

UNTERSUCHUNGEN ZUM QUANTENBEDARF DER PHOTOSYNTHESE UND  
ZUM EMERSON-EFFEKT MIT HILFE VON  $^{14}\text{CO}_2$

Inaugural - Dissertation  
zur Erlangung der Doktorwürde der Naturwissenschaftlichen Fakultät  
der Ludwig-Maximilians-Universität München

vorgelegt von  
Eckhard Loos  
aus Kempten

München, 16. Oktober 1967

1. Referent: Prof. Dr. O. Kandler
2. Referent: Prof. Dr. L. Brauner

Mündliche Prüfung: 15. November 1967

Fotodruck: Mikrokopie GmbH, 8 München 22, Bruderstraße 9

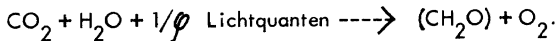
## Inhaltsverzeichnis

	Seite
A. Einleitung	1
B. Material und Methoden	8
I. Anzucht der Algen	8
II. Algendichte, Chlorophyllbestimmung und Vorbereitung zum Versuch	8
III. Manometrie	8
IV. Messen der $^{14}\text{CO}_2$ -Fixierung	9
V. Bestimmung der spezifischen Aktivität des $^{14}\text{CO}_2$	11
VI. Herstellen der $^{14}\text{CO}_2$ -Luft-Gemische	11
VII. Herstellen markierter Algen und Messen der $\text{CO}_2$ -Ausscheidung markierter Algen	12
VIII. Lichtquellen und optischer Aufbau	13
IX. Licht- und Absorptionsmessung	13
C. Ergebnisse mit Diskussion	15
I. Methodische Vorversuche zur Photosynthesemessung mit $^{14}\text{CO}_2$	15
1. Messungen der Dunkelatmung	15
2. Die Dunkelfixierung von $^{14}\text{CO}_2$	16
3. Die Kinetik der Fixierung von $^{14}\text{CO}_2$ im Licht	16
4. Lichtsättigungskurven im Weißlicht bei verschiedenen dichten Suspensionen	18
5. Die Abhängigkeit der $\text{CO}_2$ -Assimilation von verschiedenen $\text{CO}_2$ -Konzentrationen	20
6. Der Einfluß des $\text{p}_\text{H}$ -Werts auf die $\text{CO}_2$ -Assimilation	25
7. Lichtsättigungskurven in monochromatischem Licht	26
8. Die Reassimilation von Atmungs- $\text{CO}_2$	31
II. Der Quantenbedarf der Photosynthese	37
1. Bestimmung des Verhältnisses $-\text{CO}_2/\text{O}_2$	37
2. Der Mindestquantenbedarf der $\text{CO}_2$ -Assimilation und seine Abhängigkeit von der Wellenlänge	39
3. Der Quantenbedarf der $\text{CO}_2$ -Assimilation im Rotlicht bei Anwesenheit kleiner Mengen Blaulichts	43

III. Der Emerson-effekt bei der $\text{CO}_2$ -Assimilation	47
1. Allgemeines	47
2. Experimentelle Einzelheiten	53
3. Berechnung des "Enhancements"	55
4. Ergebnisse	55
5. Diskussion	60
a) Vergleich der Ergebnisse mit den Vorhersagen des "spill over" und des "separate package" Modells	60
b) Vergleich der Ergebnisse mit den Vorhersagen eines Parallel- schemas der Photosynthese	71
D. Zusammenfassung	83
E. Literaturverzeichnis	85

## A. Einleitung

Bei der Photosynthese wird bei Algen und höheren Pflanzen unter Verwendung der Lichtenergie Kohlendioxyd hauptsächlich zu Kohlenhydraten reduziert und aus Wasser Sauerstoff entwickelt. Die Bilanzgleichung dieses Vorgangs lautet:



Hierbei ist  $1/\phi$  der Quantenbedarf, also die Zahl der Quanten, die von der Pflanze absorbiert werden müssen, um 1 Molekül  $\text{CO}_2$  zu reduzieren bzw. 1 Molekül  $\text{O}_2$  zu entwickeln; der reziproke Wert  $\phi$ , die Quantenausbeute, ist dementsprechend der Quotient aus der Zahl der entwickelten  $\text{O}_2$ -Moleküle bzw. assimilierten  $\text{CO}_2$ -Moleküle und der Zahl absorbierter Quanten.

Die ersten Messungen des Quantenbedarfs wurden von Warburg und Negelein (1922, 1923) an der einzelligen Grünalge *Chlorella* durchgeführt; die Photosynthese wurde dabei manometrisch gemessen. Sie fanden einen Mindestquantenbedarf von  $4 - 5 \text{ h}\nu/\text{CO}_2$ . Später wurde von anderen Autoren der Quantenbedarf erneut bestimmt (Manning et al. 1938, Petering et al. 1939, Rieke 1939, 1949, Emerson u. Lewis 1939, 1941, 1943); jedoch ergaben diese Arbeiten übereinstimmend Werte von über 8, wobei die große Anzahl der Messungen von Emerson und Lewis und auch die Untersuchungen Riekes ebenfalls mit der manometrischen Methode ausgeführt wurden. Die Unterschiede zu den Ergebnissen Warburgs führten Emerson und Lewis (1941) auf Induktionsphänomene des Gasaustauschs zurück, die bei wiederholtem Licht - Dunkelwechsel, wie er in den Versuchen von Warburg und Negelein praktiziert wurde, auftreten. Auch in gemeinsamen Experimenten (1948/1949) gelang es Emerson und Warburg nicht, sich zu einigen.

Wegen dieser Umstrittenheit der manometrischen Methode ist es interessant, die mit anderen Methoden der  $\text{O}_2$ - bzw.  $\text{CO}_2$ -Bestimmung gemachten Messungen der Quantenausbeute zum Vergleich heranzuziehen. Manning et al. (1938) bestimmten  $\text{O}_2$  und  $\text{CO}_2$  gasanalytisch nach Haldane, außerdem durch Absorption an festen Absorbentien in einer Gasbürette. Eine andere Methode der Gasanalyse, die auf den paramagnetischen Eigenschaften des Sauerstoffs sowie auf der Infrarotabsorption des Kohlendioxyds beruht, wurde von Yuan et al. (1955) angewandt. Zur  $\text{O}_2$ -Messung wurde außer diesen gasanalytischen Methoden auch

vielfach die Polarographie herangezogen (Petering et al. 1939, Moore und Duggar 1949, Brackett et al. 1953). Schließlich stellten Magee et al. (1939) und Arnold (1949) auch kalorimetrische Untersuchungen an. Dabei wurde der Bruchteil der photochemisch genutzten Lichtenergie aus der vergleichsweise geringeren Erwärmung einer assimilierenden Algenprobe gegenüber einer geeigneten Kontrolle bestimmt.

Die meisten dieser Messungen ergaben Quantenzahlen zwischen 8 und 12. Es wurden jedoch bisweilen auch  $1/\phi$ -Werte zwischen 6 und 8 gefunden (Tonnelat 1946, Brackett et al. 1953, Yuan et al. 1955).

Im allgemeinen wird heute angenommen, daß der Quantenbedarf der Photosynthese 8 bis 12 beträgt und der von Warburg gefundene Wert von 4 sehr unwahrscheinlich ist. Gegen einen Quantenbedarf von 4 und weniger sprechen nach Franck (1953) auch thermodynamische Überlegungen; ein Mindestquantenbedarf von  $6 h\nu/O_2$  könnte jedoch nach Lumry et al. (1954) auch thermodynamisch möglich sein. Es besteht also noch das Problem, ob 6 bis 8 oder 8 bis 12 Quanten/ $O_2$  erforderlich sind (vgl. Kok 1960).

In letzter Zeit ist diese Frage wieder akut geworden, da das in den vergangenen zehn Jahren erarbeitete neue Photosyntheschema einen Quantenbedarf von mindestens 8 - 10 erfordert. Es sei hier kurz dargestellt, aufgrund welcher Versuche man zu diesem Schema kam und wie seine Wirkungsweise ist. Es handelt sich dabei um die Schritte der Photosynthese, die die zur  $CO_2$ -Assimilation notwendigen Reduktionsäquivalente und energiereichen Verbindungen bereitstellen.

Die Entdeckung von Emerson und Mitarbeitern (1957), daß die schlechte Quantenausbeute bei Chlorella im Dunkelroten ( $\lambda > 680$  nm) durch gleichzeitige Zugabe von Licht kürzerer Wellenlängen verbessert wurde, führte zu der Vorstellung von zwei an der Photosynthese beteiligten Lichtreaktionen. Diese synergistische Wirkung von zwei Lichtqualitäten wird als zweiter Emerson Effekt<sup>†)</sup> oder meist nur als Emerson Effekt bezeichnet. Er wurde bei Vertretern der Algenstämme der Cyanophyta, Chrysophytia, Rhodophyta und Chlorophyta gefunden (Emerson u. Rabinowitch 1960), außerdem bei höheren Pflanzen (Litvin u. Che l-tan 1966). Bei photoautotrophen Bakterien scheint er jedoch nicht vorzukommen (Blinks u. van Niel 1963).

Für das Vorhandensein von zwei Lichtreaktionen sprachen auch Fluoreszenzmessungen (Duyse

---

†) Der erste Emerson Effekt ist ein  $CO_2$ -Ausstoß beim Übergang vom Dunkel zum Licht (Emerson u. Lewis 1941).

1963, Duysens u. Sweers 1963), Differenzabsorptionsmessungen (Kok u. Gott 1960, Kok u. Hoch 1961, Rumberg et al. 1963) und biochemische Arbeiten an isolierten Chloroplasten (Hoch und Martin 1963, Sauer u. Biggins 1965, Schwartz 1967). Ein Modell, in dem zwei Lichtreaktionen durch eine oder mehrere dazwischenliegende Dunkelreaktionen verknüpft sind, wurde zuerst von Hill u. Bendall (1960) entworfen. Beweise für eine solche Kopplung wurden durch differenzspektroskopische Untersuchungen erbracht (Kok u. Hoch 1961, Duysens u. Ames 1962, Witt et al. 1965).

Die aus all diesen Versuchen gebildete Vorstellung vom Mechanismus der Photosynthese zeigt das Schema in Abb. 1. Aus ihm ergibt sich der folgende Reaktionsverlauf:

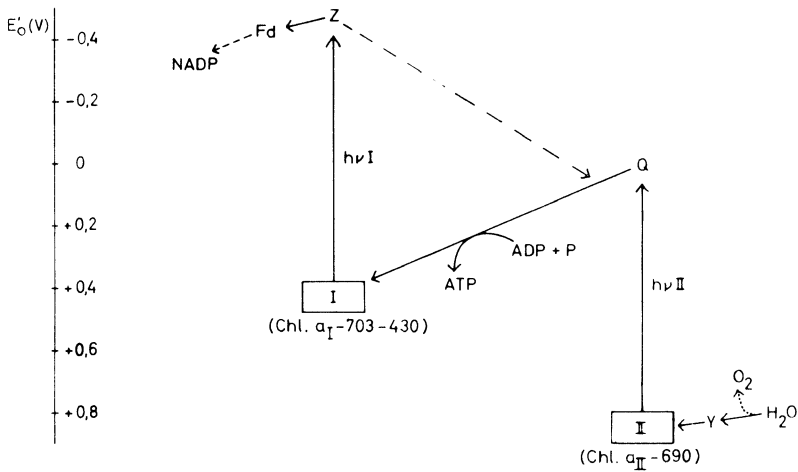


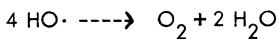
Abb. 1. Zwei-Lichtreaktionsschema der Photosynthese. Abgeändert nach Witt et al. (1965)

Durch Absorption eines Lichtquants im Pigmentsystem II (enthält nach Döring et al. (1967) Chlorophyll  $a_{II}$ -690) wird aus Wasser - unter Bildung eines OH - Radikals und eines  $H^+$  - Ions - ein Elektron über einen noch unbekannten Stoff Y (Normalpotential  $E'_0 \sim +0,81$  V) auf einen ebenfalls unbekannten Redoxkörper Q übertragen ( $E'_0 \sim 0$  V) (Lichtreaktion II). Der reduzierte Stoff Q wird dann in einer Kette von Dunkelreaktionen von Pigmentsystem I oxidiert. Durchlaufen zwei Elektronen diese Kette, so wird aus je einem Molekül ADP

(= Adenosindiphosphat) und  $P_o$  (= anorganisches Phosphat) ein Molekül ATP (= Adenosin-triphosphat) gebildet.

Ein zweites nun im Pigmentsystem I absorbiertes Lichtquant führt zur Oxydation von System und zur Reduktion des Stoffs Z ( $E_o' \leftarrow -0,44 \text{ V}$ ). Photochemisch wirksam ist bei dieser Reaktion ein von Kok mit P 700 bezeichnetes Pigment ( $E_o' \sim +0,43 \text{ V}$ ), das identisch ist mit Chlorophyll  $a_1$ -703-430 nach Witt. Schließlich wird von Z - wiederum in einer Dunkelreaktion - über das Eisenprotein Ferredoxin und ein flavinhaltiges Enzym  $1/2 \text{ NADP}$  (= Nikotinamid-adenin-dinukleotid-phosphat) reduziert.

Neben diesem offenkettigen besteht noch die Möglichkeit eines zyklischen Elektronentransports unter gleichzeitiger Erzeugung von ATP. Der genaue Verlauf dieses Zyklus ist noch unbekannt, wahrscheinlich ist er an Pigmentsystem I gebunden (Tagawa et al. 1963). Für diese zyklische Photophosphorylierung sind nach Versuchen in vitro mindestens vier Quanten pro ATP notwendig (Yin et al. 1961). Sieht man von dieser Phosphorylierung ab und läßt die oben geschilderte Reaktionsfolge vielmals durchlaufen - also unter Absorption von acht Quanten - so erhält man folgende Produkte:



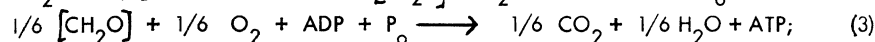
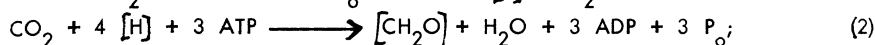
2 ATP

2 NADPH

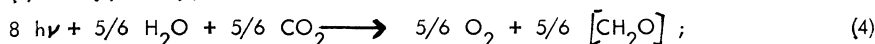
Mit Hilfe des gebildeten NADPH und ATP wird nun noch in Dunkelreaktionen  $\text{CO}_2$  assimiliert. Calvin und Mitarbeiter (vgl. Bassham u. Calvin 1957) entwickelten ein Schema, wonach drei Mol ATP und zwei Mol NADPH notwendig sind, um ein Mol  $\text{CO}_2$  zur Stufe der Kohlenhydrate zu reduzieren. Später wurde auch die Möglichkeit erwogen, daß hierzu zwei Mol ATP und zwei Mol NADPH genügen (Calvin u. Pon 1959, Bassham u. Kirk 1960). Aus diesen Vorstellungen ergibt sich, daß der Quantenbedarf bei wenigstens acht liegen müßte, wenn zwei Mol ATP genügen, oder über acht betrüge, falls ein drittes Mol ATP durch zyklische Phosphorylierung gebildet werden müßte. (Wieviel  $h\nu$  /ATP in einer zyklischen Phosphorylierung in vivo erforderlich sind, ist noch unbekannt).

Man könnte auch daran denken, daß das dritte Mol ATP durch die Veratmung von Kohlenhydrat gewonnen wird. Nimmt man an, daß dabei pro Mol Glukose  $\sim 36$  Mol ATP entstehen (vgl. Karlson 1962), so kann man für die Photosynthese schematisch folgende Gleichungen schreiben:





(1) + (2) + (3) :

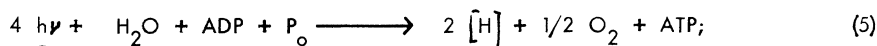


$$1/\phi = 9,5 h\nu/\text{O}_2.$$

Der Quantenbedarf für die Nettosynthese von Kohlenhydrat läge also auch in diesem Falle über  $8 h\nu/\text{CO}_2$ . Ein solcher Mechanismus würde mit steigender Photosynthesegeschwindigkeit eine proportionale Steigerung der Kohlenhydratveratmung erfordern. Auch Warburg nahm an – allerdings in Zusammenhang mit einem ganz anderen Photosynthesemodell – daß im Licht eine erheblich gesteigerte Atmung stattfindet (Burk u. Warburg 1950, 1951, Warburg 1951). Danach sollen stöchiometrisch zur  $\text{O}_2$ -Entwicklung vom gebildeten Kohlenhydrat etwa  $2/3$  zurückreagieren. Es müßte also bei gesättigter Photosynthese, wenn die Dunkelatmung rund 30-fach überkompensiert ist, die Atmung 60 mal schneller als im Dunkeln ablaufen!

Um ein Urteil über den Beitrag der Atmung zum Ablauf der Photosynthese zu bilden, muß man also die Größe der Atmung bei verschiedenen Lichtintensitäten kennen. Die Geschwindigkeit von Photosynthese und Atmung gleichzeitig zu messen, also von Reaktionen, in denen das gleiche Gas produziert und verbraucht wird, bietet aber sehr große, wenn nicht unüberwindliche methodische Schwierigkeiten. Die Angaben in der Literatur über die Veränderung der Atmung im Licht sind demzufolge widersprüchlich und lassen keinen eindeutigen Schluß zu (vgl. Rosenstock u. Ried 1960).

Als ATP-Quelle scheint noch die sog. pseudozyklische Photophosphorylierung möglich zu sein. Dabei soll – wie im geschilderten Photosyntheschema – die Phosphorylierung zwischen den beiden Lichtreaktionen erfolgen, der gebildete Reduktant jedoch nicht zur Reduktion von  $\text{CO}_2$  dienen, sondern wieder mit  $\text{O}_2$  zurückreagieren:



(5) + (6):



In der Bilanz treten also weder  $O_2$  noch der Reduktant in Erscheinung.

In massenspektroskopischen Untersuchungen von Brown u. Weiss (1959) und von Hoch et al. (1963) zeigte sich im Licht vor allem bei höheren Intensitäten ein verstärkter  $^{18}O$ -Austausch, der einer vermehrten  $O_2$ -Aufnahme entsprach. Brown u. Weiss verfolgten daneben auch die  $CO_2$ -Abgabe im Licht, die jedoch abgesehen von einer Verminderung auf die Hälfte, die bereits bei ziemlich schwachen Lichtintensitäten erreicht war, nicht mit der  $O_2$ -Aufnahme parallel lief. Das spricht gegen eine verstärkte Veratmung von Kohlenhydrat im Licht, jedoch für eine direkte Rückoxydation des Reduktanten durch  $O_2$ . Ob bei dieser Rückoxydation auch energiereiches Phosphat gebildet wird, ist noch unbekannt. Würde das dritte zur  $CO_2$ -Reduktion notwendige ATP nach Gleichung (7) geliefert, so fände man  $12 h\nu/O_2$ .

Es ist noch zu bedenken, daß zur Stärkesynthese ATP aus einer Lichtphosphorylierung herangezogen werden kann (Kandler 1954, Maclachlan und Porter 1959, Kandler u. Tanner 1966); kürzlich wurde sogar gezeigt, daß die Synthese eines Enzyms sehr wahrscheinlich durch eine Lichtphosphorylierung ermöglicht wird (Syrett 1966). Falls ein Teil der Lichtenergie für derartige Prozesse verwandt würde, wäre jedenfalls ein Quantenbedarf von mehr als  $8 h\nu/O_2$  zu erwarten.

Mit dem auf zwei Lichtreaktionen basierenden Photosynthesemodell ist also nur ein Quantenbedarf  $\gg 8 h\nu/O_2$  vereinbar. Um die Richtigkeit des Modells in dieser Hinsicht zu überprüfen, wird in dieser Arbeit nochmals versucht, die optimale Quantenausbeute zu bestimmen. Da die Manometrie zu so widersprüchlichen Ergebnissen geführt hat, sollte die Photosynthese mit einer anderen Methode gemessen werden, nämlich anhand der Assimilation von  $^{14}CO_2$ .

Dafür wurde schon früher eine Anordnung benutzt, bei der in einem geschlossenen System, in dem sich das Pflanzenmaterial befindet, die Abnahme der Radioaktivität eines zirkulierenden  $^{14}CO_2$ -Luftgemisches mit einer Ionisationskammer gemessen wurde (Weigl et al. 1951, Calvin u. Massini 1952). Ein Nachteil, der vor allem bei starker Assimilationstätigkeit in Erscheinung tritt, ist dabei die ständig abnehmende  $CO_2$ -Konzentration. Eine andere Möglichkeit besteht darin, das  $^{14}CO_2$ -Luftgemisch in einem offenen System z.B. durch eine Algensuspension zu leiten und nach der gewählten Belichtungszeit eine Probe der Algen abzutöten und deren Radioaktivität zu messen. Diese Methode hat den Vor-

zug, über Stunden eine konstante  $\text{CO}_2$ -Konzentration aufrechtzuerhalten; außerdem gestattet sie es, die Versuche in beliebig saurem Medium auszuführen, was bei der Verwendung von  $\text{NaH}^{14}\text{CO}_3$  nicht möglich ist. Schließlich können auch die Assimilationsprodukte durch Chromatographie und Radioautographie identifiziert werden.

Wegen all dieser Vorteile wurde die zuletzt geschilderte Methode der Photosynthesemessung in dieser Arbeit eingesetzt und dahingehend ausgearbeitet, daß auch die absolute Menge des assimilierten  $\text{CO}_2$  bestimmt werden konnte.

Die Methode wurde außer für die Messung des Quantenbedarfs auch zur Untersuchung des Emersoneffekts verwandt. Das schien deshalb lohnend, weil die wenigen Angaben in der Literatur über den Emersoneffekt bei der  $\text{CO}_2$ -Assimilation meist nur seine Existenz bestätigen und eingehendere Untersuchungen, wie sie für den Emersoneffekt bei der  $\text{O}_2$ -Entwicklung vorliegen, noch fehlen.

## B. Material und Methoden

### I. Anzucht der Algen

Versuchsobjekt war *Chlorella vulgaris*<sup>†)</sup>. Sie wurde in zylindrischen Literflaschen von 8 cm Durchmesser bei 27°C im Dauerlicht von ca. 2000 Lux gezüchtet. Als Lichtquelle dienten 40-Watt Tageslichtleuchtstoffröhren. Durch die Kulturflaschen wurde ein 2% CO<sub>2</sub>-Luftgemisch geleitet. Das Nährmedium enthielt pro l H<sub>2</sub>O in g: KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub>, 0,1; MgSO<sub>4</sub>·7 H<sub>2</sub>O, 0,1; Ca(NO<sub>3</sub>)<sub>2</sub>·4 H<sub>2</sub>O, 0,1; KNO<sub>3</sub>, 0,4; KCl, 0,03; FeCl<sub>3</sub>, 0,0014; außerdem 5 ml gesättigter EDTA-Lösung (freie Säure) und 1 ml Hoaglands A-Z-Lösung. Der p<sub>H</sub>-Wert lag zwischen 4,5 und 5.

### II. Algendichte, Chlorophyllbestimmung und Vorbereitung zum Versuch

Als Maß für die Algendichte D diente die Extinktion bei 510 nm und 1 cm Schichtdicke, gemessen in einem Beckman Spektralphotometer Modell B. D = 1 entsprach etwa 1,4 µl Algen/ml oder etwa 10 µg Chlorophyll/ml. Die Chlorophyllbestimmung erfolgte spektrometrisch nach Amon (1949). Für die Versuche wurden ein- bis dreitägige Kulturen verwandt, 5 Minuten abzentrifugiert und mit neuem Nährboden auf die gewünschte Dichte gebracht. Manchmal wurden die Algen auch direkt aus der Anzuchtflasche genommen oder nur mit Nährboden verdünnt.

### III. Manometrie

Die Dunkelatmung wurde nach der direkten Methode Warburgs gemessen.

Die Bestimmung von  $\gamma$  (= -CO<sub>2</sub>/O<sub>2</sub>) erfolgte mit der Zweigefäßmethode. Dafür wurden die Algen in Nährboden mit m/50 KH<sub>2</sub>PO<sub>4</sub> suspendiert, der p<sub>H</sub>-Wert war mit n/10 HCl auf 4 gebracht. Vor Versuchsbeginn wurden die Gefäße 10 min. lang mit einem 4% CO<sub>2</sub>-Luftgemisch begast. Mit den zur Verfügung stehenden Gefäßen ergab sich für 25°C und

---

†) Es ist derselbe Stamm, der von Kandler bisher als *C. pyrenoidosa* geführt wurde. Eine Neubestimmung, die freundlicherweise Herr Dr. Söder durchführte, ergab, daß es sich um *C. vulgaris* handelt.

4 ml eingefüllter Suspension:  $x_{O_2} = h \cdot 23,88 - H \cdot 32,56 \text{ } [\mu\text{l}]$   
 $x_{CO_2} = H \cdot 39,75 - h \cdot 27,55 \text{ } [\mu\text{l}]$

$h$  = Druckänderung in mm im kleinen,  $H$  im großen Gefäß.

Um genügend genaue Ergebnisse zu bekommen, mußten Druckunterschiede zwischen 40 und 90 mm erhalten werden.

Eine gleichmäßige Beleuchtung wurde durch eine am Boden des Thermostaten angebrachte Leuchtstoffröhre erzielt. Rotlicht wurde von einer Philips Leuchtstoffröhre vom Typ TL 40W/15 mit einem Emissionsmaximum bei 660 nm erhalten, für Blaulicht wurde der Typ TL 40W/18 mit einem Emissionsmaximum von 430 nm verwandt.

#### IV. Messen der $^{14}CO_2$ -Fixierung

Zum Messen der  $^{14}CO_2$ -Fixierung wurden 8 bis 10 ml Algensuspension in eine Küvette von 1 cm Schichtdicke, 2,8 cm Breite und 12 cm Höhe gefüllt. Die rückseitige Hälfte des Küvettenbodens bestand aus einer Fritte (Porosität 4), durch die das  $CO_2$ -Luft-Gemisch geleitet wurde und so die Algensuspension gleichmäßig durchperlte. Der Gasdurchfluß wurde mit einem Rota-Strömungsmesser auf ca. 4 l/h eingestellt; ein Erhöhen der Durchflußgeschwindigkeit brachte keine Steigerung der Photosyntheseleistung. Die Versuchstemperatur von 27°C wurde durch einen Wassermantel, der an einen Thermostaten angeschlossen war, aufrechterhalten. Das radioaktive Gasgemisch wurde über der Küvette abgesaugt und ins Freie entlassen (Abb. 2).

Die Quantenausbeutebestimmungen wurden wegen der einfacheren optischen Verhältnisse ohne Kühlmantel bei Zimmertemperatur von etwa 20°C durchgeführt. Dabei wurde eine Küvette benutzt, deren Rückwand und Seitenwände verspiegelt waren; dadurch wird – vor allem bei nicht allzu dichten Suspensionen – eine gleichmäßigere Beleuchtung des Versuchsmaterials gewährleistet.

Nach der gewünschten Versuchszeit wurde der Algensuspension ein Aliquot entnommen und mit dem 4-fachen Volumen Alkohol – Eisessig (95:5) vereinigt; davon wurden wiederum aliquote Teile auf Plättchen aufgetragen, eingetrocknet und mit einem fensterlosen

Abb. 2: Anordnung der Versuchsküvette

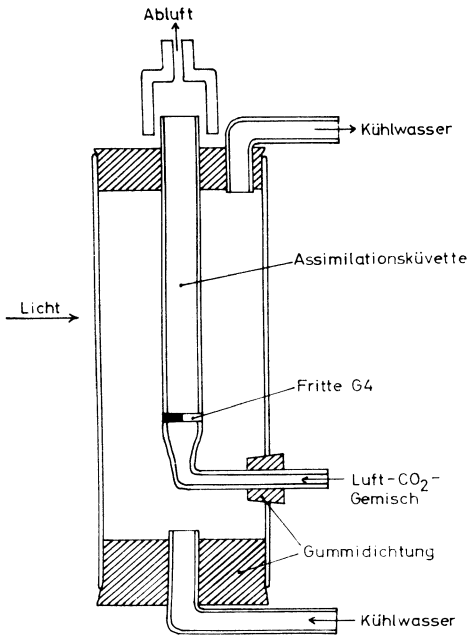
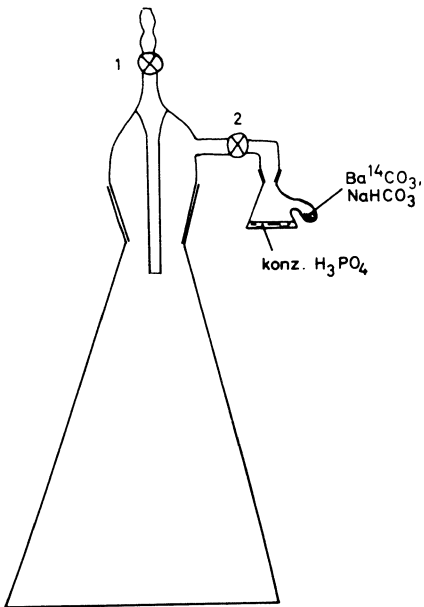


Abb. 3: Glasgerät zur Herstellung markierter Algen



Methandurchflußzähler die Aktivität bestimmt. Es handelte sich dabei stets um "unendlich dünne" Schichten.

#### V. Bestimmung der spezifischen Aktivität des $^{14}\text{CO}_2$

Die Bestimmung der spezifischen Aktivität des  $^{14}\text{CO}_2$  erfolgte nach dem von Simon et al. (1959) beschriebenen Verfahren. Dabei wird zuerst aus einem bekannten Volumen des  $^{14}\text{CO}_2$ -Luft-Gemisches das  $\text{CO}_2$  ausgefroren und manometrisch bestimmt. Hierbei ergibt sich der  $\text{CO}_2$ -Gehalt des Gemisches. Um die Zählkapazität des Gaszählrohres nicht zu überschreiten, mußte das  $^{14}\text{CO}_2$  noch etwa im Verhältnis 1 : 250 mit kaltem  $\text{CO}_2$  verdünnt werden. Das Plateau des Zählrohres hatte eine Länge von etwa 0,7 kV, die Steigung schwankte zwischen 0,5 und 1,5 %. Wiederholte Bestimmungen der spezifischen Aktivität wichen vom Durchschnitt höchstens um 3 % ab.

Da das Messen der  $^{14}\text{C}$ -Aktivität der Algen auf Plättchen erfolgte, mußte die Zählausbeute des Gaszählrohres mit der des Zählrohres für Plättchen verglichen werden. Ein Standard (Naphthoesäure, 11901 dpm/mg) wurde in unendlich dünner Schicht auf Plättchen mit einer Ausbeute von 43,6 % gezählt; Veraschen im Bombenrohr und Zählen des  $\text{CO}_2$  in der Gasphase ergab 63,7 % Ausbeute. Man kann in Beziehung setzen: ipm Gasphase =  $f \cdot \text{ipm auf Plättchen}$ ;  $f$  ist dann  $63,7 / 43,6 = 1,46$ . Außerdem wurden von  $^{14}\text{CO}_2$ -Fixierungsversuchen einmal aliquote Teile der abgetöteten Algen auf Plättchen gezählt, zum anderen Mal in Bombenrohre gegeben, im Vakuum eingetrocknet und mit Glukose als Träger verascht und die Aktivität im Gaszählrohr gemessen. Aus zwei Versuchen ergaben sich für  $f$  folgende Werte: 1,40, 1,36, 1,42, 1,56, 1,50.

Zur Berechnung der spezifischen Aktivität auf Plättchen wurde  $f = 1,46$  benützt. Die benutzten Gasgemische hatten spezifische Aktivitäten von 5600 bis 50 000 ipm/ $\mu\text{M CO}_2$ .

#### VI. Herstellen der $^{14}\text{CO}_2$ -Luft-Gemische

Durch einen Vakuumschlauch wurde eine Preßluftflasche (Volumen 10 oder 20 l) an die von Simon et al. (1959) beschriebene Vakuumapparatur angeschlossen und evakuiert. In der Apparatur wurde nun durch Kippen von konz.  $\text{H}_3\text{PO}_4$  aus  $\text{Ba } ^{14}\text{CO}_3$  eine kleine

Menge  $^{14}\text{CO}_2$  entwickelt und in das große Volumen der Preßluftflasche expandieren gelassen. Danach wurde mit  $^{12}\text{CO}_2$  auf den am Manometer kontrollierbaren gewünschten  $\text{CO}_2$ -Druck aufgefüllt, die Stahlflasche geschlossen, von der Apparatur abgenommen und mit 40 l-Preßluftflaschen auf ca. 150 atü aufgedrückt. Der ungefähre  $\text{CO}_2$ -Gehalt läßt sich aus dem anfänglichen  $\text{CO}_2$ -Druck und dem Enddruck nach dem Aufpressen errechnen.  $\text{CO}_2$ -Luftgemische verschiedenen  $\text{CO}_2$ -Gehalts wurden außerdem durch Zumischen  $\text{CO}_2$ -freier Luft zu den Standardgemischen unter Verwendung geeichter Strömungsmesser erhalten.

#### VII. Herstellen markierter Algen und Messen der $\text{CO}_2$ -Ausscheidung markierter Algen

Ein 500 ml Erlenmeyerkolben, der über einen Glasaufsatz mit einem Warburggefäß mit Seitenarm in Verbindung stand (Abb. 3), wurde über Hahn 1 samt dem Warburggefäß evakuiert, dann Hahn 1 geschlossen. Im Seitenarm befanden sich etwa 0,3 mC  $^{14}\text{C}$  als  $\text{BaCO}_3$  und so viel  $\text{NaHCO}_3$ , daß nach Freisetzen der Kohlensäure aus ihren Salzen im Gesamtsystem ein  $\text{CO}_2$ -Partialdruck von ca. 0,05 atm herrschte. Dies wurde durch vorsichtiges Einkippen in den Hauptraum erreicht, in dem sich konz.  $\text{H}_3\text{PO}_4$  im Überschuß befand. Hatte sich die Kohlensäure in den beiden Gefäßen gleichmäßig verteilt, so wurde Hahn 2 geschlossen und das Warburggefäß abgenommen. Mit einem kurzen Gummischlauch wurde nun der Auslauf eines Trichters mit der Schlaucholive über Hahn 1 verbunden, in den Trichter 60 ml Algensuspension D ca. 1 gegeben und Hahn 1 geöffnet. Durch den Luftdruck wurden die Algen zuerst in den Erlenmeyerkolben getrieben; dann strömte bis zum Druckausgleich noch Luft nach. Hahn 1 wurde dann geschlossen und der Kolben auf eine Schüttelmaschine gesetzt. Die Beleuchtungsstärke in Höhe der Algen betrug ca. 5000 Lux. Innerhalb von 24 h stieg die Dichte von  $D = 1$  auf etwa 3. Dies entspricht einer Produktion von ca. 17  $\mu\text{l}$  Algen oder 4,6 mg Trockengewicht; nimmt man an, daß 50 % des Trockengewichts Kohlenstoff ist, so sind das rund 0,2 mM C; der Gasraum enthielt etwa  $0,05 \cdot 500 = 25 \text{ ml} = \text{ca. } 1 \text{ mM } \text{CO}_2$ , also einen 5-fachen Überschuß.

Die  $\text{CO}_2$ -Ausscheidung markierter Algen wurde folgendermaßen gemessen: Durch die Suspension der markierten Algen, die sich in der Versuchsküvette befanden, wurde ein 0,8 %  $^{12}\text{CO}_2$ -Luftgemisch geleitet und anschließend das  $\text{CO}_2$  des Gasstroms in 0,5 % NaOH in einer Waschflasche nach Friedrichs absorbiert. Nach der gewünschten Zeit



wurden vom Inhalt der Waschflasche aliquote Teile auf Kupferplättchen ausgestrichen und die Radioaktivität bestimmt.

### VIII. Lichtquellen und optischer Aufbau

Als Lichtquelle dienten Kleinbildprojektoren (Leitz Prado 500) mit einem vorgeschalteten Spannungskonstanthalter (Philips PE 1001). Entweder wurde die ganze Vorderseite der Versuchsküvette gleichmäßig beleuchtet oder für die Quantenausbeutebestimmungen die Bildbühne des Projektors darauf mit zwei Sammellinsen verkleinert abgebildet (ca.  $2,5 \cdot 2,5$  cm). Zur Isolierung der einzelnen Spektralbezirke dienten Farbgläser und Doppelbandinterferenzfilter der Fa. Schott und Gen. mit Halbwertsbreiten von 13 bis 19 nm. Die Filter befanden sich direkt vor der Bildbühne des Projektors. Die Reinheit des Lichts wurde spektroskopisch geprüft; die Filter waren nicht infrarotdurchlässig, denn eine vor das Bolometer gebrachte konzentrierte Chlorophylllösung vermochte sämtliches einfallende Licht zu absorbieren. Die Lichtintensität konnte durch Regulieren der Lampenspannung und Neutralfilter verändert werden.

### IX. Licht- und Absorptionsmessung

Weißlicht wurde mit einem Luxmeter direkt vor der Küvette gemessen; farbiges Licht mit einem Bolometer der Fa. Röhrig Berlin. Dabei wurde der Lichtfleck etwa in die Mitte der ca.  $10 \text{ cm}^2$  großen Empfängerfläche gerückt. Die Empfindlichkeit des Bolometers war über die ganze benutzte Fläche gleich. Das Eichen des Bolometers geschah fensterlos mit einer Eichlampe des National Bureau of Standards (U.S.A.) und einer der Osram GmbH. Die beiden Lampen lieferten übereinstimmende Ergebnisse. Normalerweise war das Bolometer durch ein Quarzfenster verschlossen, dessen Reflexion im Sichtbaren rund 6,5 % betrug. Die bei der Eichung eingestrahelten Lichtenergien fielen noch in den Bereich der bei den Photosyntheseversuchen benutzten. Ein Ausmessen der Transmission von Neutralfiltern bei verschiedenen Lichtintensitäten zeigte, daß auch bei den stärksten angewandten Lichtintensitäten die Charakteristik des Bolometers linear war.

Bei den Quantenausbeutebestimmungen war die Küvette um  $20^\circ$  in Richtung zur Lichtquelle geneigt. Füllte man in dieser Stellung eine völlig absorbierende Flüssigkeit ein, z.B. schwarze Tinte, so konnte das einfallende Licht und das Reflexionslicht von der Vorderseite der Küvette auf dem Photoelement des Luxmeters gemessen werden; das Reflexionslicht betrug 5 bis 6 %.

Zur Absorptionsmessung befand sich die Küvette etwa in der Mitte einer Ulbrichtschen Kugel von 70 cm Durchmesser. Ebenso wie beim eigentlichen Versuch wurde Gas durch die Küvette geleitet und ein ebenso großer Lichtfleck auf ihrer Vorderseite abgebildet. Die Eintrittsöffnung für das Licht hatte 5,5 cm Durchmesser. An zwei Stellen der Kugel waren Selenphotoelemente angebracht, mit einem Empfindlichkeitsmaximum bei 540 bzw. 680 nm und einer Halbwertsbreite von ca. 200 bzw. 330 nm. Anzeigergerät war ein Multiflex-Galvanometer MG 3 E der Dr.B. Lange GmbH mit Vorschaltkasten zur Empfindlichkeitsregelung. Die Charakteristik des grünempfindlichen Photoelementes war nicht streng linear, so daß fallweise Eichkurven gemacht werden mußten. Das Ergebnis einer Absorptionsmessung blieb gleich, unabhängig davon, an welcher der beiden Stellen der Kugel das messende Photoelement angebracht war. Als Blindwert diente: 1. Eine Füllung der Küvette mit schwarzer Tinte; in der Kugel verblieb dann das Reflexions- und Störlicht, was zusammen  $\sim 7\%$  ausmachte. 2. Eine Füllung mit methanolextrahierten Algen in Wasser mit der dem Versuch entsprechenden Algendichte. Für den Absorptionskoeffizienten  $\alpha$  erhält man nun verschiedene Werte, je nachdem, ob man beim 2. Blindwert gebleichte Zellen oder nur Wasser einsetzt. Dies ist vor allem in Spektralbereichen geringer Absorption der Zellpigmente, z.B. im Dunkelroten, und bei dichten Suspensionen der Fall. Bei der Algendichte  $D = 3,5$ , die am häufigsten bei Versuchen mit Dunkelrot verwandt wurde, findet man:

	$\alpha_1$ , Blindw. Wasser	$\alpha_2$ , Blw. Weiße Zellen	$\alpha_1/\alpha_2$
589 nm	0,945	0,928	1,02
712 nm	0,626	0,574	1,09

Es wurden stets die mit weißen Zellen erhaltenen  $\alpha$ -Werte benützt. Bei Versuchsserien von über 2 Stunden Dauer wurde  $\alpha$  vor und nach dem Versuch gemessen, für die dazwischenliegenden Zeiten interpoliert.

## C. Ergebnisse mit Diskussion

### 1. Methodische Vorversuche zur Photosynthesemessung mit $^{14}\text{CO}_2$

Bevor die geschilderte Methode der Photosynthesemessung zur Bestimmung des Quantenbedarfs eingesetzt wurde, sollte festgestellt werden, inwieweit sie sich überhaupt zur Messung der Photosynthese eignet. Deshalb wurde die Photosynthese unter den verschiedensten Bedingungen gemessen, d.h. es wurden die Abhängigkeiten der  $\text{CO}_2$ -Fixierung von der Lichtintensität, der  $\text{CO}_2$ -Konzentration, dem  $p_{\text{H}}$ -Wert usw. untersucht. Man bekommt dadurch einen Überblick inwieweit die mit der neuen Methode gewonnenen Ergebnisse mit denen anderer Autoren vergleichbar sind. Zudem erhält man eine größere Sicherheit für die Messungen der Quantenausbeute, da man dann die besten Versuchsbedingungen kennt. Ferner wurde der Fehler erwogen, der dadurch entsteht, daß nichtmarkiertes Atmungs- $\text{CO}_2$  innerhalb der Zelle bevorzugt gegenüber von außen angebotenem  $^{14}\text{CO}_2$  assimiliert wird.

### 1. Messungen der Dunkelatmung

Da es oft angebracht ist, das Verhältnis der Photosyntheseleistung zur Dunkelatmung zu kennen, wurde zunächst deren Größe bestimmt. Vier Messungen wurden mit Algen gemacht, die normal im Kulturthermostaten angezogen worden waren, drei Messungen mit Algen, die einen Tag lang in einem Erlenmeyerkolben in Schüttelkultur gewachsen waren (genaue Anzuchtbedingungen siehe unter Herstellen markierter Algen, S. 12). Durch Zentrifugieren und Aufnehmen in frischem Nähmedium wurden die Algen auf die gewünschte Dichte eingestellt. Vom Herausnehmen der Algen aus ihren Anzuchtgefäßen bis zum Beginn der manometrischen Messungen (= Hahnschluß) vergingen etwa 30 Minuten.

Bei zwei Versuchen mit Algen aus der Schüttelkultur war ein Abfall der Atmung auf etwa die Hälfte zu beobachten, der sich einmal über die ganze Versuchsdauer von zwei Stunden hinzog, im anderen Fall bereits eine Stunde nach Hahnschluß beendet war und von einer konstanten Atmungsgeschwindigkeit gefolgt wurde. Im dritten Versuch war nur eine geringfügige Abnahme der Atmung zu bemerken. Die normal angezogenen Algen zeigten in zwei Versuchen von Anfang an eine konstante Atmungsgeschwindigkeit, die in zwei anderen jedoch erst nach einer Stunde erreicht wurde und etwa die Hälfte der Anfangsge-

schwindigkeit ausmachte. Der konstante Wert der Atmung betrug bei beiden Arten der Anzucht bei 27°C durchschnittlich  $6 \mu\text{M O}_2/\text{h} \cdot \text{mg Chlorophyll}$  oder umgerechnet  $\sim 1 \mu\text{l O}_2/\text{h} \cdot \mu\text{l Algen}$ . Die Ergebnisse der einzelnen Versuche wichen bis zu 25 % von diesem Mittelwert ab. Bei 20°C wurde die Dunkelatmung in drei Versuchen an normal angezogenen Zellen gemessen; sie betrug durchschnittlich  $3,7 \mu\text{M O}_2/\text{h} \cdot \text{mg Chlorophyll}$ . Werden in späteren Versuchen  $\text{CO}_2$ -Fixierungswerte auf die Dunkelatmung bezogen, so sind dabei diese Durchschnittswerte zugrunde gelegt.

## 2. Dunkelfixierung von $^{14}\text{CO}_2$

Die frisch geernteten Algen wurden auf die Dichte  $D = 3,9$  eingestellt und 10 ml dieser Suspension in die Versuchsküvette gefüllt. Ein  $^{14}\text{CO}_2$ -Luftgemisch (0,84 %  $\text{CO}_2$ ) wurde zwei Stunden durch die verdunkelte Küvette geleitet und die  $\text{CO}_2$ -Fixierung durch halbstündige Probenahmen verfolgt. Während der ersten halben Stunde betrug die Dunkelfixierung 5,9 % des Werts der Dunkelatmung, in den darauffolgenden 1 1/2 Stunden nur noch 4,8 %.

In einem zweiten Versuch wurden die Algen auf  $D = 3,7$  konzentriert, wieder in die Kulturflasche gegeben und für 6 Stunden unter den Bedingungen der normalen Anzucht in den Kulturthermostaten zurückgestellt. Danach wurde die Dunkelfixierung ähnlich wie oben gemessen, es wurde jedoch nur eine Probe nach 25 min genommen. Es ergab sich eine Dunkelfixierung, die 5,5 % des Wertes der Dunkelatmung betrug.

Die Dunkelfixierung von  $^{14}\text{CO}_2$  erwies sich damit als so klein, daß wir sie bei den von uns gemessenen Photosyntheseleistungen, die in den allermeisten Fällen größer als die halbe Dunkelatmung waren, vernachlässigten.

## 3. Kinetik der Fixierung von $^{14}\text{CO}_2$ im Licht

Von einer frisch bereiteten Algensuspension wurden 10 ml in die Versuchsküvette gefüllt. Der Teil der Vorderfläche der Küvette, den die Algen einnahmen, wurde vollständig und gleichmäßig ausgeleuchtet. Durch Entnehmen von Proben zu verschiedenen Zeiten wurde der Verlauf der  $^{14}\text{CO}_2$ -Fixierung verfolgt. Die benutzten  $\text{CO}_2$ -Luftgemische hatten einen  $\text{CO}_2$ -Gehalt zwischen 0,75 und 1,55 Volumprozent.

In Abb. 4 ist das Ergebnis für verschiedene Lichtqualitäten graphisch dargestellt. In allen

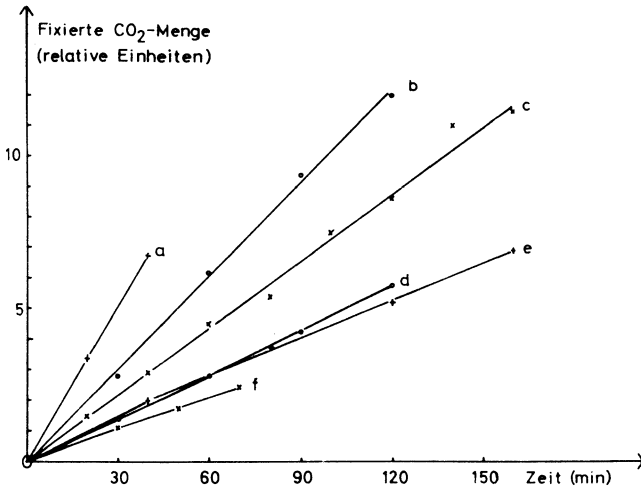


Abb. 4: Kinetik der <sup>14</sup>CO<sub>2</sub>-Assimilation. a: 711 nm, b: 658 nm (D = 3,7), c: Weißlicht, d: 658 nm (D = 1,1), e: 454 nm, f: 711 nm.

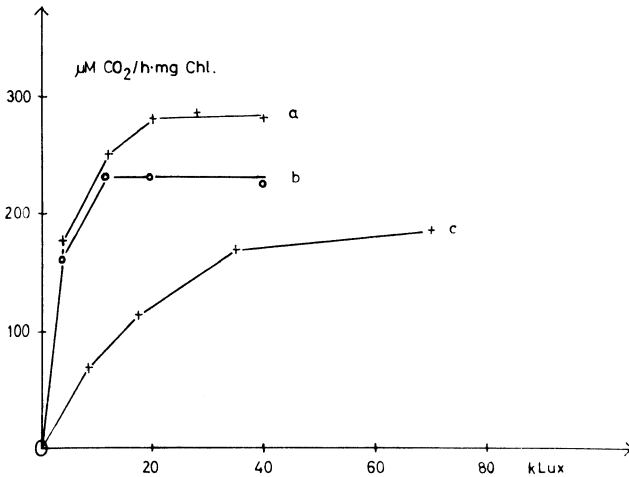


Abb. 5: Abhängigkeit der Geschwindigkeit der CO<sub>2</sub>-Assimilation von der Lichtintensität im Weißlicht bei verschiedenen Algendichten (D). a: D = 0,34, b: D = 0,23, c: D = 6,5.

Fällen besteht eine recht gute Proportionalität zwischen Zeit und fixierter  $\text{CO}_2$ -Menge. (Die verschiedene Steigung der Geraden rührt nicht nur von der durch Lichtintensität und Algendichte bedingten unterschiedlichen Photosynthesegeschwindigkeit her, sondern auch daher, daß die fixierte  $\text{CO}_2$ -Menge bei den einzelnen Versuchen in verschiedenen Dimensionen aufgetragen wurde). Tab. 1 gibt für die Versuche in Abb. 2 die dazugehörigen Algendichten und den Grad der Kompensation der Dunkelatmung an.

Induktionsphänomene des  $\text{CO}_2$ -Gaswechsels von wenigen Minuten Dauer, wie z.B. der  $\text{CO}_2$ -Ausstoß bei Chlorella beim Einsetzen der Belichtung (Emerson u. Lewis 1941, Van der Veen 1950, Brown u. Whittingham 1955) spielten in diesen und folgenden Versuchen keine Rolle. Offenbar genügte unter unseren Versuchsbedingungen ein Zeitraum von 20 min nach Einsetzen der Belichtung, nach dem frühestens eine Algenprobe entnommen wurde, um den Einfluß von Induktionserscheinungen vernachlässigbar klein zu machen. Andererseits waren die Versuchszeiten von 2 bis 3 Stunden so kurz, daß eine durch das Wachstum der Algen bedingte Assimilationssteigerung nicht erkennbar war.

$\lambda$ (nm)	Versuchszeit (min)	Vielfaches der Kompensation der Dunkelatmung	Algendichte D
454	160	1,5	3,5
658	120	6,0	3,7
658	120	15,0	1,1
711	70	0,2	10,0
711	40	0,5	5,6
Weißlicht	160	20	2,0

Tab. 1: Kompensationsgrad und Algendichte bei den in Abb. 4 dargestellten Versuchen.

#### 4. Lichtsättigungskurven im Weißlicht bei verschieden dichten Suspensionen

Zur Herstellung dünner Suspensionen ( $D = 0,2 - 0,4$ ) wurde die von der Anzucht her erhaltene Algensuspension mit dem notwendigen Volumen frischen Nähmediums verdünnt. Um dichte Suspensionen ( $D = 6,5 - 8$ ) zu erhalten, wurden die Algen abzentrifugiert und mit neuem Nähmedium auf die gewünschte Dichte gebracht.

Das so gewonnene Versuchsmaterial wurde wieder in eine Anzuchtflasche überführt und unter normalen Anzuchtbedingungen im Kulturthermostaten gehalten. Aus dieser Vorratsflasche wurde für die Photosynthesemessungen bei den verschiedenen Lichtintensitäten jeweils ein entsprechendes Volumen frisch entnommen, in die Versuchsküvette gefüllt und 20 oder 25 min lang assimilieren gelassen. Es wurde ein 0,84 %  $\text{CO}_2$ -Luftgemisch benutzt. Wie in Abschnitt 5 gezeigt wird, ist dadurch eine genügende  $\text{CO}_2$ -Versorgung gegeben.

Bei dünnen Suspensionen ( $D = 0,2$  bis  $0,4$ ) wird die Lichtsättigung zwischen 10 000 und 20 000 Lux erreicht (Abb. 5, Kurven a, b). Dabei schwankt die maximale Photosyntheseleistung für Algen verschiedener Ernte zwischen 160 und  $340 \mu\text{M CO}_2/\text{h} \cdot \text{mg Chlorophyll}$ . Diese Werte stehen in Einklang mit den bei höheren Pflanzen gefundenen Assimilationsleistungen, die ebenfalls stark streuen (Vgl. Gabrielsen 1960). Eine Erklärung für die starken Schwankungen kann noch nicht gegeben werden.

Für die maximale  $\text{O}_2$ -Entwicklung bei Chlorella werden zwischen 25 und  $60 \mu\text{l O}_2/\mu\text{l Algen} \cdot \text{h}$  angegeben (vgl. Warburg et al. 1953, Rabinowitch 1956). Unsere Werte ergeben umgerechnet 25 bis  $55 \mu\text{l CO}_2/\mu\text{l Algen} \cdot \text{h}$ . Die Dunkelatmung war somit 25 bis 55-fach kompensiert.

Bei dichten Suspensionen verschiebt sich der Sättigungspunkt zu höheren Lichtintensitäten und die Kurve ist in einem größeren Bereich gekrümmt (Abb. 5, Kurve c). Um dieses Verhalten zu verstehen, stelle man sich die Beleuchtungsverhältnisse in einer dichten Algensuspension vor: Während eine dünne Schicht der Algensuspension an der Vorderwand der Küvette stark beleuchtet ist, dringt in die dahintergelegenen Schichten mit zunehmender Tiefe immer weniger Licht ein, ja, im rückwärtigen Teil der Küvette mag sogar völlige Dunkelheit herrschen. Je dichter die Suspension ist, um so größer wird auch der Anteil des Raums sein, der im Dunkeln liegt.

Sorgt man nun für eine kräftige Turbulenz in der Suspension, so wird die einzelne Algenzelle einem dauernden Wechsel zwischen Dunkelheit und den verschiedensten Lichtintensitäten unterworfen sein. Demzufolge wird auch die Photosynthesegeschwindigkeit in dieser Zelle ständig schwanken; eine konstante Photosynthesegeschwindigkeit der Suspension beobachtet man nur, weil man die Photosyntheseleistung von sehr vielen Zellen mißt, wobei sich die Schwankungen statistisch ausgleichen.

Herrscht in einer schmalen Schicht an der Vorderseite der Küvette bereits eine für die Photosynthese sättigende Lichtintensität und wird nun noch mehr Licht eingestrahlt, so bringt zwar der Teil des Lichts, der innerhalb dieser Schicht absorbiert wird, keine Steigerung der Photosynthese mit sich, wohl aber der Teil, der in den dahinterliegenden Schichten absorbiert wird. Auf diese Weise erklärt sich das langsame Hinziehen der Lichtsättigungskurven von dichten Suspensionen. Das Abweichen von der Geraden beginnt von der Lichtintensität an, bei der in der vordersten Schicht Lichtsättigung erreicht wird.

Durch zunehmende Lichtintensitäten wird die Grenze des Bereichs, in dem Lichtsättigung herrscht, in immer tiefere Lagen der Suspension verschoben. Es könnte auch der Fall auftreten, daß das Licht beim Eintritt in die Algensuspension so stark ist, daß die Algen in der vordersten Schicht bereits geschädigt werden, während sie sich in den tieferen Schichten nicht einmal in der Lichtsättigung befinden.

Es sei noch bemerkt, daß der Gradient der Beleuchtungsstärke in einer Algensuspension nicht nur von ihrer Dichte, sondern auch von der Wellenlänge des Lichts abhängt. Bei Wellenlängen, die von der Algensuspension schwach absorbiert werden, ergibt sich ein flacherer Gradient als bei Wellenlängen, die stark absorbiert werden.

#### 5. Abhängigkeit der Photosynthese von verschiedenen $\text{CO}_2$ -Konzentrationen

Es liegen recht unterschiedliche Angaben für die  $\text{CO}_2$ -Sättigungskonzentration der Photosynthese vor (Harder 1921, Emerson und Green 1938, Warburg et al. 1951, Steemann Nielsen 1953, 1955 a, Whittingham 1952, Rosenberg 1954, 1957). Der Einfluß der  $\text{CO}_2$ -Konzentration auf die Photosynthese wurde nun nochmals untersucht, um für spätere Messungen bei unserer speziellen Versuchsanstellung auf jeden Fall eine optimale  $\text{CO}_2$ -Versorgung zu sichern.

##### a) Versuchsergebnisse

Die Algen aus dem Kulturthermostaten wurden durch Zentrifugieren und Aufnehmen in neuem Nähmedium auf die Algendichte  $D = 8$  gebracht. Wie beim Erstellen der Lichtsättigungskurven wurde für jede neue Versuchsbedingung von dieser Suspension, die sich als Vorrat im Kulturthermostaten befand, ein Teil entnommen und zur Assimilationsmessung benützt. Die Belichtungszeit betrug dabei 20 min. Die Photosyntheseleistung



wurde bei verschiedenen Lichtintensitäten und  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen gemessen, um die  $\text{CO}_2$ -Konzentration zu finden, die die Photosynthese auch bei optimalen Beleuchtungsbedingungen sättigt.

Die  $\text{CO}_2$ -Konzentration wird im folgenden in Volumprozent der Gasphase angegeben. Das Resultat eines Versuches zeigt Abb. 6. Auf der Abszisse ist die  $\text{CO}_2$ -Konzentration (Vol. - %) des eingeleiteten Gasgemisches angegeben, auf der Ordinate die Photosyntheseleistung. Man sieht, daß ein Erhöhen der  $\text{CO}_2$ -Konzentration des eingeleiteten Gasgemisches auf über 0,75 % keinen Einfluß mehr auf die Photosynthesegeschwindigkeit hat. Diese kann aber durch Erhöhen der Lichtintensität noch gesteigert werden. Die Kohlensäure stellt also ab dieser Konzentration keinen begrenzenden Faktor mehr dar. Im Bereich, in dem die Kurvenäste umbiegen, ist eine Steigerung der Photosyntheseleistung sowohl durch Erhöhen der Lichtintensität als auch der  $\text{CO}_2$ -Konzentration möglich, während bei sehr geringen  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen (in unserem Versuch  $\leq 0,04$  %) die Photosynthesegeschwindigkeit nicht mehr durch die von uns verwendete Lichtintensität sondern nur noch durch die  $\text{CO}_2$ -Konzentration beeinflußt wird. Ein zweiter Versuch lieferte übereinstimmende Ergebnisse.

Bei 70 000 Lux und 0,75 %  $\text{CO}_2$ -Gehalt des eingeleiteten Gasgemisches wurden von der Algensuspension (10 ml,  $D = 8$ )  $145 \mu\text{M CO}_2/\text{h}$  fixiert. Das eingeleitete Luft- $\text{CO}_2$ -Gemisch lieferte bei der Strömungsgeschwindigkeit von 3,5 l/h  $1100 \mu\text{M CO}_2/\text{h}$ . Es wurden also 13 % der  $\text{CO}_2$ -Menge des Gasstromes assimiliert. Nach Verlassen der Algensuspension hatte der Gasstrom mithin  $0,87 \cdot 0,75 = 0,65$  %  $\text{CO}_2$ -Gehalt; am Grunde der Küvette, wo das Gasgemisch eingeleitet wurde, betrug er 0,75 %.

Demnach war die durchschnittliche  $\text{CO}_2$ -Konzentration in der Suspension 0,7 %. Diese Übersichtsrechnung zeigt, daß wegen der starken  $\text{CO}_2$ -Zehrung in dichten Suspensionen bei Lichtsättigung die  $\text{CO}_2$ -Konzentration des eingeleiteten Gasgemisches nicht den Wert darstellt, der am Reaktionsort in der Zelle herrscht.

Um in erster Annäherung sagen zu können:  $\text{CO}_2$ -Konzentration des eingeleiteten Gasgemisches =  $\text{CO}_2$ -Konzentration am Reaktionsort, muß man das Verhältnis der von den Algen verbrauchten  $\text{CO}_2$ -Menge zu der durch die Gaszufuhr gebotenen möglichst klein gestalten. Das läßt sich dadurch erreichen, daß man entweder das  $\text{CO}_2$ -Angebot durch Erhöhen der Durchflußgeschwindigkeit des Gasstromes vergrößert, oder indem man durch

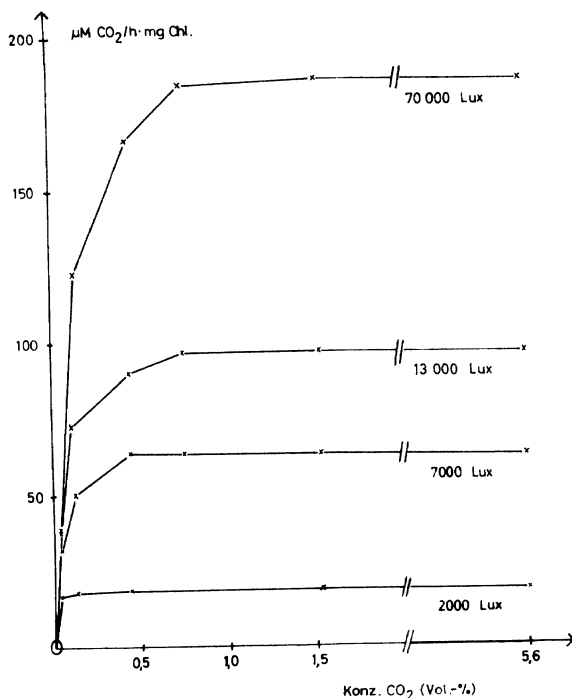


Abb. 6: Abhängigkeit der Geschwindigkeit der CO<sub>2</sub>-Assimilation von der CO<sub>2</sub>-Konzentration bei verschiedenen Lichtintensitäten. D = 8.

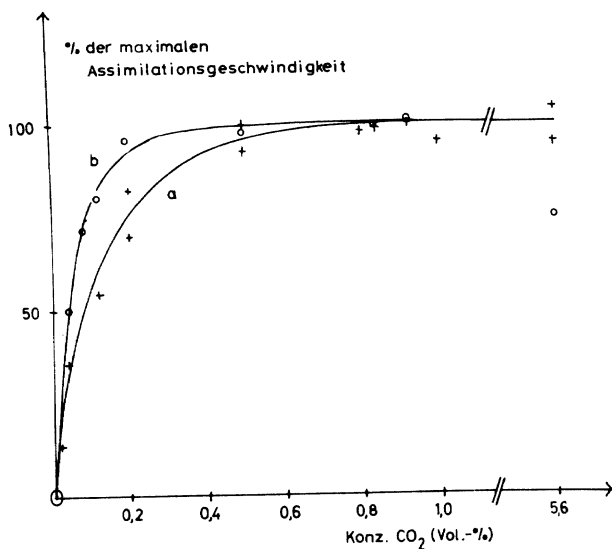


Abb. 7: Abhängigkeit der Geschwindigkeit der CO<sub>2</sub>-Assimilation von der CO<sub>2</sub>-Konzentration bei dünnen Suspensionen. D = 0,4. Lichtintensität: 40 000 Lux. a: Algen mit 2%-CO<sub>2</sub>-Luft angezogen, b: mit gewöhnlicher Luft angezogen.

Verringern der Algenmenge die verbrauchte  $\text{CO}_2$ -Menge klein hält.

Da die Durchflußgeschwindigkeit des Gasstromes nicht um ein Mehrfaches gesteigert werden konnte, ohne daß übermäßiges Schäumen auftrat, wurde eine  $\text{CO}_2$ -Sättigungskurve mit dünnen Suspensionen erstellt, in denen der  $\text{CO}_2$ -Verbrauch sehr viel kleiner als in den dichten war.

Die Algendichte D betrug in diesen Versuchen 0,4, also 1/20 der in den obigen Versuchen benutzten. Für jede  $\text{CO}_2$ -Konzentration wurde - wie bei den Versuchen mit dichten Suspensionen - jeweils neues Algenmaterial eingesetzt. Die Versuchsdauer war jeweils 25 min, die Lichtintensität 40 000 Lux. Diese Intensität ist bei dünnen Suspensionen ( $D = 0,2 - 0,4$ ) und Verwendung eines 0,84 %- $\text{CO}_2$ -Luftgemisches sättigend (Abb. 5, Kurven a und b). Für  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen  $< 0,84$  %, die uns hier interessieren, ist sie dann natürlich ebenfalls sättigend.

Abb. 7, Kurve a zeigt, daß zwischen 0,5 und 0,6 %  $\text{CO}_2$ -Gehalt des eingeleiteten Gasgemisches die maximale  $\text{CO}_2$ -Fixierung erreicht ist. Da der  $\text{CO}_2$ -Verbrauch der Algen nur etwa 0,7 % der  $\text{CO}_2$ -Menge des durchgeleiteten Gasstromes betrug, halten wir 1,5 bis 0,6 %  $\text{CO}_2$  auch für die Konzentration, die in der Suspension erforderlich ist, um zur  $\text{CO}_2$ -Sättigung bei sättigenden Lichtintensitäten zu führen.

Für Algen, die mit Luft ohne  $\text{CO}_2$ -Zusatz angezogen wurden, ergibt sich bei dünnen Suspensionen ( $D \sim 0,4$ ) unter sonst gleichen Bedingungen (Lichtintensität 40 000 Lux) Kurve b (Abb. 7). Der Sättigungspunkt ist bereits bei 0,2 %  $\text{CO}_2$  erreicht. Der Chlorophyllgehalt pro Zelle betrug bei diesen Algen gegenüber normal angezogenen nur 60 %.

### 5) Ergebnisse anderer Autoren und Diskussion

Die Daten aus der Literatur für die  $\text{CO}_2$ -Sättigungskonzentration der Photosynthese sind selbst für eine so häufig untersuchte Pflanze wie Chlorella sehr unterschiedlich. Rosenberg (1954, 1957) gibt für Chlorella pyrenoidosa für die  $\text{CO}_2$ -Sättigungskonzentration zwischen 0,8 und 1 % an, Werte, die von den unsrigen nicht allzuweit entfernt liegen. Höhere Konzentrationen sind nach Harder (1921) für Fontinalis notwendig; in seinen Versuchen war bei der stärksten benutzten Lichtintensität (18 000 Lux) auch bei 1 %  $\text{O}_2$ , der höchsten von ihm untersuchten Konzentration, noch keine Sättigung der

Photosynthese erreicht. Warburg u. Mitarbeiter (1951) fanden schließlich selbst bei geringen Lichtintensitäten (3 bis 4-fache Kompensation der Dunkelatmung) bei *Chlorella* eine  $\text{CO}_2$ -Sättigungskonzentration von 4 bis 5 %. Nach einer neueren Veröffentlichung (Warburg et al. 1960) ist sie bereits zwischen 2,5 und 3 % erreicht. Die in dieser Arbeit errechneten  $\text{CO}_2$ -Drucke waren allerdings nicht korrekt bestimmt worden; nach einer entsprechenden Korrektur (Warburg et al. 1962) ergaben sich sättigende  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen ab etwa 1,4 %.

Niedrigere als die von uns gefundenen Werte werden weitaus häufiger berichtet. Hier ist wiederum Warburg (1919) zu nennen, in dessen Versuchen – diesmal bei sättigender Lichtintensität – die  $\text{CO}_2$ -Sättigungskonzentration im Bereich zwischen 0,25 und 0,3 % lag, aber nur sehr langsam erreicht wurde. (Bei 0,07 % betrug die Photosynthesegeschwindigkeit bereits 85 % des Sättigungswertes). Eine ähnliche  $\text{CO}_2$ -Sättigungskonzentration (0,2 %) ergaben die Untersuchungen von Ogata und Matsui (1965) an *Porphyra tenera*.

In krassem Gegensatz selbst zu den beiden letztgenannten Werten stehen Konzentrationen  $\leq 0,03$  %, wie sie Emerson u. Green (1938), Whittingham (1952), Steemann Nielsen (1953, 1955 a) und Steemann Nielsen und Jensen (1958) für *Chlorella* angeben.

Diese Unterschiede sind kaum eindeutig zu erklären. Sieht man davon ab, daß die  $\text{CO}_2$ -Sättigungskonzentration artspezifisch oder rassenspezifisch sein könnte, und nimmt man an, daß die Fehler bei den Messungen klein waren und zu hohe  $\text{CO}_2$ -Sättigungskonzentrationen nicht durch die Versuchsanstellung bedingt waren (vgl. unsere Ergebnisse mit dünnen und dichten Suspensionen), so bleibt noch die Möglichkeit, die Ergebnisse auf den jeweiligen physiologischen Zustand der Algen zurückzuführen. In dieser Hinsicht scheinen besonders Anzucht und Vorbehandlung des Versuchsmaterials bedeutungsvoll zu sein.

Briggs u. Whittingham (1952) fanden z.B., daß *Chlorella*, die mit 4 %  $\text{CO}_2$ -Luft angezogen wurde, nach Überführen in ein Medium niedriger  $\text{CO}_2$ -Konzentration ( $\sim 0,003$  %) etwa eine Stunde brauchte, um die volle Geschwindigkeit der  $\text{O}_2$ -Entwicklung zu erreichen, wogegen nach Anzucht mit gewöhnlicher Luft diese Geschwindigkeit sofort einsetzte. Die  $\text{O}_2$ -Messung erfolgte dabei manometrisch unter Benutzung eines Karbonat-Bikarbonatpuffers. Auch Whittingham (1952), der eine ganz andere Methode der Photosynthesemessung benutzte, indem er die  $\text{CO}_2$ -Aufnahme von *Chlorella* aufgrund der

Infrarotabsorption des  $\text{CO}_2$  verfolgte, stellte fest, daß nach dem Übergang von hohen zu niedrigen  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen die Assimilationsgeschwindigkeit in Zeiten bis zu einer Stunde auf einen konstanten Wert anstieg. Demnach scheint sich die Affinität des carboxylierenden Enzyms zu  $\text{CO}_2$  oder vielleicht auch die Permeabilität der Zelle für  $\text{CO}_2$  nach Vermindern der  $\text{CO}_2$ -Konzentration adaptiv zu erhöhen.

Mit diesem Verhalten erklären Steemann Nielsen und Jensen (1958) den Unterschied der von Rosenberg angegebenen Werte zu den ihren, obwohl in beiden Fällen mit derselben Methode gearbeitet wurde. (Bei dieser Methode wird in einer Bikarbonatlösung, in der die Algen suspendiert sind, die Assimilationsgeschwindigkeit aufgrund der Abnahme des  $\text{p}_\text{H}$ -Werts verfolgt. Für jeden  $\text{p}_\text{H}$ -Wert kann die dazugehörige  $\text{CO}_2$ -Konzentration berechnet werden. Man mißt also die Photosynthesegeschwindigkeit nebst der dabei ständig kleiner werdenden  $\text{CO}_2$ -Konzentration.) Sie nehmen an, daß in den Versuchen Rosenbergs wegen der Abnahme der  $\text{CO}_2$ -Konzentration innerhalb weniger Minuten - bedingt durch die stark assimilierenden dichten Suspensionen - für die Adaptation an niedrigere  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen nicht genügend Zeit gegeben war.

In ihren Versuchen benutzten sie dünne Suspensionen, in denen sich die Änderungen der  $\text{CO}_2$ -Konzentration über Stunden erstreckten.

Es mag sein, daß in unseren Versuchen die Meßzeit von 20 Minuten zu kurz war, um eine Adaptation der Algen an niedrige  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen zu ermöglichen und daß wir deshalb nicht die kleinste zur Sättigung der Photosynthese notwendige  $\text{CO}_2$ -Konzentration bestimmten.

Auch unsere Versuche mit luftgezogenen Algen deuten auf eine Adaptation hin, da hier die  $\text{CO}_2$ -Sättigung bereits bei 0,2% erreicht ist.

Für spätere Messungen zogen wir aus unseren Ergebnissen den Schluß, daß ein 0,8%- $\text{CO}_2$ -Luftgemisch jedenfalls für eine optimale  $\text{CO}_2$ -Versorgung genügt.

#### 6. Einfluß des $\text{p}_\text{H}$ -Wertes auf die $\text{CO}_2$ -Assimilation

Die frisch geernteten Algen wurden auf die Dichte  $D = 4$  gebracht. Von dieser Suspension wurde jeweils ein Teil entnommen und mit  $\frac{1}{10}$  Phosphatpuffer des gewünschten  $\text{p}_\text{H}$ -Wertes im Verhältnis 1 : 1 verdünnt. Für die  $\text{CO}_2$ -Fixierung wurde jeweils 20 min

mit 40 000 Lux belichtet. Die  $\text{CO}_2$ -Konzentration des benutzten Gasgemisches betrug in zwei Versuchen 0,75%, bei einem 0,13%. Die Durchschnittswerte aus den drei Versuchen zeigt Tab. 2:

$p_{\text{H}}$	3,7	4,3	4,8	5,3	5,8	6,3	6,9	7,3	7,8	8,3
% der $\text{CO}_2$ -Fixierung bei $p_{\text{H}}$ 5,8	102	95	95	99	100	100	101	95	88	87

Die  $\text{CO}_2$ -Fixierung ist im Bereich zwischen  $p_{\text{H}}$  4 und 7 ziemlich konstant. Lediglich im Alkalischen sinkt sie geringfügig ab. Ähnliche Ergebnisse erzielten Emerson und Green (1938) und Steemann Nielsen und Willemoes (1966) für die  $p_{\text{H}}$ -Abhängigkeit der  $\text{O}_2$ -Entwicklung bei Chlorella.

## 7. Lichtsättigungskurven in monochromatischem Licht

Bei der Ermittlung der Sättigungskurven für monochromatisches Licht wurde ähnlich wie beim Erstellen der Sättigungskurven für Weißlicht verfahren. Unterschiedlich war, daß sich die Küvette nicht mehr im Kühlmantel befand und die Versuche bei Zimmertemperatur ( $18 - 20^\circ\text{C}$ ) ausgeführt wurden. Außerdem wurde die Vorderseite der Küvette nicht mehr ganz ausgeleuchtet, sondern es wurde darauf die Bildbühne des Projektors als quadratischer Lichtfleck abgebildet. Die beleuchtete Fläche war ca.  $6 \text{ cm}^2$  groß und machte etwa 60% der Vorderfläche der Algensuspension aus. Die Belichtungszeiten lagen zwischen 20 und 60 Minuten. Das benutzte  $\text{CO}_2$ -Luftgemisch enthielt 0,84%  $\text{CO}_2$ .

Einige der erhaltenen Lichtsättigungskurven für 527, 658 und 712 nm zeigen die Abbildungen 8 und 9. Auf der Abszisse ist die pro Minute von den Algen absorbierte Lichtmenge in  $\mu\text{E}$  ( $1 \mu\text{E} = 10^{-6}$  Einstein) aufgetragen, auf der Ordinate die pro Minute assimilierte  $\text{CO}_2$ -Menge in  $\mu\text{M}$ . Die Kurven weisen in einem ersten Abschnitt bei verhältnismäßig schwachen Lichtintensitäten eine geringere Steigung auf als in einem zweiten, in dem der Kurvenverlauf über weite Intensitätsbereiche linear ist. Die Übergangsstelle liegt bei Photosyntheseleistungen unterhalb des Kompensationspunkts. Bei 589 nm wurden ähnliche Ergebnisse wie bei 527 und 658 nm erhalten.

Gewinnt man eine Lichtsättigungskurve aus Photosynthesemessungen über dem Kompensationspunkt, so tritt wegen des Streuens der Meßpunkte der bei schwachen Intensitäten vor-

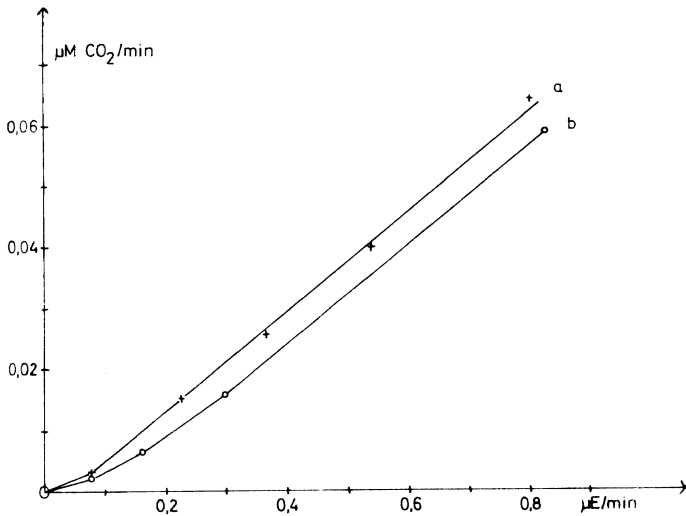


Abb. 8: Geschwindigkeit der  $\text{CO}_2$ -Assimilation in Abhängigkeit von der pro Minute absorbierten Lichtmenge. a: 658 nm,  $D = 1,1$ ,  $\alpha = 0,9$ . b: 527 nm,  $D = 2,25$ ,  $\alpha = 0,71$ .

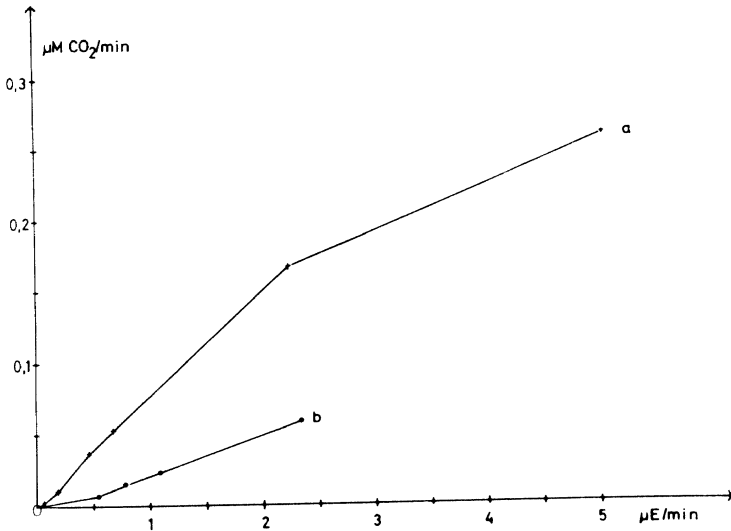


Abb. 9: Geschwindigkeit der  $\text{CO}_2$ -Assimilation in Abhängigkeit von der pro Minute absorbierten Lichtmenge. a: 658 nm,  $D = 4$ ,  $\alpha = 0,98$ . b: 712 nm,  $D = 4$ ,  $\alpha = 0,67$ .

handene Knick oft nicht in Erscheinung. Z.B. würde man ihn bei der Kurve für 658 nm in Abb. 9 ohne die beiden Punkte bei 0,065 und 0,19  $\mu\text{E}/\text{min}$  nicht finden. In unseren Lichtsättigungskurven für Weißlicht hatten die schwächsten geprüften Intensitäten bereits zu einer mehrfachen Kompensation geführt, so daß eine etwa vorhandene Abweichung der Kurven von der Linearität unterhalb des Kompensationspunkts unbemerkt bleiben mußte.

Um die Lichtsättigungskurven weiter zu charakterisieren, verlängerten wir ihren geradlinigen zweiten Teil bis zum Schnitt mit der Ordinate und verglichen das Stück zwischen Schnittpunkt und Ursprung mit der Größe der Dunkelatmung.

Vier Lichtsättigungskurven für die Wellenlängen 527, 589 und 658 nm enthielten auf dem geraden Teil genügend Meßpunkte, so daß zu einem Schnittpunkt mit der Ordinate extrapoliert werden konnte. Das auf der Ordinate abgeschnittene Stück entsprach im Mittel 47% der Dunkelatmung. Aus 12 Versuchen bei 712 nm hingegen wurde es nur zu 24% der Dunkelatmung bestimmt. Auf die Bedeutung dieser Werte wird in der Diskussion eingegangen.

Der Beginn der Lichtsättigung wurde nur in wenigen Fällen erreicht. Bei nicht völlig absorbierenden Suspensionen ( $\alpha$  zwischen 0,5 und 0,94) begann bei den Wellenlängen 527, 589 und 622 nm das Abflachen der Kurven bei etwa 8 bis 10-facher Kompensation. Da nur etwa 60% der Vorderfläche der Algensuspension beleuchtet waren, dürften bei völliger Ausleuchtung die Lichtsättigungskurven bei einem noch höheren Kompensationsgrad abbiegen.

## Diskussion

Charakteristisch für die erhaltenen Lichtsättigungskurven ist ihre Nichtlinearität bei schwachen Lichtintensitäten. Ein ähnliches Verhalten fand auch Hommersand (1963) für die Assimilation von  $^{14}\text{CO}_2$  in dunkelrotem Licht. Seine Lichtsättigungskurven sind von einem Schwellenwert der Lichtintensität an Gerade. Von den bei verschiedenen Lichtintensitäten gemessenen Werten der  $\text{CO}_2$ -Fixierung zog er jeweils den Betrag der Dunkel- $\text{CO}_2$ -Fixierung ab. Leider geht aus den Angaben Hommersands nicht hervor, inwieweit es dadurch bedingt war, daß seine Lichtsättigungskurven nicht vom Ursprung an Gerade waren.

Betrachtet man die Lichtsättigungskurven, die nicht mit Hilfe von Isotopen, sondern durch Gaswechselfmessungen erhalten wurden, so findet man einen ähnlichen Knick wie in unser



Lichtsättigungskurven nur einmal von McLeod und French (1960) erwähnt. Im übrigen wurde vielfach zwischen Lichtintensität und der Geschwindigkeit der  $\text{CO}_2$ -Assimilation bzw.  $\text{O}_2$ -Entwicklung Proportionalität gefunden (z.B. Noddack und Kopp 1940, Emerson und Lewis 1941, Emerson u. Chalmers 1957, Gabrielsen und Vejlby 1959). Es wurden jedoch auch Abweichungen der Art beobachtet, daß die Lichtsättigungskurven unterhalb des Kompensationspunkts eine größere Steigung aufwiesen als darüber (Kok-Effekt) (Kok 1948, 1949, 1951, Van der Veen 1949). Besonders ausgeprägt zeigt sich diese Erscheinung in dunkelrotem Licht bei *Anacystis* (Myers 1963, Govindjee 1963). Zur Erklärung dieses bei Gaswechselfmessungen gefundenen Effekts nimmt man eine Verminderung der Atmung im Licht an (Kok 1948, Hoch et al. 1963).

Es fragt sich nun, wie sich die Atmung bzw. Änderungen der Atmung im Licht bei unserer Meßmethode der  $\text{CO}_2$ -Assimilation auf die Lichtsättigungskurven auswirken können. Man muß wohl damit rechnen, daß aus der Atmung stammendes  $^{12}\text{CO}_2$  in Konkurrenz zu dem von außen gebotenen  $^{14}\text{CO}_2$  tritt und teilweise photosynthetisch reassimiliert wird. Der  $^{14}\text{C}$ -Einbau spiegelt dann nicht mehr die reelle Assimilationsleistung wider.

In unserer Versuchsanordnung könnte das Atmungs- $\text{CO}_2$  praktisch nur innerhalb der Zelle reassimiliert werden, in der es auch entsteht. Ist es einmal aus der Zelle ausgetreten, so wird es durch das  $^{14}\text{CO}_2$  des Gasstroms so stark verdünnt, daß es nur mehr einen unbedeutenden Fehler verursachen kann, wie folgende Überschlagsrechnung zeigt: Von einer verhältnismäßig dichten Suspension der Dichte  $D = 4$  werden durch die Dunkelatmung ca.  $0,04 \mu\text{M } ^{12}\text{CO}_2$  pro Minute produziert. Der durch die Suspension geleitete Gasstrom von  $3,5 \text{ l/h}$  und  $0,8\% \text{ CO}_2$ -Gehalt bringt etwa  $20 \mu\text{M } ^{14}\text{CO}_2$  pro Minute; falls also die gesamte der Größe der Dunkelatmung entsprechende  $\text{CO}_2$ -Menge ins Außenmedium abgegeben wird, wird sie hier im Verhältnis  $1:500$  verdünnt.

Man hat also mit der Reassimilation von Atmungs- $\text{CO}_2$  zu rechnen, das gar nicht erst aus der Zelle austritt.

Die Reassimilation bietet eine plausible Erklärung für das Abweichen unserer Lichtsättigungskurven von der Linearität. Es ist anzunehmen, daß die verhältnismäßig geringen  $^{14}\text{CO}_2$ -Fixierungsraten bei schwachen Lichtintensitäten durch die Beteiligung des Atmungs- $\text{CO}_2$  an der Gesamtfixierung zustandekommen. Bis zu der Intensität hin, von der an die Lichtsättigungskurven geradlinig werden, sollte der reassimilierte Betrag zunehmen. Bei allen höheren Intensitäten bleibt er dann vermutlich konstant, so daß ein bestimmtes

Lichtinkrement, das in diesem Intensitätsbereich gegeben wird, einen stets gleichbleibenden Zuwachs der  $^{14}\text{CO}_2$ -Fixierung bewirkt. Der maximal reassimilierte Betrag von Atmungs- $\text{CO}_2$  entspricht dem Stück, das die Verlängerung des geraden Teils der Lichtsättigungskurven auf der Ordinate abschneidet.

Man sollte erwarten, daß dieses Stück bei hoher Atmung größer ist als bei niedriger. Da es bei den Lichtsättigungskurven für 712 nm kleiner war als bei denen für die übrigen Wellenlängen, ist anzunehmen, daß die Atmung im Dunkelroten geringer ist als bei anderen Lichtqualitäten. Damit stehen auch die Ergebnisse von Hoch et al. (1963) in Einklang, aus denen eine stärkere Hemmung der Atmung durch Dunkelrot als durch Hellrot hervorgeht.

Eine künstlich erhöhte Atmung sollte die Reassimilation vergrößern und damit den Beginn des geraden Teils der Lichtsättigungskurve zu höheren Intensitäten verschieben. Es wurden nun bei 589 nm Lichtsättigungskurven für Algen erstellt, deren Atmung durch Glucosezugabe auf ein Mehrfaches gesteigert worden war. In Abb. 10 ist das Resultat eines solchen Versuches dargestellt: Der Knick liegt jedenfalls bei einer höheren Intensität als im Kontrollversuch, der zu wenig Punkte aufweist, um die Lage des Knicks ganz genau zu lokalisieren. Auch der Abschnitt auf der Ordinate ist erheblich größer als bei allen vergleichbaren Lichtsättigungskurven ohne Glucose.

Eine ähnliche Beeinflussung durch Glukosezugabe erhielt Gingras (1966 a) für Lichtsättigungskurven der Photoreduktion (=  $\text{CO}_2$ -Assimilation unter  $\text{H}_2$ -Atmosphäre) bei *Scenedesmus*. Seine Lichtsättigungskurven wiesen bei schwachen Intensitäten ebenso wie unsere einen kleinen Knick auf, der in Anwesenheit von Glukose zu höheren Intensitäten verschoben war. Da die Photoreduktion nur unter anaeroben Bedingungen verläuft, ist hier der Einfluß einer erhöhten Atmung ausgeschlossen. Gingras vermutet daher, daß durch Lichtphosphorylierung gebildetes ATP, das zur  $\text{CO}_2$ -Assimilation benötigt wird, vorzugsweise zur Glukoseassimilation verwendet wird; erst wenn die Lichtintensität so weit erhöht wird, daß die Glukoseaufnahme nicht mehr ATP-limitiert ist, beginnt die  $\text{CO}_2$ -Assimilation wieder mit voller Geschwindigkeit. Es ist nicht auszuschließen, daß diese Erklärung für den Einfluß von Glukose auch auf unsere Lichtsättigungskurven der aeroben  $\text{CO}_2$ -Assimilation wenigstens teilweise zutrifft.

Im folgenden Abschnitt wird versucht, den Betrag der Refixierung, den wir bisher nur aus den Lichtsättigungskurven ableiteten, auf eine andere Weise zu bestimmen.

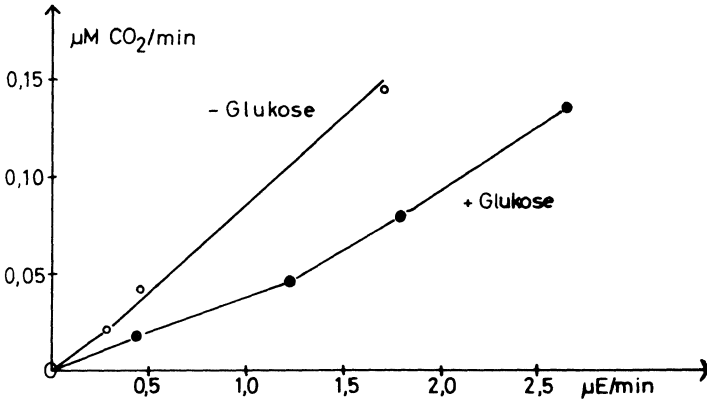


Abb. 10: Abhängigkeit der  $\text{CO}_2$ -Assimilation von der pro Minute absorbierten Lichtmenge mit und ohne Glukose.  $\lambda = 589 \text{ nm}$ ,  $D = 3$ . Die Messungen für die Kurve mit Glukose wurden 80 min nach Zugabe der Glukose begonnen.

#### 8. Untersuchungen zum Ausmaß der Reassimilation von Atmungs- $\text{CO}_2$

Falls im Licht eine Reassimilation von Atmungs- $\text{CO}_2$  stattfindet, sollte im Licht aus der Zelle weniger  $\text{CO}_2$  ausgeschieden werden als im Dunkeln (von einer Veränderung der Atmung durch Licht ist dabei abgesehen). Aufgrund dieses Gedankens versuchten wir, die Größe der Reassimilation durch Messungen der  $\text{CO}_2$ -Ausscheidung im Licht und im Dunkeln zu bestimmen. Um das Atmungs- $\text{CO}_2$  erfassen zu können, wurden die Algen und damit auch das veratembare Material mit  $^{14}\text{C}$  markiert. Bringt man die so vorbereiteten Algen in ein Medium ohne  $^{14}\text{C}$ , so kann man anhand der im Außenmedium erscheinenden Radioaktivität die  $\text{CO}_2$ -Abgabe der Algen verfolgen.

Im einzelnen wurde folgendermaßen verfahren: Algen, die einen Tag lang in einem  $^{14}\text{CO}_2$ -Luftgemisch gewachsen waren (Vermehrung auf etwa das Dreifache) und dadurch ziemlich gleichmäßig markiert worden waren, wurden zur Entfernung des  $^{14}\text{CO}_2$  aus dem Außenmedium zweimal mit frischem Nähmedium gewaschen und auf die Dichte  $D = 4$  eingestellt. 10 ml der Suspension wurden dann in die Versuchsküvette gefüllt und mit einem 0,8%- $\text{CO}_2$ -Luftgemisch durchperlt. Erst 15 min nach dem Einbringen in die Versuchsküvette wurde mit der Messung der  $\text{CO}_2$ -Ausscheidung der Algen begonnen. (= Ver-

suchsbeginn). Dazu wurde der die Algen verlassende Gasstrom durch eine Waschflasche mit NaOH geleitet und darin das ausgeschiedene  $^{14}\text{CO}_2$  absorbiert. Nach der gewünschten Zeit wurden von der Natronlauge aliquote Teile zur Radioaktivitätsbestimmung auf Plättchen ausgeschmiedt.

#### Kinetik der $^{14}\text{CO}_2$ -Produktion im Dunkeln

In die Versuchszeit wurden "Absorptionsperioden" von je 20 min Dauer eingelegt, während derer das  $^{14}\text{CO}_2$  aufgefangen wurde. Die Waschflasche war dabei jeweils mit neuer NaOH beschickt. In Abb. 11 ist das Ergebnis dargestellt; die Absorptionszeiten sind auf der Abszisse durch Balken kenntlich gemacht. Wie man sieht, sinkt die  $\text{CO}_2$ -Abgabe innerhalb von 2 bis 3 Stunden auf etwa die Hälfte. Ein zweiter Versuch ergab ein ähnliches Resultat. Auch bei den manometrischen Messungen der Atmung, die einen recht unterschiedlichen zeitlichen Verlauf derselben ergaben (vgl. S. 15), wurde in mehreren Fällen ein Absinken der Atmungsgeschwindigkeit auf die Hälfte beobachtet.

#### Messung der $^{14}\text{CO}_2$ -Produktion im Licht

Die Algen wurden in Intervallen von 23 oder 28 min Dauer belichtet; die beleuchtete Fläche war ca.  $6\text{ cm}^2$  groß. Es wurden vier verschiedene Lichtintensitäten benutzt, derer Reihenfolge in jedem Versuch anders war. Manchmal wurde auch dieselbe Intensität im gleichen Versuch wiederholt. Die Wellenlänge des Lichts betrug 658 nm. Neben den Lichtzeiten wurden in jedem Versuch auch zwei oder drei Dunkelzeiten gegeben.

Um eventuell auftretende Induktionsphänomene zu vermeiden, wurde nach jedem Wechsel der Beleuchtungsbedingungen acht Minuten gewartet und erst während der letzten 15 oder 20 Minuten einer Licht- bzw. Dunkelperiode die  $^{14}\text{CO}_2$ -Ausscheidung der Algen gemessen. Aus den Meßergebnissen der Dunkelzeiten wurden für die Abschnitte, in denen belichtet wurde, "Dunkel"-Werte interpoliert, auf die die im Licht gemessene  $\text{CO}_2$ -Produktion bezogen wurde. Auch mit den zwischengeschalteten Lichtperioden war die  $^{14}\text{CO}_2$ -Abgabe ebenso wie im Dauerdunkel nach 2 1/2 bis 3 Stunden auf die Hälfte des Ausgangswerts gesunken.

Das Ergebnis aus fünf Versuchen zeigt Abb. 12: Mit steigender Lichtintensität sinkt die Geschwindigkeit der  $^{14}\text{CO}_2$ -Abgabe und erreicht ab  $\sim 2\text{ }\mu\text{E/min}$  einen konstanten Wert, der  $\sim 40\%$  der Dunkelkontrolle ausmacht.

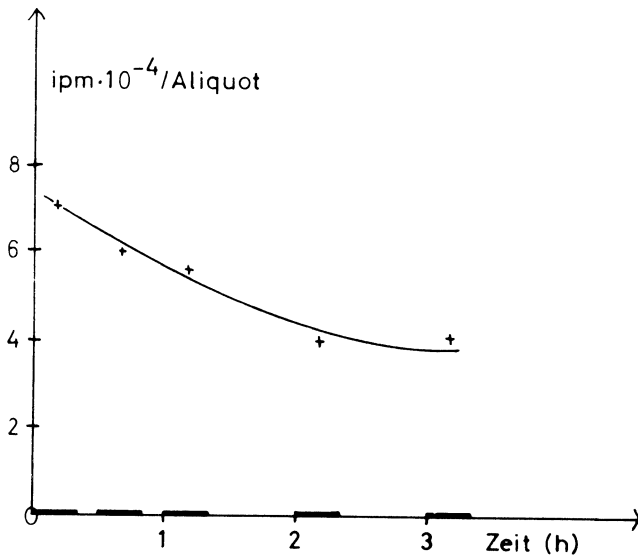


Abb. 11: Kinetik der  $^{14}\text{CO}_2$ -Abgabe markierter Algen im Dunkeln.

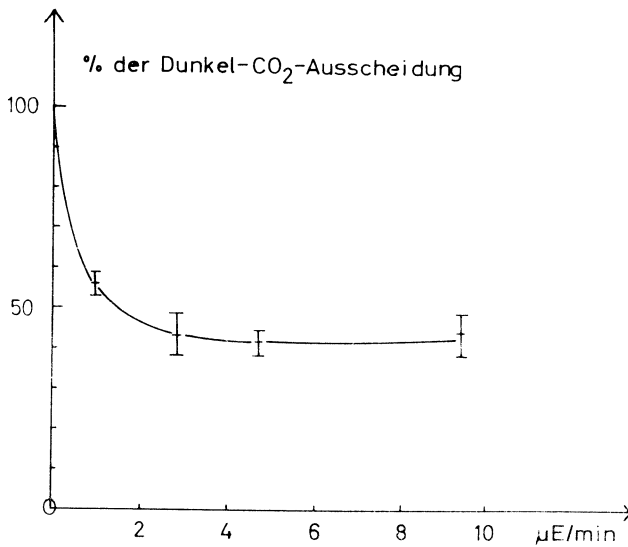


Abb. 12:  $^{14}\text{CO}_2$ -Ausscheidung markierter Algen in Abhängigkeit von der pro Minute absorbierten Lichtmenge bei 658 nm.  $D = 4$ ,  $\alpha \approx 1$ .

## Diskussion und Ergebnisse anderer Autoren

Die Intensitätsabhängigkeit der  $\text{CO}_2$ -Ausscheidung scheint gut durch eine Reassimilation erklärbar zu sein, die zunächst mit wachsender Lichtintensität zunimmt, von einer bestimmten Intensität an jedoch einen konstanten Wert annimmt. Eine solche Intensitätsabhängigkeit der Reassimilation hatten wir im vorigen Kapitel angenommen.

Nach Abb. 12 erhält man im Licht maximal eine Minderung der Dunkel- $\text{CO}_2$ -Abgabe um 50 bis 60%, d.h. falls die reelle  $\text{CO}_2$ -Produktion der Zelle (= refixiertes  $\text{CO}_2$  + ins Außenmedium ausgeschiedenes  $\text{CO}_2$ ) im Licht gegenüber dem Dunkeln unverändert ist, könnten höchstens 50 bis 60% des Atmungs- $\text{CO}_2$  reassimiliert werden. In ungefährer Übereinstimmung damit steht der größtmögliche Refixierungswert, den wir aus den Lichtsättigungskurven der  $\text{CO}_2$ -Assimilation im Durchschnitt zu 47% der Dunkelatmung erhalten hatten.

Eine gewisse Diskrepanz stellt sich jedoch heraus, wenn man die Abhängigkeit der  $^{14}\text{CO}_2$ -Ausscheidung und der Reassimilation von den absoluten Werten der Lichtintensität betrachtet. Die Reassimilation sollte ihren maximalen Wert von rund 50% der Dunkelatmung erreicht haben, sobald die Intensitätskurven der  $\text{CO}_2$ -Assimilation ihre größte Steigung annehmen und linear werden; das war bei unseren Lichtsättigungskurven bereits bei Lichtintensitäten  $> 0,2 \mu\text{E}/\text{min} \cdot 6\text{cm}^2$  der Fall. Die  $^{14}\text{CO}_2$ -Ausscheidung ist jedoch erst von Lichtintensitäten  $> 2 \mu\text{E}/\text{min} \cdot 6\text{cm}^2$  an um einen Betrag von 50% des Dunkelwertes vermindert, bei schwächeren Intensitäten aber noch nicht auf diesen Wert abgesunken. Um auch in dem Intensitätsbereich zwischen  $0,2$  und  $2 \mu\text{E}/\text{min} \cdot 6\text{cm}^2$  einen konstanten Refixierungsbetrag von  $\sim 50\%$  der Dunkel- $\text{CO}_2$ -Ausscheidung zu erhalten, müßte in diesem Intensitätsbereich die reelle  $\text{CO}_2$ -Produktion und damit die Atmung gegenüber dem Dunkelwert erhöht sein.

Wir halten eine bessere experimentelle Sicherung dieser Folgerung für notwendig. Die Lichtsättigungskurven der  $\text{CO}_2$ -Assimilation und der  $\text{CO}_2$ -Ausscheidung sollten an möglichst gleichartig gezüchtetem Algenmaterial gemacht werden. (Die Algen für unsere Versuche zur  $^{14}\text{CO}_2$ -Ausscheidung waren in Schüttelkultur gewachsen, die Algen, die für die Erstellung der Lichtsättigungskurven der  $\text{CO}_2$ -Assimilation genommen wurden, stammten aber aus der normalen Anzucht). Bei der Messung der  $^{14}\text{CO}_2$ -Produktion wäre außerdem der Intensitätsbereich zwischen  $0$  und  $1 \mu\text{E}/\text{min} \cdot 6\text{cm}^2$  genauer zu prüfen.

Es ist noch zu erwägen, daß die verminderte  $^{14}\text{CO}_2$ -Ausscheidung im Licht auch auf einer Atmungshemmung beruhen könnte. Auf eine Lichthemmung der Atmung schloß bereits Kok (1948, 1949) aus der Gestalt seiner Lichtsättigungskurven. Er fand, daß die Atmung in der Regel am Kompensationspunkt um 50% abgesunken war und bei höheren Lichtintensitäten gleichblieb. Unter unseren Versuchsbedingungen war die  $^{14}\text{CO}_2$ -Ausscheidung erst bei etwa 3-facher Überkompensation der Dunkelatmung auf ihren geringsten Wert gefallen; insofern ist also unter Resultat nicht dem Koks gleichzusetzen, obwohl der Grad der Atmungshemmung übereinstimmen würde. Falls man die verminderte  $^{14}\text{CO}_2$ -Ausscheidung im Licht als Atmungshemmung betrachtet, ist der Knick in unseren Lichtsättigungskurven nicht mehr durch die Reflexierung zu erklären. Da der Kol-Effekt von anderen Autoren nicht regelmäßig beobachtet wurde, halten wir die im Licht verminderte  $^{14}\text{CO}_2$ -Ausscheidung im wesentlichen doch für eine Reflexierung.

Versuche zur Reflexierung von Atmungs- $\text{CO}_2$  machte bereits Steemann Nielsen (1955 b). Er inkubierte Chlorella zwei Stunden mit  $^{14}\text{CO}_2$  im Licht und untersuchte - nach Übertragen in ein Medium mit  $^{12}\text{CO}_2$  - die Ausscheidung von markiertem Atmungs- $\text{CO}_2$  im Dunkeln und im Licht. Dabei fand er bei 8000 Lux und einer  $\text{CO}_2$ -Konzentration von 0,03% gegenüber dem Dunkelwert nur 40% der Aktivität, was unserem Ergebnis bei höheren Lichtintensitäten entspricht. Bei 4,5%  $\text{CO}_2$  und 500 Lux kam er auf ähnliche Werte. Da bei der schwachen Lichtintensität der  $\text{CO}_2$ -Verbrauch der Zelle niedriger ist und damit auch das Konzentrationsgefälle zwischen dem Entstehungsort des Atmungs- $\text{CO}_2$  und dem Ort der  $\text{CO}_2$ -Assimilation geringer, hätte die Atmungskohlensäure hier eher die Chance haben sollen, aus der Zelle zu entweichen. Im gleichen Sinne sollten die bei den beiden Lichtintensitäten verwandten  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen wirken: Falls durch die höhere  $\text{CO}_2$ -Konzentration das markierte Atmungs- $\text{CO}_2$  in der Zelle stärker verdünnt wird, hätte man nun im Licht einen größeren Prozentsatz der Aktivität finden sollen als bei der niedrigeren  $\text{CO}_2$ -Konzentration.

Steemann Nielsen folgert daraus, daß freies Atmungs- $\text{CO}_2$  nicht reflexiert wird. Er hält jedoch die bevorzugte Assimilation des  $\text{HCO}_3^-$ -Ions, das bei der Atmung entstehen könnte, nicht für ausgeschlossen.

Obwohl Steemann Nielsen für die Hemmung der  $\text{CO}_2$ -Ausscheidung im Licht auch andere Gründe für möglich hält, die nichts mit einer Reassimilation zu tun haben, kommt er zu dem Ergebnis, daß "durchschnittlich 60% des Atmungs- $\text{CO}_2$  identisch mit  $\text{CO}_2$  sind, das

an der Photosynthese teilnimmt"; das bedeutet jedoch nichts anderes als eine Reassimilation.

Wir glauben, daß die Versuche von Steemann Nielsen über die  $\text{CO}_2$ -Abgabe im Licht bei verschiedenen  $\text{CO}_2$ -Konzentrationen im Außenmedium die Reflexierung von Atmungs- $\text{CO}_2$  nicht ausschließen können. Es ist nämlich zu bedenken, daß der  $\text{CO}_2$ -Austausch zwischen Zellinnerem und Außenmedium kein reiner Diffusionsvorgang sein muß, der nur vom Konzentrationsgefälle abhängt, sondern daß das Plasmalemma auch für  $\text{CO}_2$  Permeabilitätsgrenzen bilden könnte.

Im Gegensatz zu den Ergebnissen von Steemann Nielsen und uns stehen die Befunde Rythers (1956). Er züchtete den Flagellaten *Dunaliella* (Volvocales) mehrere Tage und damit über viele Zellgenerationen in Anwesenheit von  $^{14}\text{CO}_2$ . Nach Überführen in ein  $^{12}\text{CO}_2$ -haltiges Medium fand er auf eine 24-stündige Belichtung hin praktisch keinen Radioaktivitätsschwund der Algen, in der Dunkelkontrolle jedoch einen von ca. 20%. Ryther nimmt demzufolge eine vollständige Reassimilation der Atmungskohlensäure an. Eine völlige Reassimilation ist jedoch unwahrscheinlich, da offenbar ein Teil des Atmungs- $\text{CO}_2$  stets aus der Zelle entweichen kann, wie daraus ersichtlich ist, daß am  $\text{CO}_2$ -Kompensationspunkt auch außerhalb der Pflanze stets noch eine gewisse  $\text{CO}_2$ -Konzentration aufrechterhalten wird.

Schließlich ist noch die mit Hilfe der Massenspektrographie durchgeführte Arbeit von Brown und Weiss (1959) an *Ankistrodesmus* zu nennen, aus der eine Hemmung der  $\text{CO}_2$ -Abgabe im Licht auf etwa die Hälfte hervorgeht, einen Wert, der bereits von verhältnismäßig schwachen Lichtintensitäten an erreicht wird. Der  $\text{O}_2$ -Verbrauch hingegen ändert sich nicht (abgesehen von einem Ansteigen, das erst bei ziemlich hohen Intensitäten erfolgt), wie zu erwarten gewesen wäre, wenn analog zur Reassimilation von Atmungs- $\text{CO}_2$  der photosynthetisch entwickelte Sauerstoff bevorzugt von der Atmung verbraucht worden wäre. Aus diesem Befund könnte man noch am ehesten auf eine echte Lichthemmung der  $\text{CO}_2$ -Produktion und eine nur geringfügige Reassimilation schließen. Angesichts der ebenfalls massenspektrographischen Untersuchungen von Hoch et al. (1963) an *Scenedesmus* und *Anacystis*, die zwei sich überlagernde Einflüsse des Lichts auf die  $\text{O}_2$ -Aufnahme ergaben, nämlich eine Hemmung bei schwachen und eine Förderung bei starken Intensitäten, glauben wir jedoch, auch die von Brown und Weiss gefundene Verminderung der  $\text{CO}_2$ -Abgabe im Licht jedenfalls teilweise auf eine Reassimilation zurückführen zu können.



Aus allen aufgeführten Ergebnissen wird deutlich, daß die Beziehungen zwischen Photosynthese, Reassimilation und Atmung noch recht unklar sind und weiterer Untersuchungen bedürfen.

## II. Der Quantenbedarf der Photosynthese

### 1. Bestimmung des Verhältnisses $-\text{CO}_2/\text{O}_2$

Bei der Messung des Quantenbedarfs der Photosynthese sollte man sich nicht darauf beschränken, den Quantenbedarf nur der  $\text{CO}_2$ -Assimilation oder nur der  $\text{O}_2$ -Entwicklung zu bestimmen. Eine alleinige Messung des Quantenbedarfs der  $\text{CO}_2$ -Assimilation sagt z.B. nichts über die Reduktionsstufe des assimilierten  $\text{CO}_2$  aus und damit auch nichts über die Zahl der durch die photochemische Wasserspaltung gebildeten Reduktionsäquivalente. Aus dem Quantenbedarf der  $\text{O}_2$ -Entwicklung erhält man keinen Aufschluß darüber, ob die gebildeten Reduktionsäquivalente auch wirklich zur Photo-"synthese" organischen Materials aus Kohlensäure, Wasser und Mineralsalzen dienen.

Um neben dem für die  $\text{CO}_2$ -Assimilation gemessenen Quantenbedarf auch den der  $\text{O}_2$ -Entwicklung zu erhalten, wurde zunächst das Verhältnis  $-\text{CO}_2/\text{O}_2 (= \gamma)$  in eigenen Versuchen (manometrisch) bestimmt. Man kann dann auch mit dem zwei Lichtreaktionen umfassenden Photosyntheschema vergleichen, das einen Mindestquantenbedarf von  $8 \text{ h}\nu/\text{O}_2$  voraussagt.

Die Messungen wurden im Rotlicht (660 nm) und im Blaulicht (430 nm) ausgeführt. Die Algendichte  $D$  war  $\sim 8$ . Mit den Manometerablesungen wurde 10 min nach Hahnschluß begonnen; die Photosynthesegeschwindigkeit blieb von da an für die Dauer des Versuchs konstant. In drei Versuchen wurde  $\gamma$  im Blau- und Rotlicht an ein und derselben Suspension untersucht. In Tab. 3 sind die Ergebnisse aufgeführt.

Tab. 3

B= Blau R= Rot	$\gamma$	Vielfaches der Kompensation d. Dunkelatmg.	Versuchsdauer (min)	Nr. des Versuchs
B	- 0,83	5	90	1
R	- 0,88	7	105	
B	- 0,93	19	30	2
R	- 0,99	15	100	
B	- 0,88	14	60	3
R	- 0,96	12	70	
R	- 0,98	8	105	4
R	- 0,93	11	105	5
R	- 0,97	10	120	6
R	- 0,87	14	45	7

Der Durchschnittswert für  $\gamma$  ist für Rotlicht - 0,95, für Blaulicht - 0,88. Der niedrigere  $\gamma$ -Wert im Blaulicht könnte auf verstärkter Eiweißsynthese gegenüber dem Rotlicht beruhen (Kowallik 1962).

## 2. Der Mindestquantenbedarf der $\text{CO}_2$ -Assimilation und seine Abhängigkeit von der Wellenlänge

Der Quantenbedarf der  $\text{CO}_2$ -Assimilation wurde aus den Meßpunkten der Lichtsättigungskurven für monochromatisches Licht errechnet. Er ist bei einem bestimmten Meßpunkt gleich dem Quotienten  $\mu\text{E absorbiert}/\mu\text{M CO}_2$  assimiliert, oder in den graphischen Darstellungen der Abbildungen 8 und 9 gleich dem reziproken Wert der Steigung einer Geraden, die durch den Meßpunkt und den Ursprung geht. Infolge des Knicks in unseren Lichtsättigungskurven ist der Quantenbedarf bei sehr schwachen Lichtintensitäten hoch, nimmt bei stärkeren ständig ab und steigt erst, wenn man in das Gebiet der Lichtsättigung kommt. Da der Knick bei verhältnismäßig schwachen Intensitäten liegt und der folgende lineare Teil der Kurve sich über einen mehrmals größeren Intensitätsbereich erstreckt, ist der Einfluß des Knicks auf den Quantenbedarf bei höheren Intensitäten nur mehr unbedeutend.

In Tabelle 4, Spalte 4 sind die Werte für  $1/\phi$  angegeben, die weder durch den Knick in den Lichtsättigungskurven noch durch die Lichtsättigung wesentlich erhöht waren. Spalte 5 enthält die  $1/\phi$ -Werte, die aus der Steigung des steilsten Teils der Lichtsättigungskurven berechnet wurden (auf diesem Abschnitt lagen dann mindestens drei Meßpunkte); sie weichen von den Werten der direkten Messungen kaum ab.

Es zeigt sich, daß  $1/\phi$  zwischen 527 und 668 nm ziemlich konstant ist. Der Durchschnitt aus den Werten von Spalte 4 und 5 beträgt  $12,7 \text{ hr} / \text{CO}_2$ . Im Blaulicht liegen die Werte durchwegs höher, maximal etwa  $1 \frac{1}{2}$  mal. Im Dunkelroten (712 nm) ist der Quantenbedarf rund dreimal so hoch wie im grünen, gelben und hellroten Teil des Spektrums.

$\lambda$ (nm)	$\alpha$	D	$\mu\text{E}/\text{min}$ absorbiert	$1/\varphi$	$1/\varphi$ aus d. Steigung d. Lichtkurven
433	0,592	0,22	0,337	14,4	
	0,925	1,05	0,528	18,7	
	"	"	1,44	18,2	
	1	3,9	0,618	15,3	
454	0,9	1,0	0,359	17,4	
	"	"	0,625	16,4	
487	0,962	2,3	0,528	18,7	
	"	"	1,44	18,2	
527	0,683	2,27	0,533	12,5	
	"	"	0,987	12,9	
	"	"	1,535	13,0	
	0,71	2,25			12,4
544	0,718	2,82	0,44	13,9	
	"	"	1,28	12,8	
	"	"	2,22	11,8	
589	0,938	3,5	0,84	11,9	
	"	"	2,22	12,4	
	0,914	3,5			10,6
	0,926	3,5	0,754	12,3	
	"	"	1,64	11,7	
	"	"	2,40	11,8	
	0,957	3,5	0,872	13,7	
			1,72	12,7	
622			1,72	12,4	
	0,52	0,72	0,355	14,6	
	0,665	1,23	0,547	10,8	
658	"	"	1,45	12,7	
	1	4,0	0,86	12,0	
	"	"	1,62	13,8	
	"	"	2,46	12,1	
	0,613	0,36	0,279	13,6	
	"	"	0,70	13,8	
	0,904	1,1			12,1
	0,98	4,0	0,465	12,7	
	"	"	0,680	13,0	

$\lambda$ (nm)	$\alpha$	D	$\mu\text{E}/\text{min}$ absorbiert	$1/\phi$	$1/\phi$ aus d. Steigung d. Lichtkurven
668	1	3,9	0,662	14,4	
	"	"	1,46	11,6	
	"	"	2,72	13,8	
	1	5,8	1,06	13,4	
	"	"	1,56	12,5	
712	0,584	3,6	2,1	41,8	
			3,1	40,5	
	0,580	3,6			39,0
	0,59	3,5			45,3
	0,67	4,0			36,1

Tab. 4: Der Quantenbedarf der  $\text{CO}_2$ -Assimilation bei verschiedenen Wellenlängen, Algendichten und Lichtstärken. Assimilationszeiten zwischen 20 und 45 min.

#### Besprechung der Ergebnisse und Ergebnisse anderer Autoren

##### Mindestquantenbedarf

Dem zwischen 527 und 668 nm gefundenen Mindestquantenbedarf von durchschnittlich  $12,7 \text{ h}\nu/\text{CO}_2$  entsprechen, wenn man mit dem bei 660 nm gemessenen  $\phi$  von  $-0,95$  umrechnet,  $12,1 \text{ h}\nu/\text{O}_2$ . Das steht nicht im Widerspruch zu dem in der Einleitung geschilderten Photosyntheseschema, das zwei Lichtreaktionen umfaßt.

Betrachtet man die Angaben in der Literatur über den Quantenbedarf der  $\text{CO}_2$ -Assimilation, so kann man abgesehen von den Messungen von Warburg und Mitarbeitern eine weitgehende Übereinstimmung mit unseren Ergebnissen feststellen. Manometrische Messungen führten an Chlorella Warburg und Negelein (1923), Kok (1948), Burk et al. (1949), Rieke (1949), Warburg und Burk (1950) sowie Warburg et al. (1966) durch. Hierbei fanden Warburg und Mitarbeiter meist Werte um  $4 \text{ h}\nu/\text{CO}_2$ , in der letzten Arbeit (1966) wurde sogar ein minimaler Wert von  $2,62 \text{ h}\nu/\text{CO}_2$  gefunden. Kok (1948) gibt für die  $\text{O}_2$ -Entwicklung im Mittel einen Mindestbedarf von  $7,5 \text{ h}\nu/\text{O}_2$  an, daneben ein  $\phi$  von durchschnittlich  $-0,92$ , so daß sich  $8,2 \text{ h}\nu/\text{CO}_2$  errechnen. Zwei Bestimmungen von Rieke ergaben Werte von 12,2 und 16,5  $\text{h}\nu/\text{CO}_2$ , für Scenedesmus fand er 13,3 und 12,4  $\text{h}\nu/\text{CO}_2$ .

Die mit anderen Methoden gewonnenen Quantenzahlen liegen durchwegs über  $8 \text{ h}\nu/\text{CO}_2$  und entsprechen damit den Ergebnissen von Kok, Rieke und uns: Manning et al. (1938) bestimmten gasanalytisch den  $\text{CO}_2$ - und  $\text{O}_2$ -Gehalt eines Gasstroms nach Durchleiten durch eine Chlorellasuspension, die entweder verdunkelt oder belichtet wurde.

Die  $1/\phi$ -Werte für die  $\text{CO}_2$ -Assimilation wie auch für die  $\text{O}_2$ -Entwicklung bewegten sich meist zwischen 28 und 13. Gabrielsen (1947) untersuchte ebenfalls gasanalytisch die  $\text{CO}_2$ -Aufnahme an Blättern höherer Pflanzen und erhielt Werte von etwa  $12 \text{ h}\nu/\text{CO}_2$ . Weitere Messungen an Chlorella wurden von Evans (vgl. Daniels 1951) und Yuan et al. (1955) ausgeführt. In einem geschlossenen System wurde der  $\text{CO}_2$ -Gehalt des Gasgemisches laufend mit Hilfe der Infrarotabsorption gemessen, außerdem die Konzentration des Sauerstoffs aufgrund seiner paramagnetischen Eigenschaften. Evans fand einen Quantenbedarf von 9 bis  $10 \text{ h}\nu/\text{CO}_2$ , die letztgenannten Autoren kamen im Mittel auf  $8,9 \text{ h}\nu/\text{CO}_2$  und ein  $\phi$  von 1.

#### Abhängigkeit des Quantenbedarfs von der Wellenlänge

Nach unseren Messungen war der Quantenbedarf im Grünen, Gelben und Roten konstant, im Dunkelroten (712 nm) aber stark erhöht. Einen bedeutenden Anstieg des Quantenbedarfs beim Übergang von Hellrot zu Dunkelrot fanden bereits Emerson und Lewis (1943) bei Chlorella und bei Chroococcus (1942), außerdem Tanada (1951) bei Navicula. Auch durch den Vergleich von Aktions- und Absorptionsspektren wurde darauf geschlossen (Haxo und Blinks 1950).

Bei 712 nm waren in unseren Versuchen ca.  $40 \text{ h}\nu$  zur Assimilation eines Moleküls  $\text{CO}_2$  notwendig, also etwa dreimal mehr als bei den optimal wirksamen Wellenlängen. Nach den Messungen von Emerson und Lewis (1943) war der Quantenbedarf bei derselben Wellenlänge gegenüber dem Mindestquantenbedarf ( $11 \text{ h}\nu/\text{O}_2$ ) etwa auf das 2,3-fache erhöht ( $25 \text{ h}\nu/\text{O}_2$ ). 1957 fanden Emerson et al. jedoch bereits bei 700 nm einen Quantenbedarf von über  $100 \text{ h}\nu/\text{O}_2$ , während der Mindestquantenbedarf den durchaus üblichen Wert von  $9,5 \text{ h}\nu/\text{O}_2$  aufwies. Wie man sieht, sind die Befunde über das Ausmaß des Abfalls der Quantenausbeute im Dunkelroten bei Chlorella recht unterschiedlich.

Die Ergebnisse, die an Vertretern anderer Algenstämme gewonnen wurden, sind quantitativ schlecht vergleichbar, da in diesen Algen der Beginn des Abfalls der Quantenausbeute

bei etwas kürzeren Wellenlängen einsetzt, als bei Grünalgen (Haxo und Blinks 1950, vgl. Yocum u. Blinks 1954, Brody u. Emerson 1959).

Es sei noch bemerkt, daß bei einem Vergleich der Wellenlängenabhängigkeit der Quantenausbeute die aus Messungen der  $\text{CO}_2$ -Assimilation erhaltenen Ergebnisse nicht unbedingt mit den bei der Messung der  $\text{O}_2$ -Entwicklung erhaltenen übereinstimmen müssen; von Kok und Hoch (1961) wurde z.B. bei *Anacystis* im Dunkelrot ein größeres Verhältnis  $-\text{CO}_2/\text{O}_2$  gefunden, als im Hellrot.

Zwischen 527 und 668 nm fanden wir eine ziemlich konstante Quantenausbeute. Im blauen Spektralbereich war sie jedoch deutlich erniedrigt. Das stimmt mit den Befunden von Warburg und Negelein (1923) überein, die im Blauen (436 nm) eine Verschlechterung der Quantenausbeute gegenüber anderen Lichtqualitäten (546, 578 und 660 nm) beobachteten. Zu dem gleichen Ergebnis kamen Emerson und Lewis (1943).

Die Verschlechterung der Quantenausbeute im Blauen kann man auf die Anwesenheit der Karotinoide zurückführen. Emerson und Lewis (1943) stellten nämlich fest, daß beim Absorptionsmaximum der Karotinoide auch die stärkste Depression der Quantenausbeute zu finden war. Das bestätigte die bereits von Warburg und Negelein (1923) gemachte Annahme, daß die schlechtere Quantenausbeute im Blauen durch eine geringere photochemische Aktivität der gelben Pigmente bedingt ist. Beim Vergleich der Erniedrigung der Quantenausbeute im Blauen mit der Beteiligung der Karotinoide an der Gesamtlichtabsorption kamen Warburg und Negelein und auch Emerson und Lewis zu dem Schluß, daß die Karotinoide doch nicht völlig inaktiv sind und immerhin etwa die Hälfte der Wirksamkeit des Chlorophylls erreichen.

### 3. Der Quantenbedarf der $\text{CO}_2$ -Assimilation im Rotlicht bei Anwesenheit kleiner Mengen Blaulichts

Warburg et al. (1954, 1955) berichteten über eine Erhöhung der Quantenausbeute bei *Chlorella* auf das zwei- und mehrfache durch Zusatz katalytischer Mengen blauen Lichts zum grünen oder roten Meßlicht. Auf diese Weise konnten stets die optimalen Werte von  $\sim 4 \text{ h}\nu/\text{O}_2$  erzielt werden. Das blaue Licht sollte dabei ein Photosynthesefement aktivieren.

Obwohl der Effekt von verschiedenen Autoren nicht gefunden wurde (vgl. Diskussion),

versuchten wir ihn mit unserer Art der Photosynthesemessung zu reproduzieren.

Nach Warburg ist bei Abwesenheit von Blau der absolute Betrag von  $\rho < 1$ , mit Blau  $> 1$ . Eine Änderung des Quantenbedarfs der  $O_2$ -Entwicklung durch Blau sollte sich demnach noch drastischer bei dem der  $CO_2$ -Assimilation auswirken und deshalb mit unserer Methode gut auffindbar sein.

Zum besseren Vergleich mit den folgenden Ergebnissen seien kurz die Versuchsbedingungen angegeben, unter denen Warburg und Mitarbeiter die Blaulichtwirkung fanden.

Sie benutzten die Zweigefäßmethode zur Photosynthesemessung. Die von den Algen absorbierte Blaulichtmenge betrug 1,7 bis 20% des absorbierten roten oder grünen Meßlichts. Das Blaulicht allein dürfte je nach seiner Intensität die Atmung etwa 0,15 bis einmal kompensiert haben. Meßlicht und Blaulicht zusammen kompensierten die Atmung bis zu 12-fach, in einem Falle sogar 26-fach.

Nach dem Einschalten des Blaulichts wurde seine Wirkung nach einigen Minuten bisweilen jedoch erst nach über einer Stunde sichtbar. Bei zu lange dauernder Bestrahlung mit Blaulicht nahm seine Wirkung oft wieder ab.

In unseren Versuchen wurden sehr dünne Algensuspensionen benützt, um die Zellen möglichst gleichmäßig mit Blaulicht zu beleuchten und dadurch allen die Bildung des von Warburg u. Mitarb. geforderten Photosyntheseferments zu ermöglichen. Als Meßlicht diente Rot (660 und 622 nm); das Blaulicht hatte eine Wellenlänge von 454 nm, die im Maximum des von Warburg et al. (1955) angegebenen Wirkungsspektrums für das katalytische Blaulicht liegt. Die von den Algen absorbierte Blaulichtmenge ( $\mu E/min$ ) betrug 9 bis 50% des absorbierten Meßlichts. Die Dunkelatmung wäre durch das Blaulicht allein ein- bis zweifach kompensiert worden; mit dem Meßlicht zusammen war sie 8 bis 24 mal kompensiert.

Im ersten Versuch wurde zuerst 10 Minuten Blaulicht allein gegeben, dann 45 bis 55 Minuten lang Blau und Rot zusammen.  $1/\rho$  wurde für Rot und Blau allein jeweils an besonderen Proben gemessen.

Für den Fall der gemischten Beleuchtung wurde aus der absorbierten Blaulichtmenge ( $\mu E$ ) und dem  $1/\rho$ -Wert, der an der besonderen Probe mit Blau allein erhalten worden war, die  $CO_2$ -Menge ( $\mu M$ ) errechnet, die durch das Blaulicht fixiert worden war (unter der Annahme, daß sich  $1/\rho$  für Blau bei Anwesenheit von Rotlicht nicht ändert). Aus der



Differenz zwischen Gesamt-CO<sub>2</sub>-Fixierung und der berechneten CO<sub>2</sub>-Fixierung von Blau allein ergibt sich der Betrag des vom Rotlicht (bei gleichzeitiger Anwesenheit von Blaulicht) assimilierten CO<sub>2</sub>. Die Division der absorbierten Rotlichtmenge (μE) durch diesen Betrag (μM) ergibt den Quantenbedarf für das Meßlicht in Anwesenheit von Blaulicht.

#### Daten des ersten Versuchs:

Allgemeine Versuchsbedingungen wie für die Lichtsättigungskurven in monochromatischem Licht (S. 26 ).

Algen: Einen Tag alt, auf D = 0,25 verdünnt.  $\lambda$  : 660 und 454 nm

$\alpha_{660\text{ nm}}$  anfangs 0,54, am Ende des Versuchs 0,58.  $\alpha_{454\text{ nm}}$  entsprechend 0,67 bzs. 0,72.

Belichtungs- zeit (min)	Absorbiertes Licht (μE/min)		Vielfaches d. Kompen- sation	CO <sub>2</sub> -Fixierung (μM/min)		1/φ 660 nm
	454 nm	660 nm		Gesamt	f. 660 nm	
10	0,068					
45	0,068	0,502	22	0,0378	0,0343	14,6
10	0,0695					
55	0,0695	0,146	8,3	0,0141	0,0105	13,9
10	0,071					
45	0,071	0,353	17,4	0,0296	0,0260	13,6
45		0,360	16,4	0,0279		12,9
60	0,0735		2,2	0,0038		

Im zweiten Versuch wurden die Algen im Kulturthermostaten zusätzlich zur normalen Beleuchtung drei Stunden mit Blaulicht (durch Farbglass BG 12 von Schott) von 270 μW/cm<sup>2</sup> vorbelichtet, die Dunkelatmung der Algen in der Anzuchtflasche dürfte dadurch schätzungsweise 0,5 bis 1-mal kompensiert worden sein. Während der Belichtungszeit mit Blau und Rot zusammen wurden zu zwei verschiedenen Zeiten Proben entnommen.

### Daten des zweiten Versuchs:

Algen: einen Tag alt, auf  $D = 0,21$  verdünnt.  $\lambda$  : 622 und 454 nm

$\alpha_{622 \text{ nm}}$  anfangs 0,35, am Ende des Versuchs 0,39.  $\alpha_{454 \text{ nm}}$  anfangs 0,65.

Zur Berechnung der  $\text{CO}_2$ -Fixierung durch Blau wurde  $1/\phi_{454} = 19,5$  angenommen.

Belich- tungszeit (min)	Absorbiertes Licht ( $\mu\text{E}/\text{min}$ )		Vielfaches d. Kompen- sation	CO <sub>2</sub> -Fixierung ( $\mu\text{M}/\text{min}$ )		$1/\phi_{622 \text{ nm}}$
	454	622 nm		Gesamt	f. 622 nm	
30	0,0555	0,261	13	0,0224	0,0195	13,4
30	"	"		0,0212	0,0183	14,3
40	0,0555	0,161	8,5	0,0146	0,0118	13,7
30	"	"		0,0138	0,0110	14,6
30	0,0555	0,600	24	0,0400	0,0371	16,2
55	"	"		0,0318	0,0290	20,7
73		0,600	22	0,0382		16,1

Aus keinem der beiden Versuche ist eine besondere Wirkung des Blaulichts ersichtlich; im zweiten Versuch ist lediglich eine gewisse Abnahme der Geschwindigkeit der  $\text{CO}_2$ -Fixierung mit der Zeit zu bemerken. Da es sich jedoch um einen Einzelversuch handelt, messen wir diesem Befund keine größere Bedeutung bei.

### Diskussion und Ergebnisse anderer Autoren

Wir konnten den Einfluß des Blaulichts auf den Quantenbedarf der  $\text{CO}_2$ -Assimilation nicht bestätigen, obwohl wir die Beleuchtungsverhältnisse für die Algen etwa so wählten, wie sie in den Versuchen von Warburg und Mitarbeitern herrschten. Auch andere Autoren fanden keine besondere Wirkung des Blaulichts auf den Quantenbedarf der Photosynthese.

1949 machten Moore und Duggar an Chlorella Bestimmungen des Quantenbedarfs im Blauen (436 nm), Roten (650 nm) und Grünen (546 nm). Der Quantenbedarf für die  $\text{O}_2$ -Entwicklung (polarographisch gemessen) blieb auch bei einer Kombination der verschiedenen Lichtfarben gleich ( $10 \text{ h}\nu/\text{O}_2$ ). Bei drei Versuchen betrug die Menge des

absorbierten Blaulichts 71, 135 und 133% der Menge des absorbierten Rotlichts und kompensierte die Dunkelatmung etwa ein- bis 2,5-fach. Die Belichtungszeit betrug 20 min. Die Beleuchtungsbedingungen für den Effekt wären also gegeben gewesen; sein Ausbleiben wäre nur durch eine gegenüber der Belichtungsdauer sehr lange Induktionszeit erklärlich.

Bassham et al. (1955) konnten ebenfalls keinen Einfluß des Blaulichts auf die Quantenausbeute finden. Die photosynthetische  $O_2$ -Entwicklung wurde in ihren Versuchen aufgrund der paramagnetischen Eigenschaften des  $O_2$  gemessen. Die Energie des einfallenden Blaulichts (von einer Cadmiumlampe) wurde zwischen 3 und 10% der des einfallenden Rotlichts (630 nm) variiert. Die Dunkelatmung dürfte durch Rot allein bis zu siebenmal kompensiert worden sein. Über die Belichtungszeiten werden keine Angaben gemacht, so daß der Effekt ebenfalls durch eine lange Induktionszeit hätte unerkannt bleiben können.

Emerson (1958) untersuchte manometrisch den Quantenbedarf bei Kombination von Licht der Wellenlängen 468 und 546 nm. Unter den von Warburg und Mitarbeitern angegebenen Versuchsbedingungen erzielte er keine Steigerung der Quantenausbeute durch zusätzliches Blaulicht; auch das Variieren verschiedener Parameter blieb erfolglos.

Aufgrund dieser und unserer Befunde ist es nach unserer Meinung recht unwahrscheinlich, daß katalytische Mengen Blaulichts einen bedeutenden Einfluß auf den Quantenbedarf der Photosynthese haben. Eine ausführliche Kritik an den Messungen von Warburg und Mitarbeitern ist von Kok (1960) gegeben worden.

### III. Der Emerson Effekt bei der $CO_2$ -Assimilation

#### 1. Allgemeines

Bei der Untersuchung des starken Abfalls der Quantenausbeute der Photosynthese im Dunkelrot entdeckten Emerson et al. (1957), daß die gleichzeitige Belichtung von Chlorella mit Dunkelrot ( $\lambda > 680$  nm) und kürzerwelligem Licht eine größere Photosyntheseleistung ergab, als der Summe der Wirkungen der einzeln eingestrahnten Lichtqualitäten entsprach (Emerson Effekt). Der Effekt wurde mehrfach bestätigt und untersucht (z.B. Blinks 1960, Myers u. French 1960, Duysens u. Ames 1962, Myers u. Graham 1963, Eley u. Myers 1967).

Wir nennen im folgenden die beiden Lichtqualitäten, bei denen der Emerson Effekt zustandekommt, einfach kurzwelliges und langwelliges oder dunkelrotes Licht. Zur Charakterisierung des Emerson Effekts kann man den Mehrbetrag heranziehen, der bei gleichzeitiger Bestrahlung mit lang- und kurzwelligem Licht erzielt wird. Wir bezeichnen ihn mit  $d$ ; er ist durch folgende Beziehung gegeben:

$$d = P_{12} - P_2 - P_1$$

Hierbei ist  $P_1$  die Photosyntheseleistung in langwelligem Licht,  $P_2$  in kurzwelligem und  $P_{12}$  in gleichzeitig gegebenem kurz- und langwelligem Licht.

Da die Quantenausbeute im Dunkelroten gegenüber kürzerwelligem Licht erheblich schlechter ist, ist es vielfach üblich, den Mehrbetrag  $d$  auf eine Verbesserung der Quantenausbeute des dunkelroten Lichts zurückzuführen. Als Maß für diese Verbesserung gibt man das "Enhancement"  $E$  an:

$$E = (P_{12} - P_2) / P_1$$

Inwieweit es berechtigt ist, eine Verbesserung der Quantenausbeute nur des dunkelroten Lichts anzunehmen, bleibe vorläufig dahingestellt.

Zur Erklärung des Emerson Effekts auf der Basis der Zwei-Lichtreaktionshypothese steht das auf Duysens und Ames (1962) zurückgehende "separate package" Modell zur Diskussion, sowie das "spill over" Modell, das von Myers und Graham und auch anderen (vgl. Myers 1963) formuliert wurde. In beiden Modellen ordnet man den Lichtreaktionen I und II die Pigmentsysteme I und II zu.

Das "separate package" Modell besagt, daß sich das absorbierte Licht auf die beiden Lichtreaktionen in einem festen Verhältnis verteilt, das durch die Absorptionseigenschaften der beiden Pigmentsysteme gegeben ist. Dabei sollen vom kurzwelligen Licht über 50% in Pigmentsystem II absorbiert werden, vom langwelligen Licht soll jedoch in Pigmentsystem I der Hauptteil absorbiert werden. Für die vorwiegende Absorption des dunkelroten Lichts in Pigmentsystem I spricht die gegenüber kurzwelligem Licht bessere Quantenausbeute im Dunkelroten bei Reaktionen, die nur von Lichtreaktion I getrieben werden (Hoch und Martin 1963, Sauer und Biggins 1965, Schwartz 1967)

Da nach dem Zwei-Lichtreaktions-Schema die beiden Lichtreaktionen stöchiometrisch im Verhältnis 1:1 ablaufen sollen, werden bei Bestrahlung mit kurzwelligem Licht die Quanten

die im Pigmentsystem II über die Zahl derer im Pigmentsystem I hinaus absorbiert werden, für die Photosynthese verloren gehen. In langwelligem Licht hingegen wird im Pigmentsystem I ein Teil der Quanten ungenutzt bleiben. Der Emerson-Effekt kommt nun dadurch zustande, daß bei gleichzeitiger Gabe der beiden Lichtqualitäten die "überschüssigen" Quanten in dem einen Pigmentsystem (wenigstens teilweise) mit denen im anderen zusammenwirken und damit die Gesamtphotosyntheseleistung  $P_{12}$  gegenüber der Summe von  $P_1 + P_2$  um den Mehrbetrag  $d$  erhöhen.

Nach dem "spill over" Modell soll eine Energieübertragung von Pigmentsystem II auf Pigmentsystem I in dem Maße stattfinden, daß im kurzwelligem Licht (das ja größtenteils in Pigmentsystem II absorbiert wird) beide Lichtreaktionen gleich stark angeregt werden. Eine Energieübertragung von Pigmentsystem I auf Pigmentsystem II soll hingegen nicht möglich sein. Deshalb wird das in überwiegenderem Maße von Pigmentsystem I absorbierte langwellige Licht nicht optimal genutzt. Bei gleichzeitiger Belichtung mit kurz- und langwelligem Licht kommen nun die Quanten des dunkelroten Lichts, die in Pigmentsystem I im "Überschuß" vorhanden sind, dadurch zur Wirkung, daß vom kurzwelligen Licht ein größerer Anteil im Pigmentsystem II verbleibt und nicht auf Pigmentsystem I übertragen werden muß.

Es ist noch zu bemerken, daß die Energieübertragung von Pigmentsystem II auf Pigmentsystem I nicht immer zu 100% möglich ist. Man findet nämlich bei einigen Reaktionen, die nur von Pigmentsystem I sensibilisiert werden, im kurzwelligen Licht gegenüber Dunkelrot einen Abfall der Quantenausbeute bis auf ca. 50%; das bedeutet, falls man eine praktisch 100%-ige Verwendung des dunkelroten Lichts für Lichtreaktion I annimmt, daß ca. 50% des kurzwelligen Lichts nicht auf Pigmentsystem I übertragen werden können. Beispiele für solche Reaktionen sind die TPN-Reduktion durch das Ascorbat-Dichlorophenolindophenol-Donorsystem in Anwesenheit von DCMU (= 3 (3,4-Dichlorophenyl)-1,1-Dimethylhamstoff) (Hoch und Martin 1963, Schwartz 1967) und die anaerobe Glukose-assimilation (Klob 1967). Wie Gingras (1966 a, b) jedoch zeigte, erreicht bei der Photo-reduktion, die ebenfalls nur mittels der Lichtreaktion I ablaufen soll, das kurzwellige Licht 85 - 100% der Wirksamkeit des dunkelroten. In diesem Fall wäre also die Energieübertragung von Pigmentsystem II auf Pigmentsystem I (fast) vollständig.

Betrachten wir noch, zunächst am "separate package" Modell, wie  $E$ ,  $d$  und  $\phi$  von Änderungen des Verhältnisses der Lichtintensitäten bzw. Photosyntheseleistung bei kurz- und

langwelligem Licht abhängen.

Hält man eine bestimmte kurzwellige Beleuchtung und damit  $P_2$  fest und gibt wachsende Intensitäten Dunkelrot hinzu, so wird bei genügend kleinen Dunkelrotintensitäten der Überschuß an kurzwelligem Licht in Pigmentsystem II größer sein als der des dunkelroten Lichts in Pigmentsystem I. Wir nennen das den Fall der "überwiegenden kurzwelligen Beleuchtung". Es kommen dann alle Quanten des dunkelroten Lichts optimal zur Wirkung.  $E$  (das ja angibt, wieviel mal die Quantenausbeute des dunkelroten Lichts erhöht ist), hat dann immer seinen höchsten Wert und ist konstant;  $d$  hingegen, das durch die Zahl der zusätzlich genutzten Dunkelrotquanten bestimmt wird, ist der Intensität des dunkelroten Lichts bzw. dem Wert von  $P_1$  proportional.

Bei weiterer Erhöhung der Intensität des dunkelroten Lichts wird einmal der Zustand erreicht, daß in beiden Pigmentsystemen gleich viel Quanten absorbiert werden. Wir bezeichnen das als "Gleichgewichtspunkt".  $E$  hat dabei ebenfalls seinen maximalen Wert. Da nur am Gleichgewichtspunkt alle Quanten für die Photosynthese wirksam werden, sollte auch nur hier die Quantenausbeute am größten sein, bei allen anderen Beleuchtungsbedingungen aber niedriger.

Schließlich ist noch der Fall der "überwiegenden Dunkelrotbeleuchtung" zu unterscheiden, der dann eintritt, wenn man das langwellige Licht so weit verstärkt, daß im Pigmentsystem I überzählige Quanten auftreten.  $E$  nimmt dann mit steigender Dunkelrotintensität ab. Alles kurzwellige Licht, das bei kurzwelliger Beleuchtung allein im Überschuß in Pigmentsystem II vorhanden ist, findet nun stets seinen Widerpart im Pigmentsystem I und bestimmt den Betrag von  $d$ . Dieser ist also konstant und von der Intensität des langwelligen Lichts bzw. von  $P_1$  unabhängig. Schematisch sind die Verhältnisse in Abb. 13 A dargestellt.

Beim "spill over" Modell ist der Fall überwiegender kurzwelliger Beleuchtung gegeben, wenn die Dunkelrotintensitäten so klein sind, daß noch der gesamte Betrag des dunkelroten Lichts, der in Pigmentsystem I im Überschuß absorbiert wird, durch eine entsprechend verminderte Übertragung des kurzwelligen Lichts von Pigmentsystem II auf I wirksam werden kann. Im Gegensatz zum "separate package" Modell ist unter diesen Bedingungen die Quantenausbeute optimal, für  $E$  und  $d$  gelten jedoch die gleichen Überlegungen und Beziehungen wie beim "spill over" Modell.

Als Gleichgewichtspunkt definieren wir im "spill over" Modell die Bedingung, daß die Intensität des langwelligen Lichts so stark ist, daß gerade der maximal mögliche Prozentsatz des kurzwelligen Lichts in Pigmentsystem II verbleibt. Bei weiterer Steigerung des

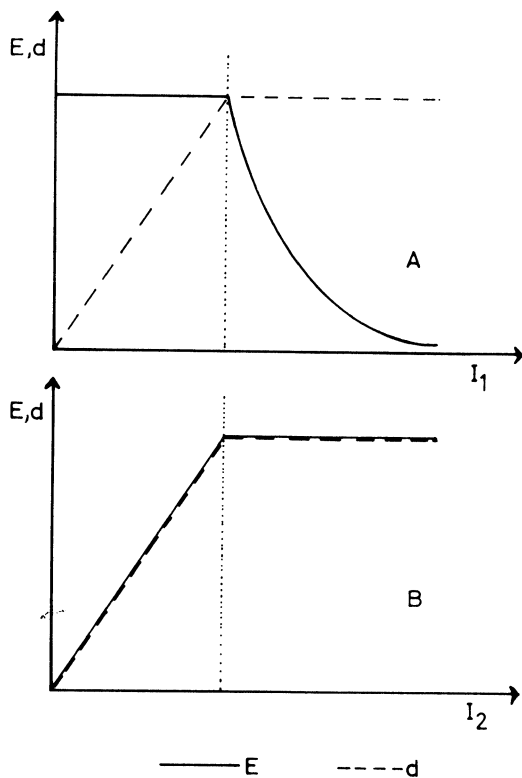


Abb. 13: Schema der Abhängigkeit von  $E$  und  $d$  von der Intensität des dunkelroten Lichts ( $= I_1$ ) bei konstanter kurzwelliger Beleuchtung (Fig. A) sowie von der Intensität des kurzwelligen Lichts ( $= I_2$ ) bei konstanter dunkelroter Beleuchtung (Fig. B). Die punktierte Linie gibt die Lage des Gleichgewichtspunktes an. In Fig. A ist links davon der Bereich überwiegender langwelliger Beleuchtung; in Fig. B liegen die Verhältnisse umgekehrt.

dunkelroten Lichts bleibt er konstant und es ergeben sich analoge Verhältnisse wie beim "separate package" Modell, nämlich ein sinkender Wert von  $E$  und ein gleichbleibender, von  $P_1$  unabhängiger Betrag von  $d$ .

Hält man eine bestimmte Dunkelrotbeleuchtung (und damit  $P_1$ ) fest und schreitet von niedrigen zu hohen Intensitäten kurzwelligen Lichts, so werden dabei – sowohl im Fall des "separate package" als auch des "spill over" Modells – zunächst  $E$  und  $d$  zunehmen (überwiegende Dunkelrotbeleuchtung) und dann konstant bleiben (überwiegende kurzwellige Beleuchtung). Diese Abhängigkeiten von  $E$  und  $d$  zeigt das Schema in Abb. 13 B.

Erhöht man die Intensität des kurzwelligen Lichts ( $= I_2$ ) bei konstanter Intensität des dunkelroten Lichts ( $= I_1$ ), so ist das gleichbedeutend mit einer Vergrößerung des Verhältnisses  $I_2/I_1$ , das man deshalb in diesem Fall in Abb. 13 B auch anstelle von  $I_2$  auf der Abszisse auftragen könnte.

Unschwer läßt sich erkennen, daß die in Abb. 13 B dargestellte Abhängigkeit von  $E$  auch erhalten bliebe, wenn das Verhältnis  $I_2/I_1$  nur durch Variieren von  $I_1$  geändert würde;  $d$  hingegen sollte dann im Bereich überwiegender Dunkelrotbeleuchtung konstant sein und erst nach Überschreiten des Gleichgewichtspunkts mit Zunahme des Verhältnisses  $I_2/I_1$  sinken. Da die geschilderten Abhängigkeiten für  $E$  und  $d$  von der Intensität bzw. dem Verhältnis der Intensitäten des lang- und kurzwelligen Lichts für beide Modelle gleichartig sind, besagt der experimentelle Befund solcher Abhängigkeiten nur, daß eines der Modelle zutreffen könnte, nicht aber welches.

Um eine Entscheidung für das eine oder andere Modell treffen zu können, wären Messungen der Quantenausbeute erforderlich, wobei sich für das "separate package" Modell am Gleichgewichtspunkt eine bessere Quantenausbeute als in kurzwelligem Licht allein ergeben müßte, wogegen sie für das "spill over" Modell gleich wäre.

In Übereinstimmung mit beiden Modellen stehen die Befunde von Emerson (1957), Myers und French (1960), Myers und Graham (1963) und Bannister und Vrooman (1964), wonach  $E$  ständig zunimmt, wenn man  $P_1$  konstant hält und  $P_2$  vergrößert, schließlich aber, wenn  $P_2$  ein Mehrfaches von  $P_1$  beträgt, gleichbleibt. Entsprechend fanden Govindjee (1963) und Bannister und Vrooman (1964) beim Vergrößern von  $P_1$  und Konstanthalten von  $P_2$  eine Abnahme von  $E$ . (Das Verhältnis  $P_1/P_2$  war dabei offenbar stets so groß, daß sie nie die Bedingung überwiegender kurzwelliger Beleuchtung mit konstantem  $E$  hatten).



Bei all diesen Untersuchungen wurde die  $O_2$ -Produktion gemessen. Für die  $CO_2$ -Assimilation wurde der Emerson-Effekt von Gibbs et al. (1963) mit Hilfe von  $^{14}C$  nachgewiesen. Die Daten sind jedoch zu begrenzt, um eine Übereinstimmung oder einen Widerspruch zum "separate package" bzw. "spill over" Modell festzustellen; auch die Angaben von Blinks (1963) und Gingras (1966 a) über den Emerson-Effekt bei  $CO_2$ -Messungen mit der Glaselektrode reichen dazu nicht aus. Es schien uns deshalb notwendig, den Emerson-Effekt bei der  $CO_2$ -Assimilation genauer zu untersuchen. E und d sollten bei verschiedenen Werten von  $P_2$  und  $P_1$  bestimmt werden und die Ergebnisse mit den Voraussagen des "spill over" bzw. "separate package" Modells verglichen werden.

## 2. Experimentelle Einzelheiten

Die frisch geernteten Algen wurden auf die Dichte  $D = 3,5$  gebracht. Von dieser Suspension wurde – wie bei der Erstellung der Lichtsättigungskurven im Weißlicht – für jede neue Versuchsbedingung ein Teil entnommen und zur Assimilationsmessung benutzt. In die Versuchsküvette wurden jeweils 10 ml eingefüllt. Die Beleuchtung der Küvette erfolgte wie bei der Erstellung der Lichtsättigungskurven in monochromatischem Licht. Sollte mit zwei Lichtqualitäten gleichzeitig belichtet werden, so wurden die beiden quadratischen Lichtflecke genau übereinander projiziert. Die beiden Strahlengänge wurden dazu mittels eines teildurchlässigen Spiegels vor der abbildenden Linse vereinigt. Es wurde mit den Wellenlängen 589 und 712 nm gearbeitet.  $\alpha$  für 712 nm lag zwischen 0,6 und 0,7, für 589 nm zwischen 0,9 und 0,95.

Die Photosyntheseleistung bei 712 und 589 nm nennen wir  $p_1$  und  $p_2$ , bei gleichzeitiger Belichtung mit 712 und 589 nm  $p_{12}$ . Sie wird in  $\mu M CO_2/min \cdot 10 ml$  Algensuspension angegeben. Mit  $i_2$  und  $i_1$  wird die pro Minute von den Algen absorbierte Lichtmenge ( $\mu E/min$ ) bei 589 und 712 nm bezeichnet. Die Lichtintensitäten waren so bemessen, daß möglichst keine Sättigung der Photosynthese auftrat. Unter unseren Versuchsbedingungen war die Lichtsättigungskurve für 589 nm – abgesehen von dem Knick bei niedrigen Intensitäten – bis zu  $p_2 = 0,2$  annähernd linear (Abb. 14). Es wurde darauf geachtet, daß  $p_{12}$  diesen Wert nicht überstieg.

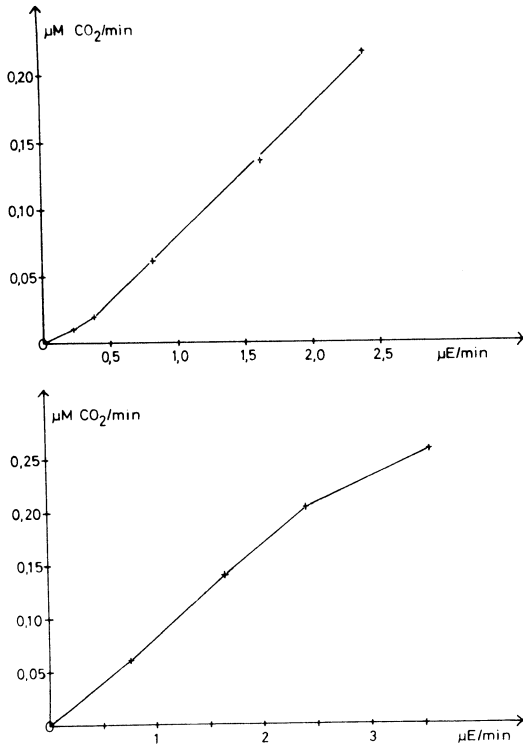


Abb. 14: CO<sub>2</sub>-Assimilation in Abhängigkeit von der pro Minute absorbierten Lichtmenge, bei 589 nm.

### 3. Berechnung des "Enhancements"

Unsere Lichtsättigungskurven wiesen bei schwachen Intensitäten (unterhalb des Kompensationspunkts) eine geringere Steigung auf, als bei höheren Intensitäten. Der Zuwachs der  $\text{CO}_2$ -Fixierung, den man durch Hinzufügen einer bestimmten Lichtmenge zu einer schon vorhandenen Beleuchtung erhält, ist deshalb größer, als die  $\text{CO}_2$ -Fixierung, die diese Lichtmenge allein erzielt. Man könnte demnach erwarten, daß der Ausdruck  $p_{12} - p_2$  ( $\hat{=}$  Zuwachs der  $\text{CO}_2$ -Fixierung durch dunkelrotes Licht bei gleichzeitiger Beleuchtung mit Gelb) größer als  $p_1$  ist. Das Verhältnis  $(p_{12} - p_2)/p_1$ , das wir mit  $\mathcal{E}$  bezeichnen, wäre also  $> 1$ , ohne daß ein Synergismus von zwei Lichtqualitäten vorliegen müßte.

Wir umgehen diesen Einfluß der Nichtlinearität unserer Lichtsättigungskurven, indem wir zur Berechnung des korrigierten "Enhancements",  $\mathcal{E}'$ , ein korrigiertes  $p_1$ ,  $p_1'$  einsetzen:  $\mathcal{E}' = (p_{12} - p_2)/p_1' \cdot p_1'$  ist der Zuwachs der  $\text{CO}_2$ -Fixierung, den man durch Hinzufügen von  $i_1$  zu einer bereits vorhandenen Dunkelrotbeleuchtung erhalten hätte; dabei sollte diese Dunkelrotbeleuchtung bereits zu Photosyntheseleistungen führen, die über dem Knick in den Lichtsättigungskurven liegen.  $p_1'$  wurde aus  $i_1$  und der Quantenausbeute  $\varphi_{712}$  ermittelt, die durch die Steigung des geraden Teils der Lichtsättigungskurven für 712 nm gegeben war:  $p_1' = i_1 \cdot \varphi_{712}$ . Bei sehr kleinen Dunkelrotintensitäten wurde bisweilen  $p_1$  gar nicht gemessen, sondern nur  $p_1'$  errechnet.

Die Werte von  $p_2$  lagen stets über dem Knick der Lichtsättigungskurven.

Die Differenz  $p_{12} - p_2 - p_1$  bezeichnen wir mit  $\delta$ , die Differenz  $p_{12} - p_2 - p_1'$  mit  $\delta'$ .

Die obigen Überlegungen über den Einfluß der Gestalt unserer Lichtsättigungskurven auf das "Enhancement" treffen nicht zu, wenn die  $\text{CO}_2$ -Fixierung im Dunkelroten unabhängig von der im kurzwelligen Licht verläuft. Da hierfür keinerlei Angaben aus der Literatur vorliegen und auch kein Grund einzusehen ist, halten wir die korrigierten Ausdrücke  $\mathcal{E}'$  und  $\delta'$ , für bedeutungsvoller und instruktiver als die unkorrigierten,  $\mathcal{E}$  und  $\delta$ .

### 4. Ergebnisse

Die Wirkung verschiedener Dunkelrotintensitäten wurde bei zwei Standardwerten für  $p_2$  geprüft, und zwar bei  $p_2$  ca. 0,06 bis 0,07, und bei  $p_2$  ca. 0,12 bis 0,14, im folgenden einfach  $p_2 = 0,65$  bzw.  $p_2 = 0,13$  genannt. Die Dunkelatmung dürfte durch diese Photo-

syntheseleistungen 2,5- bis 3-fach bzw. 5- bis 6-fach kompensiert worden sein.

Wir bringen die Ergebnisse von 12 Versuchen, deren einzelne Daten in Tab. 7 am Schluß dieses Kapitels aufgeführt sind. Zwei Versuche mit anderer Algendichte und Photosyntheseleistung  $p_2$  sind nicht mit angeführt, lieferten jedoch übereinstimmende Resultate. Fortgelassen wurden auch drei Versuche, in denen sich ungewöhnlich stark schwankende Werte für  $\varepsilon$  und  $\delta$  ergaben.

a)  $\varepsilon'$  und  $\delta'$  in Abhängigkeit vom Verhältnis  $i_2/i_1$  -

Da die einzelnen Versuchsergebnisse erheblich streuten, wurde aus allen Versuchen für drei Größenbereiche des Verhältnisses  $i_2/i_1$  der Durchschnitt der Werte von  $\varepsilon'$  und  $\delta'$  berechnet, außerdem auch für jeden Bereich das Mittel der Werte von  $i_2/i_1$ , das den jeweiligen Schwerpunkt des Verhältnisses  $i_2/i_1$  angibt. Die Bereiche waren so abgegrenzt, daß in jedem sowohl bei  $p_2 = 0,065$  als auch bei  $p_2 = 0,13$  eine möglichst gleich große Anzahl von Meßpunkten lag.

Bereich von $i_2/i_1$	0 - 1,55	1,55 - 2,6	> 2,6	
Schwerp. von $i_2/i_1$	0,78	1,895	3,80	$p_2 = 0,065$
$\varepsilon'$	$1,50 \pm 0,07$	$2,13 \pm 0,17$	$3,57 \pm 0,14$	
$\delta'$	$0,0142 \pm 0,0010$	$0,0127 \pm 0,0018$	$0,0153 \pm 0,0014$	
Zahl der Meßpunkte = n	10	8	5	
Schwerp. von $i_2/i_1$	1,27	2,07	3,95	$p_2 = 0,13$
$\varepsilon'$	$1,75 \pm 0,09$	$1,97 \pm 0,08$	$2,19 \pm 0,15$	
$\delta'$	$0,0203 \pm 0,0011$	$0,0189 \pm 0,0017$	$0,0135 \pm 0,0019$	
n	4	5	7	

Tab. 5: Durchschnittswerte von  $\varepsilon'$  und  $\delta'$  und ihre mittleren Abweichungen bei verschiedenen Verhältnissen  $i_2/i_1$ .

Wie aus Tab. 5 ersichtlich ist, findet bei  $p_2 = 0,065$  eine deutliche Zunahme der Werte von  $\varepsilon'$  mit dem Verhältnis  $i_2/i_1$  statt. Bei  $p_2 = 0,13$  ist das nicht in dem Maße der Fall, was sich insbesondere beim Übergang zu höheren Werten von  $i_2/i_1$  zeigt. Z.B. ist beim Verhältnis  $i_2/i_1 \sim 2$   $\varepsilon'$  bei  $p_2 = 0,13$  um  $\sim 10\%$  kleiner als bei  $p_2 = 0,065$  (Tab. 5, Spalte 3, Zeile 3 und 7), beim Verhältnis  $i_2/i_1 \sim 3,9$  jedoch bereits um fast 40% (Tab. 5, Spalte 4, Zeile 3 und 7).

$\delta'$  bleibt bei  $p_2 = 0,065$  für die verschiedenen Verhältnisse von  $i_2/i_1$  annähernd konstant und beträgt im Mittel 0,0141.

Bei  $p_2 = 0,13$  ist  $\delta'$  im Bereich von  $i_2/i_1 = 0$  bis  $= 2,6$  ebenfalls konstant, liegt aber um etwa 40% höher als bei  $p_2 = 0,065$ . Zu größeren Verhältnissen  $i_2/i_1$  ( $> 2,6$ ) fällt es auf etwa den gleichen Wert ab, den es bei  $p_2 = 0,065$  hat. Die höheren Werte von  $\delta'$  entsprechen ca. 80% der Dunkelatmung.

#### b) $\varepsilon$ und $\delta$ in Abhängigkeit vom Verhältnis $i_2/i_1$

Entsprechend zu Tab. 5 sind die Abhängigkeiten von  $\varepsilon$  und  $\delta$  vom Verhältnis  $i_2/i_1$  in Tab. 6 dargestellt.

Bereich von $i_2/i_1$	0 - 1,0	1,0 - 1,7	> 1,7	$p_2 = 0,065$
Schwerp. von $i_2/i_1$	0,56	1,10	1,75	
$\varepsilon$	$1,59 \pm 0,11$	$2,34 \pm 0,22$	$3,70 \pm 0,32$	
$\delta$	$0,0195 \pm 0,0015$	$0,0190 \pm 0,0019$	$0,0186 \pm 0,0031$	
n	6	4	3	
Bereich von $i_2/i_1$	0,84	1,44	2,67	$p_2 = 0,13$
Schwerp. von $i_2/i_1$	0,84	1,44	2,67	
$\varepsilon$	$1,56 \pm 0,25$	$2,35 \pm 0,09$	$3,14 \pm 0,30$	
$\delta$	$0,0196 \pm 0,0039$	$0,0280 \pm 0,0016$	$0,0191 \pm 0,0027$	
n	2	4	5	

Tab. 6: Durchschnittswerte von  $\varepsilon$  und  $\delta$  und ihre mittleren Abweichungen bei verschiedenen Verhältnissen  $i_2/i_1$ .

Für die Abhängigkeit von  $\xi$  erhält man im Prinzip dasselbe Resultat wie für  $\xi'$ , nämlich bei  $p_2 = 0,065$  ein stärkeres Ansteigen der Werte von  $\xi$  zu größeren Verhältnissen  $i_2/i_1$  hin als bei  $p_2 = 0,13$ . Z.B. findet man ein  $\xi$  von  $\sim 1,58$  bei  $p_2 = 0,13$  erst bei dem Verhältnis  $i_2/i_1 = 0,84$ , bei  $p_2 = 0,065$  jedoch schon bei  $i_2/i_1 = 0,56$  (Tab. 6, Spalte 2, Zeile 3 und 7). Verdreifacht man diese Verhältnisse, so ist bei  $p_2 = 0,13$   $\xi$  von  $\sim 1,58$  auf  $3,14$  gestiegen, bei  $p_2 = 0,065$  aber schon auf  $3,7$  (Tab. 6, Spalte 4, Zeile 3 und 7).

Die Werte von  $\delta$  sind bei  $p_2 = 0,065$  - wie es auch für  $\delta'$  der Fall war - vom Verhältnis  $i_2/i_1$  unabhängig. Im Mittel beträgt  $\delta$  bei  $p_2 = 0,065$   $0,0191$  und ist damit um einen Betrag von  $0,0050$  größer als  $\delta'$ . Dieser Betrag ist gleich der Differenz zwischen den Werten von  $p_1$  und  $p_1'$ , die zur Berechnung von  $\delta$  bzw.  $\delta'$  eingesetzt werden. Innerhalb der Fehlergrenzen sind auch bei  $p_2 = 0,13$  etwa die gleichen Differenzen zwischen  $\delta$  und  $\delta'$  wie bei  $p_2 = 0,065$  zu finden.

Den Größen  $\xi$  und  $\delta$  kommt weitaus weniger Bedeutung zu als den Größen  $\xi'$  und  $\delta'$  (vgl. S. 55); es wurden hier aber trotzdem auch die Ergebnisse für  $\xi$  und  $\delta$  gebracht, um zu zeigen, daß die Abhängigkeiten des "Enhancements"  $\xi$  und des Mehrbetrags  $\delta$  vom Verhältnis  $i_2/i_1$  auch ohne Korrektur qualitativ gleich bleiben. In der folgenden Diskussion beschränken wir uns jedoch nur auf die Besprechung der Befunde für  $\xi'$  und  $\delta'$ .

$P_1$	$P_1'$	$P_2$	$P_{12}$	$\varepsilon$	$\varepsilon'$	$\delta$	$\delta'$	$i_2/i_1$	$1/\rho$
[0,0767	0,0810	0,1361	0,2180	1,07	1,01	0,0052	0,0010	0,54	21,9]
[0,0503	0,0549	0,1400	0,2060	1,31	1,20	0,0157	0,0110	0,80	18,4]
0,0228	0,0279	0,1440	0,1985	2,39	1,95	0,0317	0,0266	1,58	13,9
0,0194	0,0252	0,1226	0,1712	2,51	1,93	0,0293	0,0234	1,33	16,8
0,0113	0,0159	0,1367	0,1729	3,20	2,28	0,0249	0,0203	2,12	14,1
0,0044	0,0095	0,1367	0,1550	4,17	1,92	0,0139	0,0088	3,55	13,7
0,0290	0,0341	0,1175	0,1700	1,81	1,54	0,0235	0,0184	0,88	20,4
0,0176	0,0226	0,1175	0,1598	2,40	1,87	0,0247	0,0197	1,33	17,8
0,0083	0,0118	0,1195	0,1415	2,65	1,87	0,0137	0,0102	2,56	9,0
0,0087	0,0153	0,1415	0,1670	2,93	1,67	0,0168	0,0102	3,02	13,3
0,0151	0,0218	0,1415	0,1830	2,75	1,90	0,0264	0,0197	2,12	8,0
0,0237	0,0302	0,1410	0,1910	2,11	1,66	0,0263	0,0198	1,53	14,5
[0,0585	0,0651	0,1410	0,2175	1,31	1,18	0,0180	0,0114	0,71	18,5]
	0,0153	0,1314	0,1600		1,94		0,0133	3,02	14,2
	0,0077	0,1314	0,1478		2,13		0,0087	6,04	13,4
	0,0166	0,1390	0,1787		2,39		0,0231	2,70	13,2
	0,0083	0,1372	0,1600		2,75		0,0145	5,40	12,7
	0,0083	0,0687	0,0964		3,33		0,0194	2,70	12,4
	0,0042	0,0663	0,0846		4,34		0,0141	5,35	12,2
	0,0086	0,0638	0,0902		3,09		0,0178	2,64	13,3
	0,0102	0,0725	0,0960		2,32		0,0133	1,98	12,8
	0,0051	0,0718	0,0888		3,35		0,0119	3,95	11,5
	0,0204	0,1390	0,1770		1,86		0,0176	1,98	13,9
	0,0102	0,1390	0,1650		2,55		0,0158	3,95	12,4
	0,0049	0,0722	0,0905		3,74		0,0134	4,34	12,7
	0,0099	0,0722	0,0910		1,90		0,0089	2,19	15,0
	0,0139	0,0732	0,0954		1,60		0,0083	1,57	16,1
0,0172	0,0212	0,0732	0,1117	2,24	1,81	0,0213	0,0173	1,03	16,5
0,0057	0,0120	0,0643	0,0824	3,16	1,51	0,0124	0,0046	1,77	15,7
0,0116	0,0198	0,0616	0,0960	2,98	1,74	0,0228	0,0146	1,07	16,7
0,0450	0,0531	0,0624	0,1295	1,49	1,26	0,0221	0,0140	0,40	22,4

$P_1$	$P_1'$	$P_2$	$P_{12}$	$\varepsilon$	$\varepsilon'$	$\delta$	$\delta'$	$i_2/i_1$	$1/\phi$
0,0067	0,0126	0,0638	0,0924	4,27	2,27	0,0219	0,0160	1,73	14,1
0,0195	0,0252	0,0702	0,1104	2,06	1,60	0,0207	0,0151	0,875	16,2
0,0756	0,0812	0,0638	0,1640	1,35	1,24	0,0246	0,0192	0,27	23,8
0,0081	0,0105	0,0634	0,0931	3,68	2,82	0,0216	0,0192	1,74	14,0
0,0138	0,0172	0,0634	0,0927	2,05	1,64	0,0145	0,0111	1,07	17,4
0,0255	0,0277	0,0602	0,1012	1,61	1,48	0,0155	0,0133	0,65	20,4
0,0475	0,0525	0,0602	0,1260	1,39	1,25	0,0183	0,0133	0,34	25,3
	0,0100	0,0726	0,0980		2,54		0,0154	2,48	12,9
0,0157	0,0202	0,0726	0,1055	2,10	1,63	0,0172	0,0127	1,22	15,5
	0,0146	0,0779	0,1085		2,10		0,0160	1,70	13,2
0,0257	0,0300	0,0779	0,1195	1,62	1,39	0,0159	0,0116	0,83	16,6

Tab. 7: Die einzelnen Versuche sind durch die waagrechten Linien abgegrenzt. Die eingeklammerten Werte wurden nicht für Tab. 5 herangezogen, da  $p_{12}$  in diesen Fällen offensichtlich im Bereich der beginnenden Lichtsättigung der Photosynthese lag.  $1/\phi$  bezieht sich auf das gleichzeitig gegebene Licht von 589 und 712 nm.

## 5. Diskussion

### a) Vergleich der Ergebnisse mit den Vorhersagen des "spill over" und des "separate package" Modells

#### α) Die Abhängigkeit von E vom Intensitätsverhältnis des lang- und kurzwelligen Lichts bei verschiedenen Werten von $P_2$

Solange man die Bedingung überwiegender kurzwelliger Beleuchtung hat, sollte E von Änderungen des Verhältnisses der Intensität des kurzwelligen zur Intensität des langwelligen Lichts unbeeinflusst bleiben (vgl. S. 52 ).

Im Fall überwiegender Dunkelrotbeleuchtung jedoch wächst E mit diesem Verhältnis (vgl. S. 52 ). Wie Bannister und Vrooman (1964) gezeigt haben, gilt dabei für das "spill over" Modell folgender Zusammenhang:



$$E = 1 + \frac{2b - 1}{2a} \cdot \frac{I_2}{I_1} ; \quad (1)$$

Hierbei bedeutet  $I_1$  bzw.  $I_2$  das von den Algen pro Zeiteinheit absorbierte lang- bzw. kurzwellige Licht,  $a$  den von Pigmentsystem II absorbierten Bruchteil von  $I_1$  und  $b$  den größtmöglichen Bruchteil von  $I_2$ , der in Pigmentsystem II wirksam wird. Für das "separate package" Modell gilt entsprechend:

$$E = 1 + \frac{2b - 1}{a} \cdot \frac{I_2}{I_1} ; \quad (2)$$

Aus Gleichung (1) und (2) geht hervor, daß für beide Modelle im Fall überwiegender Dunkelrotbeleuchtung die Differenz ( $E - 1$ ) dem Verhältnis  $I_2/I_1$  proportional ist und damit von den absoluten Werten von  $I_2$  und  $I_1$  unabhängig ist.

Betrachten wir die Versuchsergebnisse, so stellt man zwar bei der schwachen Photosyntheseleistung im Gelblicht,  $p_2 = 0,065$ , zwischen dem Ausdruck  $(\xi' - 1)$  und dem Verhältnis  $i_2/i_1$  Proportionalität fest, nicht aber bei der stärkeren Photosyntheseleistung im Gelben,  $p_2 = 0,13$  (Abb. 15). Es zeigt sich damit, daß die Werte von  $\xi'$  nicht nur vom Verhältnis  $i_2/i_1$  bestimmt werden, sondern auch vom absoluten Betrag von  $p_2$  bzw.  $i_2$ .

Für  $p_2 = 0,13$  liegen die Werte von  $\xi'$  bei relativ großen Verhältnissen  $i_2/i_1$  ( $\approx 3,9$ ) deutlich tiefer als für  $p_2 = 0,065$ . Beim Übergang zu kleineren Verhältnissen  $i_2/i_1$  nähern sie sich jedoch bis zum Verhältnis  $i_2/i_1 = 1,3$  denen für  $p_2 = 0,065$  an. Für noch kleinere Verhältnisse  $i_2/i_1$  ist in Abb. 15 mit gestrichelter Verbindungslinie ein Punkt eingezeichnet, der wieder gegenüber den Werten von  $\xi'$  für  $p_2 = 0,065$  abfällt. Dieser Punkt wurde aus drei Messungen erhalten (Tab. 7, Zeile 1, 2 und 13), die nicht in Tabelle 5 einbezogen wurden, da bei ihnen  $p_{12}$  im Bereich der beginnenden Lichtsättigung der Photosynthese lag.

Bannister und Vrooman (1964) fanden bei gleichen Verhältnissen  $P_2/P_1$  bzw.  $I_2/I_1$  ebenfalls bei größeren absoluten Werten von  $P_2$  einen geringeren Wert für  $E$  als bei den kleineren  $P_2$ -Werten. Sie führten diese Erscheinung auf eine bei den höheren Werten von  $P_2$  beginnende Lichtsättigung der Photosynthese zurück.

Es ist zu überlegen, ob vielleicht in unseren Versuchen die Werte von  $p_{12}$  und damit von  $\xi'$  bei  $p_2 = 0,13$  durch die beginnende Lichtsättigung der Photosynthese zu niedrig ausgefallen waren.

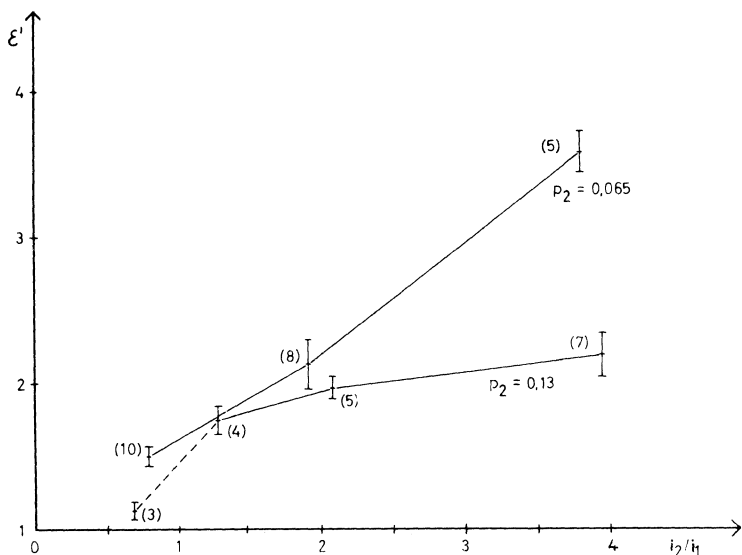


Abb. 15: Das korrigierte Enhancement  $\varepsilon'$  in Abhängigkeit vom Verhältnis der pro Minute absorbierten Lichtmengen von 589 und 712 nm ( $= i_2/i_1$ ) für zwei verschiedene Photosyntheseleistungen bei 589 nm ( $= p_2$ ). Durchschnittswerte aus (n) Messungen.

### β) Der Einfluß der Lichtsättigung der Photosynthese auf das Enhancement

Will man den Abfall der Werte von  $\varepsilon'$  für  $p_2 = 0,13$  gegenüber denen für  $p_2 = 0,065$  bei gleichen Verhältnissen  $i_2/i_1$  durch den Einfluß der beginnenden Lichtsättigung der Photosynthese erklären, so sollte dieser Einfluß bei den am stärksten differierenden Werten von  $\varepsilon'$  (bei gleichem Verhältnis  $i_2/i_1$ ) am größten sein. Da die Unterschiede der Werte von  $\varepsilon'$  für  $p_2 = 0,065$  und  $p_2 = 0,13$  am krassesten bei den großen Verhältnissen  $i_2/i_1$  waren, würde man also bei diesen Verhältnissen  $i_2/i_1$  die hohen, von der Lichtsättigung der Photosynthese am meisten betroffenen Werte von  $p_{12}$  erwarten. In Wirklichkeit war es aber umgekehrt: Da nämlich  $i_2$  bzw.  $p_2$  konstant gehalten wurde, lagen gerade bei den kleinen Verhältnissen  $i_2/i_1$  die hohen Werte von  $i_1$  und damit  $p_{12}$  vor. Die Lichtsättigung der Photosynthese hätte also bei den kleinen Verhältnissen  $i_2/i_1$  zu den größten Differenzen zwischen den Werten von  $\varepsilon'$  für  $p_2 = 0,065$  und  $p_2 = 0,13$  führen sollen.

Diese Voraussage stimmt für unsere Ergebnisse nur teilweise. Sie trifft nicht zu, wenn man in Abb. 15 die Werte von  $\epsilon'$  für  $p_2 = 0,065$  und  $p_2 = 0,13$  bei den Verhältnissen  $i_2/i_1 = 1,3$  und  $= 3,9$  betrachtet. Es bestand nämlich gerade bei dem großen Verhältnis  $i_2/i_1$  die größte Differenz der Werte von  $\epsilon'$ . Die erwartete Wirkung der Lichtsättigung zeigt sich jedoch für die Werte von  $\epsilon'$  bei den Verhältnissen  $i_2/i_1 = 0,7$  und  $i_2/i_1 = 1,3$ ; hierbei sind erwartungsgemäß die Werte von  $\epsilon'$  für  $p_2 = 0,13$  gegenüber  $p_2 = 0,065$  bei dem kleineren Verhältnis  $i_2/i_1$  stärker abgefallen.

Der Einfluß der beginnenden Lichtsättigung der Photosynthese auf die Abhängigkeit von E vom Verhältnis  $i_2/i_1$  bzw.  $P_2/P_1$  für verschieden große Beträge von  $P_2$  wurde zur Veranschaulichung an einem Modellfall untersucht. Dabei wurde das in Abb. 16 graphisch dargestellte Verfahren angewandt:

Auf einer linearen, von der Lichtsättigung nicht beeinflussten "idealen" Lichtintensitätskurve der Photosynthese (Abb. 16, Kurve a) wurden willkürlich zwei verschiedene Werte von  $P_2$  festgelegt, nämlich  $P_2 = 7$  und  $P_2 = 14$ . (Die Dimension dieser Werte ist unwichtig, da sie zur Untersuchung der dimensionslosen Größe E dienen). Zu dem Wert 7 für  $P_2$  wurden nun die Werte 1, 2 und 4 für  $P_1$  addiert, und zu dem Wert 14 für  $P_2$  die Werte 2, 4 und 8 für  $P_1$  (vgl. Abb. 16). Man hat dann bei den zwei Werten von  $P_2$  drei jeweils gleiche Verhältnisse  $P_2/P_1$ , nämlich 7, 3,5 und 1,75.

Um die Werte für  $P_{12}$  zu bekommen, war zu der Summe  $P_2 + P_1$  noch der Betrag von d zu addieren. Es wurden verschiedene Werte von d eingesetzt, was weiter unten noch begründet wird. Die für  $P_{12}$  erhaltenen Werte sind auf Kurve a in Abb. 16 durch Punkte markiert.

Um nun den Einfluß der beginnenden Lichtsättigung auf die Werte von  $P_{12}$  (und damit E) bei höheren absoluten Werten von  $P_2$  untersuchen zu können, wurde von Kurve a in Richtung zur Abszisse ein Kurvenast abgezweigt, der zusammen mit dem geraden, unter der Abzweigstelle gelegenen Teil die "wirkliche" Lichtsättigungskurve der Photosynthese darstellen soll (Kurve b in Abb. 16). Wie man sieht, liegen bei dem größeren Wert von  $P_2 (= 14)$  die "wirklichen" Werte von  $P_{12}$  (außer dem kleinsten) auf Kurve b niedriger als die idealen Werte, was in Abb. 16 durch entsprechende Pfeile angedeutet ist.

Es ist noch zu erläutern, nach welchen Gesichtspunkten die verschiedenen Beträge von d ausgewählt wurden. Wie bereits früher erwähnt (S. 50) gibt es nach dem "spill over"

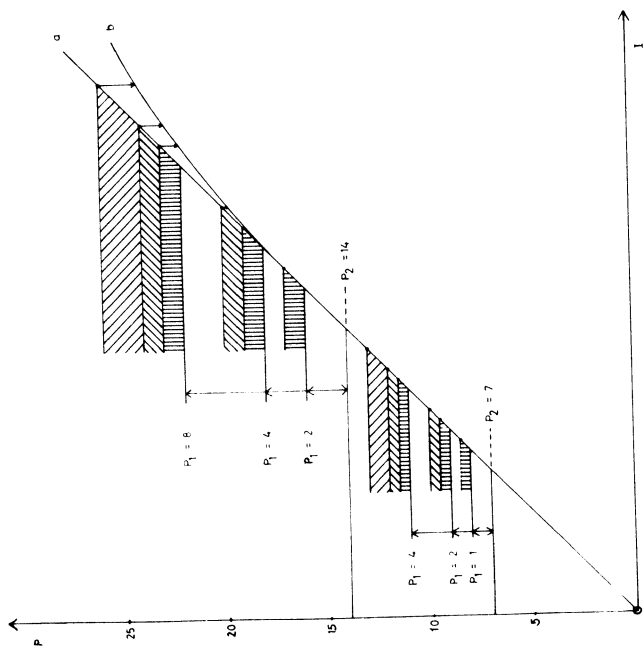


Abb. 16: Einfluß der beginnenden Lichtsättigung der Photosynthese auf die Werte von  $P_{12}$  bei einem Modellfall. Nähere Erklärung im Text.

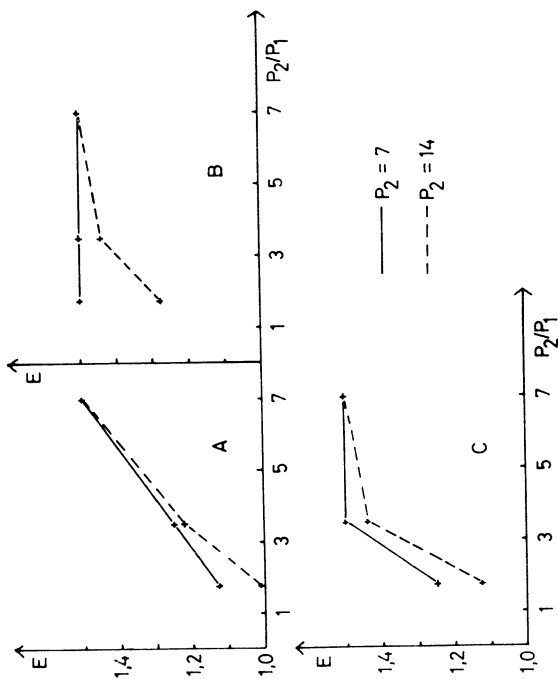


Abb. 17: Einfluß der beginnenden Lichtsättigung der Photosynthese auf die Werte von  $E$  für zwei Werte von  $P_2$  bei verschiedenen Verhältnissen  $P_2/P_1$ . Nach dem in Abb. 16 dargestellten Modellfall gezeichnet.

und "separate package" Modell für die Kombination Dunkelrot + kurzwelliges Licht verschiedene Beleuchtungsbedingungen, die sich auf die Größe von  $d$  auswirken und die hier berücksichtigt wurden. Für die drei Verhältnisse  $P_2/P_1$  wurden folgende Bedingungen unterschieden:

#### A) Überwiegende Dunkelrotbeleuchtung

Der Wert von  $d$  ist bei überwiegender Dunkelrotbeleuchtung von  $P_1$  unabhängig (vgl. S. 50 und Abb. 13 A). Da unter dieser Bedingung  $d$  nur durch die Zahl der in Pigment-system II überschüssigen bzw. einsparbaren Quanten bestimmt wird, muß  $d$  proportional zu  $I_2$  bzw.  $P_2$  sein. Für diesen Fall gibt in Abb. 16 die senkrechte Schraffur den Wert von  $d$  an, der für  $P_2 = 7$  willkürlich mit 0,5 festgelegt wurde.

#### B) Überwiegende kurzwellige Beleuchtung

Bei überwiegender kurzwelliger Beleuchtung sollte  $d$  dem Wert von  $P_1$  proportional sein (vgl. S. 50 und Abb. 13 A). Für diesen Fall wurde bei  $P_1 = 1$  und  $P_2 = 7$  der Betrag 0,5 für  $d$  beibehalten. Den verschiedenen Werten von  $d$  entsprechen dann in Abb. 16 die Höhen der gesamten zu dem jeweiligen Wert von  $P_1$  gehörigen Schraffuren.

#### C) Bedingung des Gleichgewichtspunkts bei einem mittleren Verhältnis $P_2/P_1 (= 3,5)$

Wenn beim Verhältnis  $P_2/P_1 = 3,5$  die Bedingung des Gleichgewichtspunkts herrscht, ist bei dem kleineren Verhältnis  $P_2/P_1 = 1,75$  überwiegende langwellige, bei dem größeren Verhältnis  $P_2/P_1 = 7$  überwiegende kurzwellige Beleuchtung gegeben (vgl. auch S. 52 und Abb. 13). Dann nimmt  $d$  beim Übergang von überwiegender kurzwelliger Beleuchtung ( $P_2/P_1 = 7$ ) zum Gleichgewichtspunkt (durch Vergrößern von  $P_1$ ) proportional zu  $P_1$  zu (vgl. S. 50). Die Größe von  $d$  entspricht in Abb. 15 bei  $P_2/P_1 = 7$  der senkrechten Schraffur und bei  $P_2/P_1 = 3,5$  der senkrechten plus der nach rechts oben gerichteten, wobei der Betrag von  $d$  bei  $P_1 = 1$  und  $P_2 = 7$  wieder willkürlich mit 0,5 festgesetzt wurde.

Beim Übergang vom Gleichgewichtspunkt ( $P_2/P_1 = 3,5$ ) zu überwiegend langwelliger Beleuchtung ( $P_2/P_1 = 1,75$ ) durch Vergrößern von  $P_1$  bleibt  $d$  konstant (vgl. S. 50 und Abb. 13 A); d. h. in Abb. 15 ist  $d$  beim Verhältnis  $P_2/P_1 = 1,75$  wie auch beim Verhältnis  $P_2/P_1 = 3,5$  gleich der Höhe der senkrechten plus der nach rechts oben gerichteten Schraffur.

In den Fällen A, B und C wurden für die drei jeweils gleichen Verhältnisse  $P_2/P_1$  bzw.  $I_2/I_1$  verschiedene Beleuchtungsbedingungen angenommen, was für die drei Fälle die Annahme einer verschieden starken Absorption von  $I_2$  bzw.  $I_1$  in den beiden Pigmentsystemen voraussetzt. Deshalb ist es verständlich, daß sich z.B. beim Verhältnis  $P_2/P_1 = 1,75$  im Fall A und C verschiedene numerische Werte für d (und damit E) ergeben können, wenn auch bei diesem Verhältnis beide Male überwiegende Dunkelrotbeleuchtung gegeben war. Nur bei dem Verhältnis  $P_2/P_1 = 7$  war d (und damit E) auf Grund willkürlicher Festlegung für alle drei Fälle gleich groß.

Es wurden nun für die Bedingungen A, B und C die entsprechenden Werte von  $P_{12}$  auf der Kurve b abgelesen und zur Berechnung von E verwandt. Trägt man E für  $P_2 = 7$  und  $P_2 = 14$  in Abhängigkeit vom Verhältnis  $P_2/P_1$  auf, so erhält man für die Fälle A, B und C die Kurven in Abb. 17 A, 17 B und 17 C. Abb. 17 zeigt - ganz gleich welchen der drei Fälle man betrachtet - mit abnehmendem Verhältnis  $P_2/P_1$  bzw.  $I_2/I_1$ <sup>+) für die höhere Photosyntheseleistung von  $P_2 (= 14)$  einen immer stärker werdenden Abfall der Werte von E gegenüber den E-Werten für die kleinere Photosyntheseleistung von  $P_2 (= 7)$ .</sup>

Damit ist augenfällig gezeigt, daß in unseren Versuchen lediglich die stärkere Abnahme von  $\mathcal{E}'$  für  $p_2 = 0,13$  gegenüber  $p_2 = 0,065$  beim Übergang vom Verhältnis  $i_2/i_1 = 1,3$  zu  $i_2/i_1 = 0,7$  (Abb. 15) auf der beginnenden Lichtsättigung der Photosynthese beruht, die Zunahme der Differenz der Werte von  $\mathcal{E}'$  für  $p_2 = 0,13$  und  $p_2 = 0,065$  ab  $i_2/i_1 = 1,3$  mit wachsendem Verhältnis  $i_2/i_1$  aber unmöglich durch die beginnende Lichtsättigung der Photosynthese erklärt werden kann.

#### Der Einfluß der Lichtsättigung der Photosynthese auf die Ergebnisse von Bannister und Vrooman (1964) für das Enhancement

Wie bereits erwähnt, fanden Bannister und Vrooman bei gleichen Verhältnissen  $P_2/P_1$  bei größeren absoluten Beträgen von  $P_2$  niedrigere Werte für E als bei kleinen Beträgen von  $P_2$ . Sie führten diese Erscheinung auf die beginnende Lichtsättigung der Photosynthese zurück, was für unsere Resultate nur teilweise angängig war.

+ ) Das Verhältnis  $P_2/P_1$  entspricht ganz dem Verhältnis  $I_2/I_1$ , nur ist es wegen der besseren Quantenausbeute im kurzwelligen Licht ( $= \varphi_2$ ) gegenüber der im Dunkelrot ( $= \varphi$ ) um den konstanten Faktor  $\varphi_2/\varphi_1$  größer.

Um die Daten von Bannister und Vrooman (1964) besser mit den unsrigen vergleichen zu können, wurden aus dem Nomogramm der Abb. 3 in der Arbeit der genannten Autoren die Werte von  $E$  für verschiedene Beträge von  $P_2$  entnommen und gegen das Verhältnis  $P_2/P_1$  aufgetragen (Abb. 18). Dabei stellt sich für den Bereich  $P_2/P_1 < 3$  heraus, daß für größere absolute Beträge von  $P_2$  die Werte von  $E$  mit abnehmendem Verhältnis  $P_2/P_1$  schneller absinken, als für kleinere Beträge von  $P_2$ . Das wird offensichtlich durch die beginnende Lichtsättigung der Photosynthese verursacht (vgl. Abb. 17). Diese Erklärung trifft aber nicht mehr für den Bereich  $P_2/P_1 > 3$  zu, da hier gerade das Umgekehrte der Fall war.

Die Daten der Abb. 1 von Bannister und Vrooman (1964), die im Gegensatz zu dem Nomogramm in Abb. 3 direkte Meßpunkte enthält, wurden ebenso dargestellt, wie es für die aus Abb. 3 entnommenen Werte geschah. Wie aus Abb. 19 ersichtlich ist, ergeben sich dabei bei Verhältnissen  $P_2/P_1 > 3$  für die Werte von  $E$  für verschiedene Beträge von  $P_2$  die gleichen Beziehungen wie in Abb. 18. Über den Bereich  $P_2/P_1 < 3$  läßt sich aus Abb. 19 wegen einer zu geringen Anzahl von Meßpunkten nichts aussagen. Es ist also festzustellen, daß die niedrigeren Werte von  $E$  für die höheren absoluten Beträge von  $P_2$  bei gleichem Verhältnis  $P_2/P_1$  in den Ergebnissen von Bannister und Vrooman (1964) für den Bereich  $P_2/P_1 > 3$  nicht durch die beginnende Lichtsättigung der Photosynthese bedingt waren. Das entspricht ganz unseren Befunden für die Werte von  $\mathcal{E}^1$  bei  $p_2 = 0,065$  und  $p_2 = 0,13$  für Verhältnisse  $i_2/i_1 > 1,3$ . Ein Einfluß der beginnenden Lichtsättigung der Photosynthese ist jedoch für die Ergebnisse von Bannister und Vrooman im Bereich  $P_2/P_1 < 3$  anzunehmen (vgl. Abb. 18, Abb. 17). Diesem Bereich entsprechen offensichtlich die Verhältnisse  $i_2/i_1 < 1,3$  in Abb. 15.

#### f) Der Mehrbetrag $d$ in Abhängigkeit von $I_1$ bei verschiedenen Werten von $P_2$

Beim Vergrößern von  $I_1$  bzw.  $P_1$  sollte  $d$  (bei konstantem  $P_2$ ) bis zum Gleichgewichtspunkt proportional mit  $I_1$  bzw.  $P_1$  zunehmen (überwiegende kurzweilige Beleuchtung), dann aber konstant werden (überwiegende Dunkelrotbeleuchtung, vgl. S. 50 und Abb. 13 A). Weiterhin gilt, daß bei überwiegender Dunkelrotbeleuchtung der Betrag von  $d$  proportional zu  $P_2$  ist (vgl. S. 65). Bei zwei Werten von  $P_2$ , von denen der eine doppelt so groß

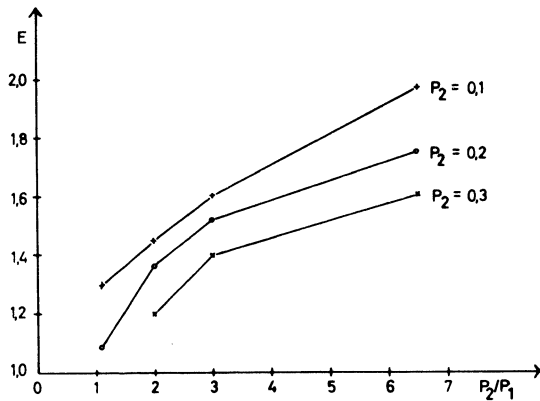


Abb. 18: Das "Enhancement"  $E$  in Abhängigkeit vom Verhältnis der Photosyntheseleistungen bei 482 und 696 nm ( $P_2/P_1$ ). Umzeichnung nach Abb. 3 bei Bannister und Vrooman (1964).

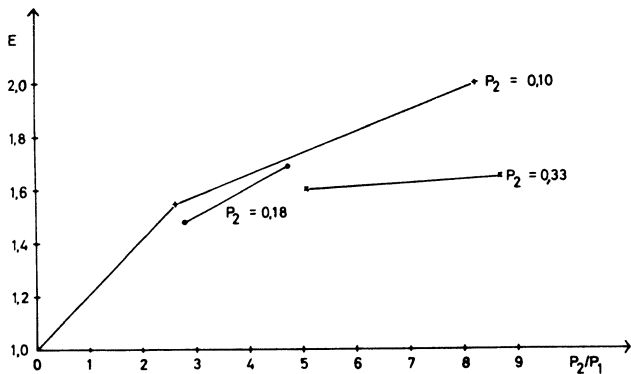


Abb. 19: Das "Enhancement"  $E$  in Abhängigkeit vom Verhältnis der Photosyntheseleistungen bei 482 und 696 nm ( $P_2/P_1$ ). Umzeichnung nach Abb. 1 bei Bannister und Vrooman (1964).



wie der andere ist, wären demnach die in Abb. 19 dargestellten Abhängigkeiten von  $d$  von  $i_1$  zu erwarten.

In unseren Resultaten findet man für den kleineren Wert von  $p_2$  ( $= 0,065$ ) ein von  $i_1$  unabhängiges  $\delta'$  (Abb. 21, Kurve a), d.h., wenn man dies Ergebnis auf das in Abb. 20 dargestellte Schema überträgt, wären die Meßpunkte für  $\delta'$  auf dem waagrechten Ast der Kurve für den kleineren  $P_2$ -Wert gelegen.

Der kleinste Wert von  $i_1$  ( $= 0,35 \mu\text{E}/\text{min}$ ) ergab bei  $p_2 = 0,13$  etwa denselben Betrag von  $\delta'$  wie bei  $p_2 = 0,065$  und hätte somit in Abb. 20 dem Punkt A zugeordnet werden müssen.

Bei höheren Werten von  $i_1$  findet man für die Kurve für den größeren Betrag von  $p_2$  ( $= 0,13$ ) keine Übereinstimmung mehr mit dem nach Abb. 20 zu erwartenden Kurvenverlauf. Die Werte von  $\delta'$  auf der tatsächlich gefundenen Kurve liegen nämlich bei diesen Werten von  $i_1$  beträchtlich tiefer.

Der Grund dafür ist nur bei dem höchsten Wert von  $i_1$  ( $2,5 \mu\text{E}/\text{min}$ ) die beginnende Lichtsättigung der Photosynthese. Er wurde nämlich aus den drei Messungen erhalten (Tab. 7, Zeile 1, 2 und 13), in denen  $P_{12}$  schon auf dem abflachenden Teil der Lichtsättigungskurve der Photosynthese lag. Für das Abweichen der Punkte bei den niedrigeren Werten von  $i_1$  von den theoretischen Beträgen ist jedoch eine solche Erklärung nicht möglich. Bei der relativ schwachen Lichtstärke von  $0,7 \mu\text{E}/\text{min}$  war nämlich die Abweichung ( $\sim 0,0042$ ) von dem theoretisch zu erwartenden Wert größer als bei der vergleichsweise höheren Lichtstärke von  $1,3 \mu\text{E}/\text{min}$  ( $\sim 0,0033$ ). Im Gegensatz dazu sollte auf Grund der beginnenden Lichtsättigung der Photosynthese bei größeren Werten von  $i_1$  die Differenz zwischen den wirklichen und den theoretischen Werten von  $\delta'$  größer sein als bei den kleinen Werten von  $i_1$ .

Zusammenfassend ist über das Absinken von  $E$  und  $d$  bei höheren absoluten Werten von  $P_2$  und  $P_1$  in Zusammenhang mit dem "spill over" und "separate package" Modell folgendes zu sagen:

Nach beiden Modellen kommt der Mehrbetrag  $d$  und damit  $E$  durch eine zusätzliche Nutzung von Quanten in den beiden Lichtreaktionen zustande. Diese beiden Lichtreaktionen sind nach dem Serienschema der Photosynthese (vgl. Abb. 1) - auf dem das "spill over" und das "separate package" Modell basiert - stöchiometrisch am Gesamt-

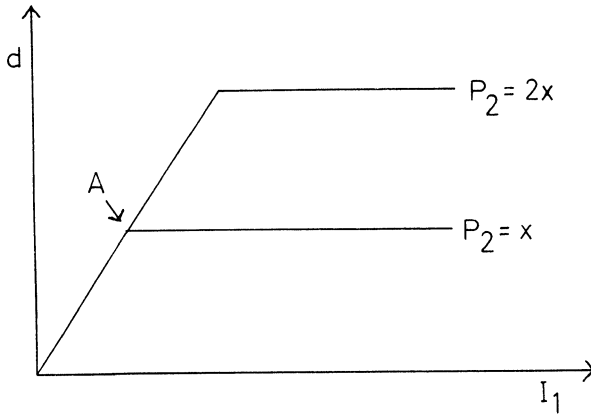


Abb. 20: Schema der Abhängigkeit von  $d$  von  $I_1$  bei zwei verschiedenen Werten von  $P_2$ . Nach dem "spill over" bzw. "separate package" Modell. Erklärung zum Punkt A im Text.

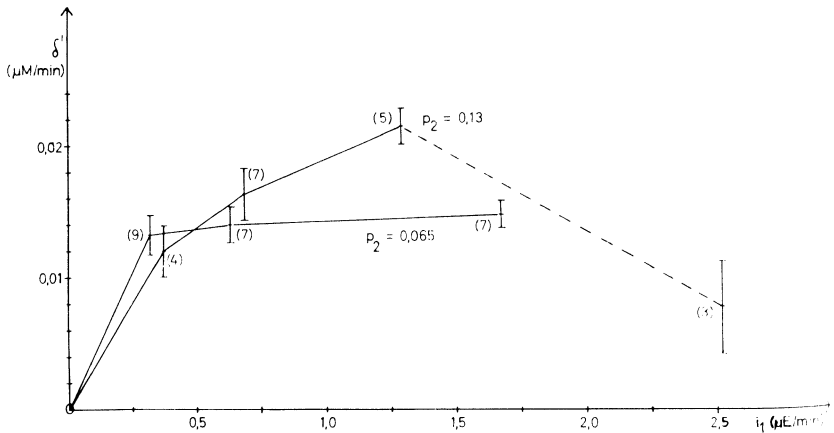


Abb. 21: Der korrigierte Photosynthesemehrbetrag  $\delta'$  in Abhängigkeit von der pro Minute absorbierten Lichtmenge von 712 nm ( $I_1$ ) für zwei verschiedene Photosyntheseleistungen bei 589 nm ( $P_2$ ). Durchschnittswerte von  $\delta'$  aus  $(n)$  Messungen mit mittlerer Abweichung. Die Werte von  $I_1$  für die einzelnen Punkte wurden analog wie die in Tab. 5 aufgeführten Verhältnisse  $i_2/i_1$  als Schwerpunkte folgender drei Bereiche von  $I_1$  ermittelt: 0 - 0,47, 0 - 0,9 und  $> 0,9 \mu E/min$ .

prozeß der Photosynthese beteiligt. Es sollten also erst beim Einsetzen der Lichtsättigung der Photosynthese die Werte von  $d$  und  $E$  hinter denen zurückbleiben, die man ohne den Einfluß der Lichtsättigung der Photosynthese nach den beiden Modellen erwartet hätte.

Wir fanden bei höheren Werten von  $p_{12}$ , die sicher nicht von der Lichtsättigung der Photosynthese beeinflusst worden waren, relativ kleinere Werte von  $\epsilon'$  und  $\delta$  als bei den kleineren Werten von  $p_2$  und  $p_{12}$ .

Es liegt daher die Vermutung nahe, daß der Mehrbetrag  $d$  und das Enhancement  $E$  auf eine Lichtreaktion zurückzuführen sind, die nichtstöchiometrisch zum Gesamtprozeß der Photosynthese verläuft. Eine solche Reaktion läßt sich am besten in ein Parallelschema der Photosynthese einbeziehen, das im folgenden Abschnitt erörtert werden soll.

#### b) Vergleich der Ergebnisse mit den Vorhersagen eines Parallelschemas der Photosynthese

Ein Parallelschema der Photosynthese mit zwei nebeneinander ablaufenden Lichtreaktionen wurde bereits früher (French u. Fork 1961) vorgeschlagen. In jüngerer Zeit haben Amon und Mitarbeiter (Amon et al. 1965) dieses Konzept wieder aufgegriffen; in Anlehnung an ihre Vorstellungen soll hier zur Erklärung der für  $\epsilon'$  und  $\delta$  gefundenen Abhängigkeit ebenfalls ein Parallelschema der Photosynthese entwickelt werden.

#### $\alpha$ ) Allgemeine Grundzüge des Parallelschemas

Für das Parallelschema der Photosynthese werden zwei Lichtreaktionen angenommen (Abb. 22). Die eine (hier als Reaktion A bezeichnet) treibt einen zyklischen Elektronenfluß, der mit der Bildung von ATP gekoppelt ist. Reaktion A soll besonders wirksam durch dunkelrotes Licht angeregt werden. Bei der anderen Lichtreaktion (Reaktion B) werden aus Wasser ein  $O_2$ -Molekül und vier Reduktionsäquivalente gebildet. Damit ist eine nichtzyklische Phosphorylierung mit einem  $ATP/2e^-$ -Verhältnis von 1 gekoppelt. Den Lichtreaktionen A und B werden die Pigmentsysteme A und B zugeordnet. Für die Reduktion eines Mols  $CO_2$  zur Stufe des Kohlenhydrats kann man einen Bedarf von 2 Mol NADPH und 3 Mol ATP annehmen (vgl. Bassham u. Calvin 1957). Da in Reaktion B NADPH und ATP im Verhältnis 2 : 2 gebildet werden, liefert sie nur  $2/3$  des zur  $CO_2$ -Assimilation erforderlichen ATP. Der restliche Bedarf an ATP soll durch die

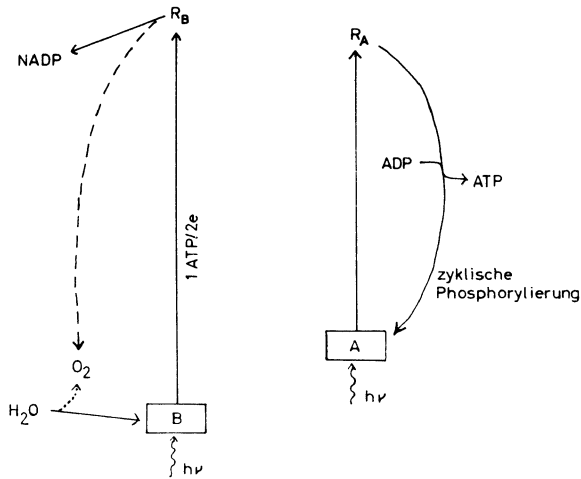


Abb. 22: Parallelschema der Photosynthese.  $R_A$  = Reduktant der Reaktion A,  $R_B$  = Reduktant der Reaktion B. Elektronenfluß der pseudozyklischen Phosphorylierung gestrichelt eingezeichnet.

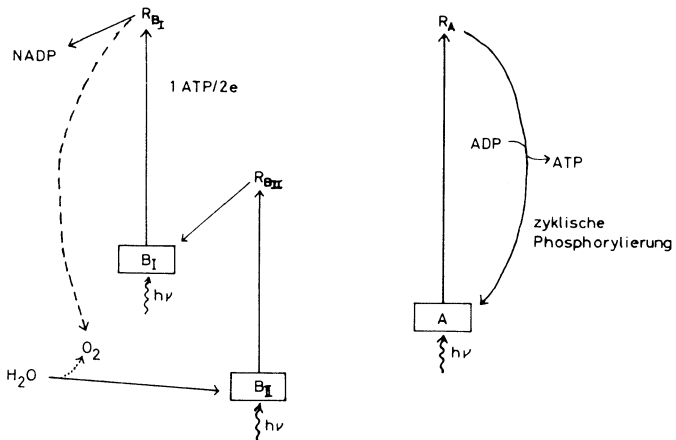


Abb. 23: Parallelschema der Photosynthese mit Aufteilung der Reaktion B in die Lichtreaktionen  $B_I$  und  $B_{II}$  mit den Reduktanten  $R_{B_I}$  und  $R_{B_{II}}$ . Elektronenfluß der pseudozyklischen Phosphorylierung gestrichelt eingezeichnet.

zyklische und eine pseudozyklische Phosphorylierung gedeckt werden.

### β) Zyklische und pseudozyklische Phosphorylierung

Die Existenz einer zyklischen Phosphorylierung *in vivo* zeigt eine Reihe ATP-abhängiger Reaktionen wie z.B. die anaerobe Glukoseassimilation (Kandler 1954, Tanner et al. 1965, Kandler und Tanner 1966), die Photoreduktion (Gingras 1966 a), die Synthese von Isocitratlyase (Syrett 1966) und vermutlich auch die Hemmung der  $O_2$ -Aufnahme, die den Kok-Effekt hervorruft (Kok 1948, Hoch et al. 1963). Alle genannten Reaktionen werden im Gegensatz zur Photosynthese durch dunkelrotes Licht wirkungsvoller als durch kurzwelliges Licht angeregt. Für die anaerobe Glukose-Assimilation ist sogar die Quantenausbeute im Dunkelrot besser als im kurzwelligen Licht (Klob 1967). Im Einklang damit stehen auch die *in vitro* Versuche von Aron et al. (1967), wonach die zyklische Phosphorylierung bei gleicher Lichtintensität im Dunkelroten ca. fünfmal schneller als im Hellrot abläuft.

Ein weiteres Charakteristikum der Indikatorreaktionen der zyklischen Phosphorylierung ist ihre im Vergleich zur normalen Photosynthese bei weitaus geringeren Lichtintensitäten einsetzende Lichtsättigung. Bei der in Abb. 21 dargestellten Abhängigkeit von  $\delta'$  von  $i_1$  findet man für den größeren Wert von  $p_2$  ebenfalls eine früh beginnende Lichtsättigung (bei Intensitäten, die bei der normalen Photosynthese bei weitem nicht in den Sättigungsbereich geführt hätten). Diese Übereinstimmung ist nicht zufällig, sondern ergibt sich daraus, daß – wie später gezeigt wird – die Mehrleistung  $\delta'$  unter gewissen Voraussetzungen auch eine Indikatorreaktion für die zyklische Phosphorylierung ist.

Es ist noch die Frage zu beantworten, wie die Zelle bei höheren Lichtintensitäten den Teil des zur  $CO_2$ -Assimilation notwendigen ATP erzeugt, der nur bei niedrigeren Lichtintensitäten von Reaktion A im erforderlichen Umfang geliefert werden kann. Es tritt hier eine pseudozyklische Phosphorylierung in Aktion, indem der durch Reaktion B gebildete Reduktant zum Teil mit  $O_2$  zurückreagiert. Für einen solchen Übergang zu einer pseudozyklischen Phosphorylierung sprechen die Befunde von Hoch et al. (1963), wonach ein verstärkter  $^{18}O$ -Austausch, den eine pseudozyklische Phosphorylierung bedingen würde, erst von mittleren Lichtintensitäten an zu beobachten ist. (Diese

Intensitäten lagen bei Photosyntheseleistungen, die zwischen 15 und 50% des Photosynthesättigungswertes betrugen).

Ein wichtiges Merkmal des Parallelschemas und ein wesentlicher Unterschied zum Serienschema der Photosynthese ist es also, daß der Gesamtprozeß der Photosynthese bereits durch eine Lichtreaktion zuwege gebracht werden kann, nämlich durch Reaktion B. Sie liefert die Reduktionsenergie und kann außerdem durch eine Rückreaktion, die pseudozyklische Phosphorylierung, auch die notwendige Menge ATP erzeugen. Die andere Lichtreaktion, Reaktion A, kann nur in beschränktem Umfang ATP liefern, da sie jedoch dazu im Gegensatz zur pseudozyklischen Phosphorylierung nicht auf Sauerstoff angewiesen ist, ermöglicht sie auch unter anaeroben Bedingungen verschiedene Syntheseleistungen, z.B. die Glukose-Assimilation oder die Photoreduktion.

### 8) Erklärung des Emersoneffekts nach dem Parallelschema der Photosynthese

Im Parallelschema der Photosynthese läßt sich – wie auch im Serienschema – ein "spill over" und ein "separate package" Modell zur Erklärung des Emersoneffekts heranziehen.

#### Das separate package Modell

Zunächst machen wir die vereinfachende Annahme, daß Dunkelrot ausschließlich von Pigmentsystem A absorbiert wird und kurzwelliges Licht ausschließlich von Pigmentsystem B. Eine Energieübertragung zwischen den beiden Pigmentsystemen soll ausgeschlossen sein.

Im Gegensatz zum Serienschema der Photosynthese wäre dann im kurzwelligen Licht die Quantenausbeute optimal, da ja die Photosynthese auch mit Lichtreaktion B alleine vollständig und mit guter Ausbeute ablaufen kann.

Im Dunkelrot würde man gar keine Photosyntheseaktivität finden, da in Reaktion A kein Wasser gespalten wird.

Bei gleichzeitiger Gabe von Dunkelrot und kurzwelligem Licht würde nun die zyklische Phosphorylierung der Reaktion A einen entsprechenden Teil der pseudozyklischen Phosphorylierung überflüssig machen, so daß in Reaktion B mehr Reduktionsäquivalente zur Assimilation von  $\text{CO}_2$  verfügbar würden und dadurch der Mehrbetrag d und das "Enhancement" E zustande käme. E wäre dabei allerdings unendlich groß, da die Quanten-

ausbeute unserer Annahme zufolge Null wäre. In Wirklichkeit beträgt aber die Quantenausbeute im Dunkelrot (712 nm) etwa ein Viertel bis ein Drittel derjenigen im kurzwelligen Licht. Das bedeutet, daß Pigmentsystem B auch etwas im dunkelroten Licht absorbiert und daher eine  $\text{CO}_2$ -Assimilation ermöglicht. Damit nimmt E endliche Werte an.

Wie für Pigmentsystem B ist auch für Pigmentsystem A anzunehmen, daß es auch im anderen Wellenlängenbereich absorbiert. Bei der anaeroben Glukoseassimilation, einer Indikatorreaktion für Reaktion A, beträgt nämlich die Quantenausbeute im kurzwelligen Licht immerhin etwa 50% derjenigen im langwelligen (Klob 1967); d.h. es kommt sogar ein recht beträchtlicher Teil des kurzwelligen Lichts in Pigmentsystem A zur Wirkung. Infolgedessen sollte man bereits mit mäßigen Intensitäten kurzwelligen Lichts eine Sättigung von Reaktion A erreichen. Damit entfielen die Voraussetzung für ein "Enhancement" durch langwelliges Licht. Außerdem sollte bei höheren Intensitäten, wenn Reaktion A gesättigt ist, die Quantenausbeute der Photosynthese merklich sinken, weil dann das in Pigmentsystem A absorbierte Licht größtenteils verloren geht. Da die beiden letztgenannten Konsequenzen experimentell nicht zu bestätigen sind, scheidet das "separate package" Modell aus.

### Das "spill over" Modell

Wir gehen wieder von der vereinfachenden Voraussetzung aus, daß alles dunkelrote Licht nur in Pigmentsystem A, alles kurzwellige Licht in Pigmentsystem B absorbiert wird. Es soll jedoch eine Energieübertragung von Pigmentsystem B auf Pigmentsystem A möglich sein, aber nicht umgekehrt.

Im kurzwelligen Licht besteht dann die Möglichkeit, daß die in Pigmentsystem B absorbierte Lichtenergie entweder vollständig für Reaktion B und die pseudozyklische Phosphorylierung verwandt wird, oder daß ein Teil der Energie auf Pigmentsystem A übertragen wird, der dann einen Teil des zur Photosynthese notwendigen ATP in Reaktion A erzeugt. Welche Möglichkeit zutrifft, kann hier nicht entschieden werden.

Dunkelrotes Licht würde auch bei diesem Modell nicht zur photosynthetischen  $\text{CO}_2$ -Assimilation führen, da definitionsgemäß keine Energie auf Pigmentsystem B übertragen werden kann.

Bei gleichzeitiger Belichtung mit kurz- und langwelligem Licht kommt nun ein Mehrbe-

trag an  $\text{CO}_2$ -Assimilation auf folgende Weise zustande: Durch die vom dunkelroten Licht bewirkte zyklische Phosphorylierung wird eine entsprechende Menge von dem Teil des kurzwelligen Lichts eingespart, der ohne Dunkelrot für die ATP-Bildung in der zyklischen oder pseudozyklischen Phosphorylierung benötigt wird. Dadurch kann ein größerer Teil des kurzwelligen Lichts für die Erzeugung von Reduktionsäquivalenten verwendet werden, so daß es zu einer zusätzlichen  $\text{CO}_2$ -Assimilation kommt.

Es ist noch zu berücksichtigen, daß die Absorptionsbereiche von Pigmentsystem A und B entgegen unserer vereinfachenden Annahmen nicht ausschließlich auf dunkelrotes bzw. kurzwelliges Licht beschränkt sind, sondern sich in Wirklichkeit teilweise überlappen. Eine gewisse Absorption von Pigmentsystem B im Dunkelroten ist - wie auch bei der Besprechung des "separate package" Modells angeführt - daraus ersichtlich, daß auch noch im Dunkelrot die Photosynthese vonstatten geht, wenn auch mit drei- bis viermal schlechterer Ausbeute.

Im Gegensatz zum "separate package" Modell bedeutet beim "spill over" Modell die relativ gute Quantenausbeute der anaeroben Glukoseassimilation (Indikatorreaktion für Reaktion A) auch im kurzwelligen Licht nicht auch eine verhältnismäßig starke Absorption von kurzwelligem Licht in Pigmentsystem A. Reaktion A kann nämlich auch durch das "spill over" von Energie des kurzwelligen Lichts auf Pigmentsystem A ermöglicht werden. Die Energieübertragung von Pigmentsystem B auf Pigmentsystem A scheint aber nicht vollständig zu sein, denn die Quantenausbeute der anaeroben Glukoseaufnahme ist im Kurzwelligen schlechter als im Dunkelrot.

Wir können nicht entscheiden, ob die Anregung von Reaktion A durch kurzwelliges Licht ausschließlich durch die Energieübertragung von Pigmentsystem B auf Pigmentsystem A erfolgt, oder ob ein Teil des kurzwelligen Lichts auch direkt in Pigmentsystem A absorbiert wird. Sollte Pigmentsystem A auch im kurzwelligen Licht absorbieren, so dürfte es jedenfalls nicht in nennenswertem Ausmaß geschehen. Bei stärkerer Absorption ergäben sich nämlich dieselben unhaltbaren Konsequenzen wie beim "separate package" Modell.

Vergleich der Versuchsergebnisse mit den Voraussagen des "spill over" Modells für die Abhängigkeit von  $d$  von  $I_1$  und von  $E$  vom Verhältnis  $I_2/I_1$  -

Nach dem hier geschilderten "spill over" Modell sollte  $d$  mit der Intensität des dunkel-



roten Lichts so lange wachsen, bis der gesamte Betrag der durch kurzwelliges Licht bewirkten Phosphorylierung "ersetzt" ist, oder bis Reaktion A in Lichtsättigung übergeht. Da bei relativ kleinen Werten von  $I_2$  bzw.  $P_2$  Reaktion A bei genügend hohen Dunkelrotintensitäten immer die gesamte notwendige ATP-Bildung übernehmen kann, wird vom kurzwelligen Licht immer ein gleichbleibender Bruchteil für die Bildung von Reduktionsenergie gespart. Der maximal erreichbare Wert von  $d$  müßte somit proportional zu  $P_2$  bzw.  $I_2$  sein. Bei genügend hohen Werten von  $P_2$  bzw.  $I_2$  würde jedoch der maximal erreichbare Betrag von  $d$  durch die Lichtsättigung von Reaktion A begrenzt und damit unabhängig von  $P_2$  werden. Man erhielte demnach beim Auftragen von  $d$  gegen  $I_1$  bei großen Werten von  $P_2$  eine Art Lichtsättigungskurve für Reaktion A. Eine solche Kurve stimmt mit der wahren Lichtsättigungskurve für Reaktion A nur annähernd überein, da ein Teil des dunkelroten Lichts auch von Pigmentsystem B absorbiert wird und vermutlich auch eine geringfügige Anregung von Reaktion A durch die Absorption von kurzwelligem Licht in Pigmentsystem A erfolgt.

Die gefundene und dem Serienschema widersprechende Abhängigkeit von  $\delta'$  von  $i_1$  bei zwei verschiedenen Werten von  $p_2$  läßt sich nach dem Parallelschema wie folgt deuten: Das maximal erzielbare  $\delta'$  bei dem kleineren Wert von  $p_2$  ( $=0,065$ ) ist durch die Zahl der einsparbaren Quanten des kurzwelligen Lichts begrenzt. Das geht daraus hervor, daß bei dem höheren Wert von  $p_2$  ( $=0,13$ )  $\delta'$  noch weiter gesteigert werden konnte. Bei dem höheren Wert von  $p_2$  ( $=0,13$ ) hatte  $\delta'$  gegenüber dem kleineren Wert von  $p_2$  ( $=0,065$ ) jedoch weniger als proportional zugenommen. Das ist durch die Begrenzung der Reaktion A durch Lichtsättigung zu erklären. Die bei dem größeren Betrag von  $p_2$  gewonnene Lichtsättigungskurve für  $\delta'$  müßte also mit den oben gemachten Vorbehalten der Lichtsättigungskurve für Reaktion A entsprechen. Wie aus Abb. 21 ersichtlich ist, beginnt die Lichtsättigung bereits bei verhältnismäßig niedrigen Lichtstärken des dunkelroten Lichts ( $0,5 - 1 \mu E/min$ ), die bei der normalen Photosynthese nur zur halben bis einfachen Kompensation der Dunkelatmung gereicht hätten. In guter Übereinstimmung damit setzt etwa in denselben Intensitätsbereichen auch die Lichtsättigung der anaeroben Glukoseassimilation ein (Klob 1967), die ebenso wie die Mehrleistung  $\delta'$  eine Indikatorreaktion für Reaktion A ist.

Es soll nun versucht werden, die in Abb. 15 dargestellte Abhängigkeit von  $\varepsilon'$  vom Ver-

hältnis  $i_2/i_1$  bei zwei verschiedenen Werten von  $p_2$ , für die nach dem Serienschema keine befriedigende Deutung gefunden wurde, im Rahmen des Parallelschemas zu erklären.

Bei einem bestimmten Verhältnis  $i_2/i_1$  sollte E unabhängig von den absoluten Werten von  $I_2$  und  $I_1$  bzw.  $P_2$  und  $P_1$  stets den gleichen Wert haben, da E nur ein Verhältnis von Photosyntheseleistungen ist. Falls man jedoch die Möglichkeit einer Lichtsättigung berücksichtigt, sei es der Photosynthese oder der Reaktion A, so sollte bei entsprechend hohen absoluten Werten von  $P_2$  und  $P_1$  der Wert von d und damit auch von E kleiner als bei den geringen Werten von  $P_2$  und  $P_1$  werden.

Wie bereits früher gezeigt wurde (S. 63), bedingte die Lichtsättigung der Photosynthese den Abfall des Wertes von  $\varepsilon'$  für den größeren Betrag von  $p_2$  ( $= 0,13$ ) nur bei dem relativ kleinen Verhältnis  $i_2/i_1 = 0,7$ . Sie war jedoch nicht für die Differenzen der  $\varepsilon'$ -Werte bei größeren Verhältnissen  $i_2/i_1$  verantwortlich. Hier fiel  $\varepsilon'$  für den größeren Wert von  $p_2$  gegenüber dem kleineren Wert von  $p_2$  mit wachsendem Verhältnis  $i_2/i_1$  immer stärker ab.

Wir führen diese Verringerung der Werte von  $\varepsilon'$  auf die Lichtsättigung von Reaktion A zurück. Es soll nun näher beschrieben werden, wie sich die beginnende Lichtsättigung von Reaktion A auf die Werte von E für kleine und große Werte von  $P_2$  bei verschiedenen Verhältnissen  $I_2/I_1$  auswirkt. Das geschieht am besten, wenn man sich zunächst die Änderungen von d vergegenwärtigt.

In dem Bereich der Verhältnisse  $I_2/I_1$ , in dem E - wie in unseren Versuchen bei dem kleineren Wert von  $p_2$  - mit dem Verhältnis  $I_2/I_1$  abnimmt, ist d konstant und durch die Zahl der einsparbaren Quanten kurzwelligen Lichts bestimmt. Falls man also in diesem Bereich bei einem bestimmten Verhältnis  $I_2/I_1$  die absoluten Werte von  $I_2$  und  $I_1$  verdoppelt, sollte d ebenfalls doppelt so groß werden, der Wert von E sich aber nicht ändern, da ja das Verhältnis  $I_2/I_1$  gleichbleibt.

Wenn beim Verdoppeln von  $I_2$  und  $I_1$  der Wert von  $I_1$  so groß wird, daß Reaktion A auf Grund der beginnenden Lichtsättigung nicht mehr zu dem doppelten Wert von d führt, so nimmt E einen kleineren Wert an. Der Betrag von d wird bei diesem Wert von  $I_1$  durch den Verlauf der Lichtsättigungskurve für Reaktion A bestimmt, der nun auch dem der Lichtsättigungskurve für d entspricht.

Auf dem abflachenden Ast der Lichtsättigungskurve für  $d$  nehmen die Werte von  $d$  mit wachsendem  $I_1$  immer noch in gewissem Umfang zu. Die Abweichung von dem ohne Lichtsättigung zu erwartenden Betrag von  $d$  und  $E$  wird also am kleinsten sein, wenn schon der kleinere absolute Wert von  $I_1$  verhältnismäßig groß ist, da dann beim Verdoppeln bereits der volle Sättigungswert für  $d$  bzw. Reaktion A erreicht wird. Andernfalls wird die Abweichung größer sein und damit auch  $E$  stärker abfallen.

Unter unseren Versuchsbedingungen lagen nun die größten Werte von  $i_1$  bei den kleinsten Verhältnissen  $i_2/i_1$  (vgl. S. 62), d.h. beim Verdoppeln der Werte von  $i_1$  und  $i_2$  (bzw.  $p_2$ ) wäre der geringste Abfall der Werte von  $E$  auf Grund der beginnenden Lichtsättigung von Reaktion A bei den kleinsten Verhältnissen  $i_2/i_1$  zu erwarten. Das wird durch unsere Versuchsergebnisse bestätigt (Abb. 15). Vom bereits erörterten Einfluß der beginnenden Lichtsättigung der Photosynthese beim Verhältnis  $i_2/i_1 = 0,7$  ist hier abgesehen.

#### δ) Der Mindestquantenbedarf in einem Parallelschema der Photosynthese

Wenn man dem Vorschlag von Arnon et al. (1965) folgend annimmt, daß ein Photon genügt um in Reaktion B aus Wasser unter  $O_2$ -Entwicklung ein Reduktionsäquivalent zu bilden, so wären (abgesehen vom ATP-Bedarf) mindestens  $4 h\nu$  notwendig, um ein Molekül  $CO_2$  zur Stufe des Kohlenhydrats zu reduzieren. Dazu ist noch der Quantenbedarf für die Bildung eines Moleküls ATP zu rechnen, da ja  $4 h\nu$  in Reaktion B nur zwei von den insgesamt drei zur Assimilation eines Moleküls  $CO_2$  erforderlichen Molekülen ATP liefern. Für den Quantenbedarf der ATP-Bildung in Reaktion A oder der pseudozyklischen Phosphorylierung erscheint ein Höchstwert von  $2 h\nu / ATP$  diskutabel. Dieser Wert ergibt sich unter der Annahme von nur einer Phosphorylierungsstelle in Reaktion A bzw. in der pseudozyklischen Phosphorylierung und unter Zugrundelegung eines  $ATP/2e^-$ -Verhältnisses von 1. Dieses Verhältnis hat eine gewisse Wahrscheinlichkeit für sich, da es in allen übrigen Phosphorylierungstypen, der nichtzyklischen und der oxydativen Phosphorylierung gefunden wurde. Für die  $CO_2$ -Assimilation wäre also ein Mindestquantenbedarf von höchstens  $6 h\nu / CO_2$  zu erwarten. Experimentell fanden wir in guter Übereinstimmung mit anderen Autoren aber einen Quantenbedarf von 12 bis 13  $h\nu / CO_2$ . Wenn man nun an dem Quantenbedarf

von 4 für Reaktion B festhält, müßte man den übermäßig hohen Wert von 8 bis 9  $h\nu$  zur Bildung eines Moleküls ATP fordern. Ein Quantenbedarf von 4 für Reaktion B wird nicht nur durch diese unwahrscheinliche Folgerung in Frage gestellt, sondern auch durch eine Betrachtung der energetischen Verhältnisse.

Um in Reaktion B den Oxydanten und den Reduktanten zu bilden, stehen bei 680 nm, der Grenze guter Quantenausbeute der Photosynthese im Roten, 42 kcal pro Einstein zur Verfügung. Auf der oxydierenden Seite der Reaktion B hat man ein Normal-Potential ( $E'_{\circ}$ ) von  $\geq 0,82$  V anzunehmen, um aus Wasser Sauerstoff freisetzen zu können. Auf der reduzierenden Seite ist ein  $E'_{\circ}$  von  $\leq -0,55$  V einzusetzen; wie Kok (1966) nämlich zeigte, sind Chloroplasten in der Lage, Viologene mit einem  $E'_{\circ}$  von  $\sim 0,55$  V und vermutlich noch weniger in einer Hillreaktion zu reduzieren. Die Potentialdifferenz, die mindestens überwunden werden muß, beträgt also  $0,82 + 0,55 = 1,37$  V, was 31,6 kcal/Äquivalent entspricht. Man hätte also von einem Einstein bei 680 nm nach Verwendung für Reaktion B einen Überschuß von höchstens 10 kcal. Bei den photochemischen Primärprozessen sollen aber mindestens 7 kcal verloren gehen (Franck 1953, vgl. Rabinowitch 1956 und Kok 1960); ferner ist der Energieverlust bei der  $O_2$ -Entwicklung aus (höchstwahrscheinlich) Peroxyden mit wenigstens 1,3 kcal zu berücksichtigen (Lumry et al. 1954), die höheren Schätzungen hierfür belaufen sich sogar auf 5 kcal (Franck 1953). Ein Quantenbedarf von 4  $h\nu$  für Reaktion B läge also hart an der Grenze des Möglichen. Wenn man bedenkt, daß die der obigen Berechnung zugrundegelegte Potentialdifferenz von 1,37 V nur einen Mindestwert darstellt, erscheint ein Quantenbedarf von 4 für Reaktion B sehr fragwürdig.

Einleuchtender erscheint die Überwindung der Potentialdifferenz zwischen dem oxydierenden und dem reduzierenden Teil der Reaktion B in zwei Schritten, indem  $2 \times 4 = 8$  Quanten unter Wasserspaltung vier Reduktionsäquivalente erzeugen. Unter dieser Annahme ist man nicht gezwungen, einen übermäßig hohen Quantenbedarf für die ATP-Bildung in Reaktion A bzw. in der pseudozyklischen Phosphorylierung anzunehmen, sondern käme dafür auf Werte zwischen zwei und drei, wenn man unsere niedrigsten Werte für den Quantenbedarf der  $CO_2$ -Assimilation berücksichtigt.

Es sind verschiedene Mechanismen denkbar, um durch zwei Lichtquanten die Energie zur Bildung eines Reduktionsäquivalentes aus Wasser aufzubringen. Eine von Franck (1960) diskutierte Möglichkeit besteht darin, daß ein Chlorophyllmolekül die notwendige Energie durch zweimalige Anregung erhält, nämlich durch eine erste Anregung durch Licht und eine zweite durch Energieübertragung von einem anderen angeregten Chlorophyllmolekül.

Eine andere Möglichkeit wäre es, für Reaktion B zwei Lichtreaktionen  $B_I$  und  $B_{II}$  anzunehmen, die durch eine Elektronentransportkette verknüpft sind (Abb. 23).

Reaktion B würde damit eine sehr große Ähnlichkeit mit dem Serienschema der Photosynthese haben. Man könnte deshalb daran denken, daß es gar nicht nötig ist, Reaktion A von Reaktion  $B_I$  zu unterscheiden; Reaktion A könnte identisch sein mit der zyklischen Phosphorylierung, die nach dem Serienschema zwischen dem Reduktanten und dem Oxydanten der Lichtreaktion I stattfindet. Eine frühe Lichtsättigung der zyklischen Phosphorylierung ließe sich dann dadurch erklären, daß die am zyklischen Elektronenfluß beteiligten Redoxsysteme nur eine geringe Durchsatzgeschwindigkeit gestatten. Allerdings könnte auch nach diesen Überlegungen der Reduktant von Lichtreaktion I über die Sättigungsintensität der zyklischen Phosphorylierung hinaus gebildet und zur Reduktion von  $CO_2$  verwendet werden.

Damit sollte das "Enhancement" der  $CO_2$ -Assimilation - wie das bei den beiden Modellen des Serienschemas der Fall war - erst beim Einsetzen der Lichtsättigung der Photosynthese geringer werden. Diese Voraussage ist aber - wie bereits früher gezeigt wurde (S. 71) - mit unseren experimentellen Befunden nicht vereinbar; somit ist die Vereinigung von Reaktion A und  $B_I$  nicht möglich.

Falls an Reaktion B zwei Lichtreaktionen mit zwei verschieden absorbierenden Pigmentsystemen beteiligt sind, zwischen denen keine oder nur eine einseitige Energieübertragung möglich ist, müßte eine zweite Art von "Enhancement" möglich sein. Dieses "Enhancement" sollte im Gegensatz zum "Enhancement" mit Dunkelrot erst beim Beginn der Lichtsättigung der Reaktion B bzw. der Photosynthese abnehmen. Man findet jedoch bei verschiedenen Paarungen von Wellenlängen nur das "Enhancement" mit Dunkelrot. Das spricht gegen die Beteiligung von zwei Pigmentsystemen an Reaktion B, wie sie oben spezifiziert wurden.

Aus der Anwesenheit zweier solcher Pigmentsysteme ergäbe sich als weitere Konsequenz, daß für die Hill-Reaktion mit NADP als Elektronenakzeptor ein "Enhancement" erzielbar sein müßte. Diesbezügliche Versuche von Govindjee et al. (1964) ergaben ein "Enhancement", allerdings für Dunkelrot. Das ist auf der Basis des Parallelschemas schwer zu verstehen. Im Gegensatz zu Govindjee et al. (1964) konnten jedoch Gibbs et al. (1963) und Gordon (1962) keinerlei "Enhancement" für die NADP-Reduktion nachweisen. Die Frage eines "Enhancements" der NADP-Reduktion ist also noch nicht geklärt.

Zwei verschieden absorbierende Pigmentsysteme in Reaktion B, zwischen denen kein oder ein beschränktes "spill over" möglich ist, würden weiterhin eine Wellenlängenabhängigkeit der Quantenausbeute der Photosynthese zur Folge haben.

Die Quantenausbeute ist aber im größten Teil des Spektrums konstant und zeigt (außer der auf die Karotinoide zurückzuführenden Depression im Blauen) nur den Abfall im Dunkelroten ("red drop").

Die schlechte Quantenausbeute im Dunkelrot erklärt sich nach dem Parallelschema durch die hauptsächliche Absorption des dunkelroten Lichts im Pigmentsystem A, die nur einen zyklischen, nicht aber den für die  $\text{CO}_2$ -Reduktion notwendigen nichtzyklischen Elektronentransport zustande bringt.

Die Tatsache, daß - abgesehen vom Dunkelrot - im sichtbaren Teil des Spektrums die Quantenausbeute konstant ist (zur Depression im Blauen vgl. oben) und ein "Enhancement" fehlt, läßt darauf schließen, daß zwei an Reaktion B beteiligte Pigmentsysteme entweder nur ganz geringfügige Absorptionsunterschiede aufweisen oder zu einer uneingeschränkten gegenseitigen Energieübertragung befähigt sind.

Die Annahme zweier Lichtreaktionen in Reaktion B und ihrer Verbindung durch eine Elektronentransportkette hat zur Folge, daß Redoxkörper mit recht ähnlichem Potential (z.B. Plastocyanin und Cytochrom f) nicht wie beim Serienschema der Photosynthese in nur einem Elektronentransportsystem untergebracht werden müssen, sondern auf zwei Systeme (Reaktion A und B) aufgeteilt sein können. Vielleicht ließen sich bei einer kritischen Betrachtung der spektroskopischen Befunde über lichtbedingte Änderungen des Redoxzustandes verschiedener Elektronenüberträger manche davon sinnvoller in einem Parallelschema einordnen als im Serienschema der Photosynthese.

#### D. Zusammenfassung

1. Die photosynthetische  $\text{CO}_2$ -Assimilation wurde bei Chlorella mit Hilfe von  $^{14}\text{CO}_2$  in absoluten Werten gemessen. Die benutzte Versuchsanordnung gestattete bezüglich  $\text{CO}_2$ -Versorgung, Temperatur und  $p_{\text{H}}$ -Wert des Mediums für mehrere Stunden optimale Bedingungen aufrechtzuerhalten.
2. Die maximal erzielbare Photosyntheseleistung schwankt für Algenmaterial verschiedener Ernte zwischen 160 und  $340 \mu\text{M CO}_2/\text{h} \cdot \text{mg Chlorophyll}$ .  
Zur  $\text{CO}_2$ -Sättigung der  $\text{CO}_2$ -Assimilation sind im Starklicht (sättigend) bei dichten Suspensionen ( $80 \mu\text{g Chlorophyll/ml}$ )  $\sim 0,75$  Volumprozent  $\text{CO}_2$  der Gasphase erforderlich, bei dünnen Suspensionen ( $4 \mu\text{g Chlorophyll/ml}$ )  $\sim 0,65\%$   $\text{CO}_2$ . Werden die Algen anstatt mit 2%- $\text{CO}_2$ -Luft mit gewöhnlicher Luft kultiviert, so liegt die  $\text{CO}_2$ -Sättigungskonzentration für dünne Suspensionen bei  $\sim 0,2\%$   $\text{CO}_2$ .
3. Die  $\text{CO}_2$ -Assimilation im Starklicht geht zwischen  $p_{\text{H}} 3,7$  und  $p_{\text{H}} 7,3$  gleich gut vonstatten; zwischen  $p_{\text{H}} 7,8$  und  $p_{\text{H}} 8,3$  ist sie um ca. 10% vermindert.
4. Lichtsättigungskurven der  $\text{CO}_2$ -Assimilation in monochromatischem Licht weisen bei schwachen Lichtintensitäten eine geringere Steigung auf als in einem geradlinigen Abschnitt bei höheren Intensitäten. Die Übergangsstelle liegt bei Photosyntheseleistungen unterhalb des Kompensationspunkts. Der Knick in den Lichtsättigungskurven wird auf die Reassimilation von Atmungs- $^{12}\text{CO}_2$  zurückgeführt.
5. Die  $^{14}\text{CO}_2$ -Ausscheidung  $^{14}\text{C}$ -markierter Chlorella in  $^{12}\text{C}$ -haltigem Außenmedium vermindert sich bei Belichtung (658 nm) maximal um 50 bis 60%. Das beruht wahrscheinlich im wesentlichen auf der Reflexion von Atmungs- $^{12}\text{CO}_2$ .
6. Der Mindestquantenbedarf der  $\text{CO}_2$ -Assimilation ist bei den Wellenlängen 527, 544, 589, 622, 658 und 668 nm etwa konstant und beträgt durchschnittlich  $12,7 \text{ h}\nu / \text{CO}_2$ . Bei 712 nm beträgt er ca.  $40 \text{ h}\nu / \text{CO}_2$ . Bei 433, 454 und 487 nm liegt er zwischen 14 und  $20 \text{ h}\nu / \text{CO}_2$ .
7. Schwache Intensitäten von Blaulicht (454 nm) bewirken keine Verbesserung der Quantenausbeute von gleichzeitig gegebenem mehrfach stärkerem Rotlicht (622 und 660 nm).

8. Durch gleichzeitige Belichtung mit 712 und 589 nm wird über die Summe der Einzelwirkungen hinaus eine zusätzliche  $\text{CO}_2$ -Assimilation ( $\delta$ ) und damit ein "Enhancement" ( $\epsilon$ ) erzielt;  $\epsilon$  ist gleich dem Verhältnis

$$\frac{P(589 \text{ nm} + 712 \text{ nm}) - P 589 \text{ nm}}{P 712 \text{ nm}}$$

(P = Assimilationsleistung bei der betreffenden Wellenlänge).

$\epsilon$  ist bei gleichen Intensitätsverhältnissen von 589 und 712 nm bei einem bestimmten Wert von P 589 nm (2,5 bis 3-fache Kompensation der Dunkelatmung) größer als bei einem doppelt so großen Wert von P 589 nm. Bei dem größeren Wert von P 589 nm ist nur ein 1,4 mal so großes  $\delta$  erreichbar wie bei dem kleineren Wert von P 589 nm. Es wird gezeigt, daß diese Ergebnisse nicht durch die beginnende Lichtsättigung der Photosynthese bedingt waren. Die Befunde lassen sich besser durch ein Parallelschema als durch ein Serienschema der Photosynthese erklären.



# E. Literaturverzeichnis

- Arnold, W. 1949  
A calorimetric determination of the quantum yield in photosynthesis.  
p. 273-77 in: Photosynthesis in plants, ed. W.Franck und W.E. Loomis. Ames: Iowa State Coll. Press.
- Amon, D.J. 1949  
Copper enzymes in isolated chloroplasts and polyphenoloxylase in Beta vulgaris.  
Plant Physiol. 24: 1-15
- Arnon, D.I., H.Y. Tsujimoto, B.D. McSwain 1965  
Photosynthetic phosphorylation and electron transport.  
Nature 207, No.5004: 1367-72
- Arnon, D.I., H.Y. Tsujimoto, B.P. McSwain 1967  
Ferredoxin and photosynthetic phosphorylation.  
Nature 214: 562-66
- Bannister, T.T., M.J. Vroomann 1964  
Enhancement of photosynthesis of Chlorella pyrenoidosa as a function of far-red and short-wave illuminations.  
Plant Physiol. 39: 622-29
- Bassham, J.A., K. Shibata, M. Calvin 1955  
Quantum requirement in photosynthesis related to respiration.  
Biochim. Biophys. Acta 17: 332-40
- Bassham, J.A., M. Calvin 1957  
The path of carbon in photosynthesis. Prentice-Hall, Inc., Englewood Cliffs, N.J.
- Bassham, J.A., M. Kirk 1960  
Dynamics of the photosynthesis of carbon compounds. I. Carboxylation reactions.  
Biochim. Biophys. Acta 43: 447-64
- Blinks, L.R. 1960  
Action spectra of chromatic transients and the Emerson effect in marine algae  
Proc. Natl. Acad. Sci. 46: 327-33
- Blinks, L.R. 1963  
Chromatic transients and enhancement recorded by the glass electrode  
p. 345-51 in: Photosynthetic mechanisms in green plants  
NAS - NRC Publ. 1145, Washington, D.C.
- Blinks, L.R., C.B. van Niel 1963  
The absence of enhancement (Emerson effect) in photosynthesis of Rhodospirillum rubrum  
p. 297-307 in: Studies on microalgae and photosynthetic bacteria, ed. Japanes Society of Plant Physiologists. The University of Tokyo press; Tokyo.
- Brackett, F.S., R.A. Olson, R.G. Crickard 1953  
Time course and quantum efficiency of photosynthesis in Chlorella  
J. Gen. Physiol. 36: 563-79

- Briggs, G.E., C.P. Whittingham 1952 Factors affecting the rate of photosynthesis of *Chlorella* at low concentrations of carbon dioxide and high illumination  
New Phytologist 51: 236
- Brody, M., R. Emerson 1959 The quantum yield of photosynthesis in *Porphyridium cruentum*.  
J. Gen. Physiol. 43: 251
- Brown, A.H., C.P. Whittingham 1955 Identification of the carbon dioxide burst in *Chlorella* using the recording mass spectrometer  
Plant Physiol. 30: 231-37
- Brown, A.H., D. Weiss 1959 Relation between respiration and photosynthesis in the green alga *Ankistrodesmus braunii*  
Plant Physiol. 34: 224-34
- Burk, D., S. Hendricks, M. Korzenovsky, V. Schocken, O. Warburg 1949 The maximum efficiency of photosynthesis: a re-discovery  
Science 110: 225-29
- Burk, D., O. Warburg 1950 1-Quanten-Mechanismus und Energie-Kreisprozeß bei der Photosynthese.  
Die Naturwissenschaften 37: 560
- Burk, D., O. Warburg 1951 Ein-Quanten-Reaktion und Kreisprozeß der Energie bei der Photosynthese  
Z. Naturforschg. 6 b: 12-22
- Calvin, M., P. Massini 1952 The path of carbon in photosynthesis. XX. The steady state.  
Experientia VIII/12: 445-57
- Calvin, M., N.G. Pon 1959 Carboxylations and decarboxylations.  
J. of Cell. and Comp. Phys. 54: 51-75
- Daniels, F. 1956 Energy efficiency in photosynthesis  
p. 259-92 in: Radiation biology III. Ed. A. Hollaender. McGraw-Hill Book Company, Inc.
- Döring, G., H. H. Stiehl, H. T. Witt 1967 A second chlorophyll reaction in the electron chain of photosynthesis - Registration by the repetitive excitation technique  
Z. Naturforschg. 22 b: 639-44
- Duysens, L. N. M., J. Ames 1962 Function and identification of two photochemical systems in photosynthesis  
Biochim. Biophys. Acta 64: 243-60
- Duysens, L. N. M. 1963 Role of two photosynthetic pigmentsystems in cytochrome oxidation, pyridine nucleotide reduction, and fluorescence.  
Proc. Roy. Soc. B. 157: 301-13

- Duysens, L. N. M., H. E. Sweers 1963 Mechanism of two photochemical reactions in algae as studied by means of fluorescence p. 353-72 in: Studies on microalgae and photosynthetic bacteria, ed. Japanese Society of Plant Physiologists  
The University of Tokyo Press; Tokyo
- Eley, J. H., J. Myers 1967 Enhancement of photosynthesis by alternated light beams and a kinetic model  
Plant Physiol. 42: 598-607
- Emerson, R., L. Green 1938 Effect of hydrogen-ion concentration on Chlorella photosynthesis.  
Plant Physiol. 13: 157-68
- Emerson, R., C. M. Lewis 1939 Factors influencing the efficiency of photosynthesis  
Am. J. Bot. 26: 808-22
- Emerson, R., C. M. Lewis 1941 Carbon dioxide exchange and the measurement of the quantum yield of photosynthesis  
Am. J. Bot. 28: 789-804
- Emerson, R., C. M. Lewis 1942 The photosynthetic efficiency of phycocyanin in Chroococcus and the problem of carotenoids participation in photosynthesis  
J. Gen. Physiol. 25: 579-96
- Emerson, R., C. M. Lewis 1943 The dependence of quantum yield of Chlorella-photosynthesis on wavelength of light  
Am. J. Bot. 30: 165-78
- Emerson, R. 1957 Science 125: 746
- Emerson, R., R. v. Chalmers 1957 On the efficiency of photosynthesis above and below compensation of respiration  
p. 349-52 in: Research in photosynthesis. Interscience Publishers, Inc., New York
- Emerson, R., R. Chalmers, C. Cederstrand 1957 Some factors influencing the longwave limit in photosynthesis  
Proc. Natl. Acad. Sci. 43: 133-43
- Emerson, R. 1958 Yield of photosynthesis from simultaneous illumination with pairs of wavelengths  
Science 127: 1059
- Emerson, R. E. Rabinowitch 1960 Red drop and role of auxiliary pigments in photosynthesis  
Plant Physiol. 35: 477-85
- Franck, J. 1953 Participation of respiratory intermediates in the process of photosynthesis as an explanation of abnormally high quantum yields  
Arch. Biochem. Biophys. 45: 190-229

- Franck, J. 1960  
Fluoreszenz des Chlorophylls in Zellen und Chloroplasten und ihre Beziehungen zu den Primärakten der Photosynthese  
p. 659-735 in: Handbuch der Pflanzenphysiologie. Band V/1. Springer Verlag
- French, C.S., D.C. Fork 1961  
Computer Solutions for Photosynthesis Rates from a Two Pigment Model  
Biophys. J. 1: 669-81
- Gabrielsen, E. K. 1947  
Quantum efficiency in photosynthesis  
Experientia (Basel) 3: 439-42
- Gabrielsen, E. K., K. Vejlby 1959  
On the Kok phenomenon in photosynthesis of leaves. Interaction of excess carbon dioxide and temperature on photosynthesis in weak light  
Physiol. Plantarum (Cph.) 12: 425-40
- Gabrielsen, E. K. 1960  
Beleuchtungsstärke und Photosynthese  
p. 27-48 in: Handbuch der Pflanzenphysiologie Band V/1. Springer Verlag
- Gibbs, M., C. A. Fewson, M. D. Schulman 1963  
Studies on the enhancement of some photochemical reactions carried out by whole cells and by cell-free preparations  
p. 352-57 in: Carnegie Institution of Washington Yearbook
- Gingras, G. 1966 a  
Etude comparative, chez quelques algues, de la photosynthèse et de la photoréduction réalisée en présence d'hydrogène  
Physiol. Vég. 4 (1): 1-65
- Gingras, G. 1966 b  
Pigments sensibilisateurs de la photoréduction  
p. 187-93 in: Currents in photosynthesis, ed. J. B. Thomas und J. C. Goedheer, Ad. Donker, Rotterdam
- Gordon, S. 1962  
Observations on TPN photoreduction in preparation of *Laurencia obtusa*  
Plant Physiol. 37: V
- Govindjee 1963  
Emerson enhancement effect and two light reactions in photosynthesis  
p. 318-34 in: Photosynthetic mechanisms of green plants. NAS-NRC Publ. 1145, Washington, D.C.
- Govindjee, R., Govindjee, G. Hoch 1964  
Emerson Enhancement Effect in Chloroplast Reactions  
Plant Physiol. 39: 10-14
- Harder, R. 1921  
Kritische Versuche zu Blackmans Theorie der "begrenzenden Faktoren" bei der Kohlensäure-assimilation  
Jahrb. wiss. Bot. 60: 531-71

- Haxo, F. T., L. R. Blinks 1950 Photosynthetic action spectra of marine algae  
J. gen. Physiol. 33: 389-422
- Hill, R., F. Bendall 1960 Function of the two cytochrome components in  
chloroplasts: a working hypothesis  
Nature 186: 136-7
- Hoch, G., I. Martin 1963 Two Light Reactions in TPN Reduction by Spinach  
Chloroplasts.  
Arch. Biochem. Biophys. 102: 430
- Hoch, G., O. v. H. Owens,  
B. Kok 1963 Photosynthesis and respiration  
Arch. Biochem. Biophys. 101: 171-80
- Hommersand, M. H. 1963 Some effects of monochromatic light on oxygen evolution  
and carbon dioxide fixation in *Chlorella pyrenoidosa*  
p. 381-90 in: Photosynthetic Mechanisms in green  
plants. NAS-NRC Publ. 1145, Washington, D. C.
- Kandler, O. 1954 Über die Beziehungen zwischen Phosphathaushalt  
und Photosynthese II. Gesteigerter Glucoseeinbau im  
Licht als Indikator einer lichtabhängigen Phosphory-  
lierung  
Z. Naturforschg. 9 b: 625-44
- Kandler, O., W. Tanner 1966 Die Photoassimilation von Glucose als Indikator für  
die Lichtphosphorylierung in vivo  
Ber. Dtsch. Bot. Ges. 79: 48-57
- Karlson, P. 1962 Kurzes Lehrbuch der Biochemie für Mediziner und  
Naturwissenschaftler.  
p. 242. Georg Thieme Verlag, Stuttgart
- Klob, W. 1967 Unveröffentlichte Resultate
- Kok, B. 1948 A critical consideration of the quantum yield of  
*Chlorella* photosynthesis  
Enzymologia 13: 1-56
- Kok, B. 1949 On the interrelation of respiration and photosynthesis  
in green plants  
Biochim. Biophys. Acta 3: 625-31
- Kok, B. 1951 Photo-induced interactions in metabolism of green  
plant cells  
Symp. Soc. exp. Biol. 5: 211-21
- Kok, B. 1960 Efficiency of photosynthesis  
p. 566-633 in: Handbuch der Pflanzenphysiologie.  
Band V/1. Springer Verlag
- Kok, B., W. Gott 1960 Activation spectra of 700 m $\mu$  absorption change in  
photosynthesis  
Plant Physiol. 35: 802-8

- Kok, B., G. Hoch 1961 Spectral changes in photosynthesis p. 397-416 in: Light and Life, ed. W.D. McElroy und B. Glass. The Johns Hopkins Press. Baltimore
- Kowallik, W. 1962 Über die Wirkung des blauen und roten Spektralbereichs auf die Zusammensetzung und Zellteilung synchronisierter Chlorellen Planta 58: 337-65
- Litvin, F.F., Che-I-tan 1966 Issledovanie spektrov dejstvija fotosintesa i efekta Emerona u vysshich rastenij Doklady Akad. Nauk SSSR 167: 5, 1187
- Lumry, R., J.D. Spikes, H. Eyring 1954 Photosynthesis p. 271-340 in: Annual review of plant physiology. Ed. D.I. Amon. Annual Reviews Inc. Palo Alto, California
- MacLachlan, G.A., H.K. Porter 1959 Replacement of oxidation by light as the energy source for glucose metabolism in tobacco leaf. Proc. Roy. Soc. 150: 460-73
- Magee, J.L., T.W. DeWitt, E.C. Smith, F. Daniels 1939 A photocalorimeter. The quantum efficiency of photosynthesis in algae J. Amer. Chem. Soc. 61: 3529-33
- Manning, W.M., J.F. Stauffer, B.M. Duggar, F. Daniels 1938 Quantum efficiency of photosynthesis in Chlorella J. Amer. Chem. Soc. 60: 266-74
- McLeod, G.C., C.S. French 1960 The function of various plant pigments in photosynthesis p. 336-39 in: Carnegie Institution of Washington Yearbook No. 59, 1960
- Moore, W.E., B.M. Duggar 1949 Quantum efficiency of photosynthesis in Chlorella p. 239-50 in: Photosynthesis in plants, ed. J. Franck and W.E. Loomis. Ames: Iowa State Coll. Press
- Myers, J., C.S. French 1960 Evidences from action spectra for a specific participation of chlorophyll b in photosynthesis J. Gen. Physiol. 43: 723-36
- Myers, J. 1963 Enhancement p. 301-17 in: Photosynthetic mechanisms of green plants. NAS - NRC Publ. 1145, Washington D.C.
- Myers, J., J. Graham 1963 Enhancement in Chlorella Plant Physiol. 39: 105-16
- Noddack, W., C. Kopp 1940 Untersuchungen über die Assimilation der Kohlensäure durch die grünen Pflanzen Z. physik. Chem. A 187: 79-102
- Ogata, E., T. Matsui 1965 Photosynthesis in several marine plants of Japan in relation to carbon dioxide supply, light and inhibitors. Jap. J. Bot. 19/1: 83-98

- Petering, H.G., B.M.Duggar, F.Daniels 1939
- Rabinowitch, E. 1956
- Rieke, F.F. 1939
- Rieke, F.F. 1949
- Rosenberg, J.L. 1954
- Rosenberg, J.L. 1957
- Rosenstock, G., A.Ried 1960
- Rumberg, B., P.Schmidt-Mende, J.Weikard, H.T.Witt 1963
- Ryther, J.H. 1956
- Sauer, K., J. Biggins 1965
- Schwartz, M. 1967
- Simon, H., H. Daniel, J.F.Klebe 1959
- Steemann Nielsen, E. 1953
- Steemann Nielsen, E. 1955 a
- Quantum efficiency of photosynthesis in *Chlorella*  
J. Amer.chem.Soc. 61: 3525-29
- p. 1949 in: Photosynthesis and related processes.  
Vol. II/2. Interscience Publishers, Inc., N.Y.
- On the quantum efficiency of photosynthesis  
J. chem. Phys. 7: 238-44
- Quantum efficiencies for photosynthesis and photo-  
reduction in green plants  
p. 251-72 in: Photosynthesis in plants, ed. J.Franck  
und W.E. Loomis. Ames: Iowa State Coll. Press
- Use of a glass electrode for measuring rapid changes  
in photosynthetic rates  
J. Gen.Physiol. 37: 753-74
- On the measurement of carbon dioxide uptake with  
a glass electrode  
J. Gen. Physiol. 40: 827
- Einfluß sichtbarer Strahlung auf die Atmung chlorophyll-  
haltiger Objekte  
p. 291-325 in: Handbuch der Pflanzenphysiologie.  
Band XII/2. Springer Verlag
- Correlation between absorption changes and electron  
transport in photosynthesis  
p. 18-34 in: Photosynthetic mechanisms in green  
plants. NAS - NRC Publ. 1145, Washington, D.C.
- Interrelation between photosynthesis and respi-  
ration in the marine flagellate *Dunaliella euchlora*  
Nature 178: 861-3
- Biochim. Biophys. Acta 102: 55
- Wavelength-dependent quantum yield of ATP  
synthesis and NADP reduction in normal and di-  
chlorodimethylphenylurea-poisoned chloroplasts.  
Biochim. Biophys. Acta 131: 559-70
- Die Messung von  $^{14}\text{C}$  und  $^3\text{H}$  in der Gasphase  
Angew. Chemie 71. Jahrg./Nr. 9: 303-08
- Carbon dioxide concentration, respiration during  
photosynthesis, and maximum quantum yield of  
photosynthesis  
Physiol. Plantarum (Cph.) 6: 316-32
- Carbon dioxide as carbon source and narcotic in  
photosynthesis and growth of *Chlorella pyrenoidosa*  
Physiol. Plantarum (Cph.) 8: 317-35

- Steemann Nielsen, E. 1955 b The interaction of photosynthesis and respiration and its importance for the determination of  $^{14}\text{C}$ -discrimination in photosynthesis  
Physiol. Plantarum (Cph.) 8: 945-53
- Steemann Nielsen, E., P. K. Jensen 1958 Concentration of carbon dioxide and rate of photosynthesis in *Chlorella pyrenoidosa*  
Physiol. Plantarum (Cph.) 11: 170-80
- Steemann Nielsen, E., M. Willemoes 1966 The influence of  $\text{CO}_2$  concentration and pH on two *Chlorella* species grown in continuous light  
Physiol. Plantarum (Cph.) 19: 279-93
- Syrett, P. J. 1966 The kinetics of isocitrate lyase formation in *Chlorella*: evidence for the promotion of enzyme synthesis by photophosphorylation  
J. Exp. Bot. 17: 641-54
- Tagawa, K., H. Y. Tsujimoto, D. I. Aron 1963 Separation by monochromatic light of photosynthetic phosphorylation from oxygen evolution  
Proc. Natl. Acad. Sci. 50 (3): 544-49
- Tanada, T. 1951 The photosynthetic efficiency of carotenoid pigments in *Navicula minima*  
Amer. J. Bot. 38: 276-83
- Tanner, W., L. Dächsel, O. Kandler 1965 Effects of DCMU and Antimycin A on Photoassimilation of Glucose in *Chlorella*  
Plant Physiol. 40: 1151-56
- Tonnelat, J. 1946 Etude et construction d'un microcalorimètre. Application au rendement de la photosynthèse  
Ann. Physiques 20: 601-36
- Veen, R. van der 1949 Induction phenomena in photosynthesis. I.  
Physiol. Plantarum (Cph.) 2: 217-34
- Veen, R. van der 1950 Induction Phenomena in photosynthesis III.  
Physiol. Plant. (Cph.) 3: 247-57
- Warburg, O. 1919 Über die Geschwindigkeit der photochemischen Kohlensäurezersetzung in lebenden Zellen.  
Biochem. Z. 100: 230-70
- Warburg, O., E. Negelein 1922 Über den Energieumsatz bei der Kohlensäureassimilation  
Z. physik. Chem. 102: 235-266
- Warburg, O., E. Negelein 1923 Über den Einfluß der Wellenlänge auf den Energieumsatz bei der Kohlensäureassimilation  
Z. physik. Chem. 103: 191-218
- Warburg, O., D. Burk 1950 The maximum efficiency in photosynthesis  
Arch. Biochem. 25: 410-43



- Warburg, O. 1951  
Ein-Quanten-Mechanismus der Photosynthese  
Z. Elektrochem. u. angew. physik. Chemie.  
55: 447-52
- Warburg, O., H. Geleick  
K. Bries 1951  
Weitere Steigerung des Energiegewinns im Kreis-  
prozeß der Photosynthese  
Z. Naturforsch. 6 b: 285-92
- Warburg, O., G. Krippahl,  
W. Buchholz, W. Schröder 1953  
Weiterentwicklung der Methoden zur Messung der  
Photosynthese  
Z. Naturforsch. 8 b: 675-86
- Warburg, O., G. Krippahl,  
W. Schröder 1954  
Katalytische Wirkung des blaugrünen Lichts auf den  
Energieumsatz bei der Photosynthese  
Z. Naturforsch. 9 b: 667-75
- Warburg, O., B. Krippahl,  
W. Schröder 1955  
Wirkungsspektrum eines Photosynthesefements.  
Z. Naturforsch. 10b: 631-39
- Warburg, O., G. Krippahl,  
H. W. Gattung 1960  
1-Gefäßmethode zur Messung des Quantenbedarfs der  
Photosynthese  
Z. Naturforsch. 15 b: 370
- Warburg, O., A. W. Geissler,  
S. Lorenz 1962  
Quantenausbeute der Photosynthese als Funktion des  
Kohlensäuredrucks  
p. 582 in: Weiterentwicklung der zellphysiologischen  
Methoden. Georg Thieme Verlag Stuttgart
- Warburg, O., E. Birkicht,  
R. Stevens 1967  
Quantenbedarf der Bilanz von Lichtreaktion und  
Rückreaktion bei der Photosynthese Automatisch  
geschrieben  
Biochem. Z. 346: 407-17
- Weigl, J. W., P. M. Warrington,  
M. Calvin 1951  
The relation of photosynthesis to respiration  
J. Amer. Chem. Soc. 73: 5058-63
- Whittingham, C. P. 1952  
Rate of photosynthesis and concentration of carbon  
dioxide in Chlorella  
Nature 170: 1017-18
- Witt, H. T., B. Rumberg, P. Schmidt-  
Mende, U. Siggel, B. Skerra, J. Vater,  
J. Weikard 1965  
Über die Analyse der Photosynthese mit Blitzlicht  
Angew. Chemie 77. Jahrg., Nr. 19: 821-42
- Yin, H. C., Y. K. Shen, G. M. Shen,  
S. Y. Yang, K. S. Chiu 1961  
Quantum requirement of photophosphorylation by  
isolated chloroplasts  
Scientia Sinica 10 (8): 976-84
- Yocum, C. S., L. R. Blinks 1954  
Photosynthetic efficiency of marine plants  
J. Gen. Physiol. 38: 1-17
- Yuan, E. L., R. W. Evans, F. Daniels  
1955  
Energy efficiency of photosynthesis by Chlorella  
Biochim. Biophys. Acta 17: 185-93

Herrn Professor Dr. O. Kandler möchte ich für vielfältige Unterstützung und wertvolle Anregungen beim Fortgang der Arbeit herzlich danken.

Außerdem bin ich Herrn Professor Dr. O. Warburg zu großem Dank verpflichtet für die Gewährung eines Studienaufenthaltes im Max-Planck-Institut für Zellphysiologie in Berlin-Dahlem.

## Lebenslauf

Am 25. Juli 1941 wurde ich, Eckhard Erich Loos, in Kempten/Allgäu geboren. Von 1951 bis 1960 besuchte ich das Humanistische Gymnasium in Kempten, wo ich im Juli 1960 die Reifeprüfung ablegte. Im Wintersemester 1960/61 begann ich an der Universität Tübingen mit dem Studium der Biologie. Das Sommersemester 1962 verbrachte ich an der Universität Innsbruck; seit dem Wintersemester 1962/63 studierte ich an der Universität München und arbeitete seit Herbst 1964 im Institut für Angewandte Botanik der Technischen Hochschule München an der vorliegenden Dissertation unter Leitung von Herrn Professor Dr. O. Kandler.