $r_P - r_R - r_S = 0$

Nach den üblichen tracermethodischen Ansätzen (vgl. Sheppard, 1962) lauten die Differentialgleichungen für die spezifischen Aktivitäten mit $a_E = 0$:

Gl. 3 $$\frac{da_K}{dt} = \frac{1}{V_K}(-r_P \cdot a_K + r_R \cdot a_P + r_A \cdot a_S)$$

Gl. 4 $$\frac{da_P}{dt} = \frac{1}{V_P} \cdot r_P\,(a_K - a_P)$$ (Mit Verwendung von Gl. 2)

Gl. 5 $$\frac{da_S}{dt} = \frac{1}{V_S}(r_S \cdot a_P - r_A \cdot a_S)$$

Dieses Gleichungssystem enthält in unserem Fall für eine allgemeine Lösung zu viele Unbekannte, da nur $a_K(t)$, V_K und $r_E = r_N$ der Messung zugänglich sind. Es bleibt zu untersuchen, ob über r_P unter bestimmten Randbedingungen eine Information erhältlich ist. Dies ist der Fall für ein Zeitintervall $\triangle t_1$ $(0 < t < t_1)$, für das $a_P \sim 0$ und $a_S \sim 0$ gilt, wenn im Zeitpunkt $t = 0$ die Markierung des Küvettenpools mit $a_K(0)$ erfolgt. Gl. 3 reduziert sich somit für das Zeitintervall $\triangle t_1$ angenähert auf

Gl. 6 $$\frac{da_K}{dt} = \frac{1}{V_K} \cdot r_P \cdot a_K$$

Durch Integration erhält man für r_P:

Gl. 7 $$r_P = \frac{V_K}{t}(\ln a_K(0) - \ln a_K(t)$$

Alle linearen Beziehungen im Zusammenhang mit $\ln a_K(t)$ sind in Folgendem in diesem angenäherten Sinn zu verstehen. Stellt man $\ln a_K(t)$ graphisch dar, so erhält man (Gl. 7) eine Gerade, deren Steigung multipliziert mit dem Poolvolumen r_P ergibt.

Nach dem Zeitpunkt t_1 erhält der Term $r_R \cdot a_P$ aus Gl. 3 Gewicht, sofern das Objekt im Licht $^{14}CO_2$ abgibt, und stört den linearen Verlauf von $\ln a_K(t)$ bis $a_K \sim a_P$ oder $\frac{da_P}{dt} \sim 0$. Dann gilt in einem zweiten Zeitintervall $\triangle t_2$ unter Vernachlässigung von a_S nach Gl. 3

$$\text{Gl. 8} \quad \frac{da_K}{dt} = -\frac{1}{V_K} \cdot a_K (r_P - r_R)$$

Für Gl. 8 gilt der gleiche Sachverhalt wie für Gl. 6. Die entsprechende Geradensteigung gibt ein Mass für $r_P - r_R = r_S$. Schliesslich ist es möglich, dass sich in einem dritten Zeitintervall $\triangle t_3$ ($a_P \sim a_K \sim a_S$) eine dritte Geradensteigung in der graphischen Darstellung von $\ln a_K(t)$ ergibt, die nach Gl. 1 und Gl. 3 der reellen Photosyntheserate r_N entsprechen würde. Die gilt jedoch nur, sofern eine eventuelle Atmung der Rate r_A durch neu anfallende (markierte) Photosyntheseprodukte gespiesen würde.

Tabelle 1

Die denkbaren Ergebnisse nach der Modellvorstellung von Kapitel 3

	$r_A = 0$	$r_A \neq 0$ $a_A = 0$	$r_A \neq 0$ $a_A \neq 0$ markiert
$r_R = 0$	$r_N = r_P$	$r_N = r_P - r_A$	$r_N = r_P - rA$
$r_R \neq 0$	$r_N = r_P - r_R$	$r_N = r_P - r_R - r_A$	$r_N = r_P - r_R - r_A$

Als Versuchsergebnisse sind die sechs Fälle nach Tabelle 1 denkbar. Die Untersuchung von $\ln a_K(t)$ und die Darstellung der Flussraten r_i als Funktion der Küvettenkonzentration sollte gestatten, den richtigen Fall aus den Versuchsergebnissen zu eruieren.

4. Experimentelle Voraussetzungen

Ein Teil der messtechnischen Forderungen geht aus der Modellvorstellung hervor: Es ist ein Messystem zu entwickeln, das gestattet, bei konstanten Flussraten r_i und konstanten Poolvolumina V_i den Abfall der spezifischen Aktivität $a_K(t)$ mit einer relativ kleinen Zeitkonstante im Versuchsraum zu messen. Dabei muss es möglich sein, $^{14}CO_2$ in einem definierten Zeitpunkt zuzuführen, ohne dass sich dadurch die konstant zu haltenden Grössen wesentlich ändern. Als Bezugsgrössen sind die apparente Photosyntheserate r_N und die hier neu eingeführte Dunkelatmungsrate r_D zu messen. Neben diesen messtechnischen Forderungen und Voraussetzungen spielen Faktoren physiologischer Natur eine wichtige Rolle: Der physiologische Zustand des Objektes soll kontrollier- und reproduzierbar sein, damit eine Vergleichsmög-

lichkeit von zu verschiedenen Zeitpunkten gewonnenen Resultaten besteht. Für die Wahl des Objekts war als erstes zu klären, ob an einer Menge vergleichbarer Objekte Einzelmessungen oder an einem einzelnen Objekt über eine längere Zeitdauer eine Menge von Messwerten zu erhalten seien. Damit stellt sich auch die Frage der Verwendung einer intakten Pflanze oder nur von Teilen derselben als Versuchsobjekt. Unter Berücksichtigung der zusätzlichen Forderung nach kleiner Zeitkonstante für die Messung von $a_K(t)$ zeigt sich als günstigste Lösung die Verwendung einer höheren intakten Pflanze über eine längere Versuchsdauer: Die Überwachung des physiologischen Zustandes ist über eine längere Zeitdauer gewährleistet; die Reproduzierbarkeit der Ergebnisse ist nach einer gewissen Versuchsdauer unabhängig vom Vorleben des Objekts; die höhere Pflanze macht es möglich, in einem einphasigen System zu messen, und damit fallen die Probleme der Ausgleichsgeschwindigkeit von Gaskonzentrationen in zweiphasigen Systemen (z. B. Luft–Wasser) weg.

Für die definitive Wahl des Objekts waren noch mehrere technische Aspekte zu berücksichtigen: Ganzjährige Greifbarkeit in genügender Anzahl und in verschiedenen Grössen; günstige Blattstellung für den Lichteinfall; genügende mechanische Robustheit. Eine Pflanze, die alle diese Bedingungen erfüllt, wird seit 1959 in unserem Institutsgewächshaus kultiviert: *Coffea arabica* (var. Bourbon). Der Einbau der ganzen Pflanze oder nur eines Blattes derselben in eine Küvette wirft verschiedene Fragen auf. Die für unser Experiment aufgestellte Forderung nach Konstanz des Poolvolumens V_K verlangt eine Versuchsanordnung mit einer homogenen CO_2-Konzentrationsverteilung in der Küvette, denn nur unter dieser Bedingung ist V_K eine sinnvoll definierbare Grösse. Bykov (1962a) hat die CO_2-Verteilung in durchströmten Küvetten theoretisch eingehend untersucht. Er gelangt dabei zu zwei Grenzfällen:

1. Die Küvette ist dem Objekt geometrisch möglichst angepasst und dabei das Küvettenvolumen möglichst klein gehalten. In diesem Fall stellt sich entlang dem Strömungsweg der Luft bei laminarer Strömung ein Abfall der CO_2-Konzentration ein, und die blattflächenspezifische Photosyntheseleistung wird eine Funktion des Strömungsweges über die sich ändernde Blattquerschnittfläche und der Durchflussrate der Luft.

2. Die Küvette ist viel grösser als das Objekt, und eingebaute Ventilatoren sorgen für eine homogene Verteilung des CO_2. Somit entfallen die nur schwer erfassbaren Einflüsse von Blattform und Strömungsart der Luft auf die Photosyntheserate. Für unsere Versuche ist allein diese zweite Art der experimentellen Anordnung brauchbar. Nur sie weist eindeutige CO_2-Konzentrationsverhältnisse auf. Es bleibt noch die Frage des in die Küvette einzubauenden Teils der Pflanze. Das Wurzelwerk darf sich jedenfalls aus naheliegenden Gründen nicht im Versuchsraum befinden. Bedenkt man die längere Versuchszeit, so sind die auf die Pflanze wirkenden Faktoren besser überschaubar, wenn der ganze assimilierende Teil der Pflanze in die Küvette eingebaut ist. Dem bei den gängigen Lampentypen auftretenden Nachteil einer mit dem Abstand der Blätter von der Lichtquelle abnehmenden Lichtintensität kann begegnet werden, indem man die Lichtintensität so hoch wählt, dass sie für alle Blätter bezüglich der Photosyntheseleistung nicht zum beschränkenden Faktor wird. Als Kriterium für sättigende Lichtintensität gilt die lineare Abhängigkeit der apparenten Photosyntheserate r_N von der CO_2-Konzentration in dem für die Versuche gewählten Bereich. Die Küvette muss nun so konstruiert werden, dass sie erlaubt, der

Pflanze kontrollierte Umweltbedingungen anzubieten bei möglichst hoher Dichtheit gegenüber CO_2 und bei Verwendung von Materialien, die für CO_2 ein geringes Adsorptionsvermögen aufweisen. Der an der Küvette angeschlossene Gaskreislauf muss von «offenem» auf «geschlossenen» Betrieb umschaltbar sein. Im offenen Betrieb strömt Luft von einstellbarer CO_2-Konzentration durch die Küvette, wobei durch ständige Registrierung der CO_2-Eingangs- und -Ausgangskonzentration und der Gasdurchflussrate kontinuierliche Messungen der apparenten Photosyntheserate r_N und der Dunkelatmungsrate r_D möglich sind.

Der geschlossene Gaskreislauf dient zu Versuchen mit $^{14}CO_2$. Es wird die CO_2-Küvettenkonzentration und der Abfall der spezifischen Aktivität gemessen. Der an die Küvette angeschlossene Gaskreislauf hat nur die Funktion eines Messkreislaufes. Um bei dieser Schaltungsart die CO_2-Küvettenkonzentration und damit die Flussraten konstant halten zu können, ist, wie in Kapitel 3 dargelegt wurde, der Küvette mit der Rate $r_E = r_N$ reines $^{12}CO_2$ zuzuführen. Diese Technik wird meines Wissens hier zum ersten Mal angewendet und wird in Folgendem mit «halboffener Gaskreislauf» bezeichnet.

Die technischen Details der Versuchsanlage sind in Kapitel 8 beschrieben.

5. Durchführung der Versuche

Das Blockschema der Versuchsanlage (Abb. 2) zeigt die für die Auswertung massgebenden messtechnisch erfassten Grössen. Im offenen Gaskreislauf wird die aus

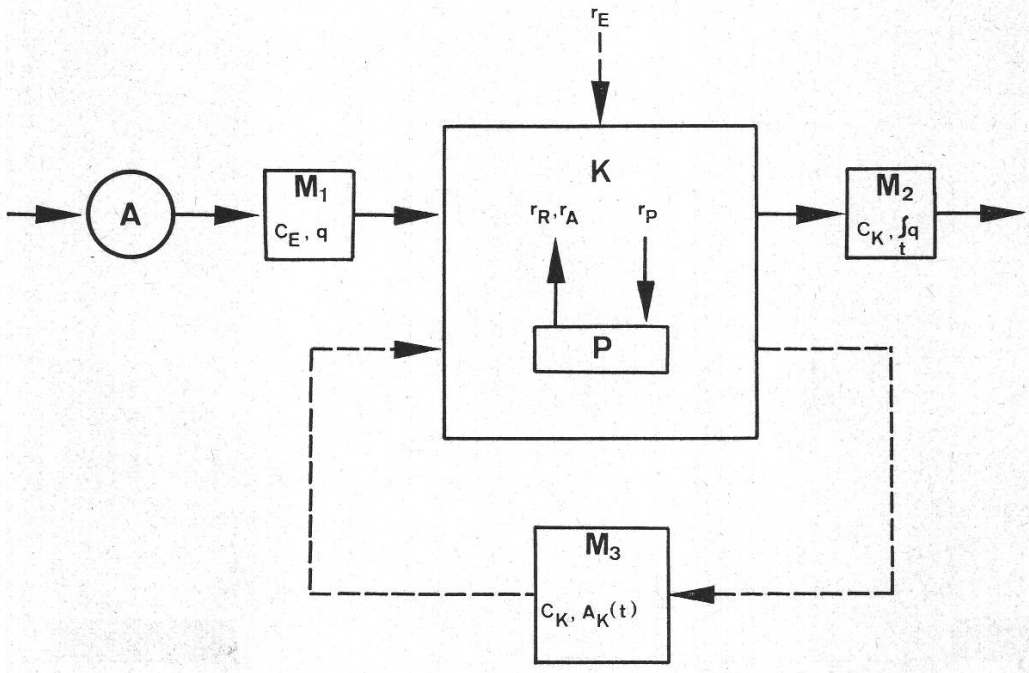

Abbildung 2

Blockschema der Messanordnung
A: Luftaufbereitungssystem, M_1: Messystem für C_E und q, K: Küvette, P: Pflanze, M_2: Messsystem für C_K und q, M_3: Messystem für C_K und $A_K(t)$.
In halboffener Kreislaufschaltung sind die gestrichelt eingezeichneten Leitungsführungen in Betrieb

dem Freien entnommene Luft im Aufbereitungssystem A von CO_2 befreit, befeuchtet und durch Zugabe von reinem CO_2 auf die Eingangskonzentration C_E (ml CO_2/l Luft) gebracht. Vor ihrem Eintritt in die Küvette misst im Messystem M_1 ein IR-Gasanalysator C_E periodisch, und ein Thermistordurchflussmesser kontrolliert die Durchflussrate q (l/h). Die Küvettenkonzentration C_K (ml CO_2/l Luft) wird unmittelbar am Ausgang der Küvette kontinuierlich wiederum mit dem IR-Analysator in M_2 gemessen. Zudem erfolgt die exakte Bestimmung von q durch Messung der pro Zeiteinheit durch eine Gasuhr geflossenen Luftmenge. Im halboffenen Kreislauf, in M_3, misst der IR-Analysator kontinuierlich C_K, und ein Methandurchflusszählrohr mit einem Fenster von geringem spezifischem Flächengewicht gibt ein relatives Mass A_K (cpm) für die Gesamtaktivität in der Küvette. Das direkt in die Küvette einströmende CO_2 wird aus einer Druckflasche entnommen und seine Rate r_E mittels eines Feinregulierventils eingestellt. Bei Versuchsbeginn wird das Objekt in die Küvette eingebaut und im offenen Gaskreislauf konstanten Bedingungen ausgesetzt. Es folgt die Bestimmung der Raten von apparenter Photosynthese r_N und Dunkelatmung r_D als Funktion von C_K. Es gilt

Gl. 9 $r_N, r_D = q\,(C_E - C_K)$ (ml CO_2/h)

Dazu geben Messungen mit einer über die Dauer eines Tages konstant bleibenden CO_2-Eingangskonzentration C_E Aufschluss über eventuelle Tagesperiodizitäten. Ist eine Reproduzierbarkeit der Raten r_N und r_D als Funktion von C_K erreicht, so kön-

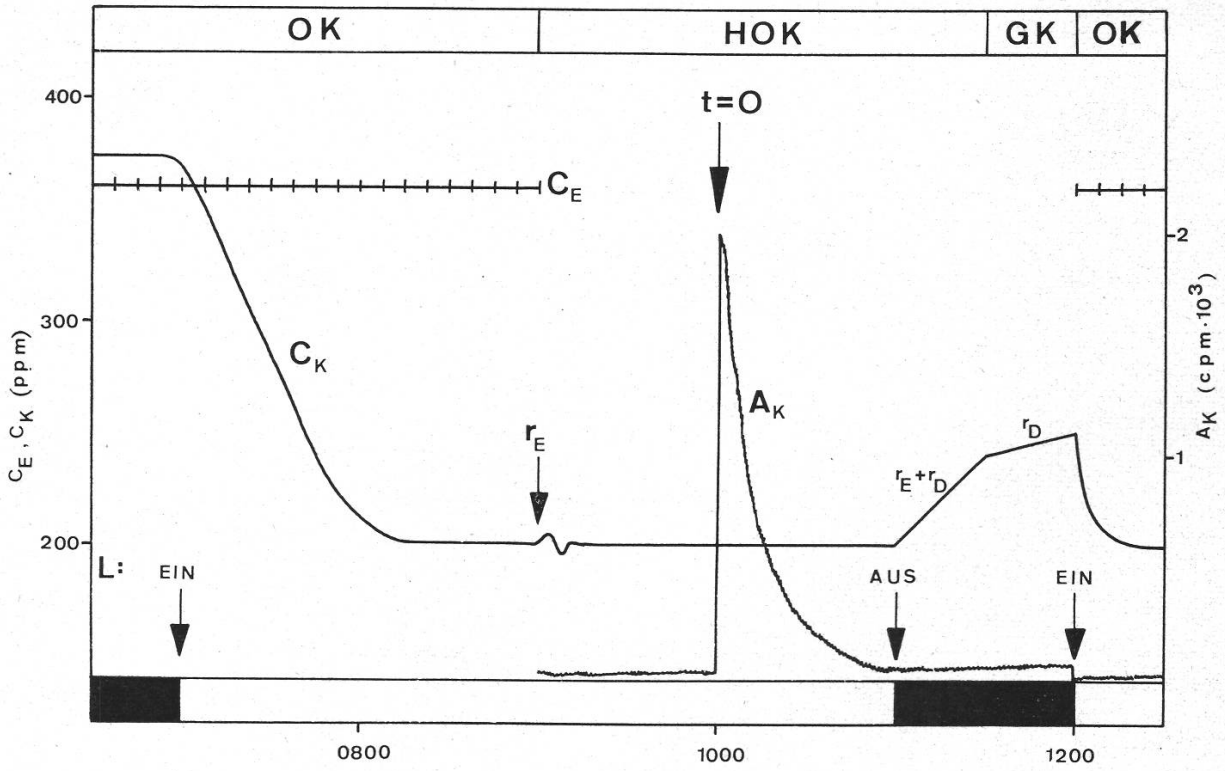

Abbildung 3

Ablauf eines Markierungsversuches
OK, HOK und GK bezeichnen die Zeitintervalle für offene, halboffene und geschlossene Kreislaufschaltung. Weitere Erklärung im Text

nen die Markierungsversuche beginnen (Abb. 3): C_E wird so hoch gewählt, dass sich C_K auf den für den Versuch gewünschten Wert einstellt. Man erhält unmittelbar vor Markierungsbeginn einen Kontrollwert für r_N (C_K). Nun erfolgt die Umschaltung auf halboffenen Kreislauf und die Einregulierung der CO_2-Rate r_E, bis C_K auf dem vorher eingestellten Wert konstant bleibt. Während der Konstanzkontrolle von C_K über einen Zeitraum von 30 bis 60 Minuten entwickelt man in einem abgeschalteten Nebenkreislauf die erforderliche Menge $^{14}CO_2$ aus radioaktivem Bariumkarbonat mittels Milchsäure und kontrolliert mit der Zählvorrichtung den radioaktiven Hintergrund.

Das Einschalten des $^{14}CO_2$ enthaltenden Nebenkreislaufs in den Hauptkreislauf bestimmt den Beginn des Markierungsversuches. Die Registrierung von $A_K(t)$ läuft nun über eine Zeitdauer von zirka einer Stunde, wobei ständig die Konstanz von C_K kontrolliert wird. Am Ende des Markierungsversuches schaltet man das Licht aus, misst das weitere Verhalten von $A_K(t)$ und den durch r_E und die Dunkelatmung bestimmten linearen Anstieg von C_K. Ist dieser mit genügender Genauigkeit messbar, so schaltet man r_E aus und misst den durch die Dunkelatmung r_D allein bedingten Anstieg von C_K. Da $r_E = r_N$, erhält man so eine zusätzliche Möglichkeit zur Bestimmung der apparenten Photosyntheserate. Bezeichnet man nämlich mit t_1 den Zeitpunkt des Lichtausschaltens, mit t_2 denjenigen des Ausschaltens von r_E und mit t_3 das Ende der Dunkelatmungsmessung, so gilt, wenn Q das Luftvolumen der Küvette in Liter bedeutet

$$\text{Gl. 10} \quad r_N = r_E = \frac{C_K(t_2) - C_K(t_1)}{t_2 - t_1} \cdot Q - r_D$$

$$= \left(\frac{C_K(t_2) - C_K(t_1)}{t_2 - t_1} - \frac{C_K(t_3) - C_K(t_2)}{t_3 - t_2} \right) \cdot Q$$

(ml CO_2/h)

Nach diesen Messungen wird das Licht wieder eingeschaltet und der Kreislauf geöffnet. Abbildung 3 zeigt den typischen Verlauf eines ganzen Markierungsversuches.

6. Resultate

Ein Dauerversuch über die Zeitdauer eines Monats mit konstantem physiologischem Verhalten des Objekts gelang erst mit der 25. Pflanze. Einzelne Versuche mussten zum Teil infolge Versagens von mechanischen oder elektronischen Apparateteilen, der grösste Teil jedoch wegen Zusammenbruchs der Photosyntheserate und schliesslicher Schädigung der Pflanze abgebrochen werden. Die Gründe dieser Schädigung lagen in einer Luftverunreinigung durch Quecksilberdämpfe. Quecksilber diente anfänglich als Sperrflüssigkeit in Gasumschaltventilen und in der Abdichtungsrinne des Küvettenbodens und zudem als Flüssigkeitskolben in der Gasumwälzpumpe des geschlossenen Gaskreislaufs. Der Zusammenbruch der Photosyntheserate zeigte sich oft schon nach zweistündiger Belichtungsdauer, manchmal auch erst nach einigen Tagen. Die Gaswechselmessung liess die Schädigung stets 1 bis 2 Tage vor dem Auftreten sichtbarer Symptome an der Pflanze erkennen. Diese bestanden in schwarzen Flecken, mit denen sich die Blätter, beginnend beim untersten Blattpaar,

allmählich überzogen. Schliesslich warf die Pflanze, ebenfalls unten beginnend, die Blätter paarweise ab. Eine Überschichtung des Quecksilbers mit Paraffinöl brachte eine zeitweise, aber unzuverlässige Verbesserung. Erst der Ersatz des Quecksilbers durch Siliconöl brachte die Schädigung zum Verschwinden. Trotzdem war aus diesen Vorversuchen ersichtlich, dass es ohne toxische Einwirkung möglich sein sollte, die Kaffeepflanze über die für die Markierungsversuche notwendige Dauer unter reproduzierbaren Bedingungen zu halten, wobei die apparente Photosyntheserate unter den gewählten Lichtbedingungen streng linear von der CO_2-Küvettenkonzentration abhängt. Im weiteren zeigten sich eine Anpassungszeit an das Küvettenklima von

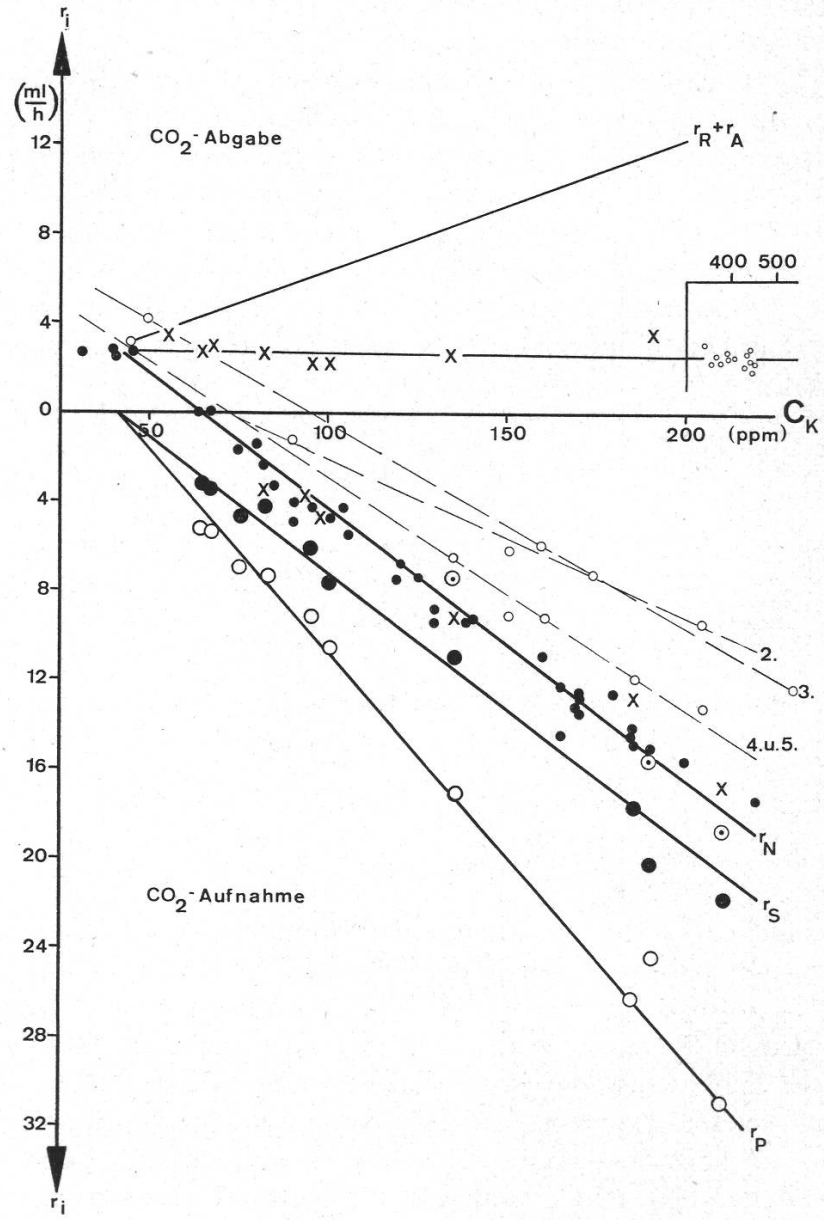

Abbildung 4

r_P, r_S, r_N und r_D in Abhängigkeit von C_K

Gestrichelt $r_N(C_K)$ des 2., 3., 4. und 5. Versuchstages. ○: r_D während der Nacht, ×: r_D (oberhalb der Abszisse) und r_E (unterhalb der Abszisse) im Anschluss an Markierungsversuch, •: r_N in offener Gaskreislaufschaltung gemessen, ⊙: r_N aus ln $a_K(t)$ berechnet

Tabelle 2

Zusammenstellung der an den einzelnen Versuchstagen gewonnenen Messwerte

Tag	C_K ppm ±10	r_D ml/h ±0,8	r_N ml/h ±0,8	r^*_P ml/h	r^*_S ml/h	r^*_N ml/h	r_E ml/h ±0,8	r_D ml/h ±0,8
1.		17.45 Uhr: Alle Messstellen in Betrieb						
2.	390	2,6						
	205		9,5					
	150		6,2					
	160		5,9					
	90		1,3					
3.	440	2,9						
	230		12,3					
	50		+4,2					
	175		7,2					
4.	435	2,7						
	185		12,0					
	160		9,3					
	135		6,6					
	105		4,5					
	80		1,5					
	45		+2,7					
5.	435	2,1						
	200		14,7					
	150		9,1					
	105		4,4					
	45		+3,1					
6.	435	2,0						
	185		14,8	C_E ganzer Tag konstant				
7.	440	2,4						
	190		15,0	24,5±2,0	20,4±2,0	15,6±2,0		3,5
8.	55	3,5						
	40		+2,5					
	67		0,0	5,4±0,5	3,5±0,5			2,8
9.	440	1,9						
	185		14,2					
	130		8,8					
	90		4,9					
10.	220		17,4					
	125		7,5					
	135			17,1±1,0	11,0±1,0	7,4±1,0	9,1	2,5
11.	165		14,5					
	140		9,4					
	100		4,8	10,5±0,8	7,6±0,8		4,6	2,1
12.	370	2,1						
	165		12,4	C_E ganzer Tag konstant				

Tabelle 2

Zusammenstellung der an den einzelnen Versuchstagen gewonnenen Messwerte

Tag	C_K ppm ±10	r_D ml/h ±0,8	r_N ml/h ±0,8	r^*_P ml/h	r^*_S ml/h	r^*_N ml/h	r_E ml/h ±0,8	r_D ml/h ±0,8
13.	390	2,5						
	170		13,3	C_E ganzer Tag konstant				
14.	390	2,4						
	170		12,6					
	210			31,0±2,0	22,0±2,0	18,8±2,0	16,9	2,0
15.	395	2,4						
	170		12,8					
	130		9,3					
	105		5,5					
	90		4,1					
16.	205	3,0						
	95		4,3	9,2±0,8	6,1±0,8		3,9	2,2
17.	Keine Ablesung. C_E konstant							
18.	370	2,2						
	160		11,0					
	40		+2,7					
	65		0,0	5,4±0,5	3,3±0,5		0	2,6
19.	Keine Ablesung. C_E konstant							
20. 21. 22.	Auslaufen des IR-Filters. Revisionsarbeiten							
23.	300	2,5						
	180		12,6					
	185			25,2±2,0	17,9±2,0		12,8	2,5
24.	Ausfall der Membranpumpe P_1							
25.	170		13,4					
	117		7,5					
	85		3,3					
	32		+2,7					
26.	370	2,5						
	185		14,4					
	137		10,4					
	80		3,3	7,4±0,6	4,2±0,6		3,5	2,5
27.	Keine Ablesung. C_E konstant							
28.	Adsorptionskontrolle: Küvette gegenüber $^{14}CO_2$							
29.	Keine Ablesung. C_E konstant							
30.	205		13,1					
	120		6,8					
31.	Keine Ablesung. C_E konstant							
32.	175	2,5	11,0					
	75		1,8					
33.	Keine Ablesung. C_E konstant							
34.	Bruch des IR-Filters. Abbruch des Versuches							

einigen Tagen, eine eigentümliche Tagesperiodizität und ein komplizierter Dunkel-Licht-Übergang. Die nachfolgende Darstellung und Diskussion der Resultate beschränkt sich auf den Versuch mit Pflanze Nr. 25, da auch hier die erwähnten Effekte in Erscheinung traten. Für diesen Versuch diente als Objekt ein in unserem Institutsgewächshaus gezogener, anderthalbjähriger Kaffeebaum (*Coffea arabica*, var. Bourbon). Er war ab Boden 50 cm hoch und besass mit 16 Blattpaaren bei Versuchsende eine Blattfläche von 12 dm^2. Er befand sich während 34 Tagen, abgesehen von der CO_2-Konzentration und kurzfristigen Störungen, unter konstanten Bedingungen: Lufttemperatur 25 °C, Belichtungsdauer 11 Stunden von 07.00–18.00, Lichtintensität im Küvettenzentrum $5 \cdot 10^5$ erg/$cm^2 \cdot$sec, spektrale Zusammensetzung des Lichtes gemäss Abbildung 14, Luftfeuchtigkeit zirka 80 % rel. F. Während des Versuches bildete sich ein neues Blattpaar von 0,5 dm^2 Fläche. In Tabelle 2 sind die an den einzelnen Versuchstagen gewonnenen Werte zusammengestellt und in Abbildung 4 in Abhängigkeit von C_K graphisch dargestellt. In der Tabelle sind die mit einer Fehlerabschätzung ermittelten Messfehler angegeben. Sie resultieren aus den in der technischen Detailbeschreibung angegebenen Messtoleranzen.

Es ist augenscheinlich, dass die hypothetisch in Rechnung gestellte Rückreaktionsrate r_R existiert, und zwar neben einer zusätzlich ablaufenden Atmung. Es ist deshalb unzweckmässig, auf die gesamten, dem CO_2-Ausstoss im Licht zugrunde liegenden Vorgänge den Begriff Atmung anzuwenden. Es scheint aber gerechtfertigt, auf die von der CO_2-Küvettenkonzentration C_K unabhängige und somit ebenfalls von der Photosyntheseleistung unabhängige Differenz r_S–r_N den Begriff Lichtatmung anzuwenden. Im Gegensatz dazu ist die Differenz r_P–r_S direkt proportional von der Photosyntheseleistung abhängig. Es scheint somit vernünftig, die ihr zugrunde liegenden Vorgänge mit dem Pool P (Abb. 1) und die entsprechende Rate r_R mit einer Rückreaktion in Verbindung zu setzen. Bei Verwendung dieser Terminologie lässt sich zu den gemessenen Gaswechselraten folgendes bemerken:

a) Die Nettoassimilationsrate

Die Nettoassimilationsrate r_N ist streng linear von C_K abhängig. Der Kompensationspunkt liegt bei 65 ppm CO_2. Die Reproduktion der Messwerte über die ganze Versuchsdauer ist relativ gut. Die im halboffenen Kreislauf notwendige Rate r_E entspricht erwartungsgemäss dem Wert der betreffenden Nettoassimilationsrate. Erstaunlich ist die lange Anpassungszeit an das Küvettenklima, die sich bis zur Einstellung von reproduzierbaren Werten über 6 Tage erstreckt. Die Anpassung geht im Sinne einer Verbesserung der apparenten Photosyntheseleistung, wobei wahrscheinlich die in der Küvette besseren Lichtverhältnisse gegenüber dem Treibhaus entscheidend sind.

b) Die Dunkelatmungsrate

Die Dunkelatmungsrate r_D bleibt während der ganzen Nacht konstant. Im Konzentrationsbereich zwischen 300 und 450 ppm CO_2 beträgt ihr Durchschnittswert aus 14 Nächten 2,4 ml/h mit maximalen Abweichungen von $\pm$0,5 ml/h, die somit innerhalb des Messfehlers liegen. Die anschliessend an die Markierungsversuche aus dem linearen Anstieg von C_K gemessenen Dunkelatmungsraten betrugen im Durchschnitt 2,6 ml/h und waren von C_K unabhängig. Im wesentlichen kann man sagen, dass r_D von C_K unabhängig ist. Einzig bei einem Versuch mit einer C_K = 50 ppm während der ganzen Nacht stieg r_D auf einen Wert von 3,5 ml/h. Es ist deshalb möglich, dass

sich die Dunkelatmung leicht erhöht, wenn das Objekt genügend lange einer niedrigen CO_2-Konzentration ausgesetzt ist.

Trotz 13 Markierungen mit je zirka 50 Mikrocurie $^{14}CO_2$ war mit der Dunkelatmung nie ein mit unserer Versuchsanordnung messbarer $^{14}CO_2$-Ausstoss verbunden.

c) Die reelle Photosyntheserate

Die reelle Photosyntheserate r_P liess sich nur im Konzentrationsbereich von 65–ca. 200 ppm CO_2 messen (vgl. Diskussion). In diesem Bereich ist sie linear von C_K abhängig, wobei die Geradensteigung von $r_P(C_K)$ grösser ist als diejenige von $r_N(C_K)$, wobei ungefähr die Beziehung $r_P = 1{,}4 \cdot r_N + 5$ (ml/h) gilt.

d) Die Rückreaktionsrate

Ihre Werte entsprechen der Differenz $r_P - r_S$. Ist r_P linear von C_K abhängig, so gilt für r_R wiederum eine lineare Abhängigkeit von r_P, wobei grössenordnungsmässig $r_R = 0{,}3 \cdot r_P$ ist. Die extrapolierten Geraden von r_P und $r_S(C_K)$ schneiden sich auf der Abszisse bei 40 ppm CO_2.

e) Die Lichtatmungsrate

Sie ist aus der Differenz $r_S - r_N$ ablesbar und über den Versuchsbereich von C_K konstant. Innerhalb unserer Messgenauigkeit ist sie gleich der Dunkelatmungsrate. Die interessante Frage, ob mit der Lichtatmung ein Ausstoss von $^{14}CO_2$ verbunden ist, lässt sich aus unseren Resultaten nicht eindeutig beantworten. Immerhin zeigen drei

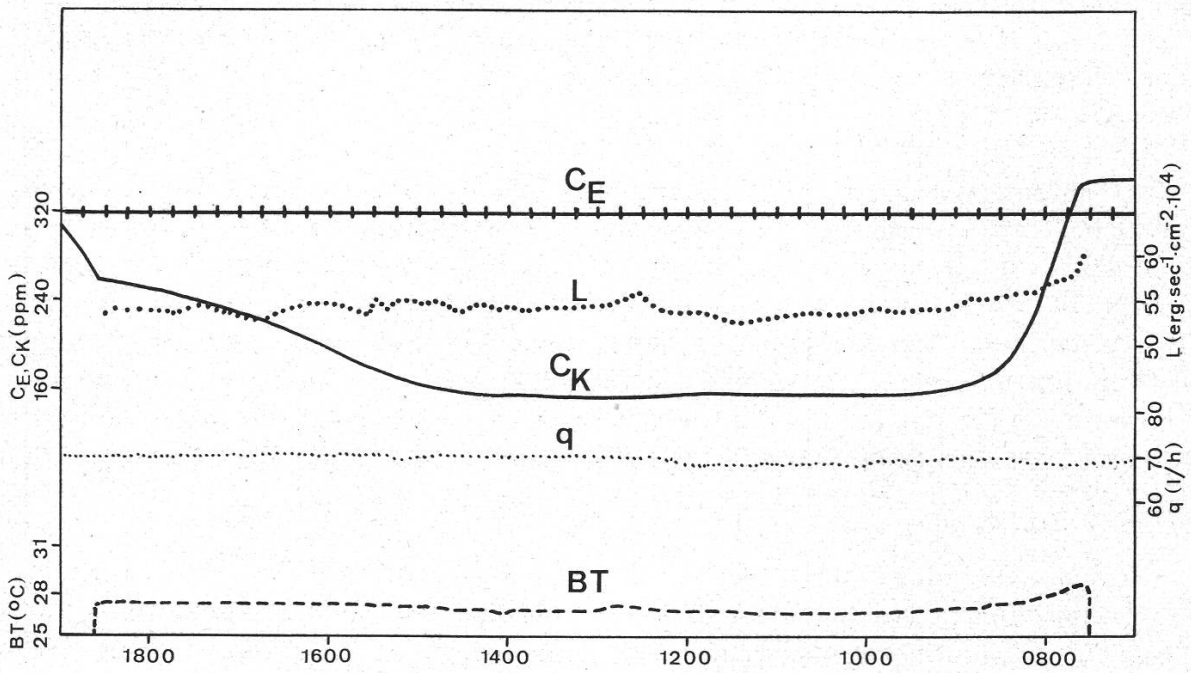

Abbildung 5

Tagesperiodizität der Nettoassimilation

C_E: CO_2-Küvetteneingangskonzentration, L: Lichtintensität, C_K: CO_2-Küvettenkonzentration, q: Flussrate durch Küvette, BT: Blattemperatur. Kopie eines Streifens des 6-Farben-Punktdruckers, wobei C_E der Aufzeichnung des Kompensationsschreibers entnommen wurde

Markierungsversuche in der Darstellung von 1n $a_K(t)$ einen dritten linearen Bereich, der für die positive Beantwortung dieser Frage Voraussetzung ist (vgl. Abb. 8).

Während der ganzen Versuchsdauer zeigte sich deutlich ein tagesperiodisches Verhalten der apparenten Photosyntheserate. Jeweilen zwischen 14.00 und 15.00 begann r_N in einer flachen Sigmoidkurve abzunehmen. Abbildung 5 zeigt die Reproduktion des Kontrollschreiberstreifens vom 12. Versuchstag (C_E konstant). Gegen 18.00 hat sich r_N auf weniger als die Hälfte ihrer maximalen Rate reduziert. Es konnte noch nicht entschieden werden, welche Gaswechselrate hiefür verantwortlich ist.

Induktionseffekte lassen sich aufgrund unseres Grössenverhältnisses zwischen Pflanze und Küvette nicht beobachten. Beim Einschalten des Lichts zeigt sich jedoch bis zum Erreichen des «steady state», das heisst bis sich eine konstante Küvettenkonzentration C_K einstellt, ein komplizierter Verlauf von C_K. Diese Änderung von C_K ist weit entfernt von einer Exponentialkurve, die sich beim Verhalten der Gaswechselraten als Funktion von C_K gemäss Abbildung 4 einstellen würde. Im Gegensatz zu diesen Erscheinungen beim Einschalten des Lichtes ist eine experimentell herbeigeführte Änderung der Eingangskonzentration C_E von der theoretisch erwarteten, exakt exponentiell verlaufenden Änderung von C_K begleitet. Dies zeigt, dass der erstgenannte Effekt nicht durch eine apparativ bedingte Verzerrung des Kurvenverlaufs bedingt ist. Dieser Sachverhalt demonstriert klar, dass die Forderung nach einem «steady state» der Flussraten bei Messungen dieser Art von ausschlaggebender Bedeutung ist.

7. Diskussion

Die in Kapitel 4 gemachte Forderung nach der Kontrollier- und Reproduzierbarkeit des physiologischen Zustandes eines Objekts hat sich als berechtigt erwiesen. Es zeigten sich einerseits die Tagesperiodizität und die relativ lange Anpassungszeit an die Küvettenbedingungen, andererseits die toxische Wirkung des Quecksilbers. Es wäre denkbar, dass in Kurzzeitversuchen an Einzelblättern diese Effekte nicht klar hervor-

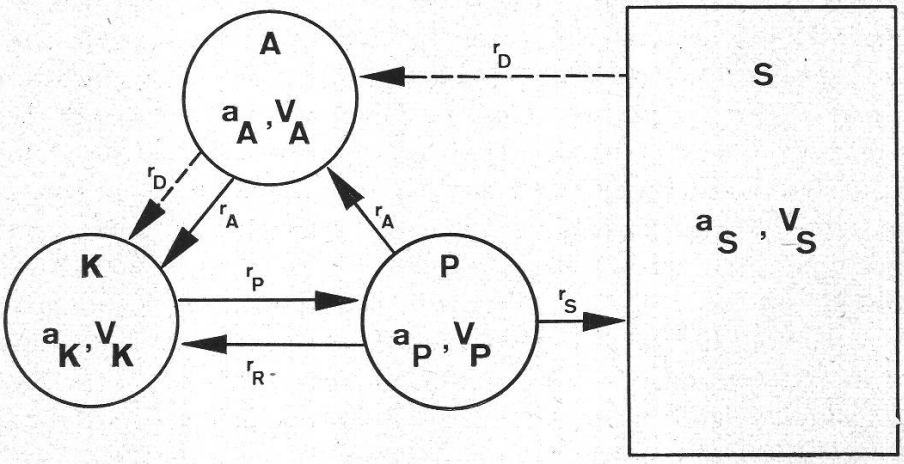

Abbildung 6

Erweiterte Modellvorstellung über die Poolbeziehungen
Bezeichnungen wie Abbildung 1, zusätzlich bedeutet A den Atmungspool

getreten und die Resultate nur schwer verständlich gewesen wären. Bei Versuchen an Einzelblättern ist deshalb ihr Verhalten unbedingt in Relation zum intakten Objekt zu stellen. Die Resultate haben deutlich die Überlegenheit der Methode des halboffenen Kreislaufs gezeigt. Bei dieser bleiben alle Flussraten und die Küvettenkonzentration während der Markierungsversuche konstant. Verfahren, bei denen dies nicht der Fall ist, führen leicht zu falschen oder nicht interpretierbaren Ergebnissen. In der dargelegten Methode ist man allerdings sehr im ungewissen über die Gültigkeit der für das Auftreten der linearen Bereiche in der Darstellung von $\ln a_K(t)$ notwendigen Voraussetzungen, solange man nicht den Verlauf von $a_P(t)$ kennt. Mit der Annahme, dass die Lichtatmung ebenfalls aus dem Photosynthesepool P gespiesen wird, wofür ja aus drei Markierungsversuchen deutliche Hinweise bestehen, soll nun in einem gegenüber Abbildung 1 um den Atmungspool A erweiterten Modell (Abb. 6) der Verlauf von $a_P(t)$ gerechnet und zu den linearen Bereichen von $\ln a_K(t)$ in Beziehung gesetzt werden. Anhand dieses Modells soll auch die Diskussion von Versuchsanordnungen und Resultaten verschiedener Autoren erfolgen.

Nach Abbildung 6 gilt im «steady state» für die Flussraten, da $r_S = r_N$:

Gl. 10 $r_P - r_R - r_N - r_A = 0$

und somit die drei Differentialgleichungen:

Gl. 11 $$\frac{da_K}{dt} = \frac{1}{V_K}(a_P \cdot r_R + a_A \cdot r_A - a_K \cdot r_P)$$

Gl. 12 $$\frac{da_P}{dt} = \frac{1}{V_P}(-a_P \cdot r_P + a_K \cdot r_P)$$

Gl. 13 $$\frac{da_A}{dt} = \frac{1}{V_A}(a_P \cdot r_A - a_A \cdot r_A)$$

Bekannt sind in diesem Gleichungssystem alle Flussraten, das Küvettenvolumen V_K und der Verlauf der spezifischen Aktivität $a_K(t)$. Unbekannt sind die Poolvolumina V_P und V_A sowie die Funktion $a_P(t)$ und $a_A(t)$. Die Resultate bei niedriger C_K (Kompensationslage), damit niedriger Flussrate r_P und langsamem Anstieg von $a_P(t)$ sowie relativ langer Dauer des ersten linearen Bereiches in $\ln a_K(t)$ geben in einem Zeitintervall von $0 < t < 0{,}75$ h die Möglichkeit, durch Vernachlässigung von a_A das Poolvolumen V_P und den Verlauf von a_P (t) zu berechnen. Somit fällt für die Berechnung Gl. 13 weg, und in Gl. 11 ist der Term $a_A \cdot r_A$ vernachlässigbar. Das verbleibende Gleichungssystem wurde in einen Hitachi-505-Analogcomputer gegeben und mit den Resultaten vom 18. Versuchstag V_P solange variiert, bis sich der zugehörige Funktionsverlauf von $a_K(t)$ reproduzieren liess. Anschliessend zeichnete der Rechner $a_P(t)$. In Abbildung 7 sind die Resultate dargestellt: Mit einem Poolvolumen V_P von 2,9 ml CO_2 stimmt die vom Rechner ausgegebene Kurve innerhalb der Messgenauigkeit mit der aus dem Markierungsversuch ermittelten Kurve überein. Diese Kurven werden eingerahmt durch solche mit einem von 2,9 ml abweichenden V_P: Oberhalb liegt die Kurve mit $V_P = 1$ und unterhalb die Kurve mit $V_P = 10$ und $V_P = \infty$. Die letztere würde Bedingungen entsprechen, unter denen mit einer allfälligen Rückreaktion kein Ausstoss von $^{14}CO_2$ verbunden wäre. Gestrichelt sind die durch r_P und r_R transportierten Aktivitätsmengen eingezeichnet. Sie entsprechen den Produkten $a_K \cdot r_P$ und $a_P \cdot r_R$,

und ihr Grössenverhältnis ist für das Zeitintervall der Existenz des ersten linearen Bereiches von 1n $a_K(t)$ ausschlaggebend. Die graphische Darstellung zeigt, dass diese Linearität praktisch erhalten bleibt, solange $r_R \cdot a_P < 0{,}1\ r_P \cdot a_K$. Der zweite lineare Bereich fällt ziemlich gut mit der Bedingung $\frac{da_P}{dt} \sim 0$ zusammen. Es zeigt sich also, dass die aufgrund unserer Modellvorstellung notwendigerweise gewählten Randbedingungen zur Berechnung von r_P und r_S gerechtfertigt sind. Nimmt man nun an, dass das errechnete Poolvolumen V_P über den in unseren Versuchen vorkommenden

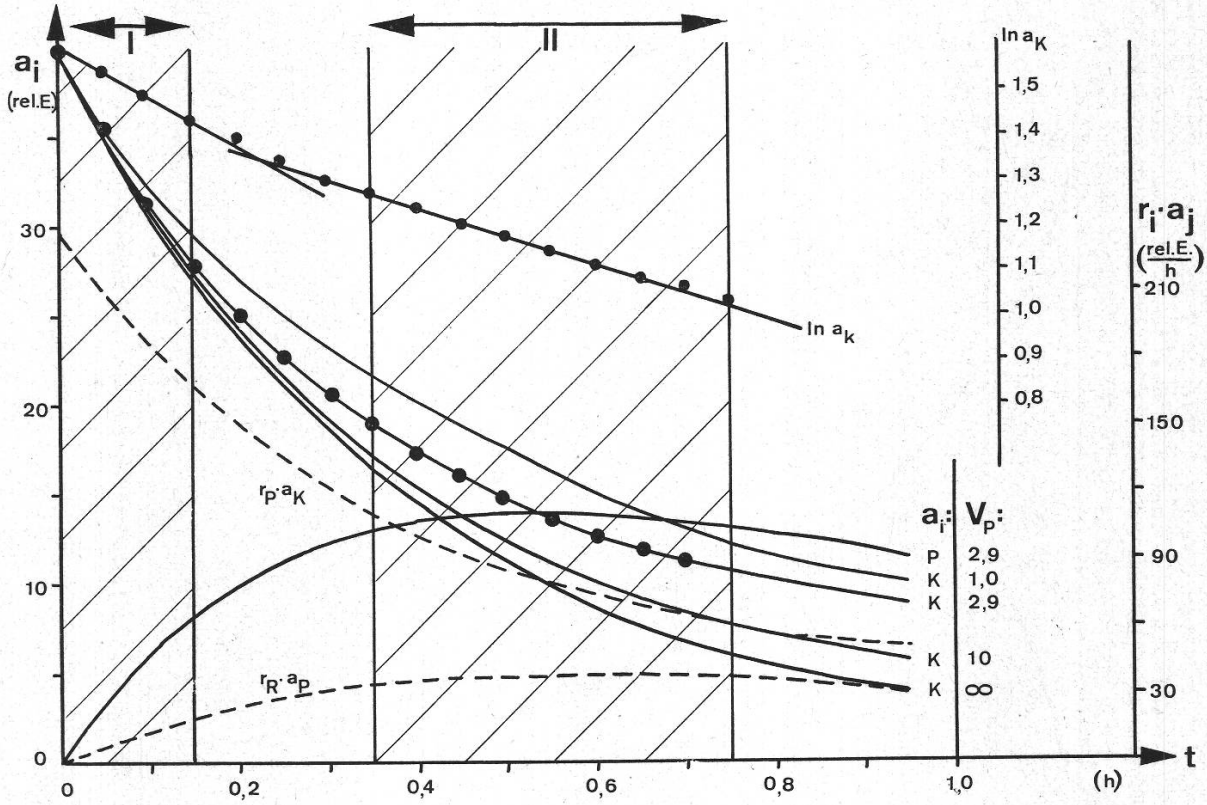

Abbildung 7

$a_i(t)$ der Pools P und K für die Kompensationslage. Durch r_P und r_R transportierte Aktivitätsmengen. Zuoberst der Verlauf von 1n $a_K(t)$ mit den beiden linearen Bereichen I und II. Die Punkte bei $a_K(t)$, $V_P = 2{,}9$ entsprechen den experimentell ermittelten Werten. Die ausgezogenen Kurven stellen die Simulation des Modells von Abbildung 6 mittels eines Analogrechners dar

Bereich von C_K konstant bleibt, so ist es möglich, unter Benützung dieses Wertes von V_P und der Gleichungen 11, 12 und 13 durch Reproduktion von $a_K(t)$ mittels Variation von V_A für einen Fall von C_K über der Kompensationslage $a_P(t)$, $a_A(t)$ und V_A mit dem Analogcomputer zu rechnen. Abbildung 8 zeigt die Ergebnisse dieser Rechnung mit den Daten vom zehnten Versuchstag ($C_K = 135$ ppm CO_2). Mit einem Wert für $V_A = 10$ ml liess sich $a_K(t)$ relativ gut reproduzieren. Die Verhältnisse zwischen der Zeitdauer des ersten linearen Bereichs von 1n $a_K(t)$ und den gestrichelt eingezeichneten, transportierten Aktivitäten sind gleich wie im oben dargestellten Fall der Kompensationslage. Jedoch hat sich das Zeitintervall $\triangle t_1$, bedingt durch den rascheren

Anstieg von a_P, von 0,15 auf 0,05 h reduziert. Der rasche Anstieg von $a_P(t)$ verdeutlicht, weshalb es nicht möglich war, in einem Konzentrationsbereich von $C_K > 200$ ppm r_P zu messen. Zu diesem Zweck müsste eine Messanordnung mit wesentlich kleinerer Zeitkonstante zur Erfassung von $a_K(t)$ zur Verfügung stehen. Der langsame Anstieg von $a_A(t)$ zeigt, dass es berechtigt war, im ersten mit dem Computer gerechneten Fall a_A zu vernachlässigen. Leider stand uns der Analogrechner nur für einige Stunden zur Verfügung, und eine eingehende Prüfung unseres Modells war deshalb nicht möglich. So ist zwar die erreichte Reproduktion der Resultate nicht hinreichend zur Stützung des Modells, immerhin ist aber hiefür eine notwendige Bedingung erfüllt.

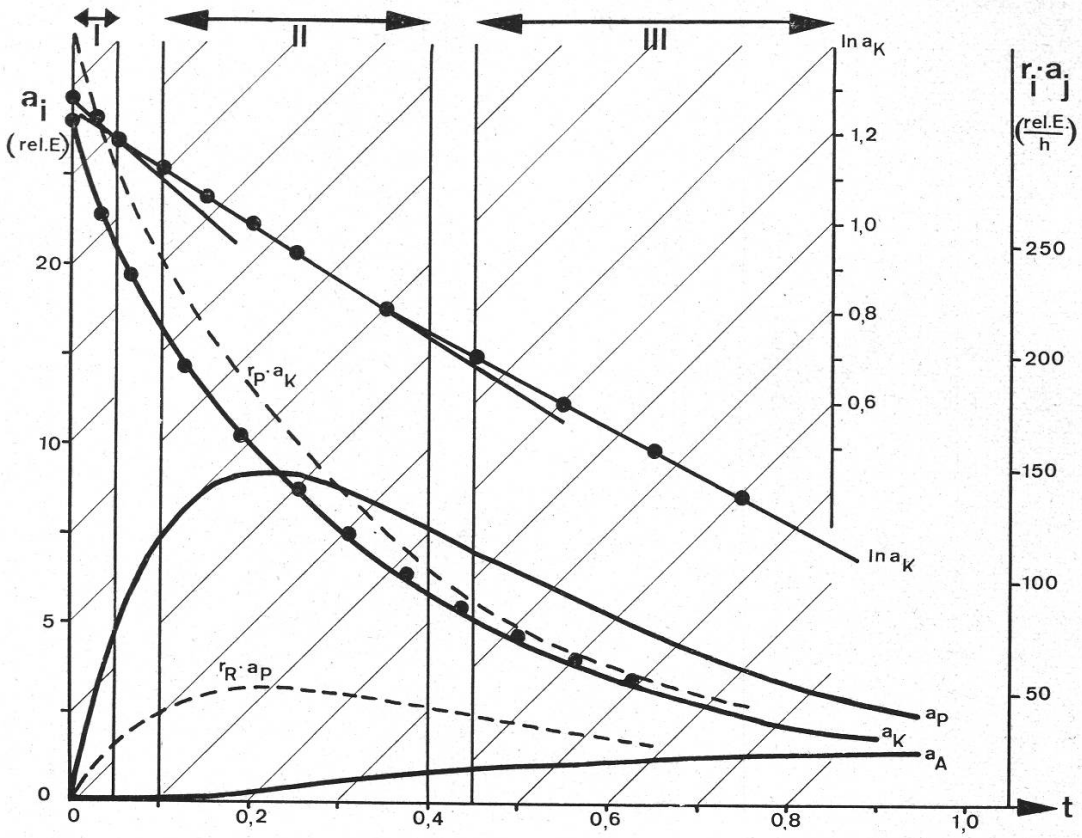

Abbildung 8

$a_i(t)$ der Pools P, K und A für $C_K = 135$ ppm. Durch r_P und r_R transportierte Aktivitätsmengen. Zuoberst der Verlauf von ln $a_K(t)$ mit den drei linearen Bereichen I, II und III. Die Punkte bei $a_K(t)$ entsprechen den experimentell ermittelten Werten. Die ausgezogenen Kurven stellen die Simulation des Modells von Abbildung 6 mittels eines Analogrechners dar

Unsere Resultate und das damit aufgestellte Modell sollen nun zur Diskussion einer Anzahl von Versuchen anderer Autoren dienen. Es sind mir nur zwei Arbeiten bekannt, die in ihrer Versuchsanordnung durch Messung von C_K und $a_K(t)$ mittels Zählrohrs direkt an höheren Pflanzen die reelle Photosyntheserate messen (Weigl et al., 1951; Lister et al., 1961). In der Pionierarbeit von Weigl ist die Auswertetechnik nicht ersichtlich; die Autoren bemerken jedoch, dass ihnen nur die Auswertung einer Kurve gelang. Als Resultat erhielten sie eine 50prozentige Atmungshemmung im

Licht an Stücken von Gerstenblättern. Lister stellte an *Pinus resinosa* eine Atmung im Licht fest, die nur 20% des Dunkelatmungswertes erreichte. In beiden Arbeiten befanden sich die Gaswechselraten im geschlossenen Gaskreislauf nicht im «steady state» während der Messung von $a_K(t)$. Lister wählt aus der registrierten Kurve des $^{14}CO_2$-Aktivitätsabfalls zur Berechnung der reellen Photosyntheserate je Versuch zwei Punkte unter der Annahme eines dazwischen liegenden exponentiellen Abfalls. Diese Punkte liegen aber zeitlich so lange nach Fütterungsbeginn (60 und 80 bzw. 25 und 55 Minuten), dass nach unserem Modell keinesfalls mehr die reelle Photosyntheserate erfasst wird. Die niedrigen Werte für die Atmung im Licht wären somit dadurch erklärbar, dass die der Berechnung zugrunde liegenden Punkte zeitlich zwischen den zweiten und dritten linearen Bereich von $\ln a_K(t)$ fallen.

Die massenspektrometrischen Messungen von $^{13}CO_2$, $^{14}CO_2$, $^{12}CO_2$, $^{18}O_2$ und $^{16}O_2$ im geschlossenen Kreislauf mit niederen und höheren Pflanzen (van Norman und Brown, 1952; Brown, 1953; Brown und Whitingham, 1955; Weis und Brown, 1959; Brown und Weis, 1959; Ozbun et al., 1964; Kutyurin et al., 1964) sind alle mit dem technisch bedingten Nachteil eines relativ niedrigen O_2-Partialdruckes (1–2 Vol.-%) und einer, verglichen mit physiologischen Bedingungen, hohen, in der gleichen Grössenordnung liegenden CO_2-Konzentration behaftet. Wie jedoch Forrester et al. (1966) und Björkman (1966) zeigten, ist die Nettoassimilationsrate wie auch die Lage des Kompensationspunktes sehr stark von der O_2-Konzentration abhängig. Die Resultate dieser unter extremen physiologischen Bedingungen durchgeführten massenspektrometrischen Versuche lassen sich deshalb nicht ohne weiteres auf Normalbedingungen übertragen. Eine oft angewandte Methode besteht darin, das Objekt im Licht in einer Küvette längere Zeit einer $^{14}CO_2$-haltigen Atmosphäre auszusetzen, um nach Entfernung des restlichen $^{14}CO_2$ aus der Küvette die Abgabe von $^{14}CO_2$ im Licht und im Dunkel miteinander zu vergleichen (Steemann, Nielsen, 1955; Ryther, 1956; Zalensky, 1957; Nishida, 1962). Nach unserem Modell ist bei starker Markierung des Pools S zu erwarten, dass die Abgabe von $^{14}CO_2$ im Dunkeln viel grösser ist als im Licht. Dieser Sachverhalt wird auch in allen zitierten Versuchen gefunden. Zalensky fand zum Beispiel bei *Prunus Laurocerasus* überhaupt keine Abgabe von $^{14}CO_2$ im Licht. Er zieht hieraus ungerechtfertigterweise den Schluss, dass im Licht überhaupt keine Abgabe von CO_2 erfolgt. Nach unserem Modell gibt jedoch das Objekt im Licht kein $^{14}CO_2$ mehr ab, sobald $a_P(t)$ gegen Null geht. Diese Versuche wären unserer Ansicht nach aufschlussreicher, wenn die Kinetik der $^{14}CO_2$-Abgabe unmittelbar nach der Küvettenspülung studiert würde.

In einem mit sehr klaren Voraussetzungen durchgeführten Versuch findet Bykov (1962 b) durch Extrapolation von $r_N(C_K)$ auf die Ordinate bei Tabakblättern eine im Licht unveränderte Atmung. Seine Voraussetzung, dass eine eventuelle CO_2-Abgabe im Licht von der Photosyntheseleistung unabhängig sei, erwies sich nach unseren Versuchen jedoch als unzulässig. Der Schnittpunkt von $r_N(C_K)$ mit der Ordinate ist abhängig von der Lage des Kompensationspunktes und der Steilheit von $r_N(C_K)$. Diese Grössen sind aber pflanzenspezifisch, wobei die Lage des Kompensationspunktes wahrscheinlich weitgehend von den blattanatomischen Verhältnissen abhängt (Moss, 1966; El Sharkawy et al., 1967). Ein Feld für weitgehende Spekulationen bilden die Resultate von Versuchen über die Änderung der Gaswechselraten bei den Übergängen Dunkel–Licht und Licht–Dunkel (Decker, 1955, 1957, 1959; Massini,

1957; Tregunna et al., 1961; Semenko, 1964 a, 1964 b; Tregunna, 1964; Egle und Döhler, 1964).

Die übereinstimmende Feststellung des sogenannten «gulp» beim Ein- und des «burst» beim Ausschalten des Lichtes liess sich zwanglos durch das Anlaufen der Rückreaktion beziehungsweise durch deren Ausklingen erklären. Besondere Stützung erhielt diese Hypothese durch die Beobachtung von Semenko (1964 a, 1964 b) und Tregunna (1964), dass bei Untersuchung des Induktionseffekts in $^{14}CO_2$-haltiger Atmosphäre mit dem «gulp» ein Ausstoss von $^{14}CO_2$ verbunden ist. Zudem konnten Egle und Döhler (1964) zeigen, dass bei O_2-Entzug der «gulp» ausbleibt.

Die Abnahme der apparenten Photosyntheserate mit steigender O_2-Konzentration (Warburg-Effekt) bereitet grosse interpretatorische Schwierigkeiten (ausführliche Diskussion bei Turner und Brittain, 1962). Forrester et al. (1966) konnten jedoch sehr wahrscheinlich machen, dass die im Warburg-Effekt auftretende Abnahme der apparenten Photosyntheserate eher auf einer Zunahme der «Photorespiration» als auf einer Reduktion der reellen Photosyntheserate beruht.

Zusammenfassend kann über die Resultate der zitierten, auf pflanzenphysiologischer Ebene durchgeführten Versuche gesagt werden, dass sie unserem hypothetischen Modell nicht widersprechen, sofern man dabei die mit dem Massenspektrometer gewonnenen Ergebnisse nicht mit einbezieht.

Die eigentlichen Schwierigkeiten beginnen erst beim Versuch, unser Modell dem bio- und photochemischen Bereich zuzuordnen, wo sich alsbald die schwerwiegende Frage nach der Quantenausbeute der Photosynthese stellt. Es wäre unsinnig, sich mit unserem, vorläufig noch groben Modell an dieser Kontroverse zu beteiligen (vgl. z. B. Warburg et al., 1964).

Wie Hatch und Slack (1966) zeigen, gerät die Diskussion über den CO_2-Fixierungsmechanismus bei der Photosynthese wieder in Fluss, und eine erweiterte Kenntnis hierüber könnte vielleicht die Rückreaktion erklären.

Einen biochemischen Ansatzpunkt zur Erklärung der Rückreaktion geben vielleicht die Befunde von Zelitch (1966), der als Substrat für eine sogenannte Photorespiration bei Scheibchen von Tabakblättern ein rasch gebildetes Photosyntheseprodukt, nämlich Glycolsäure, nachweisen konnte.

8. Detailbeschreibung der Versuchsanlage

1. Technischer Aufbau des Gaskreislaufsystems (Abb. 9)

In die Kreislaufschaltung sind vier Systeme integriert: 1. das Durchflussystem für den offenen Kreislauf, 2. das Messystem für den offenen Kreislauf, 3. das Zirkulations- und Messystem für den geschlossenen Kreislauf, 4. der Nebenkreislauf für die Entwicklung des $^{14}CO_2$.

Für das Durchflussystem bei offener Kreislaufschaltung saugt eine Membranpumpe P_1 Luft aus dem Freien an. Am Ventil R_2 lässt sich deren Durchflussrate q einstellen. Das mit Kalknatron gefüllte, U-förmige Absorptionsrohr A befreit die angesaugte Luft von CO_2. Anschliessend dient die mit entsalztem Wasser gefüllte, nach Shaw (1934) hergestellte Waschflasche P zur Befeuchtung der CO_2-freien Luft. Sie befindet sich in einem thermostatisierten Wasserbad, dessen Temperatur dem Tau-

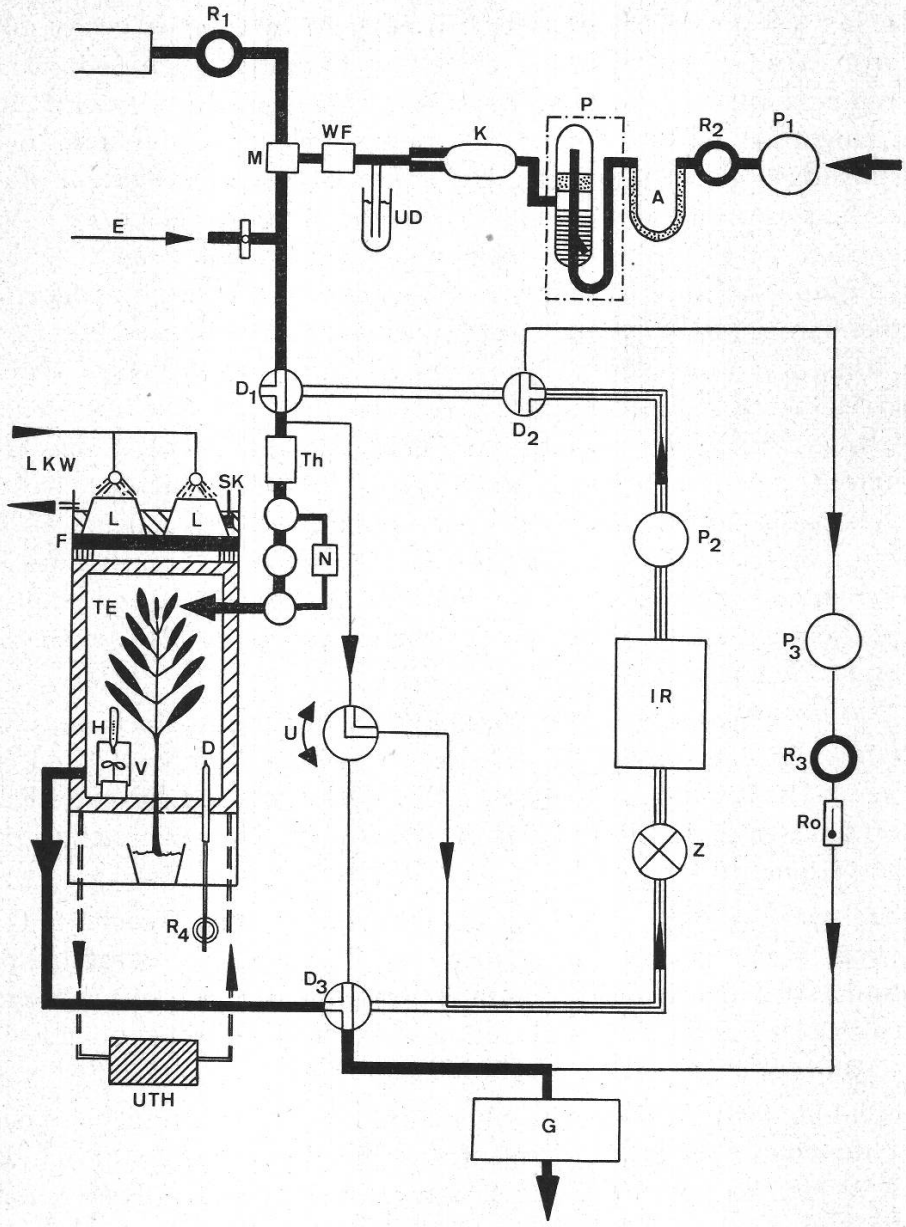

Abbildung 9

Schema der Versuchsanlage

P_1: Membranpumpe, R_2: Regulierventil, A: CO_2-Absorptionsrohr, P: Thermostatisierte Waschflasche für Luftbefeuchtung, K: Druckausgleichsgefäss, UD: Überdruckventil, WF: Wattefilter, M: Mischkammer, R_1: Regelventil für reines CO_2, E: Eichgaszuführung, $D_{1,2,3}$: Dreiweghahnen, Th: Thermistordurchflussmesser, N: Nebenkreislauf für $^{14}CO_2$-Entwicklung, SK: Sicherheitskontakt, L: Lampen, LKW: Lampenkühlwasser, TE: Thermoelement für Blattemperaturmessung, H: Thermometer für Lufttemperaturmessung, V: Ventilator, D: Düse mit Regelventil für r_E, UTH: Umwälzthermostat, U: Umschaltventil, P_2: Siliconölpumpe, IR: Infrarotanalysator, Z: Zählrohr, G: Gasuhr, P_3: Membranpumpe, R_3: Regulierventil, Ro: Rotameter, F: Infrarotfilter

punkt der gewünschten Luftfeuchtigkeit entspricht. Das Druckausgleichsgefäss K mit einer am Ausgang angeschmolzenen Kapillare gleicht die durch die Blasenbildung in der Waschflasche erzeugten Druckschwankungen aus. Das Überdruckventil UD dient als Sicherung bei eventuellen Fehlschaltungen. Nun gelangt die CO_2-freie Luft über

das Wattefilter WF in eine kleine Mischkammer M, wo ihr ein genau dosierter, konstanter Strom von reinem CO_2 aus einer Druckflasche zugemischt wird. Die Rate dieses durch eine Düse in die Mischkammer einströmenden CO_2 wird am Feinnadelventil R_1 eingestellt und bestimmt zusammen mit der Durchflussrate q die CO_2-Küvetteneingangskonzentration C_E. Die mit CO_2 genau dotierte Luft strömt nun über den Thermistordurchflussmesser Th in die Küvette. Nach dem Verlassen der Küvette gelangt die Luft über die Gasuhr G wiederum ins Freie. Das Messystem in offener Kreislaufschaltung ist wahlweise über das automatisch arbeitende oder von Hand bedienbare Umschaltventil U entweder an die Stelle zwischen D_1 und Th zur Messung von C_E oder an den Dreiweghahn D_3 zur Messung von C_K angeschlossen. Die in den Messkreislauf mit einer Rate von zirka 10 l/h durch eine kleine Membranpumpe P_3 angesogene Luft passiert nach dem Umschaltventil U das Methandurchflusszählrohr Z, darauf den Infrarotanalysator IR, die bei dieser Schaltungsart stillstehende Siliconölpumpe P_2, die Membranpumpe P_3, ein Regulierventil R_3 mit angeschlossenem Rotameter Ro zur Durchflusskontrolle und gelangt schliesslich über die Gasuhr G ebenfalls ins Freie. Bei automatischem Betrieb des Umschaltventils U für Dauerversuche wird alle 25 Minuten für die Dauer von 1,5 Minuten die Eingangskonzentration C_E gemessen.

Das geschlossene Kreislaufsystem erhält man durch entsprechende Schaltung der Dreiweghahnen D_1, D_2 und D_3. In diesem Fall sind die Pumpen P_1 und P_3 abgeschaltet, hingegen läuft die Siliconölpumpe P_2. Diese lässt die Luft mit einer Rate von zirka 30 l/h über Küvette, Z, IR, P_2 und Th zirkulieren. In diesem Bereich ist das Leitungssystem voll verglast.

Im Nebenkreislaufsystem N erfolgt die für Markierungsversuche notwendige Entwicklung des $^{14}CO_2$. Durch Umschalten der durch Kreise dargestellten Siliconölabsperrventile wird der Hauptkreislauf bei Beginn des Markierungsversuches über den Nebenkreislauf geschaltet und dadurch das sich in N befindende $^{14}CO_2$ in die Küvette gespült.

Aus Abbildung 9 ist des weiteren schematisch der Küvettenaufbau ersichtlich: Die beiden Lichtquellen L sitzen auf dem Infrarotfilter F und werden durch das Leitungswasser LKW gekühlt. Der über einen Schwimmer betätigte Sicherheitskontakt SK schaltet die Lampen bei Kühlwasserausfall ab. In der Küvette ist auf der Höhe TE das Thermoelement zur Messung der Blattemperatur angebracht. Sein Referenzschenkel befindet sich am Thermometer H über dem Ventilator V. Durch die Düse D strömt das für halboffenen Kreislauf benötigte reine CO_2 in die Küvette. Seine Flussrate r_E lässt sich durch das Feinnadelventil R_4 (Lüdi & Co., Zürich) regulieren. Der Umwälzthermostat UTH reguliert die Temperatur des Wassers im Küvettenmantel. An besonderen Bauteilen des Gaskreislaufsystems sind zu erwähnen:

a) Die Siliconölpumpe (Abb. 10)

In einem geschlossenen Gaskreislaufsystem ist die Anforderung bezüglich Gasdichtheit sehr hoch. Ein äusserst kritisches Glied stellt die Pumpe dar. Handelsübliche Membranpumpen sind im allgemeinen ungeeignet. Eine Lösung wurde in einer auf einfache Art selbstherstellbaren Flüssigkeitskolbenpumpe gefunden. Der im Grundriss runde Aluminiumkörper A ist unten mit einer 2 mm dicken Latexmembran L verschlossen, die sich über die auf einen Exzenterantrieb führende Stange P auf und ab bewegen lässt. An der Exzenterscheibe ist die Hubhöhe einstellbar und so zusam-

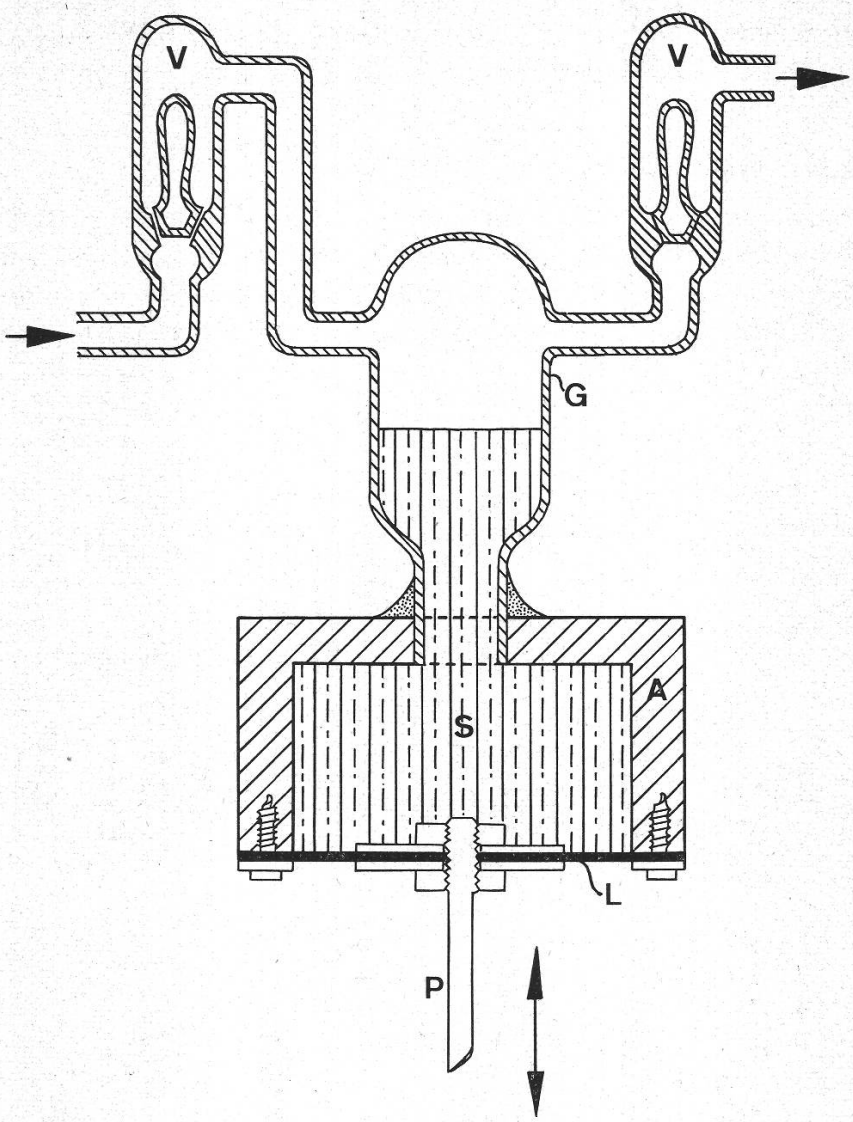

Abbildung 10

Siliconölpumpe

V: Ventil, G: Glaszylinder, A: Aluminiumkörper, S: Siliconöl, L: Latexmembran, P: Antriebstange

men mit der Exzenterdrehzahl die Durchflussrate regulierbar. Als Antrieb diente ein Grammophonmotor, auf dessen Achse die Exzenterscheibe direkt montiert war. Der Zylinderkörper G aus Pyrexglas ist in den Aluminiumkörper A mit Araldit eingekittet. Die an G seitlich angeschmolzenen Ventile V sind gewöhnliche Glasrückschlagventile, wie sie für Wasserstrahlpumpen verwendet werden. Mit der Dimensionierung des Kolbendurchmessers, des Kolbenhubs und der Pumpenfrequenz lassen sich Pumpen für weite Durchflussbereiche konstruieren. In unserem Fall wurden die obigen Grössen so gewählt, dass sich ein Durchfluss von 0–50 l/h einstellen liess. Zunächst diente Quecksilber als Kolbenflüssigkeit. Die toxischen Wirkungen seiner Dämpfe verboten jedoch seine Anwendung auch hier. Dem Quecksilber praktisch gleichwertig hinsichtlich Gasabsorption, physiologisch aber inert, ist Siliconöl. Die Absorption von CO_2 für das in unserem Fall verwendete Siliconöl Bayer M 300 liegt bei Zimmertem-

peratur bei Durchleiten von reinem CO_2 zwischen 0,205 und 0,207 Gew.-% CO_2 und kann somit für CO_2-Konzentrationen der Grössenordnung 500 ppm vernachlässigt werden.

b) Die Umschaltventile (Abb. 11)

Ihre Wirkungsweise ist aus Abbildung 11 ersichtlich. Als Sperrflüssigkeit S diente wiederum Siliconöl Bayer M 300. Der über ein Untersetzungsgetriebe wirkende 6-V-Gleichstrommotor M wird durch den Permanentmagneten PM über die Reed-Kontakte R gesteuert. PM ist zu diesem Zweck an einem sich gleichmässig drehenden Arm

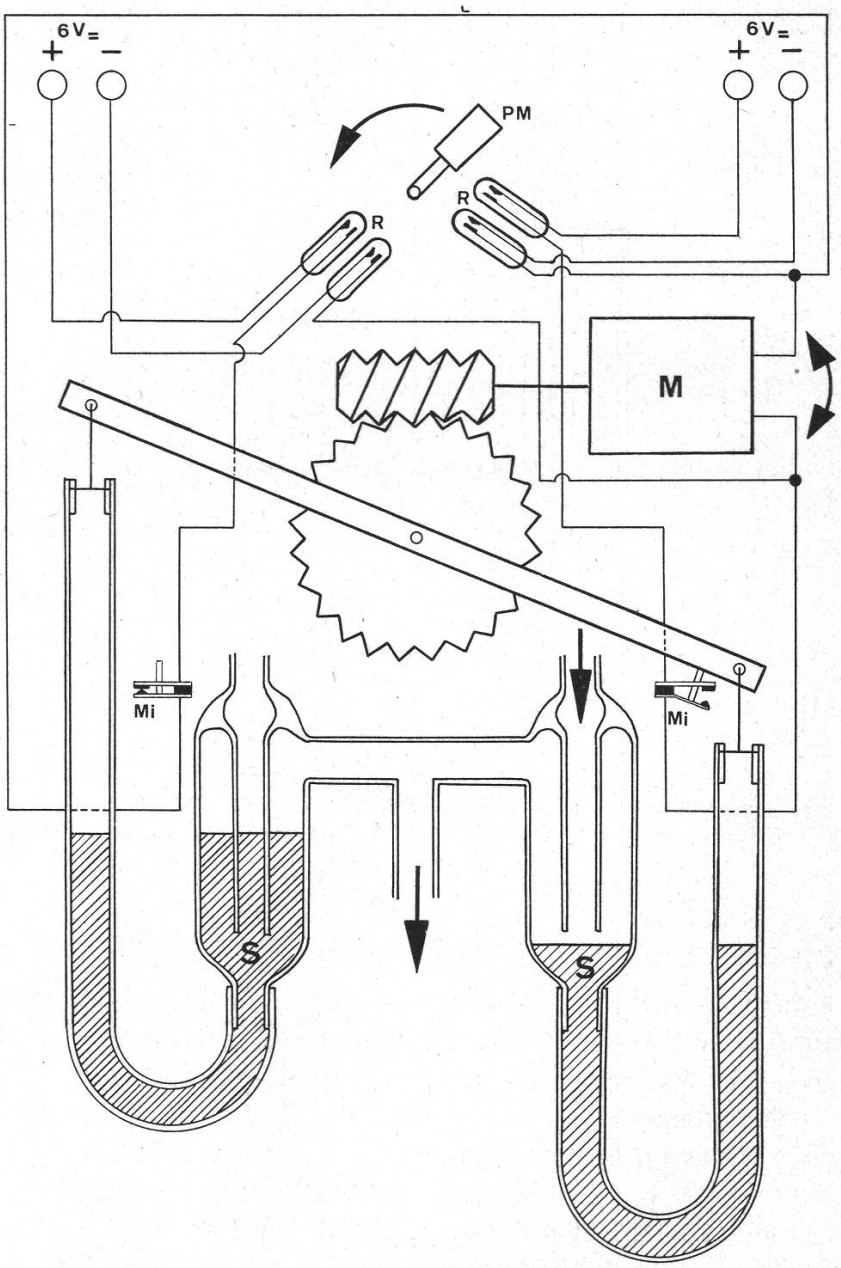

Abbildung 11

Umschaltventile

PM: Permanentmagnet auf Dreharm, R: Reed-Kontakte, M: Gleichstrommotor, Mi: Mikroschalter, S: Siliconöl

befestigt. Die Anordnung der Reed-Kontakte R und die Änderungsmöglichkeit der Drehgeschwindigkeit des Magneten PM gestatten, die Umschaltzeiten weitgehend zu variieren. Befindet sich der Magnet PM über einem Paar der Reed-Kontakte, so schliesst sich der Stromkreis, und der Motor M läuft an. Der die Ventilschläuche tragende Hebelarm dreht sich dadurch so lange, bis er den entsprechenden Mikroschalter Mi öffnet.

c) Der Nebenkreislauf (Abb. 9)

Seine Anordnung ist in Abbildung 9 (bezeichnet mit N) ersichtlich. Die drei Kreise bedeuten Absperrventile gleichen Aufbaus wie diejenigen der automatischen Umschaltung. Sie werden von Hand mittels Heberschläuchen betätigt. N besteht aus einem kleinen Gefäss von zirka 20 ml Inhalt, an das die Gaszu- und -wegleitung angeblasen sind. Zusätzlich besitzt es eine mit einem Gummistopfen verschlossene Öffnung. Für die Entwicklung von $^{14}CO_2$ wird die benötigte Menge radioaktiven Bariumkarbonats in das Gefäss eingefüllt und darauf das erforderliche Volumen Milchsäure mit einer Injektionsspritze durch den Gummistopfen zugegeben. Erst wenn sich alles $^{14}CO_2$ entwickelt hat, erfolgt die Umschaltung der Ventile. Dadurch nimmt der ganze Gasstrom seinen Weg durch das Entwicklungsgefäss. Zur Erzielung eines möglichst definierten Markierungsbeginns ($t = 0$), ist der Nebenkreislauf unmittelbar am Küvetteneingang angebracht.

d) Der Thermistordurchflussmesser

Als Grundlage diente ein Schaltschema nach Philips, 1962. Der zur Messung dienende NTC-Widerstand B 8 32007 P/1K5 ist auf einfache Art quer zur Strömungsrichtung in ein Glasrohr von 8 mm Innendurchmesser eingebaut. Zu diesem Zweck sind zwei kleine, einander gegenüberliegende, kurze Glasröhrchen senkrecht an das

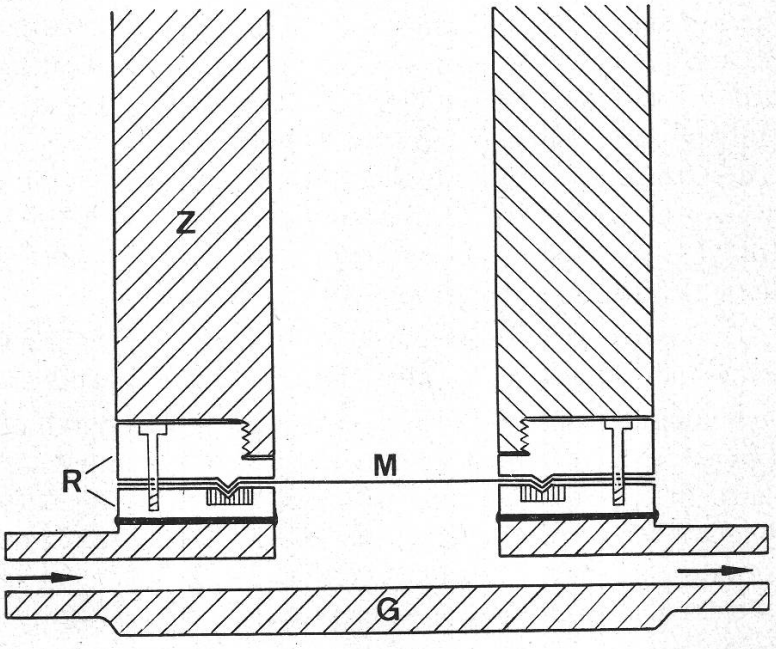

Abbildung 12

Längsschnitt durch Zählkammer
G: Glaskörper, R: Membranhalterung, M: Membrane, Z: Zählrohr

luftführende Glasrohr angeblasen. In diese Rohrstückchen sind die Zuführungsdrähte zum Thermistor mit Araldit eingekittet, so dass deren Enden zum Anlöten der Messleitungen ins Freie ragen. Mit dieser Vorrichtung liess sich eine Änderung des Durchflusses von 1 l/h bei einem totalen Durchfluss von 80 l/h erfassen.

e) Die Zählkammer

Bei ihrer Konstruktion stand wiederum die Forderung nach möglichst hoher Gasdichtheit im Vordergrund. Abbildung 12 zeigt einen schematischen Schnitt durch ihren Aufbau. Der untere Teil der Zählmembranhalterung R ist mit Araldit auf die Glaskammer G aufgekittet. Der oben liegende Ring von R, in den das Zählrohr eingeschraubt ist, wird mit fünf Schrauben gegen den untern Ring gepresst. Dazwischen liegen eine mit Siliconfett leicht eingestrichene Gummidichtung und die Zählmembran aus Hostalen mit einem Flächengewicht von 0,9 mg/cm². Diese Membran war schliesslich die Ursache einer kleinen Undichtheit. In demselben Kreislaufsystem, ohne die Zählkammer, liess sich in Blindversuchen die Undichtheit gegenüber CO_2 auf einen über 24 Stunden nicht mehr messbaren Anteil reduzieren. Die geringe, die Messung nicht beeinträchtigende Undichtheit wurde schliesslich zugunsten der mit dieser Membran geringen spezifischen Flächengewichts erreichten, hohen Zählausbeute in Kauf genommen.

f) Die Küvette

Die Konstruktion einer zweckmässigen, allen messtechnischen Anforderungen genügenden Küvette war mit grossen Schwierigkeiten verbunden. Schliesslich ergab sich der in Abbildung 13 dargestellte Aufbau, der sich bis auf einige unwesentliche Details bewährte. Der ganze Aufbau setzt sich aus vier Hauptelementen zusammen: 1. aus dem Innenmantel, aufgebaut aus der Rahmenkonstruktion IR und den Glasplatten G, der fest in den Aluminiumrahmen TR montiert bleibt; 2. aus dem über eine Gummidichtung auf den Aluminiumrahmen TR angeschraubten Kühlwassermantel AR mit Glasplatten G. Bei UW befinden sich die Ein- und Austrittstelle des durch einen Umwälzthermostaten aufbereiteten Kühlwassers; 3. aus der auf den Kühlwassermantel aufgesetzten Beleuchtungseinrichtung, bestehend aus den wassergekühlten Lampen L, dem Infrarotfilter F und den Distanzklötzchen DI; 4. aus dem mit vier Gewindstangen heb- und senkbaren Küvettenboden, der die Pflanze, die Ventilatoren und die Messfühler trägt. Das Küvettenvolumen beträgt $35{,}6 \pm 0{,}2$ Liter. Demgegenüber vernachlässigbar ist das Volumen des Messkreislaufs.

Die einfache Demontierbarkeit der einzelnen Elemente gewährleistet jederzeit für Reinigungs- und Reparaturzwecke zu allen Teilen leichte Zugänglichkeit.

Die fünf Glasplatten des inneren Küvettenmantels werden durch den geschweissten Eisenrahmen IR getragen. In zwei gegenüberliegende Glasplatten sind an den Stellen L Löcher gebohrt, in die die Gasleitungsrohre mit Araldit eingekittet sind. An drei Kanten des Innenmantels (zwei senkrechte, einander gegenüberliegend; eine oben liegend, horizontal) sind über die ganze Kantenlänge gelochte Zelluloidröhrchen befestigt, aus denen das vom Umwälzthermostaten in den Kühlwassermantel gepumpte Wasser ausströmt. Dies gewährleistet eine gleichmässige Temperaturverteilung im Wassermantel. An einer Küvettenwand befindet sich im Wasser ein von aussen ablesbares Quecksilberthermometer zur Kontrolle der Wassertemperatur. Die Last des innern Aufbaus wird bei T durch einen Winkeleisenrahmen auf den Aluminium-

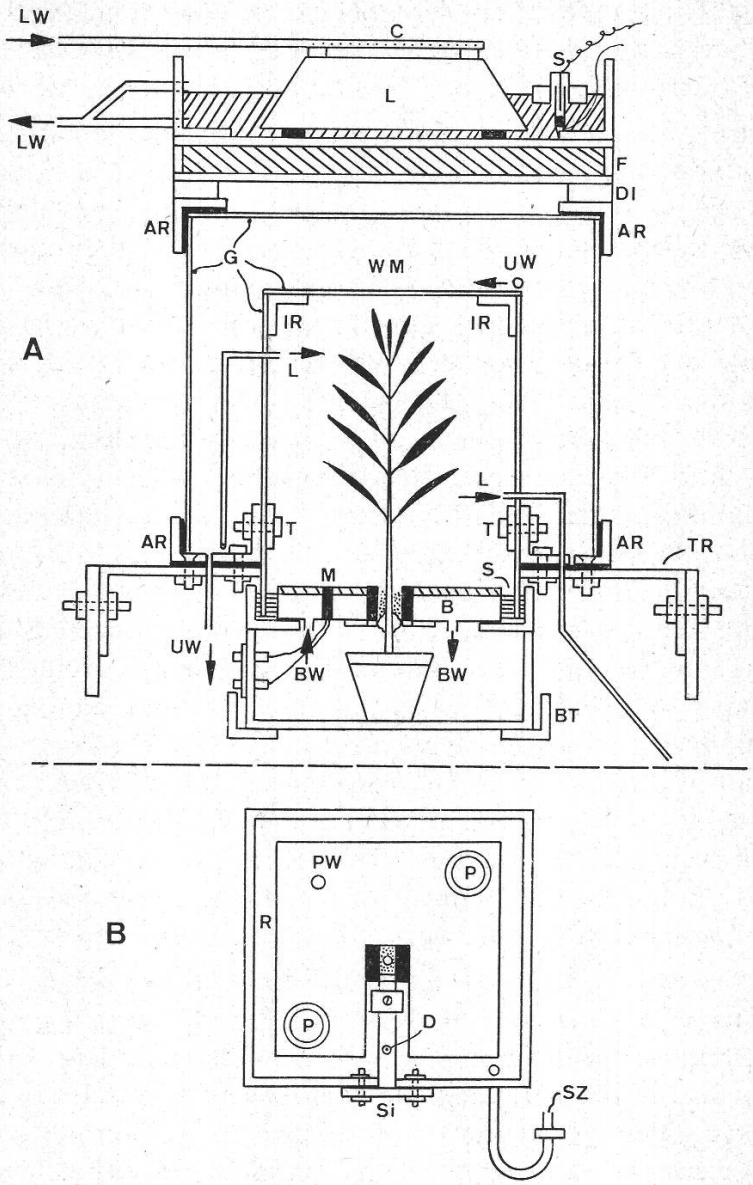

Abbildung 13

Schematische Darstellung der Küvette von 35,6 l Nutzvolumen
A: Längsschnitt durch Gesamtküvette
B: Grundriss des Küvettenbodens
LW: Leitungswasser für Lampenkühlung, C: Gelochtes Zelluloidrohr, L: Lampe, S: Schwimmerkontakt zur Ausschaltung der Lampen bei Kühlwasserausfall, F: Infrarotfilter, DI: Distanzklötzchen, AR: Aussenrahmen, G: Glasplatten, IR Innenrahmen, WM: Wassermantel, UW: Wasserzu- und -rückfluss aus Umwälzthermostaten, L: Luftein- und -austritt, T: Tragrahmen für innere Küvette, M: Messdurchführungen, TR: Haupttragrahmen aus Aluminium, B: Hohlkörper für Bodenkühlung, BW: Zu- und Ablauf des Bodenkühlwassers, BT: Bodentragrahmen, mit Gewindestangen heb- und senkbar, PW: Photowiderstand, R: Abdichtungsrinne, mit Siliconöl gefüllt, S: Siliconöl, P: Propeller für Küvettenventilation, D: Düse für r_E, Si: Schieber für Pflanzenmontage, SZ: Zuführung für Siliconöl

rahmen TR übertragen. Dabei ragen die Glasplatten 3 cm nach unten über den Aluminiumrahmen hinaus, damit sie in die Abdichtungsrinne des Bodens eintauchen können. Der im Innern des Küvettenraumes sich befindende Eisenrahmen IR ist mit

Kunstharzfarbe gestrichen und zusätzlich mit einer dünnen Schicht Araldit zur Herabsetzung der CO_2-Absorption überzogen. Zu Abdichtungszwecken diente allgemein Siliconkautschuk oder ein Gemisch aus Picein und Wollfett (Angerer, 1957).

Der Kühlwassermantel ist im Prinzip wie ein Aquarienbehälter aufgebaut. Er besitzt aber an seiner Öffnung ein zusätzlich angeschweisstes Winkeleisen, das seine Befestigung auf den Aluminiumrahmen TR gewährleistet. Zudem ist knapp unterhalb des oberen Winkeleisens AR in eine Glasplatte ein Loch gebohrt. In dieses ist ein rechtwinklig gebogenes Glasrohr, dessen Ende bis knapp unter die obere Glasplatte reicht, als zusätzlicher Kühlwasserrückfluss eingekittet. Für das ein Volumen von 30 l besitzende Kühlwasser wurde entsalztes Wasser mit einem Zusatz von 3 ml Algenvertilgungsmittel der Firma Maag (Dielsdorf) (nicht benanntes Versuchsprodukt) verwendet. Dadurch unterblieb jedes Wachstum von Grünalgen. Auf dem Infrarotfilter F stehen, über Plexiglasscheibchen abgestützt, zwei 1000-Watt-Philips-Jodlampen, deren Glühkörper des Typs 1213 R in wasserdichte Aluminiumgehäuse montiert sind. Die enorme sich entwickelnde Wärme musste mit Kühlwasser abgeführt werden. Dieses stammt direkt aus dem Wasserleitungsnetz und berieselt die Lampen über zwei gelochte Zelluloidröhrchen. Zum Auffangen des Kühlwassers ist am Rand des Infrarotfilters mit einem Picein-Wollfett-Gemisch ein Aluminiumrahmen aufgeklebt. Dadurch tauchen die Lampen bis zur Hälfte ihrer Höhe ständig ins Kühlwasser. Dieses kühlt dank unserer Anordnung auch zusätzlich den Flüssigkeitsinfrarotfilter F, dessen Gehäuse aus mit Araldit geklebten Glasplatten besteht. Die Araldit klebestellen begannen nach mehreren Monaten zu lecken, weshalb für die Zukunft nach einer anderen Konstruktion gesucht wird. Bei Ausfall des Kühlwassers schaltet der Schwimmer S über ein Relais die Lampen ab. Zudem sichert ein Kontaktthermometer über dasselbe Relais das Lampenkühlwasser gegen Übertemperatur.

Besonders schwierige Probleme in konstruktiver Hinsicht bot der Küvettenboden (Grundriss in Abb. 13 B). Er muss die Montage der Pflanze mit gasdichter Stengelabdichtung gestatten und gasdicht an den Küvettenraum montierbar sein. Schliesslich wurde eine einfache Lösung gefunden, die sich bewährt hat: Das Grundgestell des Bodens besteht aus einem geschweissten Eisenrahmen, in den der geschlitzte Hohlkörper B so eingesetzt ist, dass sich die zur Aufnahme des abdichtenden Siliconöls notwendige Rinne R bildet. Bei entferntem Schieber Si wird die Pflanze von der Seite her eingefahren, worauf der Schieber Si mit drei Schrauben über eine Gummidichtung an die Bodenkonstruktion angeschraubt wird. Der Pflanzenstengel befindet sich dann in einer quadratischen Durchführung von 1 cm Seitenlänge, die mit Siliconkautschuk ausgegossen wird. Das Siliconöl kann nach erfolgter Montage des Küvettenbodens über die Zugabevorrichtung SZ mit Pressluft in die Rinne R gedrückt werden. Durch den Hohlkörper B fliesst über die Stellen BW ebenfalls thermostatisiertes Wasser aus dem Umwälzthermostaten. Auf diesen Hohlkörper sind mit Picein-Wollfett-Gemisch Glasplatten aufgeklebt. So kommt die Luft des Küvetteninnenraums bezüglich des Bodens im wesentlichen nur mit Glas, Siliconöl und Siliconkautschuk in Berührung. Bei M befindet sich die Leitungsdurchführung, in die sämtliche stromführenden Leitungen mit Araldit eingegossen sind. In zwei Ecken sind die durch Escap-Motörchen SR 601 (Reno SA, La Chaux-de-Fonds) angetriebenen Propeller P angebracht. Deren Drehzahl lässt sich über einen Schieberwiderstand von 0–4500 T/min regulieren. Über einem Propeller ist ein Quecksilberthermometer zur Kontrolle der Lufttemperatur befestigt. An den temperaturempfindlichen Teil des Thermometers führt der

Referenzschenkel der zur Blattemperaturmessung dienenden thermoelektrischen Messeinrichtung. Die durch die Differenz zwischen Luft- und Blattemperatur erzeugte Thermospannung gelangt durch die Bodendurchführung in einen Verstärker und von dort auf einen Schreiber. Zusätzlich ist auf die Bodenglasplatte der Photowiderstand PW zur Kontrolle der Lichtintensität montiert. Alle elektrischen Anschlüsse an den Küvettenboden sind an einer seitlich am Boden angebrachten Buchsenplatte von diesem trennbar, so dass der Boden frei aus der Versuchsanlage ausgeführt werden kann. Für einen Versuch kann die Pflanze an einem beliebigen Ort in den Küvettenboden eingebaut, um dann erst bei Bereitschaft der ganzen Versuchsanlage in diese montiert zu werden.

2. Messgeräte

a) Infrarotanalysator

URAS der Firma Hartmann & Braun (Frankfurt BRD). Eingestellter Messbereich 0–500 ppm. Darstellung auf Philips-Kompensationsschreiber mit 100 SKT. Ablesegenauigkeit 2,5 ppm. Papiervorschub 8 cm/h, bei Markierungsversuchen 32 cm/h. Zudem Übertragung der Messwerte auf Sechsfarbenpunktdrucker TUM, Hartmann & Braun, mit einem Papiervorschub von 2 cm/h.

Nullpunktkonstanz besser als $\pm$ 5 ppm/Woche. Eichung mit Eichgas der Firma Carba AG (Zürich) von 400 ppm CO_2. Nullpunkteinstellung mit reinem Stickstoff. Zeitkonstante bei Konzentrationsänderung von 0–500 ppm für 0–250 ppm 3 Sekunden. Wasserdampfquerempfindlichkeit 10 SKT entsprechend 50 ppm CO_2 bei 80% rel. F. und 25 °C.

b) Aktivitätszählvorrichtung

Methandurchflusszählrohr Frieseke & Hoepfner (Erlangen BRD) FH-90 mit entsprechendem Zählgerät und Integrator. Flächengewicht der Membran 0,9 mg/cm². Dämpfungseinstellung des Integrators 45 Sekunden. Spannung am Zählrohr 2,5 kV. Eingangsempfindlichkeit des Zählgerätes auf Stellung 6 (max. möglich 10). Zählausbeute: 50 Mikrocurie $^{14}CO_2$ in der Küvette ergaben zirka 3000 cpm. Integratorausgang über Anpassungswiderstand auf zweitem Kanal des Philips-Schreibers. Zählbereicheinstellung für $A_K(O)$ zirka 80 SKT. Zusätzliche Kontrollübertragung der Messwerte auf TUM-Schreiber.

c) Temperaturmessgeräte

Im Umwälzthermostat Hg-Thermometer $^1/_{10}$-°C-Teilung, im Kühlwassermantel und in der Küvette Hg-Thermometer mit 1-°C-Teilung. Blattemperaturmessung mit Cu-Konstantan-Thermoelement gegen Lufttemperatur. Drahtdurchmesser 0,05 mm. Verstärkung der Thermospannung mit automatisch abgleichendem Spiegelgalvanometer Potentiolux der Firma Hartmann & Braun. Anzeige auf TUM-Schreiber mit einer Empfindlichkeit von 0,5 °C/SKT.

d) Durchflussmessgeräte

Integrale Durchflussmessung am Küvettenausgang mit einer Haushaltgasuhr der Elektrizitätswerke Zürich. Ablesegenauigkeit 1 Liter. Kontrolle der Konstanz der Durchflussrate mit Thermistordurchflussmesser. Anzeige auf TUM mit 0,25 SKT/(l/h)

bei Abgleich der Messbrücke für einen Durchfluss von 60–100 l/h. Durchflusskontrolle im Messkreislauf mittels Rotameter (0–120 l/h). Ablesegenauigkeit 5 l/h.

e) Lichtintensitätsmessgerät

YSI-Messgerät für Messung der absoluten Strahlungsleistung der Firma Yellow Springs (Kontron AG, Zürich). Die Messung mit diesem Gerät war nur bei entferntem Küvettenboden möglich.

Während der Versuche diente ein Photowiderstand in der Küvette zur Kontrolle der Ein- und Ausschaltzeiten des über eine Schaltuhr gesteuerten Lichtes. Die Übertragung der Messwerte auf den TUM-Schreiber gab ein ungefähres Mass über die Konstanz der Lichtintensität.

3. Messtechnische Eigenschaften der Versuchsanlage

Das Messystem wurde in umfangreichen Blindversuchen ausgiebig getestet. Zu diesem Zweck befand sich anstelle der Pflanze ein Glasrohr mit drei Seitenarmen. Die seitlichen Glasröhrchen waren in verschiedenen Höhen angeschmolzen und trugen an ihren Enden gegen direkten Lichteinfall geschützte Thermoelemente. Dadurch und zusammen mit Beobachtungen während der Versuche zeigten sich folgende Systemeigenschaften:

a) CO_2-Konzentration

Anzeigeverzögerung nach Änderung der CO_2-Konzentration in der Küvette: 8 Sekunden. Konstanz der CO_2-Eingangskonzentration während der Messungen im offenen Kreislauf besser als $\pm 2{,}5$ ppm/h. Dichtheit des geschlossenen Gaskreislaufs: Retentionseffekte komplizieren die Verhältnisse. Die Zu- oder Abnahme von C_K variiert je nach dem Vorleben des Systems, erreichte aber höchstens, gemessen über 24 Stunden, 5 ppm/h. Zur Korrektur der Wasserdampfquerempfindlichkeit wurde eine mittlere relative Luftfeuchtigkeit von 80% bei 25 °C zugrunde gelegt. Diese resultiert aus einer eingestellten Eingangsfeuchtigkeit von 70% rel. F. und aus dem durch die transpirierende Pflanze abgegebenen Wasserdampf. Messungen mit $C_E = O$ und 80% rel. F. bei 25 °C zeigten am Philips-Schreiber einen Ausschlag von 10 SKT. Die in die Berechnung von r_N und r_D eingehenden Werte von C_E und C_K wurden entsprechend korrigiert. Trotzdem besteht für diese Feuchtigkeitskorrektur in Ermangelung eines geeigneten Messgerätes eine gewisse Unsicherheit. Sie leistet aus diesem Grunde an den geschätzten Fehler für die Messung von C_E und C_K den grössten Beitrag. Der Fehler für C_K beträgt ± 10 ppm und für die Flussraten ± 10 ppm·q, das heisst für eine mittlere Durchflussrate von 80 l/h $\pm$ 0,8 ml/h.

b) $^{14}CO_2$-Aktivität

Anstiegszeiten der Aktivität von Backgroundaktivität (ca. 50 cpm) auf $A_K(O)$ zirka 100 Sekunden bei einer Integratordämpfung von 3 Sekunden. Bei Markierung im Dunkeln bleibt mit eingebauter Pflanze die Aktivität auf dem Wert von $A_K(O)$; es ist keine Absorption von $^{14}CO_2$ durch das System messbar! Papiervorschub bei der Aufnahme von $A_K(t)$ 32 cm/h. Fehlerabschätzung anhand der graphischen Auswertung von $A_K(t)$. Pro Markierungsversuch 50–70 μC aus zirka 0,5 mg Bariumkarbonat mit konzentrierter Milchsäure entwickelt.

c) Temperaturverhältnisse

Die Temperaturverhältnisse fanden sorgfältigste Beobachtung, da in belichteten Küvetten die Gefahr starker Aufheizung der Objekte besteht (Gaastra, 1959; van der Meer und Wassink, 1962). Ohne starke Herausfilterung des IR-Anteils des Lichtes ist es nicht möglich, die Objekttemperatur in der Nähe der Lufttemperatur zu halten. Temperaturschwankung im Ultrathermostat $\pm 0{,}2$ °C. Im Dunkeln gegenüber Soll-Luft (25 °C) und -Blattemperatur keine Abweichung ablesbar. Im Licht Erhöhung der Blattemperatur auf $27 \pm 0{,}5$ °C. Sie ist dann stark von der Drehzahl der Ventilatoren abhängig. Ist diese 0, Erhöhung der Blattemperatur auf zirka 30 °C. Die Ventilatordrehzahl wurde schliesslich so eingestellt, dass sich alle Blätter der Pflanze leicht bewegten. Mit den in den Blindversuchen auf verschiedenen Höhen angebrachten Thermoelementen war dank der Bodenkühlung kein Temperaturgradient feststellbar.

d) Lichtverhältnisse

Der Infrarotfilter war nach Angerer (1957) mit einer Kupfersulfatlösung der Konzentration 28,5 g $CuSO_4 \cdot 5H_2O$/2 cm Schichtdicke gefüllt. Absorptionsmessung dieser Lösung in einem Beckmann-Spektralphotometer kombiniert mit der Farbtemperatur der Philips-Jodlampen von 3200 °K ergaben die in Abbildung 14 dargestellte spektrale Lichtintensitätsverteilung. Die Intensität des Lichtes in der Küvette variierte reflektorbedingt nun $\pm 1 \cdot 10^5$ erg/sec·cm². Die Unstabilität der Netzschwankung erzeugte Änderungen der gleichen Grössenordnung. Für Versuche bestand das Ziel, eine die Photosynthese sättigende, aber keine schädigende Lichtintensität von geeigneter spektraler Zusammensetzung zu erhalten. Deshalb wurden diese für andere Versuche vielleicht ungenügend kontrollierten Lichtverhältnisse toleriert.

Die durchschnittliche Lichtintensität im Küvettenzentrum betrug $5 \cdot 10^5$ erg/sec·cm².

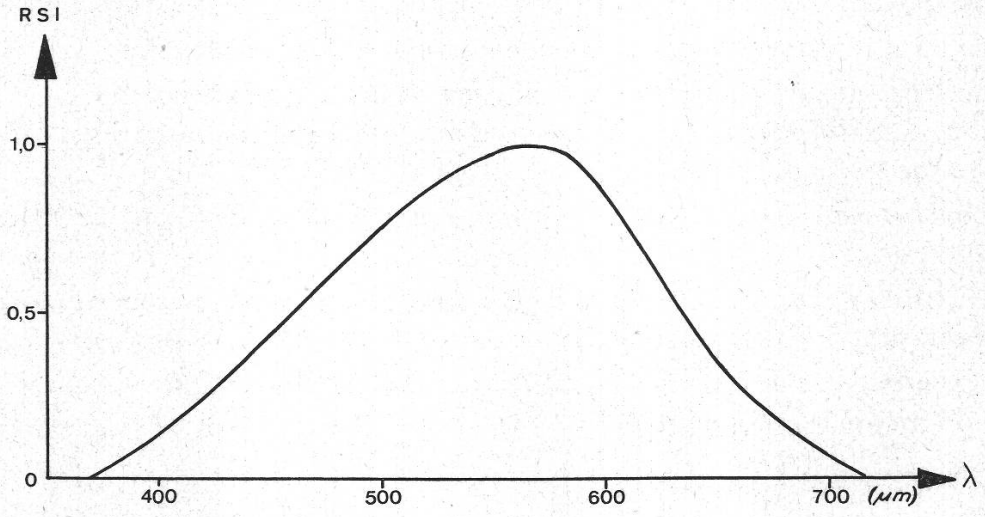

Abbildung 14

Abhängigkeit der relativen spektralen Lichtintensität RSI von der Wellenlänge λ unterhalb des Infrarotfilters

Zusammenfassung

Für die Bestimmung der reellen Photosyntheserate wird eine Modellvorstellung entwickelt. Dies führt zu einem Gleichungssystem, das für Messungen mit $^{14}CO_2$ die exakten Voraussetzungen liefert. Als Objekt diente in einem diesen Voraussetzungen entsprechend konstruierten Gaskreislaufsystem ein intakter, anderthalbjähriger Kaffeebaum.

Es liessen sich folgende CO_2-Gaswechselraten im Konzentrationsbereich von 40 bis 200 ppm CO_2, bei 25 °C und unter die Photosynthese sättigender Lichtintensität messen: Eine linear von der CO_2-Konzentration abhängige apparente Photosyntheserate; eine von der CO_2-Konzentration unabhängige Dunkelatmungsrate; eine linear von der CO_2-Konzentration abhängige reelle Photosyntheserate, wobei die Differenz zwischen reeller und apparenter Photosyntheserate linear von der CO_2-Konzentration abhängt; eine mit einem Ausstoss von $^{14}CO_2$ verbundene Rückreaktionsrate, die linear von der reellen Photosyntheserate abhängt; eine wahrscheinlich ebenfalls mit einem Ausstoss von $^{14}CO_2$ verbundene Lichtatmungsrate, die dem Betrage nach der Dunkelatmungsrate entspricht und von der CO_2-Konzentration unabhängig ist.

Diese experimentell festgestellten Gaswechselraten führten zu einer erweiterten Modellvorstellung, die durch Simulation in einem Analogrechner mit den Resultaten verglichen wurde.

Summary

A model system has been constructed for the determination of the true rate of photosynthesis in a living plant. The model leads to a system of equations giving an exact basis for measurement with $^{14}CO_2$ in a gas circuit system. Experiments were started with a 1 ½ years old coffee tree which fulfilled the asumptions of the model.

The following CO_2 gas exchange rates were measured under conditions of light saturation, 25 °C and CO_2-concentrations between 40–200 ppm:

1. The apparent rate of photosynthesis depended linearly on the CO_2-concentration.
2. The dark respiration was independent of the CO_2-concentration.
3. The true rate of photosynthesis showed a linear dependence on the CO_2-concentration. The difference between the true and the apparent rate was itself linearly related to the CO_2-concentration.
4. A back reaction giving off $^{14}CO_2$ was linearly dependent on the true rate of photosynthesis.
5. A light respiration being equal to the dark respiration was independent on the CO_2-concentration. Likely there is an output of $^{14}CO_2$ joined to this light respiration.

This experiment enabled the construction of an extended model system which was verified on an analogue computer.

Meinem verehrten Lehrer Prof. Dr. H. Wanner danke ich für die Überlassung des interessanten Themas, für seine wertvollen Anregungen und für seine Unterstützung bei der Überwindung der zeitraubenden versuchstechnischen Schwierigkeiten.

Herrn W. Sauter, dipl. Phys. ETH, bin ich für die Kontrolle der mathematischen Ableitungen und für den Hinweis auf das Siliconöl als Sperrflüssigkeit zu Dank verpflichtet.

Der Firma Kontron AG, Zürich, danke ich, dass sie unentgeltlich den Hitachi-505-Analogcomputer für die Rechnung meines Modells zur Verfügung stellte. Hierbei gehört mein besonderer Dank Herrn M. Futamura, der die Gleichungen ins Blockschema übertrug und den Rechner bediente.

Die entscheidenden konstruktiven Hinweise zur Ausgestaltung der $^{14}CO_2$-Messkammer verdanke ich Herrn A. Massini, seinerzeit bei Fa. Trüb, Täuber, Zürich.

Herr A. Huber, technischer Assistent unseres Instituts, führte in verdankenswerter Weise eine grosse Zahl feinmechanischer Arbeiten aus.

Literatur

Angerer von E. 1957. Technische Kunstgriffe bei physikalischen Untersuchungen. Vieweg, Braunschweig.

Björkman O. 1966. The effect of oxygen concentration on photosynthesis in higher plants. Physiol. Plant. **19**, 618–633.

Brown A. H. 1953. The effect of light on respiration using isotopically enriched oxygen. Am. J. Bot. **40**, 719–729.

— und C. P. Whittingham. 1955. Identification of the carbon dioxide burst in *Chlorella* using the recording mass spectrometer. Plant Physiol. **30**, 231–237.

— und D. Weis. 1959. Relation between respiration and photosynthesis in the green alga *Ankistrodesmus Braunii*. Plant Physiol. **34**, 224–234.

Bykov O. D. 1962a. Theoretical analysis of the kinetics of gas exchange in illuminated plants. Soviet Plant Physiol. **9**, 257–262.

— 1962b. Analysis of the kinetics of gas exchange by plants in the light. Soviet Plant Physiol. **9**, 326–330.

Decker J. P. 1955. A rapid, post-illuminated deceleration of respiration in green leaves. Plant Physiol. **30**, 82–84.

— 1957. Further evidence of increased carbon dioxide production accompanying photosynthesis. J. solar energy **1**, 30–33.

— 1959. Comparative responses of carbon dioxide outburst and uptake in tobacco. Plant Physiol. **34**, 100–102.

Egle K. 1960. Apparente und reelle Photosynthese, Gaswechselgleichgewichte, Lichtatmung. Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. V/1, 182–210. Springer-Verlag, Heidelberg.

— und G. Döhler. 1964. Die Wirkung von O_2-Entzug auf die Induktionsphase der photosynthetischen CO_2-Aufnahme. Z. Natf. **19b**, 773–774.

El Sharkawy M. A., R. S. Loomis und W. A. Williams. 1967. Apparent reassimilation of respiratory carbon dioxide by different plant species. Physiol. Plant. **20**, 171–186.

Forrester M. L., G. Krotkov und C. D. Nelson. 1966. Effect of oxygen on photosynthesis, photorespiration and respiration in detached leaves. I. Soybean. Plant Physiol. **41**, 422–427.

Gaastra P. 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature and stomatal diffusion resistance. Meded. Landbouwhogeschool, Wageningen **59**, 1–68.

Hatch M. D. und C. R. Slack. 1966. Photosynthesis by sugar-cane leaves. A new carboxylation reaction and the pathway of sugar formation. Biochem. J. **101**, 103–111.

Kutyurin V. M., M. V. Ulbekova und N. M. Nazarov. 1964. The influence of light and oxygen on photosynthesis and respitration in aquatic plants. Soviet Plant Physiol. **11**, 822–829.

Lister G. R., G. Krotkov und C. D. Nelson. 1961. A closed-circuit apparatus with an infrared CO_2 analyzer and a Geiger tube for continuous maesurement of CO_2 exchange in photosynthesis and respiration. Can. J. Bot. **39**, 581–591.

Massini P. 1957. Photosynthetic phosphorylation as an explanation for induction phenomena in photosynthesis. Acta Bot. Neerl. **6**, 434–444.
Meer van der Q. P. und E. C. Wassink. 1962. Preliminary note on photosynthesis in green plum fruits. Meded. Landbouwhogeschool, Wageningen **62**, 1–9.
Moss D. N. 1962. The limiting carbon dioxide concentration for photosynthesis. Nature **193**, 587.
Nishida K. 1962. Studies on the re-assimilation of respiratory CO_2 in illuminated leaves. Plant cell physiol. **3**, 111–124.
Norman van R. W. und A. H. Brown. 1952. The relative rates of photosynthetic assimilation of isotopic forms of carbon dioxide. Plant Physiol. **27**, 691–704.
Ozbun J. L., R. J. Volk und W. A. Jackson. 1964. Effects of light and darkness on gaseous exchange of bean leaves. Plant Physiol. **39**, 523–527.
Philips-Bulletin. NTC Resistors. Ed. 1962.
Rabinowitch E. J. 1945. Photosynthesis and related processes. Interscience Publ., Inc., New York.
Rosenstock G. und A. Ried. 1960. Der Einfluss sichtbarer Strahlung auf die Pflanzenatmung. Handbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. XII/2, 259–333. Springer-Verlag, Heidelberg.
Rvther J. H. 1956. Interrelation between photosynthesis and respiration in the marine flagellate *Dunalielle euchlora*. Nature **178**, 861–863.
Semenko V. C. 1964a. Study of the mechanism of the processes governing CO_2 absorption kinetics at the beginning of the induction period of photosynthesis. Soviet Plant Physiol. **11**, 186–197.
— 1964b. Characteristics of CO_2 = gas exchange in the transition states of photosynthesis upon changing from light to darkness. Light-induced evolution of CO_2. Soviet Plant Physiol. **11**, 319–326.
Shaw J. A. 1934. Ind. Engng. Chem., Analyt. Edit. 6, 479. Zitiert nach Bayer F. und Wagner G. 1960. Gasanalyse, Methoden der Arbeitspraxis. Die chemische Analyse, Bd. 39, Enke-Verlag, Stuttgart.
Sheppard C. W. 1962. Basic principles of the tracer method. Wiley, Inc., New York, London.
Steemann Nielsen E. 1953. Carbon dioxide concentration, respiration during photosynthesis, and maximum quantum yield of photosynthesis. Physiol. Plant. **6**, 316–332.
— 1955. The interaction of photosynthesis and respiration and its importance for the determination of C^{14} = discrimination in photosynthesis. Physiol. Plant. **8**, 945–953.
Tregunna E. B., G. Krotkov und C. D. Nelson. 1961. Evolution of carbon dioxide by tobacco leaves during the dark period following illumination with light of different intensities. Can. J. Bot. **39**, 1045–1056.
— 1964. Further evidence on the effect of light on respiration during photosynthesis. Can. J. Bot. **42**, 989–998.
Turner J. S. und E. G. Brittain. 1962. Oxygen as a factor in photosynthesis. Biol. Rev., Cambr. Philos. Soc. **37**, 130–170.
Warburg O., G. Krippahl und E. Birkicht. 1964. Quantenchemie der Photosynthese, automatisch geschrieben. Biochem. Z. **340**, 1–12.
Weigl J. W., P. M. Warrington und M. Calvin. 1951. The relation of photosynthesis to respiration. J. Amer. Chem. Soc. **73**, 5058–5063.
Weintraub R. L. 1944. Radiation and plant respiration. Bot. Rev. **10**, 383–459.
Weis D. und A. H. Brown. 1959. Kinetic relationship between photosynthesis and respiration in the algal flagellate *Ochromonas malhamensis*. Plant Physiol. **34**, 235–239.
Zalensky O. V. 1957. On the relationships between photosynthesis and respiration. Bot. Z. SSSR **42**, 1674–1690.
Zelitch I. 1966. Increased rate of net photosynthetic carbon dioxide uptake caused by the inhibition of glycolate oxidase. Plant Physiol. **41**, 1623–1631.