

### Discussion

The predominating competitive effect of PABA among the mono-aminobenzoic acids is well understood, as this configuration is most closely related to PAS. The complete absence of such an effect of the three mono-amino-monohydroxybenzoic acids is confusing, as well as the absent effect of salicylic acid. This acid should, from a theoretical point of view, have the same possibility as PABA to compete with PAS, as both configurations are represented in PAS. All these findings seem to point to an important role of PABA for the tubercle bacillus. That PABA is produced by the tubercle bacillus is shown by SJÖGREN and EKSTRAND<sup>1</sup> and POPE and SMITH<sup>2</sup>. However, PABA is in itself no growth factor for the tubercle bacillus, as seen from the above experiments. Even in concentrations as low as  $10^{-8}$  to  $10^{-12}$  mol no stimulating effect of PABA can be demonstrated. On the contrary, already at a concentration of  $10^{-4}$  mol (1.4 mg %), PABA shows 80% inhibition of the growth of the tubercle bacillus. As PABA nevertheless seems to be of importance for the tubercle bacillus, it seems enticing to assume that PABA only is one constituent of a complex compound acting as a growth factor for the bacillus. As a model for such a substance folic acid can be mentioned. Folic acid itself does not, however, act as a growth factor for the tubercle bacillus (concentrations from  $10^{-3}$  to  $10^{-12}$  mol tested). If such a complex compound is acting as a growth factor, it seems to be linked with the enzyme systems of the tubercle bacillus mainly through the PABA constituent, as PAS is able to compete with PABA. Such a hypothesis has naturally only value as a guide for continued experiments to find more or less specific growth factors for the tubercle bacillus. No such factor is known at present.

*Acknowledgment:* The author is indebted to the Swedish Association for the Prevention of Tuberculosis for economical support, to K. G. ROSDAHL, the Ferrosan Company, Malmö, for the synthesis of the monoamino-monohydroxybenzoic acids, and to Miss J. KUTTNER for technical assistances.

J. LEHMANN

Central Laboratory, Sahlgren's Hospital, Gothenburg,  
April 4, 1949.

### Zusammenfassung

1. Die Wirkung einiger Monoamino-oxybenzoësäuren, Monoxybenzoësäuren und Monoamino-monoxybenzoësäuren auf den tuberkulostatischen Effekt von Para-aminosalicylsäure (PAS) wurde untersucht.

2. Von den geprüften Substanzen übte nur Para-aminobenzoësäure (PABA) eine antagonistische Wirkung auf PAS aus. Diese deutet darauf hin, daß PABA für Tuberkelbazillen bedeutsam ist.

3. Es wird angenommen, daß PABA sich als Bestandteil eines komplexen Wuchsfaktors der Tuberkelbazillen geltend macht und daß PAS diesem Wuchsfaktor entgegenwirkt.

<sup>1</sup> B. SJÖGREN and T. EKSTRAND, *Nature* 156, 476 (1945).

<sup>2</sup> H. POPE and D. T. SMITH, *Amer. Rev. Tuberculosis* 54, 559 (1946).

## DISPUTANDA

### Zur $\text{CO}_2$ -Resttheorie im Pflanzenbau

GABRIELSEN<sup>1</sup> und Mitarbeiter<sup>2</sup> wiesen darauf hin, daß es schon früheren Untersuchern aufgefallen ist, daß in

<sup>1</sup> E. K. GABRIELSEN, *Nature* 161, 138 (1948).

<sup>2</sup> E. K. GABRIELSEN und L. SCHOU, *Exper.* 5, 116 (1949).

geschlossenen Systemen grüne Pflanzen oder Teile davon, selbst bei intensivster Belichtung, nicht fähig sind, die von ihnen ausgeatmeten Mengen von  $\text{CO}_2$  völlig hinwegzassimilieren<sup>1</sup>. Der praktisch eminent wichtige Sinn des sich unter solchen Umständen einstellenden Grenzwertes an  $\text{CO}_2$  wurde von mir 1919<sup>2</sup> und 1920 in der Abhandlung *Kohlensäure und Pflanzen* (W. Knapp, Halle) auf den Seiten 1–40 eingehend hinsichtlich allen Pflanzenwachstus und aller Nahrungsschöpfung auf Erden erörtert. Auch den Ausdruck *Schwellenwert* (Threshold Value) findet man dort bereits auf den Seiten 7 und 9. Um was es sich handelt, ergeben einige wörtliche Zitate aus meinen früheren Abhandlungen. Auf Seite 40 des Buches stellte ich zunächst gegenüber, daß im Luftmantel der Erde  $1530 \cdot 10^9$  Tonnen  $\text{CO}_2$  enthalten seien und daß der jährliche Wuchs grüner Pflanzen  $86,5 \cdot 10^9$  Tonnen  $\text{CO}_2$  verbrauche. Es könnten also in einem Jahre  $\frac{1}{18}$  der im Luftmantel der Erde vorhandenen  $\text{CO}_2$ -Mengen verschwinden, deren Gehalt also von 30 auf  $28,34/100\,000$  fallen. Dann fuhr ich wörtlich fort: «Immerhin eine Größe, die uns bereits recht verdächtig sein sollte, aber schließlich doch noch nicht sagt, daß die  $\text{CO}_2$  in der Luft mangle: denn wir haben gesehen, daß der Innendruck der Pflanzen wohl auch noch eine Verminderung um ein weiteres  $\frac{1}{18}$  auf  $26,68/100\,000$  zuläßt, wodurch schon diese disponibl  $\text{CO}_2$ -Menge auf das Doppelte des Nötigen wüchs. Außerdem hören die dauernden Quellen für  $\text{CO}_2$  auch nie auf zu strömen und neue Mengen davon in die Luft zu entsenden, wie die tierische Atmung, die Verwesungsprozesse, die Bodentätigkeit usw. Indessen, was im großen Mittel als hinreichend erscheint, und namentlich dann, wenn, wie bemerkt, die vorhandene  $\text{CO}_2$ -Menge doch nur gerade hinreichend ist, führt naturgemäß in speziellen Fällen leicht zu einem Zustande des Mangels. Also wenn die  $\text{CO}_2$  in der Atmosphäre wohl auch nicht immer im Minimum ist, so sind doch sehr leicht Fälle möglich, wo sie es wirklich ist bzw. äußerst leicht in den Stand des Minimumfaktors beim Pflanzenwuchs gerät...» Dies war der Sinn der 1917 konzipierten und 1919 veröffentlichten  $\text{CO}_2$ -Resthypothese bzw. Resttheorie: Der mittlere  $\text{CO}_2$ -Gehalt der Luft von um 0,030% ist nicht das Reservoir an  $\text{CO}_2$ , aus dem die Grünpflanzen beliebig schöpfen können, sondern der mittlere Rest oder Überbleibsel, den sie unter den mittleren herrschenden Bedingungen von Licht, Temperatur und Feuchte und sonstigem nicht mehr ausnützen können. Schon damals leitete ich ab, daß bei starker Belichtung dieser Wert evtl. auf 0,010% herabgehen könnte. Und indem ich in den folgenden 30 Jahren die Luft an den verschiedensten Orten Europas untersuchte, z. B. im Binnenlande Norddeutschlands<sup>3</sup>, am Strand der Nordsee<sup>4</sup>, im Hochgebirge um Davos und Muottas Murail<sup>5</sup>, gelangte ich schließlich dazu, im geschlossenen System – es wurden Kronen von Fliederhochstämmchen in Cellophansäcke eingeschlossen – den Restwert an Atmungs- $\text{CO}_2$  1929<sup>6</sup> mit 0,009–0,012% festzustellen, also genau identisch wie GABRIELSEN dies 1948 für Hollunderblätter fand. Indem ich einige der Sätze aus der Schlußzusammenfassung dieser Mitteilung

<sup>1</sup> A. A. IRWING, *Ann. Botany* 24, 805 (1910).

<sup>2</sup> E. REINAU, *Kohlensäure und Pflanzen*, S. 1ff. (W. Knapp, Halle 1920).

<sup>3</sup> E. H. REINAU, *Die Technik in der Landwirtschaft* 5, 186 (1921).

<sup>4</sup> E. H. REINAU, *Festschrift anlässlich des 70. Geburtstages von Jul. Stoklasa*, S. 305 (Parey, Berlin 1928).

<sup>5</sup> Gerlands Beiträge zur Geophysik 25, 178 (1930). – E. REINAU, *Praktische Kohlensäuredüngung in Gärtnerei und Landwirtschaft*, S. 23ff. und S. 59 (Springer-Verlag, Berlin 1927).

<sup>6</sup> E. H. REINAU, *Gartenwissenschaft* 3, 101 (1930).

hier wiederhole, glaube ich die Bedeutung dieser Feststellung des Schwellen- oder Restwertes der Luft- $\text{CO}_2$  am besten zu kennzeichnen:

1. Bei einem  $\text{CO}_2$ -Gehalt der Luft von 0,009–0,012 Vol. % hält tags — bei Sonne — die Assimilation der Atmung das Gleichgewicht.

2. Schon ehe dieser Restwert an  $\text{CO}_2$  in Luft erreicht wird, ist in ruhender Luft trotz sonst günstigen Bedingungen die Assimilationsleistung sehr vermindert.

3. Zum *Tagesgang des Lichtes* besteht ein *gegensinniger Gang des  $\text{CO}_2$ -Restwertes*. Dieser unterschreitet die *Schwelle* des mittleren  $\text{CO}_2$ -Gehaltes der Atmosphäre — rund 0,030 Vol. % — erst ziemlich spät morgens und überschreitet sie auch wieder früh am Abend, also bei noch beträchtlicher Helligkeit. Es ist deshalb wahrscheinlich, daß beschattete Blätter, die auf die atmosphärische  $\text{CO}_2$  angewiesen wären, bald zwecklos würden, weil die Atmung mehr verbraucht, als die Assimilation schaffen würde.

4. Der *Nachschub* von  $\text{CO}_2$  mittels der *Bodenatmung* erscheint daher lebenswichtig für beschattete — meist bodennahe — Blätter, indem er verhindert, daß in deren Nähe der  $\text{CO}_2$ -Gehalt der Umluft auf Restwerte sinkt, wo bei ihnen gegebener Belichtung die Assimilation von der Atmung überwogen würde. Es erscheint als *sinnvoller Gegenstrom*: Licht von oben,  $\text{CO}_2$  von unten — was *Anpassung der Lebensform* an Umweltbedingungen in *Pflanzengestalt* ist.

5. Wuchs ausschließlich mittels bodenbürtiger  $\text{CO}_2$  gibt größere Assimilationsleistung — am Ertrage festgestellt — als in atmosphärischer Luft- $\text{CO}_2$ . Die *Atmosphäre* bewirkt also eine *Verdünnung der bodenbürtigen  $\text{CO}_2$* , die ertragsvermindernd ist.

Ich hoffe, in Kürze diese wenigen Bemerkungen im größeren Rahmen des Themas « $\text{CO}_2$ -Düngung, Humus und Maximalerträge» nach einem Kolloquium in der Botanischen Anstalt der Universität Basel darzustellen.

E. H. REINAU

Bodenhygiene- und Bodengesundheitsdienst, Lörrach (Baden), den 1. Mai 1949.

### Summary

The expression "threshold value" in connection with assimilation and plant growth is in use since 1919 and means that low concentration of carbon dioxide in the air around green plants which fluctuates in the neighborhood of 0.030 vol. % according to the daily variations of light intensity, temperature, and moisture, with its minimum in full sunlight of 0.009–0.012 vol. %. Deductions for practical horticulture are drawn.

### Bemerkungen zur Mitteilung von E. H. Reinau: Zur $\text{CO}_2$ -Resttheorie im Pflanzenbau

In einer Mitteilung, die 1948 veröffentlicht wurde<sup>1</sup>, benutzte ich den Ausdruck «Schwellenwert» (Threshold Value) als Bezeichnung für die Konzentration von Kohlendioxyd, die gerade überschritten werden muß, um die Photosynthese in grünen Blättern hervorzurufen.

Der primäre Beweis für die Existenz eines solchen Schwellenwertes ergibt sich aus meinen Versuchen mit

Holunderblättern<sup>1,2</sup>, die in sehr  $\text{CO}_2$ -armer Luft kräftig belichtet wurden. Unter diesen Bedingungen scheiden die Blätter Atmungs- $\text{CO}_2$  aus, bis der photosynthetische Schwellenwert bei 0,0090 Vol. % erreicht ist. Weitere Versuche<sup>3</sup> haben gezeigt, daß eine  $\text{CO}_2$ -Ausscheidung durch Blätter aller Pflanzenarten stattfindet, wenn sie bei hohen Belichtungsstärken in  $\text{CO}_2$ -arme Luft gebracht werden.

Ein sekundärer Beweis ergibt sich aus der Tatsache, daß ein belichtetes Blatt, das in einem geschlossenen Raum atmosphärischer Luft eingesperrt ist, nur  $\text{CO}_2$  aufnehmen kann, bis der Schwellenwert erreicht ist<sup>1,2</sup>. Dieser Beweis wird ferner durch Resultate unterstützt, die REINAU<sup>4</sup> und MILLER und BURR<sup>5</sup> mit ganzen Pflanzen unter gleichartigen Bedingungen erzielt haben. Ein Absinken der  $\text{CO}_2$ -Konzentration auf Werte unter 0,009 Vol. % wurde auch in diesen Fällen nicht beobachtet. Es muß jedoch bemerkt werden, daß bei diesen letzten Versuchen nur ein Gleichgewicht erzielt wird, und zwar zwischen dem  $\text{CO}_2$ -Verbrauch bei der Photosynthese und der  $\text{CO}_2$ -Produktion der Stengel und stark beschatteter Blätter. Wenn der Verbrauch mit größerer Geschwindigkeit als die Produktion vor sich geht und wenn die Versuchsdauer genügend lang ist, dann wird der Gleichgewichtswert selbstverständlich mit dem Schwellenwert übereinstimmen. Wenn dies aber, wie in einigen Versuchen REINAUS, nicht der Fall ist, dann wird der Gleichgewichtswert höher als der Schwellenwert.

Um eine Verwirrung zu vermeiden, halte ich es für richtig, den Ausdruck «Schwellenwert» nur im Sinne der eingangs gegebenen Definition zu benutzen. Jedenfalls sollte man davon absiehen, die Bezeichnung «Schwellenwert» für das Gleichgewicht zwischen  $\text{CO}_2$ -Verbrauch und  $\text{CO}_2$ -Produktion im Freien zu verwenden, wie das REINAU tut.

E. K. GABRIELSEN

Pflanzenphysiologisches Laboratorium, Königl. Tierärztliche und Landwirtschaftliche Hochschule, Kopenhagen, den 2. Mai 1949.

### Summary

In a brief communication to "Nature"<sup>1</sup> I have introduced the term "Threshold Value" to design the lowest carbon dioxide concentration in the atmosphere at which photosynthesis of green leaves can take place. The final proof for the existence of this threshold is found in my experiments with leaves exposed to high light intensities in air poor in carbon dioxide<sup>1,2</sup>. These experiments show that respiratory carbon dioxide is expired until the threshold value for photosynthesis is reached at 0.0090 vol. %. To avoid confusion it is considered best to use the term "Threshold Value" only in the sense stated above. REINAU's use of the term to designate equilibria between consumption and production of carbon dioxide, found in the open air, seems to be without any adequate basis.

<sup>1</sup> E. K. GABRIELSEN, *Nature* 161, 138 (1948).

<sup>2</sup> E. K. GABRIELSEN, *Nordisk Förening Fysiol. Bot.* (Lund 1947).

<sup>3</sup> E. K. GABRIELSEN, *Nature* 163, 359 (1949). — E. K. GABRIELSEN und L. SCHOU, *Exper.* 5, 116 (1949).

<sup>4</sup> E. H. REINAU, *Gartenbauwissenschaft* 3, 101 (1930).

<sup>5</sup> E. S. MILLER und G. O. BURR, *Plant Physiol.* 10, 73 (1935).

<sup>1</sup> E. K. GABRIELSEN, *Nature* 161, 138 (1948)