

Induktionserscheinungen des CO₂-Gaswechsels in kurzen Photosynthese-Perioden

Von G. DÖHLER und K. EGLE

Aus dem Botanischen Institut der Universität Frankfurt a. M.

(Z. Naturforschg. 19 b, 137–142 [1964]; eingegangen am 22. Oktober 1963)

Die kontinuierliche Messung des CO₂-Gaswechsels homogener Sedimente einzelliger Grünalgen hat ergeben, daß das Kohlendioxyd während der ersten Belichtungsphase zunächst an einen primären, in den verdunkelten Zellen bereits vorhandenen CO₂-Acceptor (A_I) angelagert wird. A_I ist nur im Licht zur Aufnahme und lockeren Bindung von Kohlendioxyd befähigt und gibt die während kurzer Lichtperioden (4–30 sec) aufgenommene CO₂-Menge in der anschließenden Dunkelperiode sehr schnell wieder ab. Im Verlauf längerer Belichtungszeiten (> 30 sec) übergibt A_I das locker gebundene Kohlendioxyd an den inzwischen in zunehmender Konzentration gebildeten CO₂-Acceptor des Calvin-Zyklus (Ribulosediphosphat = A_{II}). Die mit der Aufnahme und lockeren Bindung von Kohlendioxyd an den aktivierten Acceptor A_I und der CO₂-Weitergabe an A_{II} zusammenhängenden Übergangerscheinungen werden eingehend diskutiert.

Die mit verschiedenen Methoden untersuchten Induktionserscheinungen des CO₂-Gaswechsels gestatten trotz des vorliegenden umfangreichen Beobachtungsmaterials noch keine präzise Aussage über den Ablauf der Photosynthese in der ersten Phase der Belichtung (zusammenfassende Darstellung: v. D. VEEN)¹. Wir haben vor kurzem darüber berichtet, daß bei Sedimenten einzelliger Grünalgen (*Chlorella*, *Scenedesmus*) unter dem normalen CO₂-Partialdruck der atmosphärischen Luft (0,03 Vol.-%) lediglich ein Typus von Induktions-Anomalien der Photosynthese auftritt, der durch ein nach etwa 20 Belichtungssekunden erreichtes Zwischenmaximum der Kohlendioxydaufnahme charakterisiert ist (EGLE und DÖHLER)². Den seit 20 Jahren von mehreren Autoren mit verschiedenen Methoden an zahlreichen Versuchsobjekten unter hohen CO₂-Partialdrücken (bis 5 Vol.-%) häufig – aber keineswegs immer – beobachteten primären CO₂-Ausstoß beim Belichtungsbeginn („CO₂-gush“) konnten wir bei unseren Versuchsanstellungen unter Verwendung atmosphärischer Luft mit normalem CO₂-Gehalt niemals feststellen. Die Beobachtung, daß die photosynthetisch aktiven Zellen und Gewebe die während einer kurzen Belichtungszeit von ca. 10–20 sec aufgenommene Kohlendioxydmenge in der anschließenden Dunkelperiode sehr schnell und fast quantitativ wieder abgeben, führte zu der Annahme, daß dem Einbau des Kohlendioxyds in eine als CO₂-Acceptor dienende Substanz des Photosynthese-Zyklus (Ribulosediphosphat = A_{II}) ein primärer CO₂-Ac-

ceptor (A_I) vorgeschaltet ist, der offensichtlich in enger Koppelung mit den photochemischen Primärvorgängen durch Licht aktiviert wird und nur in diesem aktivierten Zustand zur Aufnahme und zur vorübergehenden Bindung von Kohlendioxyd befähigt ist (VEJLBY)³.

In Verbindung mit unseren Ergebnissen über die Induktionserscheinungen der Dunkelatmung haben wir versucht, die Aktivierung und die Funktion des primären CO₂-Acceptors (A_I) in ein Photosynthese-Schema einzuordnen, das den derzeitigen Vorstellungen über den Ablauf der photochemischen Primärvorgänge und den damit gekoppelten Folgereaktionen entspricht².

Die Beobachtungen, daß nach einer kurzfristigen Beleuchtung der Zellen (20–30 sec) in der anschließenden Dunkelperiode ein rasch erfolgender CO₂-Ausstoß meßbar ist, der unter den gleichen Versuchsbedingungen nach etwas längeren Belichtungszeiten (ca. 65 sec) nicht mehr beobachtet werden kann, veranlaßten uns zu einer detaillierten Untersuchung der bei kurzen Belichtungszeiten auftretenden Induktionserscheinungen des CO₂-Gaswechsels.

Hierfür benutzten wir wiederum Sedimente von *Chlorella vulgaris* BEYERINK (Stamm 211–11 f der Algenreinkultursammlung im Pflanzenphysiologischen Institut der Universität Göttingen). Die Algen wurden einer raschwüchsigen Massenkultur entnommen und mittels eines Filtriergerätes in dünnen Schichten homogen auf weichmacherfreie Membranfilter (ϕ 11 cm) gesaugt. Die Messung des CO₂-

¹ R. v. D. VEEN, Handb. Pflanzenphysiol. V/1, 675 (1960).

² K. EGLE u. G. DÖHLER, Beitr. Biol. Pflanzen 39, 295 [1963].

³ K. VEJLBY, Thesis Kopenhagen 1961.

Gaswechsels der Algensedimente erfolgte in einer Spezialkuvette in strömender wasserdampfgesättigter Luft (0,03 Vol.-% CO_2) mit Hilfe eines Ultrarot-Absorptionsschreibers (URAS) und eines schnellregistrierenden, elektronisch gesteuerten Kompensationsschreibers (LINECOMP) bei einer Temperatur von 20 °C. Die Beleuchtungsstärke betrug an der Oberfläche der Algensedimente 12 000 Lux (Einzelheiten über die Methodik sind in unseren früheren Veröffentlichungen beschrieben)^{2, 4}.

Ergebnisse und Diskussion

Die in den Abb. 1 – 3 dargestellten Registrierkurven zeigen die an *Chlorella*-Sedimenten in Abhängigkeit von der Belichtungsdauer ermittelte CO_2 -Aufnahme und die in der anschließenden Dunkelperiode erfolgende Kohlendioxyd-Abgabe. Bei kurzen Belichtungszeiten (1 und 2 sec; vgl. Abb. 1) erfolgt eine nur sehr geringe CO_2 -Aufnahme, die noch nicht zu einer vollständigen Reassimilation der von den Algensedimenten produzierten Atmungskohlensäure ausreicht. Der „stationäre“ Wert der Dunkelatmung stellt sich im Anschluß an die kurzfristige CO_2 -Aufnahme wieder schnell ein; eine erhöhte CO_2 -Abgabe ist als Nachwirkung dieser kurzen Belichtung noch nicht zu beobachten. Diese tritt erst nach längeren Belichtungszeiten (von 4 sec ab) in der nachfolgenden Dunkelperiode auf, nachdem die Algen in der Auswirkung der längeren Belichtung nicht nur die gesamte in dieser Zeit gebildete Atmungskohlensäure reassimiliert, sondern auch darüber hinaus noch Kohlendioxyd aus der über das Sediment strömenden Luft aufgenommen haben. Mit zunehmender Belichtungsdauer wird sowohl die während der Lichtperiode aufgenommene als auch die während der anschließenden Dunkelperiode abgegebene CO_2 -Menge größer. Diese in der ersten Phase der Photosynthese-Induktionsperiode sehr rasch erfolgende CO_2 -Aufnahme wie auch der nach Unterbrechung der Beleuchtung ebenso rasch beginnende, nach dem Erreichen eines Maximums bis zum Übergang in den „stationären“ Dunkelatemungswert langsam abklingende Ausstoß des vorher aufgenommenen CO_2 erreichen bei einer Belichtungszeit von 20 – 25 sec den größten Wert. Die in dieser Induktionsphase während der Beleuchtung aufgenommene CO_2 -Menge entspricht praktisch quantitativ der in

der anschließenden Dunkelperiode wieder abgegebenen Kohlendioxydmenge. Hierbei muß nicht nur die Höhe, sondern auch die Dauer des CO_2 -Ausstoßes (bis zum Erreichen des stationären Wertes der Dunkelatmung) berücksichtigt werden.

Bei Belichtungszeiten von 25 und 30 sec (Abb. 1, untere Reihe) nimmt die primäre CO_2 -Aufnahme nach dem Erreichen eines Maximums noch vor dem Ende der Lichtperiode wieder ab; in der anschließenden Dunkelperiode wird jedoch die vorher aufgenommene CO_2 -Menge sehr rasch wieder ausgestoßen. Hieraus muß gefolgert werden, daß ein bereits in den Strukturen der vorher verdunkelten Zellen vorhandener primärer CO_2 -Acceptor A_1 bei

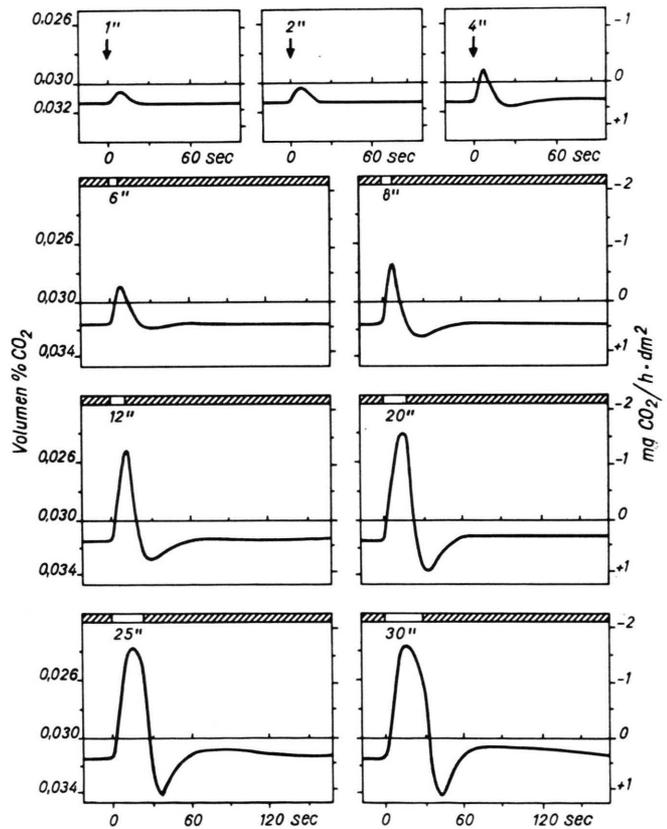


Abb. 1. Registrierkurven der Aufnahme und Abgabe von CO_2 eines Sediments von *Chlorella vulgaris* in strömender wasserdampfgesättigter Luft (0,03 Vol.-% CO_2 , 15 l/h) bei Belichtungsperioden von 1 bis 30 Sekunden. In der oberen Reihe wird der Belichtungsbeginn durch Pfeile angegeben, bei den übrigen Darstellungen sind die Licht- und Dunkelperioden hell bzw. dunkel eingezeichnet. Auf der linken Ordinate ist die CO_2 -Konzentration am Ausgang der das Algensediment enthaltenden Spezialkuvette, auf der rechten Ordinate die von den Algen aufgenommene bzw. abgegebene CO_2 -Menge aufgetragen. Trockensubstanz der Algen = 42,7 mg).

⁴ G. DÖHLER u. K. EGLE, Beitr. Biol. Pflanzen **39**, 123 [1963].

Belichtung aktiviert und in diesem Zustand zu einer sehr rasch erfolgenden CO₂-Aufnahme befähigt wird. Aus dem am Ende der Lichtperiode von 20 sec erreichten Maximum der CO₂-Aufnahme wie auch aus der schon vor dem Ende einer Lichtperiode von 25 sec erfolgenden Verringerung der CO₂-Aufnahme ist zu schließen, daß sich der Acceptor A_I während einer Belichtungszeit von ca. 25 sec mit CO₂ absättigt, und daß zu diesem Zeitpunkt noch keine oder noch keine ins Gewicht fallende Weitergabe des vom Acceptor A_I aufgenommenen CO₂ an den CO₂-Acceptor des Calvin-Zyklus (Ribulosediphosphat = A_{II}) erfolgt ist. Das während der Lichtperiode von A_I aufgenommene CO₂ ist offensichtlich nur locker an die als CO₂-Acceptor dienende Substanz gebunden, da es nach Unterbrechung der Belichtung sehr schnell und bei Vorbilichtungszeiten bis zu 25 sec auch praktisch quantitativ wieder ausgestoßen wird.

Bei längeren Belichtungszeiten (40 sec; vgl. Abb. 2) tritt die Absättigung von A_I mit CO₂ während der Lichtperiode deutlich hervor. Mit zunehmender Belichtungsdauer tritt jedoch ein sekundärer Effekt in Erscheinung, der sich im Anschluß an die Sättigungsphase des CO₂-Acceptors I in einem zweiten Anstieg der CO₂-Aufnahme äußert. Dieser zweite Anstieg der CO₂-Aufnahme ist bei einer Belichtungsdauer von 40 sec nur schwach angedeutet, er tritt mit zunehmender Lichtperiode immer deutlicher in Erscheinung und erreicht nach einer Belichtungszeit von ca. 120 sec (vgl. Abb. 3) einen Sättigungswert (stationäre Photosynthese), auf dessen Höhe sich die Versuchsbedingungen (CO₂-Konzentration, Beleuchtungsstärke, Temperatur) als begrenzende Faktoren auswirken.

Dieser zweite Anstieg der CO₂-Aufnahme ist auf das allmähliche Anlaufen des Calvin-Zyklus zurückzuführen, in dessen Verlauf das als CO₂-Acceptor II (= A_{II}) dienende Intermediärprodukt Ribulosediphosphat (RDP) in zunehmendem Maße gebildet wird und das an den primären Acceptor A_I nur locker gebundene Kohlendioxyd übernimmt und in den Photosynthese-Zyklus einbaut. RDP ist in den verdunkelten Zellen nicht enthalten; es wird während der Belichtungsperiode gebildet und erreicht erst nach einigen Min. seine höchste Konzentration (BASSHAM und CALVIN)⁵. A_{II} steht somit in ausreichender Menge erst später zur Verfügung als der bei Lichtbeginn sehr schnell reaktionsfähige

CO₂-Acceptor A_I. Bei länger werdenden Belichtungszeiten wird entsprechend der Konzentrationszunahme von A_{II} immer mehr CO₂ von A_I auf A_{II} übernommen und in den Calvin-Zyklus eingebaut. Der vorher mit CO₂ abgesättigte Acceptor I kann entsprechend der von A_{II} übernommenen CO₂-Menge erneut CO₂ binden, was dann in dem zweiten Anstieg der CO₂-Aufnahme zum Ausdruck kommt. Im Verlauf längerer Belichtungszeiten (unter unseren Versuchsbedingungen nach ca. 80 sec) stellt sich ein dynamisches Gleichgewicht zwischen der primären CO₂-Anlagerung an A_I und dem sekundären Einbau des CO₂ über A_{II} in den Photosynthese-Zyklus ein.

Bei Unterbrechung der Belichtung wird der zu diesem Zeitpunkt noch nicht von A_{II} übernommene (und in den Photosynthese-Zyklus eingebaute) Anteil des an A_I locker gebundenen CO₂ von dem jetzt inaktivierten und in diesem Zustand nicht mehr zur CO₂-Bindung befähigten Acceptor I sehr schnell ausgestoßen. Der CO₂-Ausstoß in der Dunkelphase wird mit länger werdender Vorbilichtungsdauer entsprechend der Zunahme von A_{II} geringer. Dies geht deutlich aus den in Abb. 2 wiedergegebenen Registrierkurven hervor. Am Ende einer Belichtungsdauer von 40 und von 45 sec ist nur ein ganz kleiner Teil des an A_I gebundenen CO₂ von A_{II} aufgenommen worden (der zweite Anstieg der CO₂-Aufnahme ist nur leicht angedeutet); in der anschließenden Dunkelperiode wird der größte Teil des während der Lichtperiode an A_I gebundenen CO₂ sehr schnell wieder ausgestoßen. Während der Belichtungszeiten von 50 und 60 sec tritt der Wiederanstieg der CO₂-Aufnahme deutlich in Erscheinung. Im Verlauf dieser längeren Lichtperioden ist schon soviel CO₂ von dem jetzt in größerer Menge zur Verfügung stehenden Acceptor II (RDP) aufgenommen und in Phosphoglycerinsäure eingebaut worden, daß die bei Unterbrechung der Belichtung von dem dann inaktivierten Acceptor I noch ausgestoßene CO₂-Menge erheblich geringer wird. In der sich an eine Belichtungszeit von 65 und von 80 sec anschließenden Dunkelperiode kann ein typischer CO₂-Ausstoß nicht mehr festgestellt werden; nach Unterbrechung der Belichtung ist ein kontinuierlicher allmählicher Übergang vom höchsten Photosynthese-Wert zum stationären Wert der Dunkelatmung zu beobachten (vgl. auch Abb. 3). Am Ende dieser längeren Lichtperioden hat sich bereits ein dynamisches Gleichgewicht zwischen der CO₂-Auf-

⁵ J. A. BASSHAM u. M. CALVIN, Handb. Pflanzenphysiol. V/1, 884 (1960).

nahme über an A_I zu A_{II} und dem Einbau des aufgenommenen CO_2 in den Calvin-Zyklus eingestellt; am Beginn der Dunkelperiode tritt an Stelle des rasch erfolgenden Ausstoßes des von A_I aufgenommenen, aber noch nicht bzw. noch nicht vollständig über A_{II} fest eingebauten CO_2 -Anteils die durch den respiratorischen Abbau von Zwischen- und Endprodukten des Photosynthese-Zyklus wesentlich langsamer entstehende „Atmungskohlensäure“ auf.

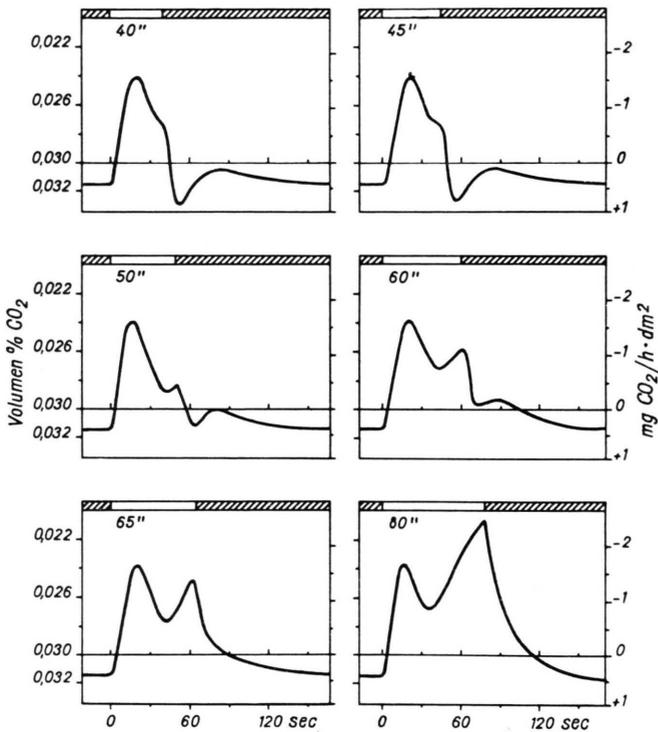


Abb. 2. Aufnahme und Abgabe von Kohlendioxid des gleichen Algensediments bei Belichtungsperioden von 40 bis 80 Sekunden. Weitere Angaben wie bei Abb. 1.

In den Darstellungen der Abb. 2 (obere und mittlere Reihe) fällt auf, daß nach dem Abklingen des zu Beginn der Dunkelperiode zunächst sehr rasch ablaufenden CO_2 -Ausstoßes der Übergang in die stationäre Dunkelatmung über ein Minimum der CO_2 -Produktion viel langsamer erfolgt. Ein Vergleich der in den beiden unteren Reihen der Abb. 1 dargestellten Registrierkurven mit denen der Abb. 2 ergibt deutlich, daß der unstete Kurvenverlauf in der Dunkelperiode nach Vorbelichtungszeiten von 30–60 sec jeweils ein Überlagerungsstadium darstellt zwischen dem schnellen und vollständigen

Ausstoß der an dem während einer Belichtungszeit von 25 sec gerade mit CO_2 gesättigten Acceptor I locker gebundenen, aber noch nicht weiter verarbeiteten CO_2 -Menge und der erst nach einem vollständigen (bei Belichtungszeiten zwischen 65 und 80 sec erreichten) Einbau der aufgenommenen CO_2 -Menge in Zwischen- und Endprodukte des Photosynthese-Zyklus während der Dunkelperiode auf „respiratorischem“ Wege wesentlich langsamer wieder freigesetzten CO_2 -Menge. Nach kürzeren Belichtungszeiten (30–45 sec) überwiegt der schnell ablaufende CO_2 -Ausstoß, nach längeren Belichtungszeiten (50 bis 65 sec) tritt die langsamer ablaufende CO_2 -Produktion aus dem Abbau von Zwischen- und Endprodukten der Photosynthese immer deutlicher in Erscheinung, nach Belichtungszeiten von 80 und mehr sec (vgl. Abb. 3) stammt das während der Dunkelperiode produzierte CO_2 ausschließlich aus dem Abbau von Photosynthese-Produkten.

In den Chloroplasten sind keine Enzyme des respiratorischen Kohlenhydratabbaues enthalten (vgl. ARNON)⁶; das in der Dunkelperiode aus Zwischen- und Endprodukten der Photosynthese gebildete CO_2 muß in Zellstrukturen außerhalb der Chloroplasten entstehen. Der nach kurzen Lichtperioden bei Unterbrechung der Belichtung schnell erfolgende Ausstoß des vom Acceptor I aufgenommenen und an diesen locker gebundenen CO_2 und die in der Dunkelperiode nach längerer Vorbelichtung wesentlich langsamer in Erscheinung tretende CO_2 -Produktion aus dem Abbau von Photosynthese-Produkten werden ohne Zweifel durch die jeweils gegebenen unterschiedlichen Diffusionsbedingungen für das CO_2 zwischen dem Innern der Zellen und ihrer Umgebung mitbestimmt. Bei längeren Belichtungszeiten, in deren Verlauf das über A_I aufgenommene CO_2 von A_{II} bereits chemisch gebunden und weiterverarbeitet wird, ist der CO_2 -Partialdruck im Innern der Zellen sehr gering (vgl. EGLE)⁷. Nach dem Ende der Lichtperiode muß das aufgetretene CO_2 -Defizit durch das respiratorisch entstehende CO_2 erst abgesättigt werden, bevor in der Dunkelperiode das erste CO_2 -Molekül von den Zellen an ihre Umgebung abgegeben werden kann (vgl. EGLE und DÖHLER)². Bei der relativ geringen respiratorischen CO_2 -Produktion der *Chlorella*-Zellen dauert es zu Beginn der Dunkelperiode ca. 30–40 sec, bis eine CO_2 -Abgabe der Zellen an ihre Umgebung meßbar

⁶ D. J. ARNON, Handb. Pflanzenphysiol. V/1, 773 (1960).

⁷ K. EGLE, Handb. Pflanzenphysiol. V/1, 182 (1960).

wird (Abb. 2, untere Reihe; Abb. 3). Dieser durch die Umkehr des CO₂-Diffusionsgefälles beim Licht-Dunkel-Wechsel physikalisch bedingte Effekt wird durch die Dunkelfixierung von CO₂ in den vorher belichteten Zellen überlagert, die nach Unterbrechung der Belichtung über Carboxylierungs-Reaktionen zu einer erheblichen Konzentrationserhöhung der Phosphoglycerinsäure führt (BASSHAM und CALVIN⁵; BASSHAM und KIRK⁸; KANDLER und HABERER-LIESENKÖTTER⁹). Demgegenüber deutet der in der Dunkelperiode nach kurzen Belichtungszeiten schnell erfolgende und bis zu seinem Maximum nur etwa 10 sec dauernde CO₂-Ausstoß darauf hin, daß das während der Lichtperiode aufgenommene CO₂ nur locker an A_I gebunden ist, und daß das Anlageprodukt A_I-CO₂ keine Verminderung des CO₂-Partialdruckes im Innern der Zellen bewirkt. Diese Annahme wird auch durch die Beobachtung gestützt,

daß sich der CO₂-Acceptor I noch vor dem Ende einer Belichtungszeit von 25 – 30 sec, also zu einem Zeitpunkt, an dem der CO₂-Acceptor II praktisch noch nicht in Funktion getreten ist, mit CO₂ bereits absättigt. Es ist auch anzunehmen, daß A_I unmittelbar an oder in den photochemischen Reaktionsorten des lamellaren Systems in den großen wandständigen glockenförmigen Chloroplasten der *Chlorella*-Zellen lokalisiert ist, und daß somit das von A_I sehr schnell aufgenommene und nach Unterbrechung der Belichtung wieder schnell abgegebene CO₂ auf einem kürzeren Diffusionsweg transportiert wird als die außerhalb des Chloroplasten aus Photosynthese-Produkten gebildete Atmungskohlensäure.

In der Abb. 3 sind neben dem Induktionsverlauf der CO₂-Aufnahme bei langen Belichtungszeiten (bis zum Erreichen des stationären Photosynthesewertes bei einer Lichtperiode von 180 sec) auch die in der

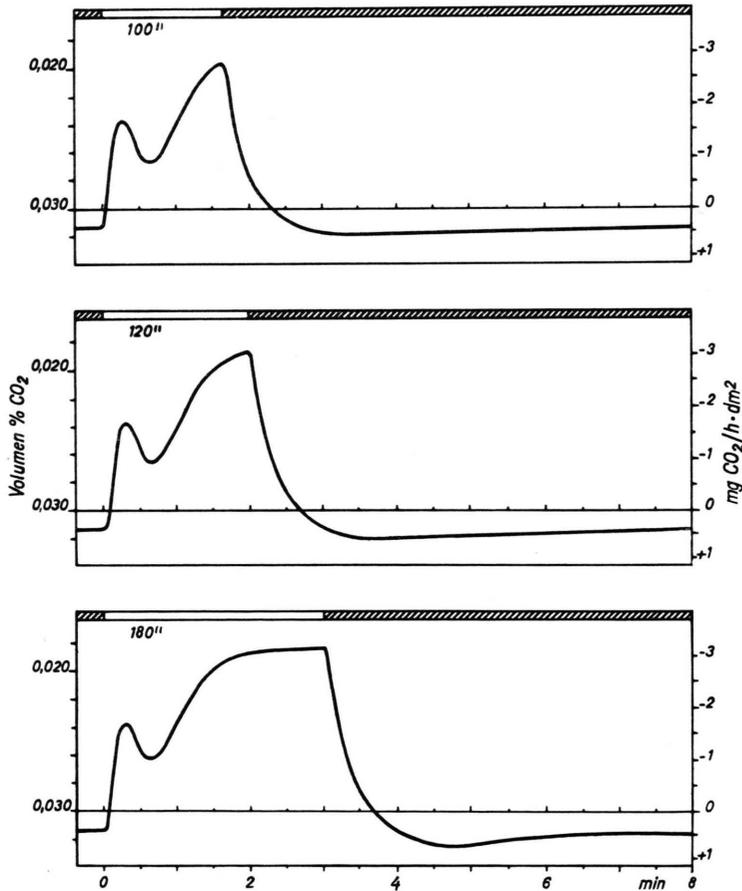


Abb. 3. Induktionsverlauf des CO₂-Gaswechsels des gleichen Algensediments während und nach Belichtungsperioden von 100 bis 180 Sekunden. Weitere Angaben wie bei Abb. 1.

⁸ J. A. BASSHAM u. M. KIRK, *Microalgae and Photosynthetic Bacteria* 493, Tokyo (1963).

⁹ O. KANDLER u. J. HABERER-LIESENKÖTTER, *Z. Naturforschg.* **18b**, 718 [1963].

anschließenden Dunkelatmung dargestellt, über die kürzlich ausführlicher berichtet worden ist². Hier sei nur darauf hingewiesen, daß nach längeren Belichtungszeiten in der anschließenden Dunkelperiode nach dem Abklingen der Übergangseffekte (Umkehr des CO₂-Diffusionsgefälles, Dunkelfixierung von CO₂) eine zunächst erhöhte und über 3 Phasen während einer Dunkelperiode von ca. 20 min auf den stationären Atmungswert abfallende CO₂-Abgabe zu beobachten ist. Diese Induktionserscheinungen der Dunkelatmung erreichen ihre volle Ausprägung erst nach einer Vorbelichtungszeit von ca. 15 Minuten. Die hierbei zunächst auftretende erhöhte CO₂-Produktion, die lange nicht das Ausmaß des in der vorliegenden Mitteilung näher beschriebenen CO₂-Ausstoßes erreicht und auch nicht mit diesem gleichgesetzt werden darf, ist auf den verschieden schnell erfolgenden Abbau der im Calvin-Zyklus gebildeten Intermediärprodukte der Photosynthese zurückzuführen².

Über die Natur und über die genauere Lokalisierung des dem Ribulosediphosphat (= A_{II}) bei der Aufnahme des CO₂ in die Zelle funktionsfähig vorgeschalteten CO₂-Acceptors I (= A_I) können wir noch keine präzisen Aussagen machen. Unsere Er-

gebnisse lassen den Schluß zu, daß es sich hierbei um eine in der verdunkelten Zelle bereits vorhandene Substanz handelt, die bei Lichteinwirkung aktiviert wird und nur im aktivierten Zustand zur Aufnahme und Bindung von CO₂ befähigt ist. Der weiteren Forschung bleibt die Entscheidung vorbehalten, ob das von uns kürzlich entwickelte Schema über die Aktivierung einer noch nicht näher bekannten Substanz A_I in engster Verbindung mit den primären Lichtreaktionen bzw. im Zusammenhang mit der damit gekoppelten Photophosphorylierung zutrifft², oder ob es sich bei A_I im Sinne von O. WARBURG¹⁰ unmittelbar um Chlorophyll handelt, das in einem bestimmten Anregungszustand zu einer Bindung von CO₂ und über die Rückreaktion zum Aufbau der „aktivierten Kohlensäure“ befähigt ist. In diesem Zusammenhang sollte auch das Auftreten labiler Zwischenprodukte mit instabil gebundenem CO₂ in der ersten *Induktionsphase* der Photosynthese überprüft werden (vgl. METZNER, METZNER und CALVIN¹¹; PON¹²).

Den technischen Assistentinnen, Fräulein CHRISTINE HERBICH und Fräulein ERIKA WÖLL, danken wir für ihre fleißige und zuverlässige Mitarbeit.

¹⁰ O. WARBURG, G. KRIPPAHL, K. JETSCHMANN u. A. LEHMANN, Z. Naturforschg. **18b**, 837 [1963].

¹¹ H. METZNER, B. METZNER u. M. CALVIN, Proc. nat. Acad. Sci. USA **44**, 205 [1958].

¹² N. PON, Thesis Berkeley, California 1960.