

Zeitschrift: Verhandlungen der Schweizerischen Naturforschenden Gesellschaft.
Wissenschaftlicher und administrativer Teil = Actes de la Société
Helvétique des Sciences Naturelles. Partie scientifique et administrative
= Atti della Società Elvetica di Scienze Naturali

Herausgeber: Schweizerische Naturforschende Gesellschaft

Band: 152 (1972)

Vereinsnachrichten: Sektion für Botanik

Autor: [s.n.]

Nutzungsbedingungen

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

Conditions d'utilisation

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

Terms of use

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

Download PDF: 11.01.2026

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

3. Sektion für Botanik

Schweizerische Botanische Gesellschaft
Société Botanique Suisse

Präsident: Prof. Dr. H. WANNER, Institut für allgemeine Botanik,
Künstlergasse 16, 8000 Zürich

Sekretär: Prof. Dr. H. R. HOHL, Cytologische Abteilung,
Institut für allgemeine Botanik, Birchstrasse 95, 8050 Zürich

Samstag, 14. Oktober

Sektion I: Systematik, Pflanzengeographie, Ökologie

1. P. K. ENDRESS (Zürich): *Aspekte der Karpellontogenese*

Man weiss erstaunlich wenig über den Entwicklungsgang von Karpellen, selbst rein deskriptiv und im lichtmikroskopischen Bereich. Das gilt zwar auch für andere Blattorgane (vgl. HAGEMANN, 1970). Aber Karpelle wurden besonders oft untersucht, z. B. in der Auseinandersetzung um die früher ziemlich umstrittene «Phyllosporie» oder «Stachyosporie». Manche Autoren haben dabei bestimmte Entwicklungsstadien herausgegriffen, z. B. auf der Suche nach «Randinitialen» oder nach Zellteilungen bei der Initiation von Samenanlagen. Diese Beschränkung gilt aus praktischen Gründen noch mehr für hauptsächlich experimentell ausgerichtete Untersuchungen oder für solche über die Ultrastruktur von Organen.

Meine eigenen Untersuchungen (ENDRESS, 1972) galten in erster Linie speziellen morphologischen und systematischen Problemen bei den Laurales (hauptsächlich Lauraceen und Monimiaceen s.l.). Dabei ergaben sich aber auch Aspekte, die ganz allgemein für die Frage nach der ontogenetischen Entwicklung von Karpellen von Interesse sind. Die Lauraceen und Monimiaceen s.l. sind für diese allgemeine Frage besonders geeignet, weil erstens die Karpelle frei voneinander sind oder nur in Einzahl vorkommen und zweitens die einzige Samenanlage genau median steht: Ihr Entstehungsort ist damit schon bestimmbar, noch bevor ihre Anlage überhaupt sichtbar wird. Mediane Karpellängsschnitte sind zugleich mediane Ovularlängsschnitte.

Ich wähle zwei Beispiele aus:

I. *Cinnamomum camphora* (L.) Presl (Lauraceae) (Abb. 1)

1. Nach der Anlage des Androeceums erhebt sich aus dem Blütenvegetationspunkt ein radiärsymmetrischer, halbkugeliger Höcker.
2. Daraus formt sich ein schief schüsselförmiges Gebilde aus einem basalen Querwulst und zwei daran seitlich anschliessenden, nach oben ziehenden und sich dort verbindenden Längswülsten.

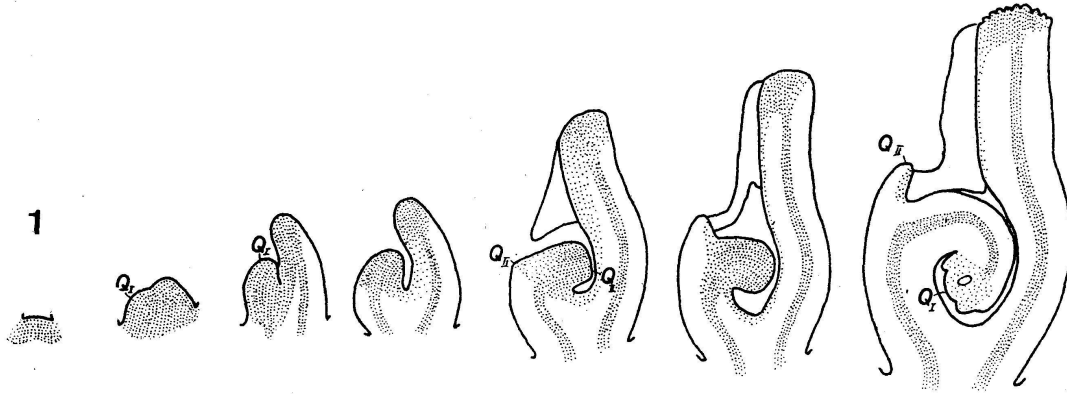


Abbildung 1

Cinnamomum camphora. Mediane Karpelllängsschnitte

3. Die von Anfang an stärker erhabene Randhälfte wächst weiter stärker in die Höhe als die untere Randhälfte. Dabei biegen sich die Randwülste einwärts. Aus diesem Teil entsteht schliesslich der Griffel mit der Narbe.
4. Aus der tiefsten Stelle des Randwulstsystems beginnt sich median als separater Organteil die Samenanlage herauszudifferenzieren, nun schon etwas von den Randwülsten eingeschlossen.
5. Hinter der Samenanlage, an der Karpellaussenfläche, bildet sich ein zweiter Randwulst, zuerst sichtbar in Querrichtung, dann aber auch längs nach aufwärts mit dem ersten Randwulstsystem in Verbindung tretend.

Ich bezeichne diese Wülste als *primäre* und *sekundäre Randwülste*, die (ventral-)medianen Wulstgipfel entsprechend als *primäre* und *sekundäre Querzone* (Q_I und Q_{II} auf Abb. 1 und 2). Durch die Ausbildung dieses sekundären Randwulstsystems sinkt die aus dem primären Rand entstandene Samenanlage gewissermassen immer tiefer in die Ovarhöhle hinein (Abb. 3).

II. *Siparuna nicaraguensis* Hemsl. (Monimiaceae s.l.) (Abb. 2)

Die Entwicklung verläuft prinzipiell gleich, von Proportionsunterschieden abgesehen: Die Karpellanlage wird noch vor der ersten Gliederung etwas stiftförmig; der primäre Querwulst erscheint dann ganz basal; und die Längswülste treten oben nicht miteinander in Verbindung, sondern verlieren sich allmählich.

Ich möchte an diesem Beispiel auf zytologische Änderungen hinweisen. Bei der frühen Ontogenese eines einfachen Laubblattes bleibt (in Querschnitten betrachtet) das Vollmeristem der Randpartie (Urmeristem) in seiner Ausdehnung \pm unverändert, während die dahinterliegenden Partien vorerst sukzessive halbmeristematisch werden (vgl. HAGE-

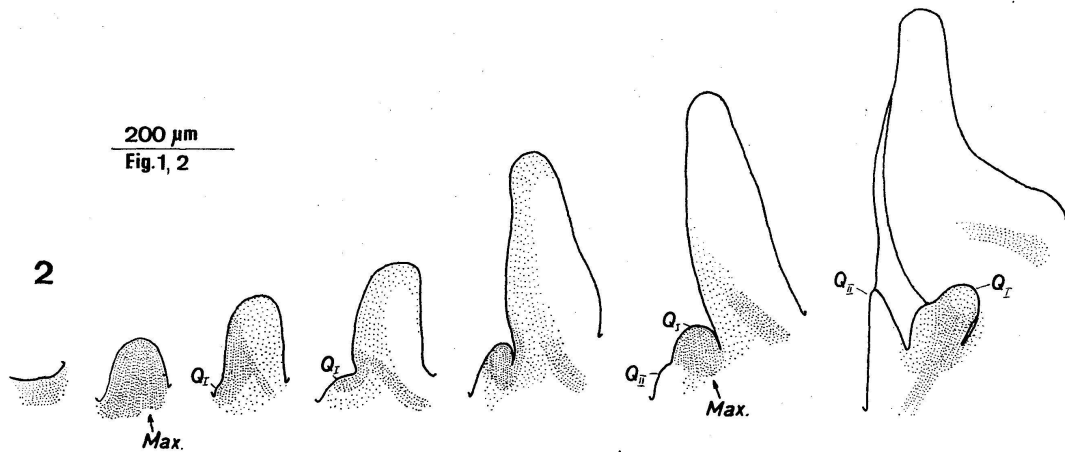


Abbildung 2

Siparuna nicaraguensis. Mediane Karpellängsschnitte
 Dichte Punktierung: Vollmeristem und Prokambium
 Ohne Punktierung: Halbmeristem oder stärker differenziertes Gewebe
 Q_I : Primäre Querzone
 Q_{II} : Sekundäre Querzone
 Max.: Phase der maximalen oder annähernd maximalen Ausdehnung des Vollmeristems
 in den betreffenden Organteilen

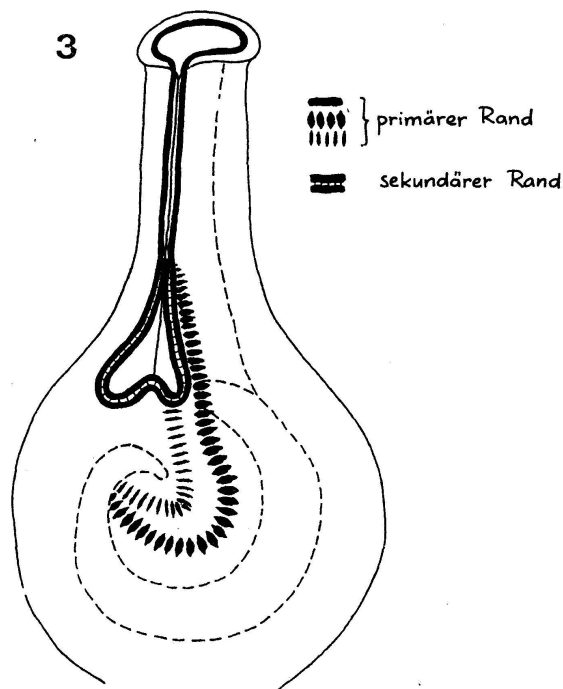


Abbildung 3

Lauraceen-Karpell, schematisch schräg von vorn gesehen
 Unterbrochene Linien: Organgrenzen und ungefährer Verlauf des primären Randes
 im Karpellinnern. Die Zone des primären Randverlaufs ist in diesem Entwicklungs-
 stadium nicht mehr exakt rekonstruierbar wegen nachträglicher Formänderungen

MANN, 1970). Bei einem Karpell jedoch ändert sich die Ausdehnung des Vollmeristems im Lauf der Ontogenese \pm rhythmisch. Schematisch lässt sich folgende Regelmässigkeit angeben: Bei der ersten Differenzierungsphase einer Karpellpartie entstehen zwei Teile, ein vollmeristematisch bleibender und ein halbmeristematischer; der vollmeristematische vergrössert sich wieder, bis abermalige Differenzierung einsetzt (Tabelle I).

Tabelle I

Vollmeristematisch (Anlagen «hochorganisierter» Teile)	Halbmeristematisch (Anlagen weniger «hochorganisierter» Teile, meist mit Hüllfunktion)
Blütenvegetationspunkt vor der Karpellanlage	
Karpellanlage	Zwischen den Karpellen hoch- wachsender Zwischenraum (nur <i>Siparuna</i>)
Primäre Querwulstanlage (und primäre Längswulstanlagen)	Karpelldorsalseite und -flanken
Ovularanlage	Sekundärer Querwulst (und sekundäre Längswülste)
Nucellusanlage	Integument

In gewissem Sinn lässt sich dabei ein Vergleich ziehen mit einem vegetativen Sprossvegetationspunkt, wo sich rhythmisch Maximal- und Minimalphasen erkennen lassen, je nach Entwicklungsstadium innerhalb eines Plastochrons.

Folgende grundsätzliche Feststellungen ergeben sich daraus:

1. Die Samenanlage entsteht in den untersuchten Fällen eindeutig aus dem primären Randwulst. Erst sekundär wird sie scheinbar submarginal oder laminal. Dieser Befund spricht nicht für die phylogenetische Vorstellung, wie sie z.B. BAILEY und SWAMY (1951) oder TAKHTAJAN (1969) für Ranales und allgemein für primitive Angiospermen vertreten. Anzeichen primär marginaler Stellung wurden auch schon bei anderen Ranales beobachtet (GUÉDÈS, 1965; ROHWEDER, 1967, 1968; PADMANABHAN, 1967; ENDRESS, 1969).
2. Während der Karpellontogenese zeigt sich eine rhythmische Zu- und Abnahme des Vollmeristems (deutlicher bei *Siparuna* als bei *Cinnamomum*). Der jeweils vollmeristematische Teil stellt den sich weiterentwickelnden, «hochorganisierten» Karpellteil dar; die nur mehr halbmeristematische Fraktion dagegen differenziert sich nur wenig weiter und fungiert gewöhnlich als Hülle für die vollmeristematische Fraktion.

Diese Beobachtungen können als Grundlage dienen für detailliertere Studien über die Entwicklungsweise solcher Organe, z. B. auch elektronenmikroskopische oder entwicklungsphysiologische.

LITERATUR

- BAILEY, I. W./SWAMY, B. G. L.: Amer.J.Bot. 38: 373–379 (1951).
ENDRESS, P. K.: Ber.schweiz.bot.Ges. 79: 229–278 (1969).
ENDRESS, P. K.: Bot.Jahrb.Syst. 92: 331–428 (1972).
GUÉDÈS, M.: Bull.Soc.bot.France 112: 54–68 (1965).
HAGEMANN, W.: Bot.Jahrb.Syst. 90: 297–413 (1970).
PADMANABHAN, D.: Proc.ind.Acad.Sci., Sect. B, 66, 3: 75–82 (1967).
ROHWEDER, O.: Ber.schweiz.bot.Ges. 77: 376–432 (1967).
ROHWEDER, O.: Ber.deutsch.bot.Ges. 80: 625–626 (1968).
TAKHTAJAN, A.: Flowering plants. Origin and dispersal. Edinburgh 1969.

2. K. URBANSKA-WORYTKIEWICZ und E. LANDOLT (Zürich): *Remarques sur l'aneuploïdie chez Cardamine pratensis L., s.l.*

3. M. TISSOT (Ostermundigen): *Contribution à l'étude cytotaxonomique du genre Onosma*

4. M.-M. DUCKERT (Neuchâtel): *Hierochloe odorata dans le gura*

5. F. SCHWEINGRUBER (Birmensdorf): *Soziologische Untersuchungen in subalpinen Zwergstrauchgesellschaften der Schweiz*

6. RUTH MARIA LEUSCHNER (Basel): *Luftpollen-Untersuchungen in der Schweiz – Methoden und Ergebnisse: Eine kurze Übersicht*

Wenn ich hier über Luftpollen-Untersuchungen in der Schweiz vortragen möchte, ist es vielleicht gut, am Anfang eine Definition zu geben. Wie bekannt – und wie das heute bei der Bekämpfung der Luftverschmutzung besonders aktuell geworden ist –, enthält die Luft auch im Normalfall viele unbelebte und belebte Schwebeteilchen. Die Überprüfung solcher mikroskopischer Schwebeteilchen ist heute ein weltweites Tätigkeitsfeld der Aerobiologie. Ein Spezialgebiet der Aerobiologie ist die Registrierung der in der Luft schwebenden Blütenstaubkörner. Nur in Ausnahmefällen sind über blühenden Nadelwäldern die Pollenwolken zu sehen oder nach Niederschlägen der sogenannte Schwefelregen auf Wasseroberflächen. Leider gibt es die bekannte menschliche Reaktion, das Heufieber, das

indirekt darauf hinweist, dass in Blühzeiten mancher anemophiler Pflanzen beträchtliche Mengen der betreffenden Pollenkörner vorhanden sind.

Nur mit besonderen Verfahren ist qualitativ und quantitativ feststellbar, was eigentlich in unserer Luft an Pollen und Pilzsporen schwebt. Vor allem von den letzteren ist es erheblich mehr, als man gewöhnlich annimmt.

Lassen Sie mich nun einen nach Methoden und chronologisch geordneten Überblick geben über bisherige und geplante Luftpollenuntersuchungen in der Schweiz.

Aus Gründen der Gerechtigkeit mag hier eine heute praktisch vergessene Arbeit aus der Schweiz von H. BODMER (jetzt Frau SCHOCH-BODMER) aus den Jahren 1921/22 erwähnt werden, die wohl als erste hier über den Windpollen gearbeitet hat.

Mit verhältnismässig einfacher Methode, d.h. nur mit der Sedimentation der Pollenkörner auf Moos, auf Bodenoberflächen und schliesslich auf Gletschern haben früher MÜLLER (1937), ferner LÜDI (1947), weiterhin WELTEN (1949) und später auch ZOLLER (1958 und 1962) gearbeitet. Hier kam es darauf an, die gewissermassen rezenten Pollenspektren mit den fossilen Pollen aus Bohrkernen zu vergleichen. Indessen können mit einer reinen Sedimentationsmethode – wie ich das gleich noch erläutern werde – nur gewisse Anhaltspunkte gewonnen werden.

Erwähnt seien in diesem Zusammenhang auch die originellen Befunde von VARESCHI aus den dreissiger und vierziger Jahren. Er hat Rezentpollen auf Gletschern sowie Pollen aus Gletschereis verglichen und auch Studien über die Bewegung der Gletscher mit diesen Teilchen vornehmen können. (Jetzt werden ja von einer Forschergruppe der Abteilung nukleare Geophysik der Universität Bern radioaktive Datierungsmethoden u.a. an Pollenkörnern aus Eis des Unteraargletschers durchgeführt.)

Beziehungen von allergischen Erscheinungen mit Luftpollen haben wohl als erste in unserem Land LÜDI und VARESCHI (1936) in Davos untersucht, und zwar mit einem einfachen – aber vor allem quantitativ nicht zuverlässigen – Sedimentationsverfahren: in Glasschalen mit Glycerin. Es kam hier nur darauf an, über das Vorkommen heufiebererregender Pollen einen Anhaltspunkt zu gewinnen. (Übrigens hat in neuester Zeit auch V. MARKGRAF im Berner Oberland mit einem ähnlichen Sedimentationsgefäss nach TAUBER gearbeitet. Hier kam es auf den Vergleich mit pollenanalytischen Daten an.)

Das Sedimentationsverfahren, wie es in den USA als Standardmethode nach DURHAM schon seit 1946 angewendet wird, hat VARONIER 1969 für Luftpollen und -sporen gebraucht. Das gab in Genf gewisse Anhaltspunkte über die zeitliche Folge des Auftretens der verschiedenen Pollen und Schimmelpilzsporen.

Es sollen jetzt die Fehlerquellen der Sedimentationsverfahren – unrichtig als gravimetrische Methoden bezeichnet – kurz erörtert werden. Das Absinken der Pollen und Sporen auf die Klebeschicht ist von mancherlei schwer übersehbaren Umständen abhängig. Man hat wohl versucht, die Menge der Blütenstaubkörner, die sich nach einer bestimmten Zeit auf einem ausgelegten Objektträger sedimentiert hat, mit einem bestimmten

Luftvolumen in Verbindung zu bringen. Aber das ist nur approximativ möglich, wie sogar DURHAM, der den bekannten Apparat entwickelt hat, zugeben musste. Ungünstige Luftströmungen werden die Pollenkörner an der Klebeschicht einfach vorbeiführen. Sehr kleine Körner – wie z.B. diejenigen von *Urtica* – werden korrekt quantitativ überhaupt nicht erfasst werden können, wie das auch SOLOMON und CATHEY (1970) betont haben. Das ist um so wichtiger, als gerade *Urtica*-Pollen allergische Erscheinungen auslösen können.

Eine andere Lösung wurde bei dem Windfahnengerät getroffen, das in Deutschland entwickelt worden war und hier in einer Untersuchung angewendet wurde. Vor allem forstbotanische Gesichtspunkte waren für LEIBUNDGUT und MARCET (1953) bestimmend, die Luftpollen mit einem Aufprallverfahren auf einem mit einer Klebeschicht versehenen Objektträger analysiert haben. Dieser Objektträger war an einer Art von Windfahne angebracht. Es sollte in einem Waldgebiet am Üetliberg festgestellt werden, in welcher Richtung und wie weit Pollen transportiert wurden.

Es wäre aber wichtig, die Anzahl der Partikel in einem bestimmten Luftvolumen erfassen zu können.

Unter diesen Umständen wird man einwandfreie Daten nur mit Hilfe eines volumetrischen Verfahrens erhalten können, d.h., die Zahl und die Arten der Pollenkörner müssen in einem bestimmten Luftvolumen ermittelt werden. Zu den modernen Apparattypen dieser Art gehört die HIRST-Pollenfalle mit täglich gewechseltem Objektträger und schliesslich die BURKARD-Pollenfalle mit einem Klebeband, das laufend Beobachtungen über eine ganze Woche gestattet. Auf Einzelheiten hierzu komme ich noch zurück.

Einer volumetrischen Bestimmung stehen die Apparate im Typ Roto-slide, Rotorod und Rotobar nahe. Mit einem vereinfachten Gerät dieses Typus, das jetzt in Basel konstruiert wurde, beginnen dort demnächst einige Spezialuntersuchungen. Die Kante des Objektträgers durchpflügt gewissermassen in einer festgelegten Zeit ein bestimmtes Luftvolumen.

Mit einer HIRST-Pollenfalle hat CORBAZ in Nyon (und auch am Jungfrauoch) den täglichen Anfall an Pilzsporen bestimmt. Auf den mit einer Haftschrift versehenen Objektträger prallt bei diesem Gerät durch einen Ansaugschlitz ein genau bemessenes Luftvolumen. Der Objektträger wird innerhalb von 24 Stunden langsam an dem Ansaugschlitz vorbeigezogen.

Allergologische Gesichtspunkte waren für DAVIES, der mit der HIRST-Pollenfalle in Davos und London arbeiten liess, bestimmend. Ihn hatte die zeitliche Verschiebung in klimatisch so verschiedenartigen Orten beim Auftreten von Graspollen und einer Reihe von Pilzsporen interessiert.

Es kam nun darauf an – um zu meinen eigenen Untersuchungen zu kommen –, einmal mit der modernen BURKARD-Pollenfalle an einem bestimmten Ort laufend und über die ganze Vegetationsperiode die Pollenkörner qualitativ und quantitativ in einem bestimmten Luftvolumen zu definieren. Ausserdem sollte nach einem Zusammenhang zwischen Pollinosisfällen einerseits und der Menge und Art der Pollen andererseits gesucht werden. Das Prinzip dieser Apparatur sei hier erläutert. Mit

Hilfe einer ständig laufenden Pumpe werden durch einen engen Schlitz in das Gerät 10 l Luft pro Minute angesaugt. Der Luftstrom prallt auf ein mit Vaseline beschichtetes Kunststoffband, das sich auf einer von einem Uhrwerk bewegten Trommel befindet. Diese armierte Trommel wird langsam am Ansaugschlitz vorbeigezogen. In 24 Stunden werden 48 mm «bestäubt».

Mit einem bestimmten Verfahren werden die Präparate mikroskopisch ausgewertet: Man kann dann sagen, wieviel Pollenkörner einer bestimmten Gattung sich durchschnittlich in 24 Stunden in 1 m³ Luft befunden haben.

Während der Vegetationsperioden von 1969 und von 1970 wurde diese Untersuchung in Basel durchgeführt. 1969 wurde überdies ein Vergleich mit den Pollinosisfällen der Allergieklinik des Basler Bürgerspitals vorgenommen. Besonders zur Zeit der Grasblüte sieht man ein deutliches Parallellaufen der Erkrankungen mit dem Vorkommen des Blütenstaubs. Botanisch ist es aber auch wichtig, festzustellen, wie stark der Zeitpunkt des hauptsächlich Blühens sowie die Menge des produzierten Blütenstaubs allein in zwei aufeinanderfolgenden Jahren variieren. Deshalb ist es empfehlenswert, solche Untersuchungen über mehrere Jahre und auch an ganz verschiedenen Orten durchzuführen.

LITERATUR

- BODMER, HELEN: Über den Windpollen. *Natur und Technik* 3: 294–298 (1921/22).
- CORBAZ, R.: Etudes des spores fongiques captées dans l'air. I. Dans un champ de blé. *Phytopathol.Z.* 66: 69–79 (1969).
- DAVIES, R.R.: Climate and topography in relation to aero-allergens at Davos and London. *Acta allergol.* 24: 396–409 (1969).
- DURHAM, O.C., et al.: Preliminary report of the National Pollen Survey Committee of the American Academy of Allergy on proposed Standardization of Pollen Counting Techniques. *J.Allergy* 17: 178–180 (1946).
- DURHAM, O.C.: siehe ferner ROTH, A./DURHAM, O.C.
- LEIBUNDGUT, H./MARCET, E.: Pollenspektren und Baumartenmischung. Beobachtungen über den Pollenniederschlag auf dem Üetliberg bei Zürich im Jahre 1950. *Schweiz.Z.Forstwes.* 104: 594–611 (1953).
- LEUSCHNER, RUTH MARIA: Luftpollenbestimmung in Basel während der Jahre 1969 und 1970. Dissertation der Philosophisch-Naturwissenschaftlichen Fakultät der Universität Basel. Wird im Druck erscheinen.
- LEUSCHNER, RUTH MARIA: Gibt es einen messbaren Pollenallergengehalt der Luft ohne nachweisbaren Pollenflug? *Schriftenreihe der Allergopharma GmbH* 2: 35–46 (1972).
- LÜDI, W.: Der Pollengehalt von Oberflächenproben am Katzensee bei Zürich. *Ber. Geobot.Forsch.-Inst.Rübel, Zürich, für* 1946: 82–92 (1947).
- LÜDI, W./VARESCHI, V.: Die Verbreitung, das Blühen und der Pollenniederschlag der Heufieberpflanzen im Hochtale von Davos. *Ber.Geobot.Forsch.-Inst.Rübel, Zürich, für* 1935: 47–111 (1936).
- MARKGRAF, V.: mir zugegangene Information; noch nicht publiziert.
- MÜLLER, P.: Das Hochmoor von Etzelwil. *Ber.Geobot.Forsch.-Inst.Rübel, Zürich, für* 1936: 85–106 (1937).

- ROTH, A./DURHAM, O.C.: Pollen and mold survey in Hawaii, July 1963 to June 1964. *J.Allergy* 36: 186–189 (1965).
- SOLOMON, W.R./CATHEY, J.: Pollen of the nettles: A potential determinant of intractability in ragweed pollenosis. *Amer.Acad.Allergy. J.Allergy* 45: 99–100 (1970).
- VARESCHI, V.: Pollenanalysen aus Gletschereis. *Ber.Geobot.Forsch.-Inst.Rübel, Zürich, für 1934*: 81–99 (1935).
- VARESCHI, V.: Die pollenanalytische Untersuchung der Gletscherbewegung. *Veröff. Geobot.Forsch.-Inst.Rübel, Zürich, 19*: 11–144 (1942).
- WELTEN, M.: Beobachtungen über den rezenten Pollenniederschlag in alpiner Vegetation. *Ber.Geobot.Forsch.-Inst.Rübel, Zürich, für 1949*: 48–57 (1950).
- ZOLLER, H.: Pollenanalytische Untersuchungen im unteren Misox mit den ersten Radiocarbon-Datierungen in der Südschweiz. *Verh.d.4.internat.Tagung der Quartärbotaniker. Veröff.Geobot.Forsch.-Inst.Rübel, Zürich, 166–167* (1958).
- ZOLLER, H.: Pollenanalytische Untersuchungen zur Vegetationsentwicklung tiefelegener Weissstannenwälder im Schweizerischen Mittelland. *Veröff.Geobot.Forsch.-Inst. Rübel, Zürich 37 (Festschrift Firbas)*: 346–358 (1962).

7. N. ZEYBEK, T. KESERCIOĞLU und H.H. MERT (Ege-Universität zu Bornova, Izmir, Türkei): *Die Chromosomenzahlen von Salicornia-Arten aus Anatolien*

1. Einleitung

Unter den Halophyten spielt die zur Familie der *Chenopodiaceae* gehörende *Salicornia* (der Queller) in Ländern Nordwesteuropas, besonders an der deutschen Nordseeküste, und hier an der Westküste des Bundeslandes Schleswig-Holstein, eine grosse Rolle als «Pionierpflanze» bei der Landgewinnung. Im Zweiten Weltkrieg ist die Pflanze auch als Gemüse in der menschlichen Ernährung genutzt worden. In Westanatolien, und hier besonders im Izmirer Gebiet, werden die jungen Quellersprosse – in Wasser abgekocht – als Salat gegessen. Darüber hinaus bilden die vegetativen Teile zusammen mit den Samen für gewisse Tierarten und besonders etliche Vogelarten eine beachtliche Mastweide.

Salicornia tritt an allen Meeresgestaden der Türkei – Schwarzmeer, Marmarameer, Ägäis und Mittelmeer – und in Inneranatolien auf Salzböden, besonders im Raume des Grossen Salzsees, des Tuz Gölü bei Koçhisar, in ausgedehnten Beständen auf (KRAUSE, 1930; RIKLI, 1943; REGEL, 1943, 1958; VARDAR, 1955; WAGENITZ, 1959; BIRAND, 1960; WALTER, 1960).

Über Halophyten sind seit langem physiologische, ökologische, soziologische und karyologische Forschungen angestellt worden. Aber über die Halophyten in der Türkei gibt es noch recht wenig Bekanntes.

Über ökologische und physiologische Besonderheiten der an der Ägäis im Raume Izmir auftretenden Halophyten und über die Rolle des Heteroauxins (IES) in den Salzdepots, sodann über Chromosomenzahlen bei den hier auftretenden *Salicornia*-Arten sind von uns Untersuchungen angestellt und deren Ergebnisse publiziert worden (ZEYBEK, 1969a, b, c).

F KÖNIG (1939, 1960) hat die *Salicornia*-Arten Deutschlands sehr gründlich untersucht und die diploide ($2n=18$) *Salicornia-brachystachya* (G.F.W. MEYER, 1874) von der tetraploiden ($2n=36$) *Salicornia-stricta*-Gruppe (G.F.W. MEYER, 1874) unterschieden.

Später haben AELLEN (1961) und TUTIN (1964) die Nomenklatur und Klassifikation in folgender Weise geregelt:

A. *Salicornia-europaea*-Gruppe

1. *S. europaea* L. (Syn.: *S. herbacea* [L.] L.). Die Chromosomenzahl dieser Species beträgt $2n=18$; diese und ihr nahestehende Arten besiedeln geeignete Habitate in Europa; sie sind sehr formenreich. *S. stricta* DUMORT, *S. patula* DUVAL-JOUVE, *S. brachystachya* (G.F.W. MEYER) KÖNIG sind wahrscheinlich Varianten dieser Species.
2. *S. remosissima* WOODS, 1851. Ihre Chromosomenzahl beträgt $2n=18$, Vorkommen in Nordwesteuropa und im westlichen Mittelmeergebiet.
3. *S. prostata* PALLAS, 1803 (non WOODS). Die Chromosomenzahl beträgt $2n=18$; Verbreitungsgebiet: Europa.
4. *S. pusillia* WOODS, 1851. Die Chromosomenzahl beträgt $2n=18$; Mittel- und Ostbritannien, Südirland, Nordwestfrankreich, hier an den Küsten und an den Flussmündungen, wahrscheinlich an geeigneten Standorten in Westeuropa.

B. *Salicornia-procumbens*-Gruppe

Salicornia procumbens SM 1813 zeigt Ähnlichkeit sowohl mit *S. fragilis* P.W. BALL et TUTIN als auch mit *S. dolichostachya* MOOS. In dieser Gruppe gibt es die folgenden Pflanzen:

1. *S. nitens* P.W. BALL et TUTIN, 1959. Die Chromosomenzahl beträgt $2n=36$; Vorkommen auf schlammigen Böden in England, Irland, wahrscheinlich in Ost- und Westeuropa.
2. *S. fragilis* P.W. BALL et TUTIN, 1959 (Syn.: *S. stricta* AUCT, non DUMORT). Die Chromosomenzahl beträgt $2n=36$; bildet auf sandig-feuchten Böden reiche Bestände. Tritt in ganz West- und Südeuropa, zudem noch in Mittel- und Ostengland und in Irland auf.
3. *S. dolichostachya* MOOS, 1912 (Syn.: *S. stricta* MEYER *typica* KÖNIG, 1960, non DUMORT). Die Chromosomenzahl beträgt $2n=36$; Vorkommen auf sandig-feuchten Flächen in Nordwesteuropa. Diese Art tritt in den folgenden beiden Unterarten auf:
 - a) ssp. *dolichostachya* TUTIN, 1964. Die in Nordwestfrankreich gefundene und als *S. oliveri* MOOS bekannte Form ist mit Wahrscheinlichkeit eine Zwergform dieser Subspecies.
 - b) ssp. *strictissima* (K. GRAM) P.W. BALL, 1964. Diese Forscher geben für das an den europäischen Küsten auftretende *Arthrocnemum fruticosum* (L.) (Syn.: *Salicornia fruticosa* L.) die Chromosomenzahl $2n=54$ an.

KNOERR (1966) hat unter dem Gesichtspunkt morphologischer Merkmale und der Blühzeiten die *Salicornia-herbacea*-Gruppe in *S.brachystachya* MEYER und *S.emerici* DUVAL-JOUVE-Gruppe unterteilt.

So ist *Salicornia herbacea* L. Gegenstand zuerst taxonomischer und sodann karyologischer Forschungen geworden.

WULFF (1937) hat an Pflanzen der deutschen Westküste Schleswig-Holsteins die Chromosomenzahl $2n=38$ ausgezählt. MAUDE (1939) hat diesen Befund an britischem Pflanzenmaterial bestätigt: Er zählte $2n=36+2B$ Chromosomen.

DE CASTRO und FONTES (1946) fanden bei portugiesischen Pflanzen $2n=18$, SKALINSKA und Mitarbeiter an polnischen Pflanzen $2n=18$, NANNFELT (1955) bei Pflanzen von den schwedischen Küsten $2n=18$ und TARNAVSCHI (1938) bei rumänischen Pflanzen $2n=18$ Chromosomen.

HAMBLER (1954) hat in Grossbritannien verschiedene Arten der Gattung *Salicornia* karyologisch untersucht und die folgenden Chromosomenzahlen gefunden: für *S.pusilla* $2n=16$ (aneuploid), für *S.ramosissima* $2n=18$, für *S.europaea* und *S.dolichostachya* $2n=36$.

BALL und TUTIN (1959) haben in Grossbritannien innerhalb der Artgruppe *S.herbacea* diploide Arten (*S.ramosissima* WOODS, *S.europaea* L. [Syn.: *S.herbacea* L.], *S.obscura* P.W.BALL et TUTIN und *S.pusilla* WOODS) und tetraploide Arten (*S.nitens* P.W.BALL et TUTIN, *S.lutescens* P.W.BALL et TUTIN, *S.fragilis* P.W.BALL et TUTIN und *S.dolychostachya* MOOS) gefunden.

KÖNIG (1939 und 1960) hat die deutschen *Salicornia*-Arten, wie wir bereits dargelegt haben, in die diploide Artgruppe *S.brachystachya* MEYER und die Artgruppe (tetraploid) *S.stricta* MEYER unterteilt.

DALBY (1962) hat *S.pusilla* $2n=18$ und *S.dolychostachya* $2n=36$ in Grossbritannien gefunden.

CONTANDRIPOULOS (1968) unterstützt ihrerseits die Forschungsergebnisse, die an *Salicornia*-Arten von der französischen Mittelmeerküste erzielt worden sind. Diese Forscherin hat für die folgenden, zur *Salicornia-herbaceae*-Gruppe gehörigen Arten die zu nennenden Chromosomenzahlen festgestellt: *S.brachystachya* MEYER $2n=18$ (diploid), *S.emerici* DUV.-JOUVE $2n=36$ (tetraploid). Für die mehrjährige *Arthrocnemum fruticosum* (L.) MOQ (Syn.: *S.fruticosa* L.) $2n=54$ (hexaploid), *S.radicans* SMITH (Syn.: *S.perennis* MILLER, *S.fruticosa* ssp. *radicans*, *Arthrocnemum perenne* [MILLER] MOOS) $2n=18$ (diploid), *Arthrocnemum glaucum* (DEL.) UNG. STERNBY (Syn.: *S.macrostachya* MORIC.) $2n=36$ (tetraploid).

SANTA (1947) hat die obengenannten drei mehrjährigen *Salicornia*-Arten unter dem Gattungsnamen *Arthrocnemum* zusammengefasst.

Das geographische Verbreitungsareal von *Salicornia fruticosa* L. wird angegeben mit: europäisches Mittelmeergebiet, westasiatische Küsten, an der europäischen Atlantikküste bis zum Ärmelkanal (CONTANDRIPOULOS, 1968).

HAMBLER (1954) hat bei brit. *S.radicans* $2n=18$ Chromosomen ausgezählt.

REESE (1957) fand bei der *S. arabica*, die der nördlichen Sahara entstammt, $2n=18$ Chromosomen.

Über türkische *Salicornia*-Arten liegt bisher nur Chromosomenmaterial vor von Material, das dem Izmirer Raum (ZEYBEK, 1969c) entstammt; zytotaxonomische Untersuchungen an Material von anderen Küsten des Landes und von den Salzflächen im Innern Anatoliens lagen bisher nicht vor. Für Floristik und Soziologie ergeben sich viele Aufgabenstellungen, z.B.: Zu welcher bzw. welchen der obengenannten neuen taxonomischen Kategorien gehört die für die Türkei genannte *S. herbacea* L.? und viele Fragestellungen mehr!

Es ist der Zukunft vorbehalten, zytotaxonomische Untersuchungen bei *Salicornia*-Populationen vorzunehmen, die von verschiedenen Meeresküsten der Türkei stammen. Die Forschungen werden neue Erkenntnisse erbringen.

2. Material und Methode

Gegenstände der Untersuchungen waren die annuelle *S. herbacea* L. und die perennierende *S. fruticosa* L.; das Material stammt aus dem ägäischen Küstengebiet im Raume Izmir und aus dem Gebiet des Grossen Salzsees in Inneranatolien.

Die Pflanzen wurden im Monat Mai und in den Sommermonaten feuchten Standorten sorgfältig entnommen und die jungen Wurzelspitzen in Nawaschin- und Carnoy-Lösung fixiert. Von diesen Objekten wurden sowohl Mikrotomschnitte (20 μ m) als auch nach der Quetschmethode Präparate angefertigt.

Die Quetschpräparate wurden mit Acetokarmin, die Schnittpräparate mit Gentianviolett und Hämatoxylin ausgefärbt. Die Quetschpräparate – nach der Färbemethode SNOW ausgefärbt – zeigten gute Ergebnisse.

Die Samen wurden in einer Lösung von 70prozentigem Alkohol und reinem Glyzerin (1 Teil A + 2 Teile G) aufgeweicht, sodann wurden Schnitte angefertigt und der Embryo untersucht. Gleichzeitig wurde von allen Pflanzen Herbarmaterial abgezweigt, anderes Material für anatomische Studien in Alkohol konserviert und die Bestimmung der Pflanzen vorgenommen.

3. Die Untersuchungen und Ergebnisse

Seit Jahren ist die Annahme abgetan, dass es sich bei der *S. herbacea* L. (Syn.: *S. europaea* L.), die auf salzigen Böden verschiedener Herkunft auftritt und Variationen aufweist, um eine einzige Art handelt.

Die bei dieser Artgruppe durchgeführten zytotaxonomischen und ökologischen Untersuchungen haben phänotypische und idiotypische Unterschiede ergeben, so dass man die neuen Arten zwei Artgruppen zugeteilt hat (KÖNIG, 1939, 1960; BALL et TUTIN, 1959; AELLEN, 1961, 1966; TUTIN und Mitarbeiter, 1964; KNOERR, 1966; CONTANDRIOPOULOS, 1968 usw.).

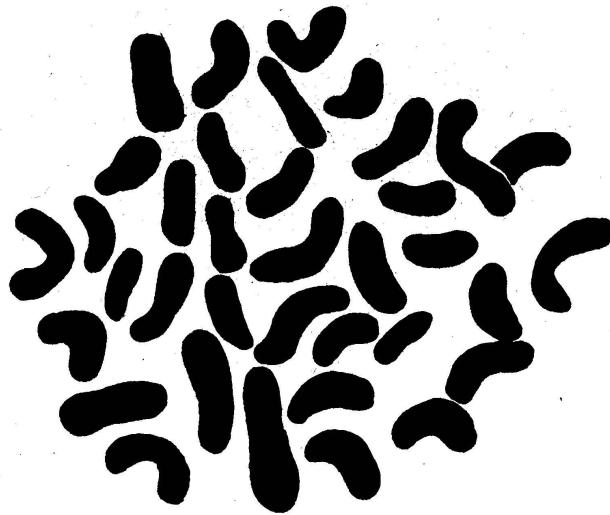


Abbildung 1

S. fragilis, Wurzelspitz. Metaphase ($\times 2000$). $2n = 36$ (tetraploid). Carnoy, Quetschpräparat, Acetokarmin (nach ZEYBEK, 1969)

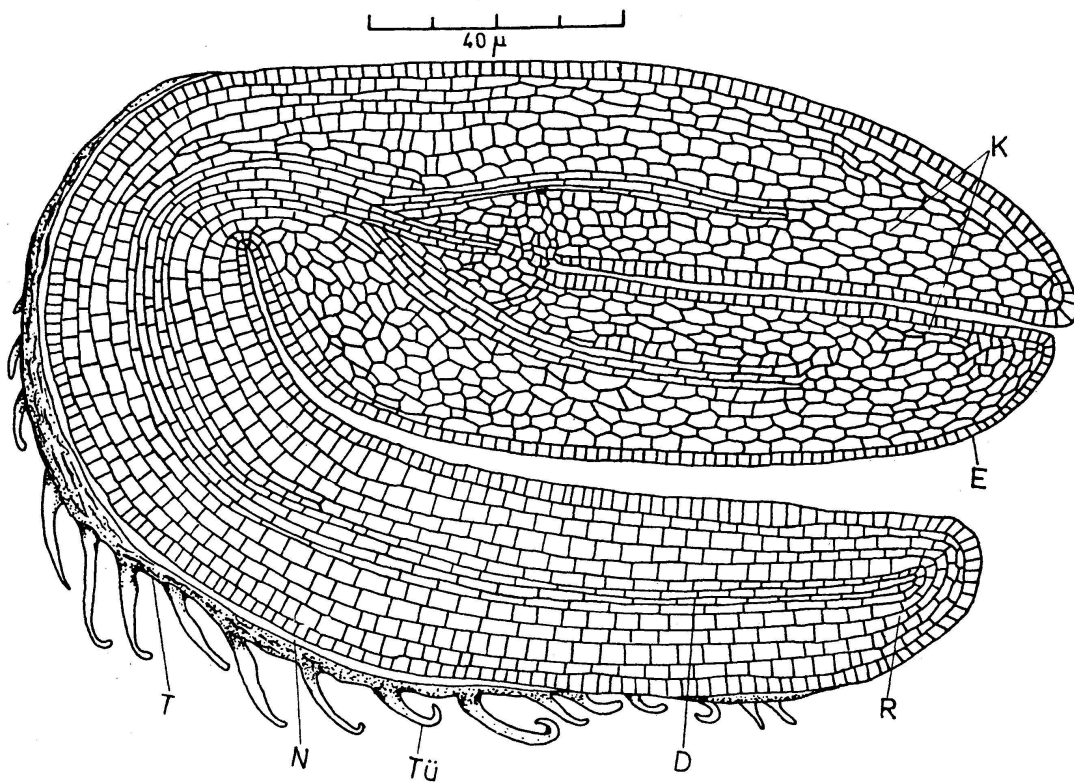


Abbildung 2

Längsschnitt durch den Samen von *S. fragilis*. D: Primär-Leitbündel. E: Epidermis. K: Kotyledonen. N: Nucellus. R: Radicula. T: Testa. Tü: Haar (nach ZEYBEK, 1969)

Die von uns an *S. herbacea* L. gemachten Studien – das Pflanzenmaterial stammt von salzhaltigen Flächen an der ägäischen Küste – zeitigten interessante morphologische und anatomische Besonderheiten; daneben aber – und das ist wichtig – stellten wir fest, dass die Chromosomenzahl $2n=36$ (tetraploid) beträgt. Weiter ist von Wichtigkeit, dass beim Embryo die Radicula länger als die Kotyledonen waren und dass die Blühzeit der Pflanzen Anfang September liegt (Abb. 1 und 2). Demnach ist die *S. herbacea* L. an den Ägäisküsten der Türkei die *S. fragilis* P.W. BALL et TUTIN (ZEYBEK, 1969 c).

Andererseits sind *S. emerici* DUVAL-JOUE, *S. lutescens* P.W. BALL et TUTIN, *S. stricta* ssp. *decumbens* AELLEN und gesondert die von KÖNIG (1960) zur Kenntnis gegebene *S. stricta* MEYER ssp. *procumbens* F.W. MEYER wohl nahestehende Arten der *S. fragilis* P.W. BALL et TUTIN.

Die salzhaltigen Gebiete im Raume von Alasehir – es handelt sich um ausgedehnte Flächen – sind floristisch ganz gut erforscht: Hier begegnet man keiner einzigen *Salicornia* in der Halophytenflora!

Die um den Grossen Salzsee (Kochisar Gölü) herum wachsende annuelle *S. herbacea* L. stimmt in einigen Merkmalen nicht voll mit den Pflanzen in Westanatolien überein. Die Vegetationszeit ist noch nicht beendet. Wir müssen auch die Scheinähren, Blüten und Samen untersuchen. Aber es gehört mit $2n=18$ Chromosomen (diploid) bestimmt zur *Salicornia-europaea*-Gruppe (Abb. 3).



Abbildung 3

Die um den Grossen Salzsee herum wachsende annuelle *S. herbacea*, Wurzelspitz. Metaphase ($\times 2000$). $2n = 18$ (diploid). Carnoy, Quetschpräparat, Acetokarmin

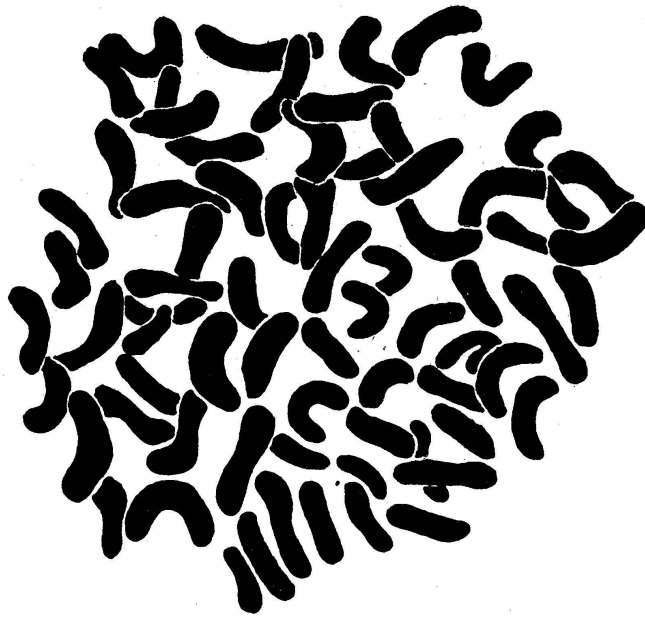


Abbildung 4

Arthrocnemum fruticosum, Wurzelspitz. Metaphase ($\times 2000$). $2n = 72$ (oktoploid).
Nawaschin, Schnittpräparat, Gentianviolett (nach ZEYBEK, 1969)

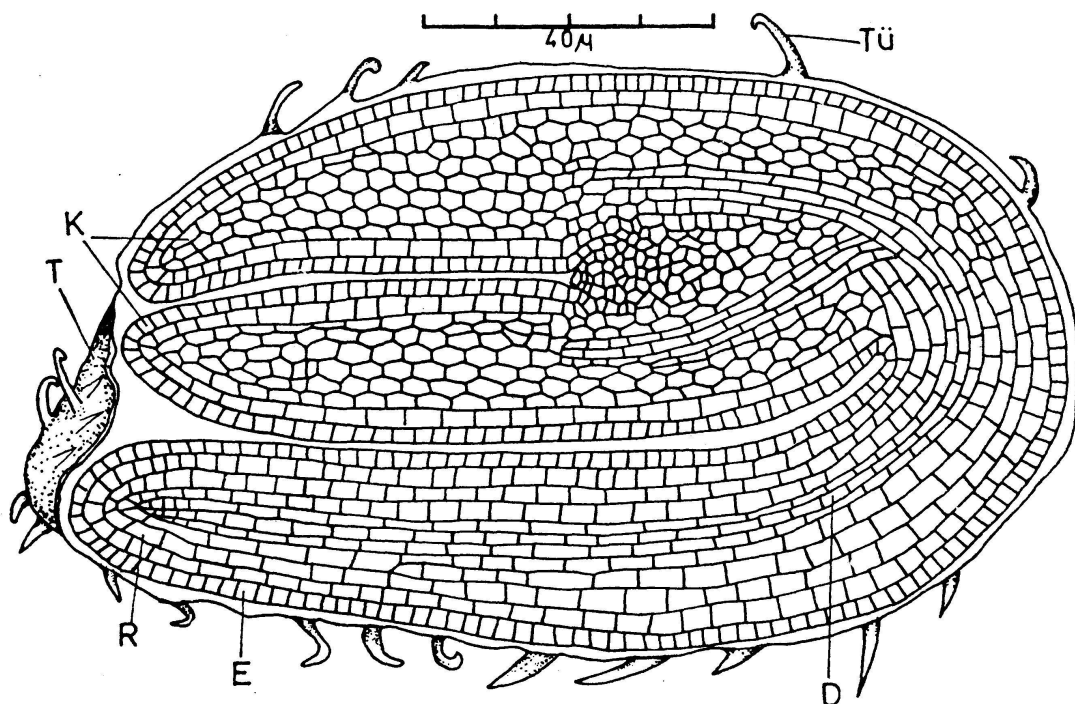


Abbildung 5

Längsschnitt durch den Samen von *Arthrocnemum fruticosum*. D: Primär-Leitbündel.
E: Epidermis. K: Kotyledonen. R: Radicula. T: Testa. Tü: Haar (nach ZEYBEK, 1969)

Das im Küstengebiet von Izmir auftretende mehrjährige *Arthrocnemum fruticosum* (L.) MOQ. (Syn.: *Salicornia fruticosa* L.) ist schon früher, was seine Besonderheiten und seine Chromosomenzahl anbetrifft, festgestellt worden (ZEYBEK, 1969 a und 1969 c). Während jedoch die in europäischen Ländern auftretende Pflanze $2n=54$ Chromosomen besitzt (hexaploid), ist die im Izmirer Küstengebiet lebende Form mit $2n=72$ oktoploid (Abb. 4 und 5).

Zusammenfassung

In dieser Arbeit wurden die Chromosomenzahlen von türkischen *Salicornia herbacea* L. und *Arthrocnemum fruticosum* (L.) MOQ. (Syn.: *Salicornia fruticosa* L.) festgestellt.

Bei allen untersuchten Populationen von *S. herbacea* L. in Izmir war die Chromosomenzahl $2n=36$ (tetraploid). In den morphologischen Verhältnissen, insbesondere in der langen Radicula und in der späten Blühzeit, gleichen die Pflanzen der *Salicornia fragilis* P.W. BALL et TUTIN (Abb. 1 und 2). Es gehört zur *Salicornia-procumbens*-Gruppe *S. emerici* DUVAL-JOUE; *S. lutescens* P.W. BALL et TUTIN, *S. stricta* MEYER ssp. *procumbens* G.F.W. MEYER sind wahrscheinlich Varietäten von *S. fragilis* P.W. BALL et TUTIN.

Die um den Grossen Salzsee (Kochisar Gölü) herum wachsende annuelle *S. herbacea* L. hat $2n=18$ Chromosomen (diploid). Die Vegetationszeit ist noch nicht beendet, deshalb konnten wir unsere Beobachtungen nicht abschliessen. Aber es gehört mit den $2n=18$ Chromosomen zur *Salicornia-europaea*-Gruppe (Abb. 3).

Bei *Arthrocnemum fruticosum* (L.) MOQ. fanden wir an allen Stellen in Izmir $2n=72$ Chromosomen (oktoploid); bisher wurden bei diesen europäischen Pflanzen $2n=54$ Chromosomen (hexaploid) gezählt (Abb. 4 und 5).

LITERATUR

- AELLEN, P.: Chenopodiaceae, in: Flora of Turkey, Vol. 2. Edit. by P.H. DAVIS, p. 294. University Press, Edinburgh 1966.
- BALL, W./TUTIN, T.G.: Notes on annual species of *Salicornia* in Britain. *Watsonia* 4: 193 (1959).
- BIRAND, H.: Türkiye Bitkileri «Plante Turticae». Ank. Üniv. Fen Fak. Yay. Um. 58, Bot. 1, Ankara 1962.
- BIRAND, H.: Erste Ergebnisse der Vegetationsuntersuchungen in der Zentralanatolischen Steppe. 1. Harophytengesellschaften des Tuzgölü. *Bot. Jahrb.* 79: 255–296 (1960).
- CONTANDRIOPOULOS, F.: A propos des nombres chromosomiques de *Salicornia* de la région méditerranéenne. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille XXVIII*: 45–52 (1968).
- DALBY, D.H.: Chromosome number, morphology and breeding behavior in the British *Salicornia*. *Watsonia* 5–2 (1962).
- HAMBLER, D.J.: Chromosome numbers in British *Salicornia*. *Nature* 173–547 (1954).
- KASAPLIGİL, B.: Kuzey Anadolu'da Botanik gezileri. *Tar. Bak. Or. G. Md. Yag.* 32 (1947).

- KNOERR, I.: *Salicornia herbacea* L. sensu lato dans les Bouches-du-Rhône. *Le Monde des Plantes* 352, 4–6 (1966).
- KÖNIG, D.: Die Chromosomenverhältnisse der deutschen *Salicornia*. *Planta* 29: 3 (1939).
- KÖNIG, D.: Beiträge zur Kenntnis der deutschen *Salicornien*. Arbeitsgemeinschaft N.F.H. 8, Stolzenau/Weser 1960.
- KRAUSE, K.: Salzpflanzen in Kleinasien. *Naturwiss.* 18 (23): 546, 549 (1930).
- MAUDE, P.F.: Chromosome numbers in some British flowering plants. *New Phytol.* 39: 17–32 (1940).
- REESE, G.: Über die Polyploidiespektren in der nordsaharischen Wüstenflora. *All.Bot. Z.* 144: 598–634 (1957).
- REGEL, C.: Pflanzegeographische Studien aus Griechenland und Westanatolien. *Bot. Jahrb.* 73 (1): 1–98 (1943).
- REGEL, C.: Floristische Studien aus der Türkei 1. *Rev.Fac.Sci.Univ.Ist.B.* XXIII (1): 1–29 (1958).
- RIKLI, M.: Das Pflanzenkleid der Mittelmeerländer 1, p. 311–330. H. Huber, Bern 1943.
- SANTA, S.: Identification hivernale des plantes ligneuses de la flore de France: I. Plantes à feuilles caduques. *Naturalia monspeliensia, Série botanique* 18: 1, 192 (1967).
- TUTIN, T.G./HEYWOOD, V.H./TIBURGES, N.A./VALENTINE, D.H./VALTERS, S.M./WEBB, D.H.: *Flora Europaea* I, 101. University Press, Cambridge 1964.
- VARDAR, Y.: Tuzcul Bitkiler (Halofitler) ve Fizyolojik özellikleri. *Biol.Der.* 5: 1–11 (1955).
- WAGENITZ, G.: Neue und bemerkenswerte Chenopodiaceen Inneranatoliens. *Ber. deutsch.bot.Ges.* LXXII (3): 151–158 (1959).
- WALTER, H.: Einführung in die Phytologie III (1), 477–491. Eugen Ulmer, Stuttgart 1950.
- WULFF, H.D.: Karyologische Untersuchungen an der Halophytenflora Schleswig-Holsteins. *Jahrb.Wiss.Bot.* 84: 812–840 (1937).
- ZEYBEK, N.: Untersuchungen über Ökologie und Physiologie der in der inneren Bucht von Izmir vorkommenden Küstenhalophyten. *Ege Üniv.Fen Fak.İl.Rap.Ser.* 75 *Biol.* 50 (1969a).
- ZEYBEK, N.: Heteroauxinbehandlung von *S. herbacea* L. und Keimung von Halophyten-Samen in verschiedenen Salzkonzentrationen. *Ege Üniv.Fen Fak.İl.Rap.Ser.* 77 *Biol.* 52 (1969b).
- ZEYBEK, N.: Die Chromosomenzahlen von *Salicornia*-Arten der westanatolischen Meeresküsten. *Ege Üniv.Fen Fak.İl.Rap.Ser.* 83 *Biol.* 56 (1969c).

*Sektion II: Pflanzenphysiologie (gemeinsam mit der Schweizerischen
Pflanzenphysiologischen Gesellschaft)*

8. P. SCHUDEL (Basel): *Der Bohrsche Begriff der Komplementarität in der Pflanzenphysiologie*
9. B.M. ELLER (Institut für Allgemeine Botanik, Universität Zürich): *Messung spektraler Eigenschaften von Blättern im Felde*

Feldmessungen der spektralen Eigenschaften von Blättern wurden bisher mit Strahlungsmesseinrichtungen, bei denen mittels Filterkombina-

tionen die einzelnen Wellenlängen separiert wurden, ausgeführt. In den meisten der Fälle wurde nur im sichtbaren Bereich der Globalstrahlung gemessen. Sollen die spektralen Werte der Reflexion, Transmission und Absorption der Globalstrahlung zur Berechnung der Energiebilanz von Blättern herangezogen werden, so ist es nötig, diese Werte sowohl im sichtbaren Wellenlängenbereich von 400...750 nm als auch im Bereich des nahen Infrarots mit 750...1450 nm Wellenlänge genau zu kennen. Die Werte für Wellenlängen über 1450 nm sind viel kleineren individuellen Schwankungen unterworfen und beeinflussen nur einen Anteil von einigen wenigen Prozenten der Globalstrahlung. Eine genaue Messung erübrigt sich meist. Eine eingehende Darstellung der genauen Zusammenhänge findet sich bei ELLER (1971).

Sollen jahreszeitliche Variationen der spektralen Kennwerte erfasst werden, beispielsweise für Untersuchungen über den Einfluss der Verschmutzung der Blätter oder die Einwirkung von Schadgasen auf die Absorption der Globalstrahlung, so müssen solche Messungen im Felde während der Untersuchungsperiode an ein und demselben Blatt gemacht werden können. Nur durch wiederholtes Messen am gleichen Objekt an seinem natürlichen Standort ist es möglich, die bei der Entnahme von Blattproben unweigerlich in den Messdaten erscheinenden erheblichen, objektbedingten Unterschiede zu eliminieren. Richtige spektrale Kennwerte erhält man nur durch das Messen der diffusen Reflexions- und Transmissionswerte für den entsprechenden Wellenlängenbereich. Diffuse Strahlung kann prinzipiell nur mittels einer integrierenden Kugel erfolgen. Laborspektralphotometer, wie sie von GATES et al. (1965) verwendet wurden, können bei Messungen im Felde nicht eingesetzt werden.

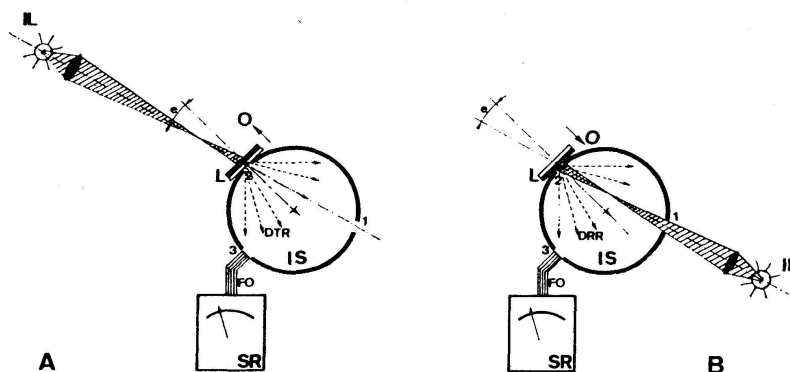


Abbildung 1
Prinzipschema der Messeinrichtung (Erklärung im Text)

Bei der Entwicklung einer geeigneten Messeinrichtung wurde das ISCO-Spektroradiometer SR als Grundbaustein verwendet. Bei diesem Gerät wird die spektrale Intensität einer Strahlungsquelle über einen Interferenzfilterkeil und zwei Si-Dioden gemessen. Die Messbereiche um-

fassen die Wellenlängen von 380...750 und 750...1350 nm. Die Genauigkeit dieses Gerätes für vergleichende spektrale Intensitätsmessungen ist für Feldversuche hervorragend, erreicht aber nicht die Werte der konstruktiv besseren Laborspektralphotometer. Zum Spektroradiometer

ELLER/SER. RB2
ILEX AQUIFOLIA
BLATTUNTERSEITE

R = REFLEXION
T = TRANSMISSION
A = ABSORPTION

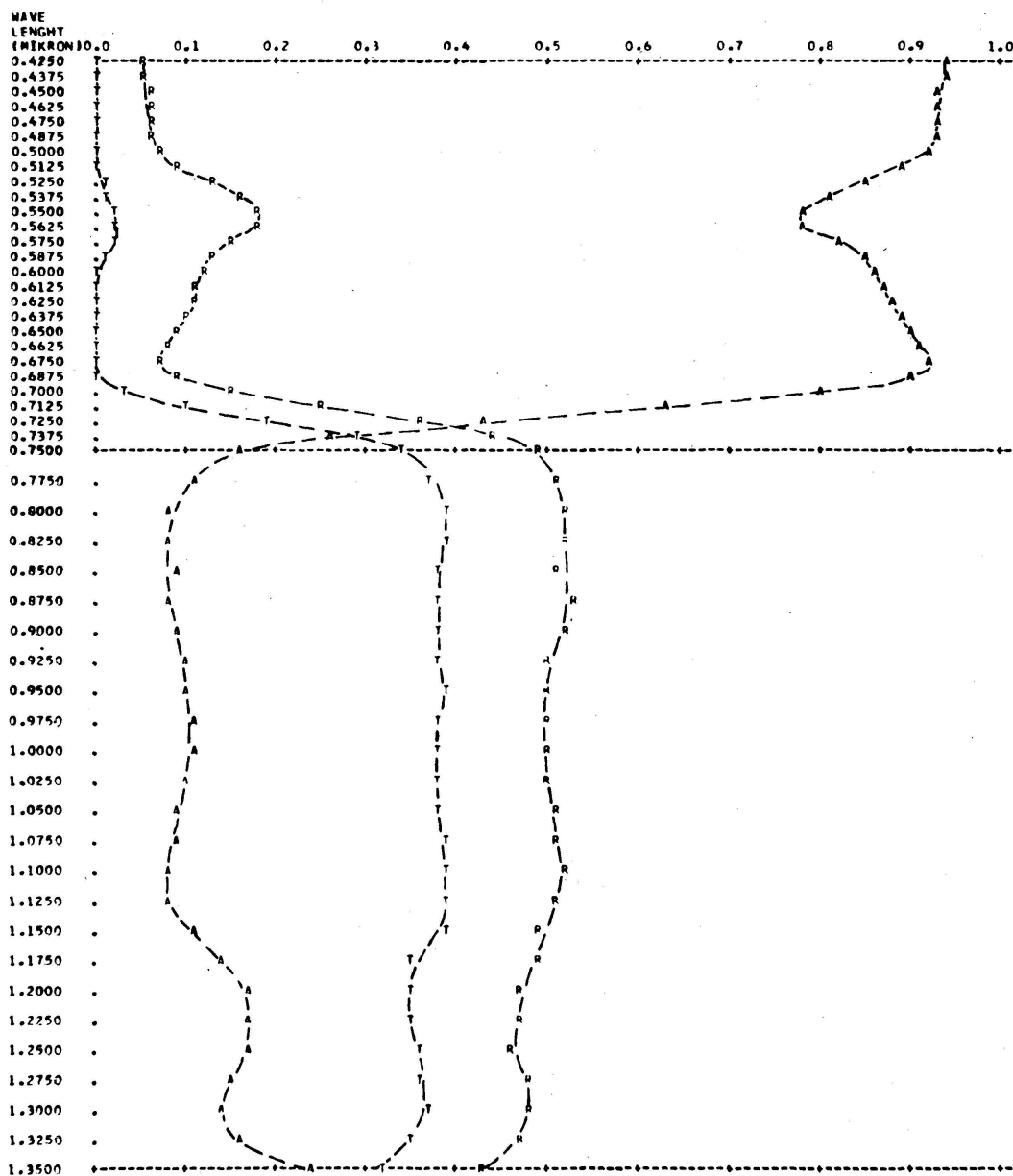


Abbildung 2

Spektrale Eigenschaften von *Ilex aquifolia*. Reflexions-, Transmissions- und Absorptionsgrad in Funktion der Wellenlänge. Feldmessung an nicht abgetrenntem Blatt

wurde eine Zusatzeinrichtung, wie sie in Abbildung 1 schematisiert dargestellt ist, entwickelt. Sie umfasst die integrierende Kugel (IS) mit der Lichteintrittsöffnung (1), der Messöffnung (2) und der Öffnung (3) für den Lichtleiter (FO). Dieser gibt das von der Kugel integrierte Licht zur Messung der spektralen Intensität auf das Spektroradiometer (SR). Die Beleuchtungseinrichtung (IL) und die Halterung für das Untersuchungsobjekt, normalerweise ein Blatt (L), ergänzen die Einrichtung. Die Beleuchtungseinrichtung kann so positioniert werden, dass sie sowohl für die Messung von diffus transmittierter Strahlung (Abb. 1A) wie auch für die Messung von diffus reflektierter Strahlung (Abb. 1B) verwendet werden kann. Bei der Konstruktion der Kugel wurden die einschlägigen Konstruktionsprinzipien, wie sie von JACQUEZ und KUPPENHEIM (1955) entwickelt wurden, beachtet. Die Kugellinnenfläche wurde mit MgO beschichtet. Die Messungen erfolgen mit um 15° von der Flächennormalen geneigter Beleuchtungsachse. Je nachdem ob diffus transmittierte (DTR) oder diffus reflektierte Strahlung (DRR) gemessen werden soll, muss die Orientierung (O) des Blattes in der Blatthalterung gewählt werden.

Eine detaillierte Beschreibung der Messeinrichtung sowie eine Behandlung der Fragen im Zusammenhang mit der Eichung erfolgen an anderer Stelle.

Die Messeinrichtung wurde im Labor auf ihre Zuverlässigkeit geprüft und die damit erhaltenen Werte mit Messungen, die mittels Laborspektralphotometern gemacht wurden, verglichen. Es ergab sich eine sehr gute Übereinstimmung. Es zeigte sich allerdings, dass besonders die Messungen im infraroten Bereich sehr sorgfältig durchgeführt werden müssen. Die Apparatur wurde anschliessend im Felde erprobt. Die Ergebnisse solcher Messungen in der Rechberganlage der Universität Zürich zeigt Abbildung 2. Die Messergebnisse bestätigen, dass die Apparatur die in sie gestellten Erwartungen erfüllt.

LITERATUR

- JACQUEZ, J. A./KUPPENHEIM, H. F.: Theory of the Integrating Sphere. J. Opt. Soc. Amer. 45: 460–470 (1955).
 GATES, D. M./KEEGAN, H. J./SCHLETER, J. C./WEIDNER, V. R.: Spectral Properties of Plants. Appl. Optics 4: 11–22 (1965).
 ELLER, B. M.: Energiebilanz und Blattemperatur. Juris-Verlag, Zürich 1971.

10. CHR. BRUNOLD und K. H. ERISMANN (Bern): *H₂S als Schwefelquelle bei Lemna minor L.*

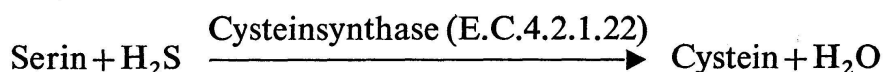
Schwefelwasserstoff wird nach einer Schätzung von KELLOG et al. [1] jährlich in einer Menge von etwa $9 \cdot 10^7$ t in die Atmosphäre abgegeben. Die rasche Reaktion mit O₂ zu SO₂ und H₂O [2] verhindert, dass sich allgemein bedeutende Konzentrationen aufbauen können. Deshalb dürfte Schwefelwasserstoff vor allem bei speziellen Standorten, wie z. B. vulka-

nischen Gebieten [1], Umgebungen von Schwefelquellen [3], sulfidhaltigen Böden [4] und flachen Seen und Teichen [5], als Schwefelquelle für grüne Pflanzen in Frage kommen.

Bei gleichzeitiger Anwesenheit von SO_4^{2-} , der Hauptschwefelquelle der grünen Pflanze [6], stellt sich die Frage der Konkurrenz zwischen der oxidierten und der reduzierten Form. Unsere früheren Untersuchungen ergaben, dass H_2S die Aufnahme von SO_4^{2-} bei *Lemna minor* L. hemmt [7]. Die weiteren Arbeiten sollten nun zeigen, wie weit H_2S bei unserm Versuchsorganismus die Assimilation des SO_4^{2-} beeinflusst.

Bei der Fütterung von *Lemna* mit $^{35}\text{SO}_4^{2-}$ und Belüftung ohne H_2S ergaben sich nach 10 Tagen folgende spezifische Aktivitäten: SO_4^{2-} der Nährlösung $4,2 \mu\text{C}/\mu\text{Mol}$, SO_4^{2-} in den Pflanzen $4,4 \mu\text{C}/\mu\text{Mol}$ und Cystein $3,5 \mu\text{C}/\mu\text{Mol}$. Nach 10tägiger Belüftung mit 6 ppm H_2S bei täglicher Erneuerung der Nährlösung bestimmten wir die spezifische Aktivität des SO_4^{2-} der Nährlösung mit $4,2 \mu\text{C}/\mu\text{Mol}$, des SO_4^{2-} der Pflanzen mit $0,04 \mu\text{C}/\mu\text{Mol}$ und des Cysteins mit $0,0012 \mu\text{C}/\mu\text{Mol}$. Nach einer Fütterungsdauer von 15 Tagen liessen sich zwischen den beiden Ansätzen die gleichen Unterschiede feststellen. Sie zeigen, dass die Assimilation des Sulfats durch H_2S nicht vollständig gehemmt wird und der Schwefel aus H_2S gegenüber dem aus SO_4^{2-} bevorzugt assimiliert wird. Diese bevorzugte Assimilation von H_2S kann durch einen teilweisen direkten Einbau, also ohne vorangehende Oxidation zu SO_4^{2-} mit anschliessender Reduktion, erklärt werden.

Der direkte Einbau könnte z. B. mit Hilfe eines zuerst in einem Hefeextrakt nachgewiesenen Enzyms erfolgen, welches die Reaktion



katalysiert [8]. Tatsächlich konnten wir in *Lemna* ein entsprechendes Enzym nachweisen. Die im dialysierten Proteinextrakt bestimmte Enzymaktivität betrug $2,1 \cdot 10^{-10}$ Mol Cystein/min/mg Protein gegenüber $7,0 \cdot 10^{-10}$ bei Hefe [8]. Der Besitz dieses Enzyms eröffnet unserem Versuchsorganismus grundsätzlich die Möglichkeit, H_2S direkt einzubauen. Experimente in vivo sollten zeigen, wie weit die offene Möglichkeit benutzt wird.

In einem kinetischen Experiment, bei welchem *Lemna* während 90 min dauernd mit H_2^{35}S gefüttert werden, steigt die Aktivität von Cystein schwach sigmoid an. Nach 60 min beginnt sich eine erste Sättigung abzuzeichnen. Demgegenüber verläuft die Markierungskurve von SO_4^{2-} ausgeprägt sigmoid und hat nach 90 min den Wendepunkt noch nicht erreicht. Wenn die Fütterungsdauer mit H_2^{35}S nur 5 min beträgt, hat die Markierungskurve von Cystein bereits 30 min nach der Tracerzugabe das Maximum erreicht und fällt dann rasch ab. Die Aktivität von SO_4^{2-} erreicht nach 5 h ein Maximum und fällt in den folgenden 5 h nur ganz schwach ab. Die Ergebnisse sprechen für einen direkten Einbau des H_2^{35}S

ins Cystein, sie schliessen aber nicht aus, dass ein Teil des H_2S zuerst zu SO_4^{2-} oxidiert und dann assimiliert wird.

Wenn im Doppelmarkierungsexperiment mit $^{35}\text{SO}_4^{2-}$ und $^{32}\text{PO}_4^{3-}$ nach einer Fütterungszeit von 18 h von der Begasung mit Luft zur Begasung mit Luft mit 18 ppm H_2S übergegangen wird, steigt in 3'-Phosphoadenosin-5'-phosphosulfat (PAPS), einem Zwischenprodukt der Sulfatassimilation [9], sowohl die ^{35}S - wie die ^{32}P -Aktivität rasch auf den doppelten Wert an. Gleichzeitig fällt die spezifische Aktivität von Cystein ab. Wir erklären dieses Ergebnis so, dass H_2S (oder ein Produkt aus H_2S) einerseits die Reduktion von PAPS weitgehend blockiert, andererseits für die Cysteinsynthese verwendet wird.

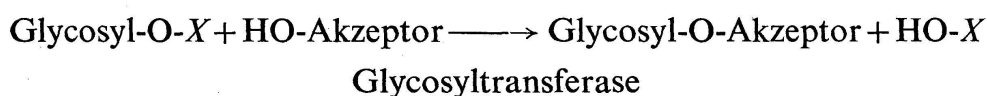
Die Konkurrenz zwischen H_2S und SO_4^{2-} erinnert stark an die gut untersuchte Konkurrenz zwischen NH_4^+ und NO_3^- [10], wo NH_4^+ die Aufnahme und die Assimilation von NO_3^- weitgehend verhindert. Der Effekt wird erklärt mit einer Hemmung der Nitratreduktase durch NH_4^+ (oder ein Assimilationsprodukt von NH_4^+) [10] oder durch NADH [11]. In Anbetracht der vielen Gemeinsamkeiten von S und N in biologischen Systemen [12] sind ähnliche Regulationsmechanismen bei der Konkurrenz zwischen H_2S und SO_4^{2-} nicht auszuschliessen. Es ist bekannt, dass Sulfid bei *In-vitro*-Versuchen Sulfitreduktase aus Hefe hemmt [13]. Weitere Untersuchungen sollen zeigen, wie weit bei *Lemna minor* L. entsprechende Enzymhemmungen für die Regulation der Sulfatassimilation durch H_2S in Frage kommen.

LITERATUR

1. KELLOG, W. W./CADLE, R. D./ALLAN, E. R./LAZRUS, A. L./MARTELL, E. A.: *Science* 175: 587–596 (1972).
2. JUNGE, C. E.: *Air Chemistry and Radioactivity*. Academic Press, New York 1963.
3. SCHATZ, A.: *Bryologist* 58: 113–120 (1955).
4. WALTER, H.: *Vegetation der Erde* 2, G. Fischer, Jena 1968.
5. CZURDA, V.: *Zbl.Bakt. II* 103: 285–311 (1941).
6. BAUMEISTER, W., in: *Handbuch der Pflanzenphysiologie* 4. Springer, Berlin 1958, S. 5–36.
7. BRUNOLD, C./ERISMANN, K. H.: *Verh.Schweiz.Naturforsch.Ges.* 70: 238–239 (1970).
8. SCHLOSSMANN, K./BRÜGGEMANN, J./LYNEN, F.: *Bioch.Z.* 336: 258–273 (1962).
9. THOMPSON, J. F., in: *Ann.Plant Physiol.* 18: 59–84 (1967).
10. FERGUSON, A. R.: *Planta* 88: 344–363 (1969).
11. HERRERA, J./PANAQUE, A./MALDONADO, J./BAREA, J. L./LOSADA, M.: *Biochem. Biophys.Res.Comm.* 48: 996–1003 (1972).
12. BANDURSKI, R. S., in: *Plant Biochemistry*. Academic Press, New York 1965, S. 467–490.
13. YOSHIMOTO, A./NAIKI, N./SATO, R., in: *Methods in Enzymology* 17 B: 520–528 (1971).

11. G. FRANZ (Institut für Botanische Biologie und Phytochemie der Universität Freiburg/Schweiz): *Lipidzwischenstufen bei der Biosynthese von Zellwandpolysacchariden*

Das Wesen der Polysaccharidbiosynthese besteht in der Bildung von glycosidischen Bindungen zwischen einzelnen Monosacchariden. Der Mechanismus dieses Biosynthesewegs ist durch die grundlegenden Untersuchungen von LELOIR [1] weitgehend aufgeklärt worden. Es konnte gezeigt werden, dass als aktive Substrate Zuckernukleotide in Frage kommen, die auf Grund ihrer hohen freien Energie der Hydrolyse geeignete Zuckerdonoren darstellen. Der Glycosylrest eines Zuckermoleküls wird bei der Polysaccharidbildung auf ein Akzeptormolekül übertragen, wobei durch Herstellen einer neuen glycosidischen Bindung Kettenverlängerung erreicht wird:



X stellt zumeist ein Nukleosiddiphosphat dar.

Bei der Biosynthese von Zellwandpolysacchariden ist hier wahrscheinlich noch ein weiterer Schritt dazwischengeschaltet. Die Zellwand befindet sich ausserhalb des plasmatischen Raumes und ist von diesem abgegrenzt durch das Plasmalemma. Nach heutiger Auffassung werden gewisse Zellwandpolysaccharide (Pektine, Hemicellulosen) in Golgivesikeln gebildet und gelangen durch umgekehrte Pinocytose in die Zellwandregion [2, 3, 4]. Die cellulosischen Mikrofibrillen hingegen entstehen bei höheren Pflanzen vermutlich an der äusseren Oberfläche des Plasmalemmas. Die Frage ist nun, wie die hydrophilen, vermutlich im Hyaloplasma gebildeten Zuckernukleotide in die Golgi-Vesikel bzw. an die Aussenseite des Plasmalemmas gelangen.

Bei der Bildung von Bakterienzellwandpolysacchariden konnte gezeigt werden, dass zwischen Zuckernukleotid und Akzeptormolekül noch eine weitere Transportstufe für die aktivierten Zucker vorhanden ist. Es sind dies sogenannte «lipid intermediates», die als Transportvehikel für die aktivierten Zucker dienen können [5].

Bei Bakterien sind dies Isoprenoide (C_{55}), an die über eine Phosphatgruppe die Zucker angeknüpft sind [6].

Diese Lipidzwischenstufen konnten bislang vor allem bei niederen Organismen nachgewiesen werden. Bei höheren Pflanzen wurde gezeigt, dass für die Biosynthese von Zellwand-Mannanen ähnliche Verbindungen vorhanden sein müssen [7]. Bei der Biogenese der Cellulose, dem wichtigsten Zellwandpolysaccharid der höheren Pflanzen, konnte bisher noch keine Lipidzwischenstufe nachgewiesen werden.

Um über die Anwesenheit eines solchen «lipid intermediate» bei der Cellulosebildung Aufschluss zu erhalten, wurde durch Fütterung mit Glucose- ^{14}C an Bohnenkeimlinge (*Phaseolus aureus*) oder durch vorangehende Photosynthese in $^{14}CO_2$ versucht, eine Markierung der Zucker-

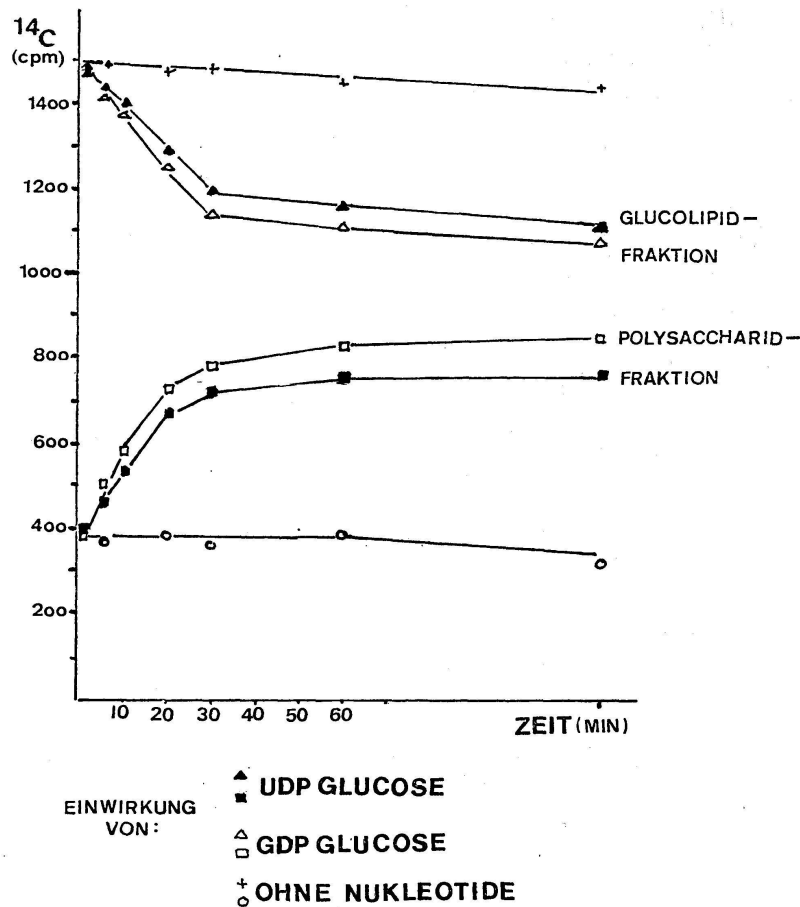


Abbildung 1

In-vitro-Umsatz der radioaktiv markierten Glucolipide in Membranbruchstücken aus Zellhomogenaten von *Phaseolus-aureus*-Keimlingen. Die Inkubation der Partikelfraktion erfolgte mit kalter Uridindiphosphat-Glucose oder Guanosindiphosphat-Glucose (10^{-4} M)

komponenten dieser fraglichen Glycolipide zu erhalten. Aus Zellhomogenaten der Bohnenkeimlinge konnten danach plasmalemmareiche Fraktionen gewonnen werden, die auf ihren Glycolipidgehalt untersucht wurden.

In der Lipidfraktion waren vor allem Galactolipide und Glucolipide vorhanden, daneben geringe Mengen an Arabino-, Xylo-, Rhamno- und Mannolipiden. Die hier untersuchte Fraktion von Membranbruchstücken, die als Plasmalemma-Fraktion bezeichnet wurde, ist identisch mit einer partikelgebundenen Enzym-Fraktion, die Glucosyltransferase-Aktivitäten zur Bildung von Cellulose aufwies, so dass diese subzellulären Partikeln neben Enzymen auch Glycolipide enthalten, die als «lipid intermediates» in Frage kommen können. Neben Synthetasen und Lipidzwischenstufen wiesen diese Partikeln auch geringe Polysaccharidmengen auf, die bei der

In-vitro-Biosynthese der verschiedenen Zellwandpolysaccharide als Akzeptormolekül dienen können.

Wenn die vorher durch Fütterung mit Glucose- ^{14}C oder Photosynthese in $^{14}\text{CO}_2$ -markierten Plasmalemmabruchstücke oder Enzympartikeln mit nicht markierten Nukleosiddiphosphatglucosen inkubiert wurden, zeigte es sich, dass nur die Glucolipide umgesetzt wurden, wobei die Radioaktivität, die vorher in dem Zuckeranteil der Glucolipide vorhanden war, nach der Inkubation z. T. in der Polysaccharidfraktion nachzuweisen war. Es wurde also bei Inkubation der Partikeln mit nichtmarkierter Uridindiphosphat-Glucose oder Guanosindiphosphat-Glucose spezifisch ein vorher markiertes Glucolipid umgesetzt, während die andern Glycolipide keinen «turnover» zeigten.

Wenn der zeitliche Verlauf dieser Reaktion verfolgt wurde, ergab sich ein kontinuierlich ansteigender Umsatz von Glucolipiden bis zu etwa 30 min (Abb. 1). Ohne Zusatz von Zuckernukleotiden blieb die Radioaktivität der Lipidfraktion unverändert. Die aus den Glucolipiden durch diese «chase»-Experimente umgesetzte Radioaktivität liess sich in der Polysaccharidfraktion nachweisen, die mit den Plasmalemmabruchstücken vergesellschaftet war. Es war auch in dieser Polysaccharidfraktion durch die vorhergegangene Fütterung mit markierter Glucose oder durch Photosynthese mit $^{14}\text{CO}_2$ bereits eine bestimmte Menge an Radioaktivität vorhanden, wie aus Abbildung 1 ersichtlich ist. Die aus den Glucolipiden umgesetzte Radioaktivität war in der Polysaccharidfraktion in Form von alkaliunlöslichem Glucan vorhanden, bei dem wir durch Perjodatoxidation zeigen konnten, dass die Glucosereste vor allem β -1,4-glycosidisch verbunden waren.

Weiterhin konnte nachgewiesen werden, dass die Substratkonzentration der Zuckernukleotide einen deutlichen Einfluss auf die Reaktion hatte.

Wenn die radioaktiven Glucolipide von den Membranbruchstücken extrahiert und sie erneut mit nicht markierten Enzympartikeln inkubiert wurden, erhielt man keine Polysaccharid-Neubildung. Dies scheint darauf hinzudeuten, dass die Lipidzwischenstufen nur strukturgebunden funktionsfähig sind. Wenn sie einmal aus dem Verband des Plasmalemmas gelöst sind, verlieren sie ihre Funktion als Transportsubstanz.

Es ist bisher noch nicht gelungen, die Struktur dieser Glycolipide aufzuklären und zu untersuchen, ob sie den von den Bakterien bekannten C_{55} -Isopren-Verbindungen entsprechen. Bei Mannolipiden aus höheren Pflanzen, die eine Zwischenstufe bei der Bildung von Mannanen darstellen, konnte nachgewiesen werden, dass Mevalonsäure, die als unmittelbarer Vorläufer aller isoprenoiden Verbindungen anzusehen ist, in den Lipidteil dieser Mannolipide eingebaut werden kann [7].

Diese Ergebnisse scheinen darauf hinzudeuten, dass es auch bei höheren Pflanzen Lipidzwischenstufen gibt, die als Transportsubstanz für aktivierte Zucker durch Membransysteme dienen können. Die genaue Kenntnis dieser Substanzen wäre ein wichtiger Schritt vorwärts zum Verständnis der Vorgänge, die sich bei der Biogenese der pflanzlichen Zellwand abspielen.

LITERATUR

1. LELOIR, L. F.: Arch.Biochem.Biophys. 33: 186 (1951).
2. WHALEY, W. G./MOLLENHAUER, H. H.: J.Cell.Biol. 17: 216 (1963).
3. NORTHCOTE, D. H./WOODING, F. B. P.: Proc.Roy.Soc.Ser.B, 163: 524 (1966).
4. SHAFIZADEH, F./MCGINNIS, G. D.: Adv.Carbohydr.Chem.Biochem. 26: 297 (1971).
5. COLVIN, J. R.: Can.J.Biochem.Physiol. 39: 1921 (1961).
6. HIGASHI, Y./STROMINGER, J. L./SWEeley, C. C.: Proc. Natl.Acad.Sci. 57: 1878 (1967).
7. KAUSS, H.: FEBS Lett. 5: 81 (1969).

12. K. H. ERISMANN (Bern): *Untersuchungen zur Analyse des CO₂-Outburst bei der Photorespiration von Lemna minor*

Die Wasserlinse *Lemna minor* zeigt die wesentlichen Merkmale derjenigen Pflanzen, die Photorespiration [1] besitzen. Eine standardisierte *Lemna*-Kulturfläche von 1,5 dm² evolviert pro Stunde zirka 600 µl CO₂ (in einem Gasstrom von reinem Sauerstoff bei einer Durchflussrate von 18 l/h und einer Temperatur von 35 °C nach einer Akklimatisierungsdauer von 60 min). Glycolat erhöht die CO₂-Evolution im Licht und im Dunkeln auf ein Mehrfaches. Die Konzentrationsabhängigkeit ist im Licht und im Dunkeln stark voneinander verschieden (Abb. 1). Das Maximum (930 µl/h) wird im Dunkeln bei einer Glycolat-Konzentration von

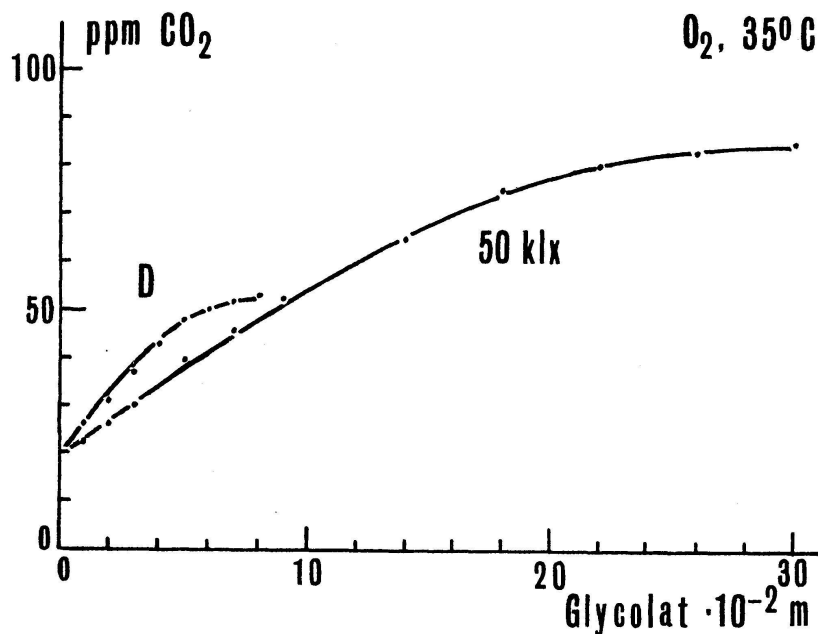


Abbildung 1

CO₂-Evolution im Licht und im Dunkeln (D) in Abhängigkeit von der Glycolat-Konzentration. Belüftung mit reinem Sauerstoff (18 l/h)

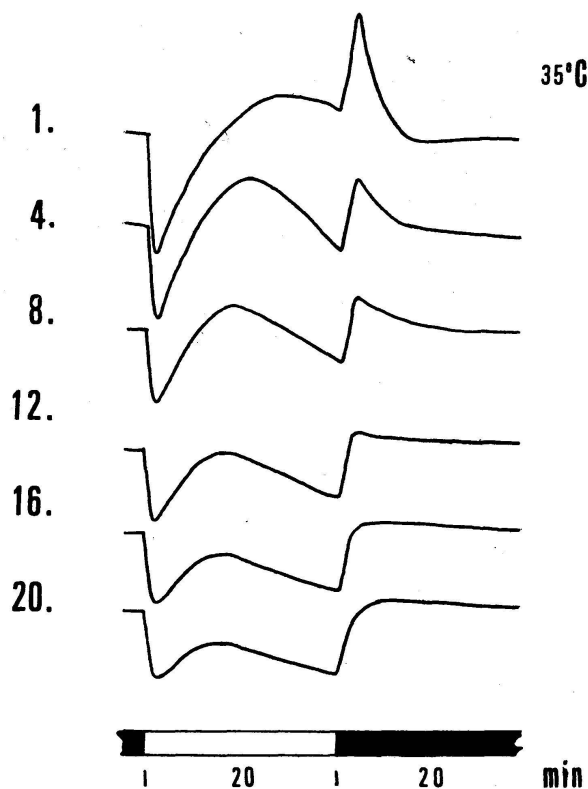


Abbildung 2

Verlauf der CO_2 -Evolution im fortgesetzten Licht-Dunkel-Wechsel bei Belüftung mit reinem Sauerstoff. Kurvenausschnitt aus jeder vierten Periode

$8 \cdot 10^{-2}$ M erreicht. Diese Konzentration wirkt nach längerem Einwirken schädigend. Im Licht (50000 Lux, Halogen-Quarzlampe) liegt der Höchstwert der CO_2 -Evolution ($1530 \mu\text{l/h}$) bei $30 \cdot 10^{-2}$ M Glycolat.

In einem fortgesetzten Licht-Dunkel-Wechsel verändert sich die Kurve der CO_2 -Evolution bei Belüftung mit reinem Sauerstoff in charakteristischer Weise (Abb. 2). Man erkennt eine deutliche Abhängigkeit bezüglich der Grösse des am Anfang der Dunkelpphase auftretenden CO_2 -Outburst von der vorangegangenen CO_2 -Evolution im Licht. Diese besitzt den niedrigsten Wert bei Beginn der Lichtphase, steigt dann steil an und durchläuft ein Maximum nach 15 min. Im selben Mass wie dieser CO_2 -Ausstoss im Licht im Laufe des Experiments abflacht, verschwindet auch der CO_2 -Outburst im Dunkeln.

Die Erschöpfung des Photorespirationssubstrats, die diesem Verhalten zugrunde liegen dürfte, kann durch kurzzeitige Fütterung der Pflanze mit Glycolat, Glucose oder CO_2 rückgängig gemacht werden.

Unter reinem Stickstoff findet im Licht nur eine äusserst geringe CO_2 -Abgabe statt. Eine anschliessende Begasung mit O_2 führt zu einem CO_2 -

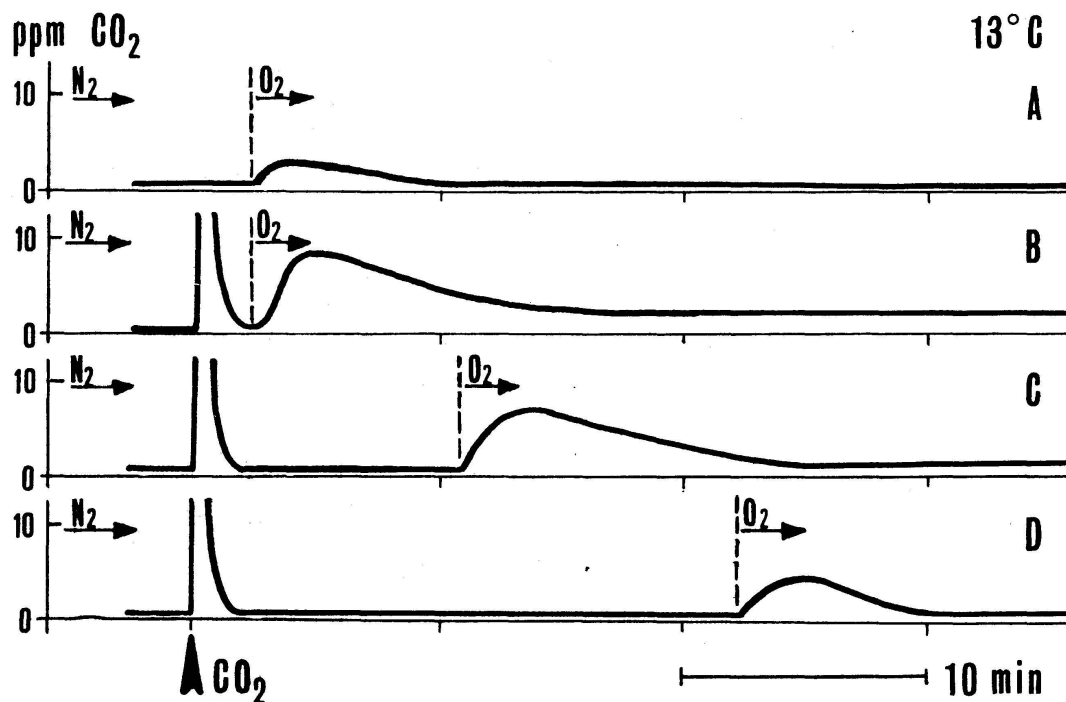


Abbildung 3

CO₂-Evolution im Licht beim Wechsel von der Stickstoff- zur Sauerstoff-Belüftung. A: ohne vorausgegangene CO₂-Fixierung; B–D: nach kurzer CO₂-Fixierung. ▲ = Injektion von 100 µl CO₂ in den Belüftungsgasstrom

Ausstoss (Abb. 3A), der nach einigen N₂/O₂-Wechseln nahezu verschwindet. Pulsfütterung von CO₂ in der N₂-Belüftungsphase erhöht diesen CO₂-Ausstoss auf ein Vielfaches (Abb. 3B). Das bei der CO₂-Fixierung gebildete Photorespirationssubstrat wird unter N₂ im Licht nur langsam abgebaut (Abb. 3C–3D).

Sämtliche CO₂-Konzentrationen wurden in einer speziell für Gaswechsellmessungen an Wasserlinsen entwickelten Apparatur mit Hilfe eines Ultrarotabsorptionsschreibers (URAS) registriert.

LITERATUR

1. JACKSON, W.A./VOLK, R.J.: Photorespiration. Ann.Rev.Plant Physiol. 21: 385–426 (1970).

13. R.J. STRASSER (Universität Lüttich, Belgien): *Über die Steuerung der Photosystem-II-Aktivität mittels einer Schwachlichtreaktion*

Mit dem Ziele, dem photosynthetisch aktiven Zentrum näherzukommen, beschäftigen sich heute viele Arbeitsgruppen mit dem Studium der Biosynthese des Photosyntheseapparates höherer Pflanzen. Wie wir an

dieser Stelle vor einem Jahre anhand einer Tabelle zeigten, besteht die Möglichkeit, anstelle eines normalen Ergrünungsprozesses von Ethio-plasten zu Chloroplasten, welcher mehrere Stunden dauert, durch Blitzlichtbedingungen Chloroplasten zu erzeugen, welche bezüglich Photosystem-II-Aktivität (Sauerstoffentwicklung, variable Fluoreszenz, nicht-zyklischer Elektronentransport) inaktiv sind. Es bedarf dann nur noch einer kurzen Induktionsphase in der Grössenordnung von einigen Minuten, um eine starke apparente Sauerstoffentwicklung hervorzurufen. Der für dieses Phänomen verantwortliche Mechanismus ist lichtabhängig und scheint die letzten Biosyntheseschritte für ein aktives Photosystem II zu kontrollieren. Unsere Anstrengungen richten sich somit darauf, diesen Mechanismus mittels verschiedenster Methoden näher zu beschreiben.

Rein technisch wird zurzeit folgendes Vorgehen angewendet und weiter ausgearbeitet mit dem Arbeitsprinzip, möglichst viele Daten simultan von wenig Ausgangsmaterial her zu erhalten.

Ausgehend von *einem* Blattstück, kleiner als 1 cm², werden:

1. gleichzeitig Sauerstoffwechsel und variable Fluoreszenz gemessen (biologisches Experiment).
2. Ein Teil dieses Blattstückes wird nach dem Experiment fixiert und für elektronenmikroskopische Untersuchungen eingesetzt (morphologische Analysen).
3. Der übrige Teil wird in flüssigen Stickstoff gebracht, und das Tieftemperatur-Fluoreszenzspektrum wird aufgenommen (Emissionsanalysen).
4. Das wieder aufgetaute Blattstück wird dann halbiert. Eine Blattstückhälfte wird extrahiert und absorptionsspektroskopisch untersucht (Absorptionsanalysen im Extrakt).
5. Der restliche Teil wird für die Proteinanalysen eingesetzt (biochemische Analysen).

Wir hoffen, diesem Analysengange bald simultane In-vivo-Absorptionsmessungen beifügen zu können.

Das Grundschemata des Analysenganges sowie die Kultivierung des Ausgangsmaterials (14 Tage alte Bohnenpflanzen, 7 Tage im Dunkeln und 7 Tage unter Blitzlicht kultiviert, mit einer totalen Belichtungsdauer von 0,1 sec Licht pro Tag) wurden immer beibehalten. Das biologische Experiment selbst gliedert sich in zwei Teile:

- a) in eine Vorbehandlung von 8 min, während welcher nur die Beleuchtungsbedingungen variiert wurden, und
- b) eine Testperiode mit actinischem Photosyntheselicht von 6 bis 10 min immer bei gleichen Bedingungen.

Die gefundenen Resultate können wie folgt aufgezählt werden:

- Die Photosystem-II-Aktivität (Sauerstoffentwicklung) in höheren Pflanzen wird durch einen Induktionsmechanismus ausgelöst und re-

guliert (STRASSER/SIRONVAL: FEBS Letters 28, 56–59 [1972]. STRASSER: Verh. Schweiz. Naturforsch. Ges. 151: 104–106 [1971]).

- Der für die Induktion verantwortliche Mechanismus ist lichtabhängig, setzt jedoch keine gleichzeitige Aktion des Photosyntheseapparates voraus. Das heisst, dass photosynthetische Lichtreaktionen durch einen weiteren Lichtmechanismus reguliert werden (STRASSER/SIRONVAL: Experientia, im Druck).
- Der Induktionsmechanismus basiert nicht auf einer alleinigen photochemischen Reaktion, das heisst, der gemessene Effekt anhand der Sauerstoffmessungen ist dem Produkt aus Lichtintensität und Belichtungsdauer nicht proportional.
- Der Induktionsmechanismus ist temperaturabhängig (STRASSER: Abstracts VIth Int. Congr. on Photobiology, Bochum 1972, Nr. 225).
- Mittels sehr schwacher Vorbelichtung ($100 \text{ erg/sec} \cdot \text{cm}^2$) wird der Induktionsmechanismus in Gang gehalten. Dabei wird sowohl der Sauerstoffausstoss gemäss JOLIOT (Jet benannt) vorbereitet als auch die nachfolgende Induktion beschleunigt (STRASSER/SIRONVAL: FEBS Letters 29, 286–288 [1973]).
- Das Wirkungsspektrum der Induktion ist nicht an das Absorptionsspektrum von Chlorophyll gebunden. Schwaches *grünes* Licht von 550 nm ($100 \text{ erg/sec} \cdot \text{cm}^2$) löst all die angegebenen Induktionsphänomene aus.
- Schwaches Grünlicht (sowie Rot- und Blaulicht) induziert auch die variable Fluoreszenz.
- Vorläufig empirisch definierte Grössen in den beobachteten Induktionskurven der Sauerstoffentwicklung verhalten sich analog zu empirisch definierten Grössen in der variablen Fluoreszenz.
- Durch spezielle Variationen in den Beleuchtungsbedingungen können die analogen Grössen aus den Sauerstoff- und Fluoreszenzkurven im gleichen Sinne beeinflusst werden, was eine grobe gegenseitige Zuordnung von Sauerstoff- und Fluoreszenzkriterien erlaubt.
- Nach der Induktionsphase zeigen die Chloroplasten auch bei starker Sauerstoffentwicklung keine Granastapel (COUMANS/STRASSER/BRONCHART: Abstracts VIth Int. Congr. on Photobiology, Bochum 1972, Nr. 244).
- Nach längerer Dauerbelichtung (30 min) verwandeln sich die agranalen Chloroplasten in normale granale Chloroplasten. Ebenso wird das physiologische Verhalten so behandelter Blätter wie das von normalen grünen Blättern (EM-Untersuchungen von M. COUMANS und R. BRONCHART durchgeführt).

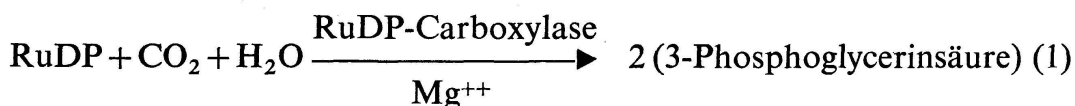
Der eigentliche molekulare Hintergrund der oben beschriebenen Beobachtungen kann erst nach eingehenden Analysen mittels der In-vivo-Absorptionsspektroskopie gefunden werden. Bestrebungen in dieser Richtung sind im Gange. Ebenso müssen eines Tages die für die thermischen Schritte verantwortlichen Proteine isoliert werden können.

Dem Patrimoine de l'Université de Liège, das mir in Form eines Forschungsstipendiums diese Arbeiten ermöglichte, sei an dieser Stelle herz-

lich gedankt. Ebenso danke ich Prof. Dr. C. SIRONVAL für viele stimu-
lierende Diskussionen, Frau F. HAYET für die regelmässige Kultivierung
der Organismen und Herrn J.F. OHN für wertvolle technische Kon-
struktionen.

14. P. SCHÜRMANN und B.B. BUCHANAN (Department of Cell Physi-
ology, University of California, Berkeley, USA): *Regulation der Ribulose-
1,5-diphosphat-Carboxylase in der Photosynthese*

Die Ribulose-1,5-diphosphat-(RuDP-)Carboxylase benötigt für maxi-
male Aktivität eine etwa 100mal höhere CO_2 -Konzentration als diejenige
der Luft (WEISSBACH, HORECKER und HURWITZ, 1956). Diese Eigenschaft
steht im Gegensatz zu der für das Enzym vorgeschlagenen Rolle in der
Photosynthese (Gleichung 1).



Vor einiger Zeit haben wir einen Regulationsmechanismus entdeckt,
der, bei einer physiologischen CO_2 -Konzentration, reine Carboxylase aus
Spinatblättern aktiviert und deaktiviert. Derselbe Regulationsmechanis-
mus wurde auch bei teilweise gereinigter RuDP-Carboxylase aus einer

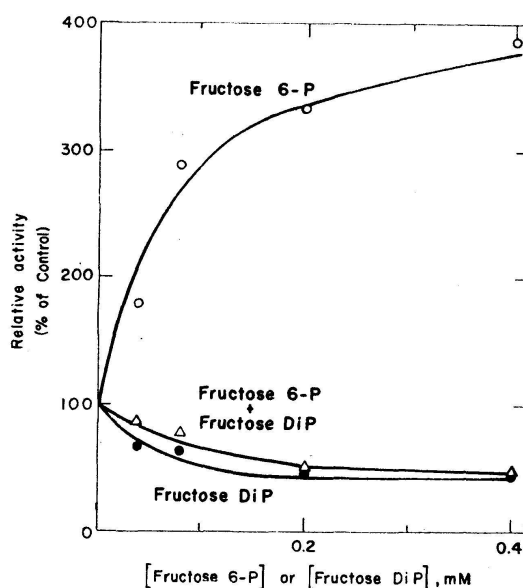


Abbildung 1

Grünalge (*Chlorella*), einer blaugrünen Alge (*Nostoc*) und aus Mais-
blättern nachgewiesen. Nach dem neuen Mechanismus (Abb. 1) wird das
Enzym durch Fructose-6-phosphat (F6P) aktiviert und durch Fructose-

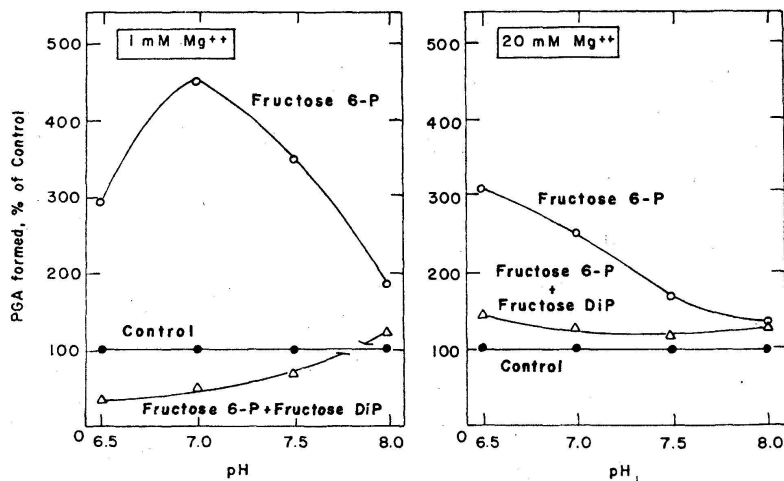


Abbildung 2

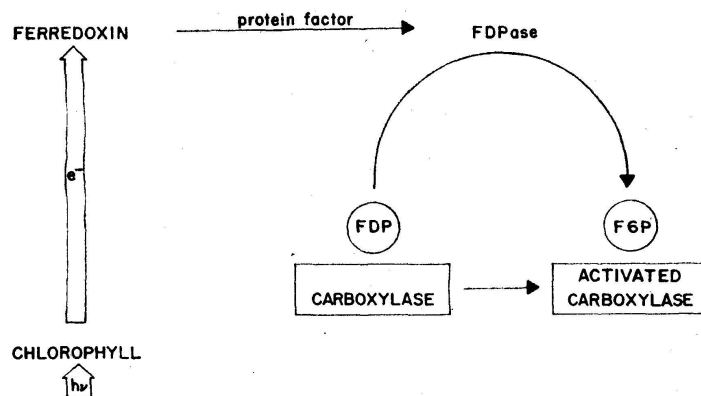


Abbildung 3

1,6-diphosphat (FDP) deaktiviert. F6P als auch FDP sind Zwischenprodukte im photosynthetischen Kohlenstoffzyklus der Chloroplasten. Diese Zwischenprodukte wirken als Enzymmodifikatoren, indem sie die Affinität der Carboxylase sowohl zu CO_2 (als Bicarbonat) als auch zu Mg^{++} verändern (Tabelle I); F6P aktiviert das Enzym durch Erhöhen der Affinität zu CO_2 und Mg^{++} (senkt die K_m -Werte für CO_2 und Mg^{++}), und FDP deaktiviert durch Vermindern der Affinität zu CO_2 und Mg^{++} (erhöht die K_m -Werte für CO_2 und Mg^{++}).

Wird die Carboxylase durch F6P aktiviert, verschiebt sich (bei variierter CO_2 -Konzentration) die Kinetik von nichtlinearer zu linearer Kinetik nach MICHAELIS (vgl. SUGIYAMA, NAKAYAMA und AKAZAWA, 1968). Die Zunahme der Affinität zu CO_2 ist am auffallendsten bei geringer Mg^{++} -Konzentration (Tabelle I) oder bei neutralem bis leicht saurem pH

Tabelle I

Bindungskonstanten der RuDP-Carboxylase

RuDP-Carboxylase	K_m, HCO_3^- (1 mM Mg^{++})	K_m, HCO_3^- (10 mM Mg^{++})	K_m, Mg^{++} (1 mM HCO_3^-)	K_m, RuDP (10 mM Mg^{++} 1 mM HCO_3^-)
	M	M	M	M
Kontrolle	$20,0 \times 10^{-3}$	$6,7 \times 10^{-3}$	5×10^{-3}	1×10^{-4}
Aktiviert durch Fructose-6-P	$3,3 \times 10^{-3}$	$3,3 \times 10^{-3}$	1×10^{-3}	5×10^{-4}
Deaktiviert durch Fructose-1,6-di- phosphat	$12,5 \times 10^{-3}$	$6,7 \times 10^{-3}$	10×10^{-3}	4×10^{-4}

(Abb. 2). Die Deaktivierung durch FDP stellt die ursprüngliche geringe Affinität zu CO_2 und Mg^{++} und die charakteristische nichtlineare Kinetik wieder her. Als eine sekundäre Veränderung wird bei der Regulation zudem die Affinität des Enzyms zu seinem Substrat, RuDP, beeinflusst. Ist das Enzym durch F6P aktiviert, verringert sich die Affinität zu RuDP, im Gegensatz zur Affinität zu CO_2 und Mg^{++} . Diese Veränderung kann durch FDP nur teilweise rückgängig gemacht werden (Tabelle I).

Andere im Chloroplasten-Stoffwechsel vorkommende Zwischenprodukte, wie Ribulose-5-phosphat, Xylulose-5-phosphat, Erythrose-4-phosphat und Ribose-5-phosphat, aktivieren die RuDP-Carboxylase ebenfalls, aber in geringerem Ausmass als F6P. Licht aktiviert (1,5fach) die RuDP-Carboxylase in isolierten, intakten Chloroplasten (vgl. PEDERSEN, KIRK und BASSHAM, 1966).

6-Phosphogluconat, ein Verbindung, die in Chloroplasten nicht gefunden wurde, aktiviert bei einer physiologischen CO_2 -Konzentration das Enzym besser als F6P. Auf Grund der Veränderung der Bindungskonstanten (Tabelle II) scheint die Aktivierung durch 6-Phosphogluconat in

Tabelle II

Wirkung von 6-Phosphogluconat auf die Michaelis-Konstanten K_m der RuDP-Carboxylase für Mg^{++} und HCO_3^-

	K_m, Mg^{++}	K_m, HCO_3^- (1 mM Mg^{++})	K_m, HCO_3^- (10 mM Mg^{++})
	M	M	M
Kontrolle	$4,4 \times 10^{-3}$	$2,0 \times 10^{-2}$	$1,0 \times 10^{-2}$
+ 6-Phosphogluconat	$0,7 \times 10^{-3}$	$0,25 \times 10^{-2}$	$0,25 \times 10^{-2}$

jeder Beziehung genauso zu funktionieren wie mit F6P, ausser dass die Wirkung von 6-Phosphogluconat stärker ist. Da letzteres aber kein Produkt der Photosynthese in Chloroplasten ist, wird die physiologische Bedeutung der Regulation der RuDP-Carboxylase durch 6-Phosphogluconat fragwürdig.

Abbildung 3 zeigt ein Regulationsschema, das im Einklang steht mit den hier dargestellten und unseren früheren Ergebnissen (BUCHANAN, SCHÜRMANN und KALBERER, 1971). Nach dieser Auffassung wird die RuDP-Carboxylase durch die relativen Mengen von F6P und FDP reguliert, welche ihrerseits vom lichtabhängigen, durch Ferredoxin aktivierten Fructose-1,6-diphosphatase-(FDPase-)System gesteuert werden. Solch ein Regulationsschema scheint für die photosynthetische CO₂-Assimilation besonders gut geeignet zu sein, weil es die Regulation mit der Ausnützung von Strahlungsenergie koppelt.

LITERATUR

- BUCHANAN, B.B./SCHÜRMANN, P./KALBERER, P.P.: J.Biol.Chem. 246: 5952-5959 (1971).
PEDERSEN, T.A./KIRK, M./BASSHAM, J.A.: Physiol.Plant. 19: 219-231 (1966).
SUGYIAMA, T./NAKAYAMA, N./AKAZAWA, T.: Arch.Biochem.Biophys. 126: 737-745 (1968).
WEISSBACH, A./HORECKER, B.L./HURWITZ, J.: J.Biol.Chem. 218: 795-810 (1956).

15. P.A. SIEGENTHALER (Laboratoire de physiologie végétale, Institut de botanique, Université de Neuchâtel): *Action des acides gras en C₁₈ et vieillissement des chloroplastes isolés d'épinard*

L'un des problèmes fondamentaux de la biologie est de définir quelles sont l'ultrastructure et les fonctions de la membrane biologique ainsi que les relations qui existent entre elles. Parmi les nombreuses approches visant à élucider ce problème, nous avons choisi d'étudier comment varient la structure et les fonctions photochimiques des membranes du chloroplaste au cours d'un vieillissement *in vitro*. Le vieillissement est à la fois un instrument de travail permettant de révéler la nature de l'association structure-fonctions des chloroplastes et, secondairement, un modèle *in vitro* permettant de mieux comprendre le vieillissement *in vivo*.

Des recherches antérieures [1-3] ont permis de démontrer que le vieillissement *in vitro* des chloroplastes isolés d'épinard provoque une altération de la structure et des fonctions photosynthétiques de ces organites cellulaires. En vieillissant, les chloroplastes subissent un gonflement irréversible et, simultanément, leur capacité à se contracter sous l'effet de la lumière diminue. Parallèlement, on peut observer un découplage du transport d'électrons et de la photophosphorylation qui lui est associée, une diminution de l'hydrolyse et de la biosynthèse d'ATP ainsi qu'une

réduction du dégagement apparent d'O₂ et, à des degrés variables, du transport d'électrons des deux photosystèmes (PS-I et PS-II). Le transport d'électrons associé au PS-I, mesuré en présence de NADP⁺ ou de méthylviologène (MV) est beaucoup plus résistant à un vieillissement *in vitro* que le PS-II, mesuré en présence de dichlorophénolindophénol ou de ferricyanure comme accepteur d'électrons (v. fig. 1A). De même, sous l'action d'un vieillissement, la photophosphorylation non cyclique est beaucoup plus rapidement inhibée que la photophosphorylation cyclique [2].

Au cours du vieillissement, l'activité *o*-diphénoloxydase croît considérablement tandis que la période de latence qui précède l'initiation de ces réactions secondaires diminue, phénomènes qui dépendent probablement de l'intégrité structurale du chloroplaste. L'activité *o*-diphénoloxydase explique, en partie du moins, pourquoi la stœchiométrie de la réaction de HILL n'est plus respectée au cours du vieillissement [4].

Un examen au microscope électronique montre que le vieillissement a pour effet de désorganiser le réseau lamellaire des plastides, ce qui modifie les propriétés physico-chimiques de la membrane des thylacoïdes. Ce phénomène produit un appel d'eau dans le compartiment interne des

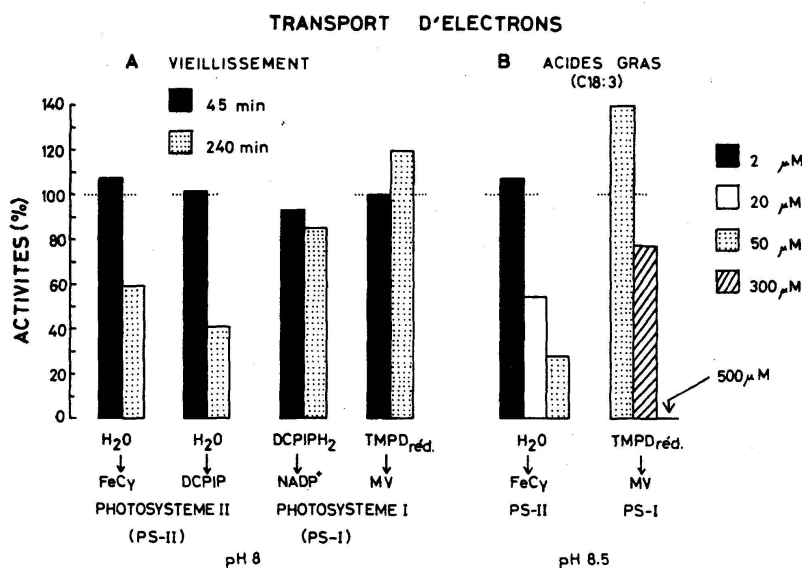


Figure 1

Influence d'un vieillissement *in vitro* (A) ou des acides gras non saturés en C₁₈, notamment de l'acide linoléique (B) sur les activités du transport d'électrons dans les photosystèmes II (PS-II) et I (PS-I). FeCy: ferricyanure de potassium; DCPIP: 2,6-dichlorophénol indophénol; TMPD: N,N,N',N'-tetraméthyl-*p*-phénylènediamine; MV: méthylviologène (voir les conditions expérimentales exactes dans [11])

thylacoïdes. Or, nous savons que la portion lipidique des membranes des chloroplastes est constituée essentiellement de galactolipides, de sulfoquinovosyl diglycéride et de phospholipides. Les galactolipides sont de loin les plus abondants et sont caractérisés par un degré élevé de non-saturation dont est presque entièrement responsable l'acide linoléique, acide gras en C_{18} ayant 3 doubles liaisons [5].

Pour expliquer les modifications qui se produisent au cours du vieillissement, nous avons formulé l'hypothèse que des acides gras libres, libérés dans les thylacoïdes au cours du vieillissement, pourraient être les agents responsables des altérations observées sur les plans structural et fonctionnel. Cette hypothèse de travail a été inspirée par la découverte relativement récente de la présence de galactolipases dans les lamelles de chloroplastes [6], enzymes qui sont particulièrement actifs lorsque ces organites cellulaires vieillissent *in vitro* [7]. Ces travaux nous ont incité à entreprendre une étude portant sur l'influence des acides gras exogènes sur la structure et les activités photochimiques de fragments de chloroplastes fraîchement préparés.

Des observations au microscope électronique [8] ainsi que des analyses spectrophotométriques [9] indiquent que les acides gras sont responsables du gonflement des thylacoïdes et de l'inhibition concomitante de leur capacité à se contracter sous l'effet de la lumière. Une étude comparée de l'effet de divers acides gras, de $C_{8:0}$ à $C_{22:0}$, a montré que seuls les acides non saturés en C_{18} , c'est-à-dire les acides linoléique, linoléique et oléique et, dans une moindre mesure, l'acide myristique provoquent un gonflement des chloroplastes et une inhibition de leur capacité à se contracter [9]. Ces acides gras représentent précisément la majorité des acides libérés par hydrolyse des lipides dans les membranes de chloroplastes au cours du vieillissement [7, 10]. Ainsi les acides gras non saturés semblent jouer le rôle de régulateurs de la structure des chloroplastes.

L'action des acides gras ne se limite pas seulement à des modifications de structure; elle joue également un rôle prépondérant dans le contrôle des activités photochimiques. A cet égard, trois phénomènes méritent d'être signalés [11].

A des concentrations croissantes, les acides gras provoquent une inhibition séquentielle des activités du transport d'électrons associées aux PS-II et PS-I (v. fig. 1B). Au pH optimum, 50% d'inhibition du flux d'électrons dans le PS-II sont atteints pour un rapport molaire acide gras/chlorophylle égal à 1, tandis que dans le PS-I, la même inhibition est obtenue à un rapport molaire voisin de 16,5. On peut calculer que pour un rapport variant de 1,4 à 9,0, l'acide linoléique est un inhibiteur spécifique du PS-II.

En fonction de concentrations croissantes d'acides gras, on observe une même inhibition séquentielle de la photophosphorylation associée aux PS-II et I [11]. De plus, à faibles concentrations (2 μ M à pH 8,5 et 2–20 μ M à pH 7,7), les acides gras provoquent un faible effet découplant dans le PS-II. Dans le PS-I, ce phénomène est plus prononcé à des concentrations plus élevées (50–200 μ M à pH 8,5).

Ces résultats suggèrent que dans les chloroplastes en voie de vieillissement où augmente graduellement la teneur endogène en acides gras libres, les activités associées au PS-II, comme le dégagement d'O₂, le transport d'électrons et la synthèse d'ATP non cyclique, disparaissent progressivement au profit des réactions associées au PS-I. Il a été démontré récemment que la photophosphorylation cyclique était de nature physiologique et jouait un rôle direct dans l'assimilation du CO₂ photosynthétique [12]. On peut dès lors s'attendre que, dans les chloroplastes en voie de vieillissement où le PS-II n'est plus actif, la source du pouvoir réducteur est fournie par l'intermédiaire du PS-I seulement et que l'ATP est biosynthétisé sous un régime de photophosphorylation cyclique.

Le troisième fait remarquable est que les acides gras non seulement influencent la vitesse du transport d'électrons mais provoquent également un déplacement du pH optimum de la réaction, en direction de l'acidité. Ce déplacement a été interprété comme un phénomène général lié à la séparation du flux d'électrons et de la phosphorylation provoquée par la présence d'agents découplants et de détergents ou par une sonication des chloroplastes [13, 14].

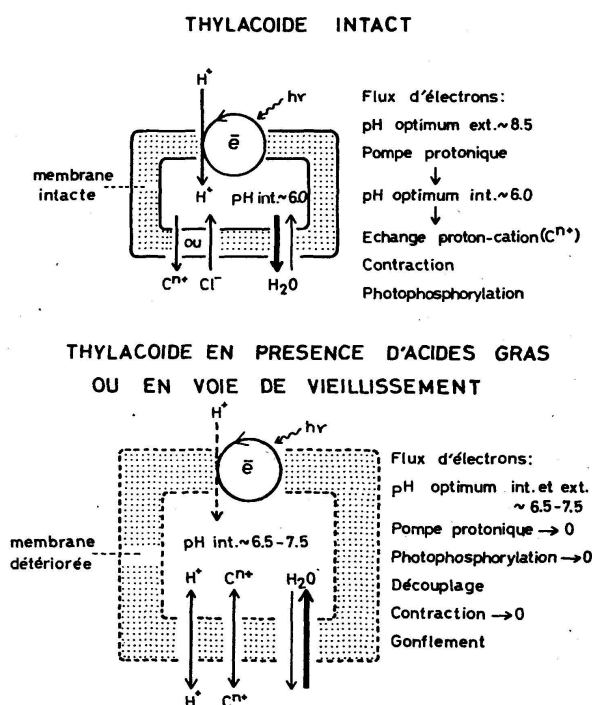


Figure 2

Schéma illustrant l'interprétation proposée pour expliquer le déplacement vers l'acidité du pH optimum du transport d'électrons sous l'action des acides gras ou du vieillissement (voir les explications dans le texte)

Quelle est la situation en présence d'acides gras? Les concentrations qui découplent le PS-I et le PS-II ne provoquent aucun déplacement du pH optimum du flux d'électrons vers l'acidité. Au contraire, les concentrations (généralement plus élevées) qui engendrent un déplacement ne découplent pas les systèmes et inhibent généralement plus fortement la photophosphorylation que le transport d'électrons [11].

Ainsi, pour les acides gras, nos résultats sont en désaccord avec ceux de la plupart des chercheurs [15] qui considèrent que le découplage est responsable du déplacement du pH optimum du transport d'électrons en direction de l'acidité. Il nous paraît plus aisé d'interpréter ce phénomène si l'on admet que la vitesse du transport d'électrons est contrôlée non seulement par l'énergie de couplage mais aussi par le pH interne du compartiment des thylacoïdes [16].

En effet (v. fig. 2), dans les chloroplastes intacts (fraîchement préparés), la lumière initie le flux d'électrons et, simultanément, la pompe protonique qui engendre une absorption de protons. Ce mécanisme a pour effet d'abaisser le pH dans le compartiment interne du thylacoïde. Au pH optimum externe de 8,5, ce mécanisme, induit par la lumière, produit un pH interne voisin de 6 qui correspond précisément au pH optimum interne du transport d'électrons [16]. En présence d'acides gras, la membrane perd son intégrité structurale et devient beaucoup plus perméable aux molécules d'eau [9], et dans une certaine mesure aux protons. Simultanément, les propriétés physico-chimiques de la membrane sont modifiées d'une façon telle que le mécanisme de la pompe protonique est réduit. Lorsque le pH externe est égal à 8,5, l'absorption de protons est insuffisante pour abaisser le pH interne jusqu'à 6 et le transport d'électrons est inhibé. En revanche, lorsque le pH externe est abaissé et que, par effet de concentration davantage de protons diffusent dans le thylacoïde, les conditions sont à nouveau favorables au transport d'électrons, ce qui explique le déplacement du pH optimum. Cette interprétation est illustrée dans la figure 2.

Ce travail a pu être réalisé grâce à l'appui du Fonds national suisse de la Recherche scientifique (contrat 3.566.71) et à l'excellente collaboration technique de M^{mes} JARMILÀ HORAKOVÀ et FRANÇOISE MATHEZ.

BIBLIOGRAPHIE

1. SIEGENTHALER, P.A.: *Plant Cell Physiol.* 10: 801-810 (1969).
2. SIEGENTHALER, P.A.: *Plant Cell Physiol.* 10: 811-820 (1969).
3. SIEGENTHALER, P.A.: *Actes Soc.helv.Sci.nat.* 149: 151-156 (1969).
4. SIEGENTHALER, P.A./VAUCHER-BONJOUR, P.: *Planta* 100: 106-123 (1971).
5. ALLEN, C.F./GOOD, P./DAVIS, H.F./FOWLER, S.D.: *Biochim.Biophys.Res.Comm.* 15: 424-430 (1964).
6. SASTRY, P.S./KATES, M.: *Biochemistry* 3: 1280-1287 (1964).
7. WINTERMANS, J.F.G.M./HELMSSING, P.J./POLMAN, B.J.J./VAN GISBERGEN, J./COLLARD, J.: *Biochim.Biophys.Acta* 189: 95-105 (1969).
8. COHEN, W.S./NATHANSON, B./WHITE, J.E./BRODY, M.: *Arch.Biochem.Biophys.* 135: 21-27 (1969).

9. SIEGENTHALER, P.A.: Biochim.Biophys.Acta 275: 182-191 (1972).
10. CONSTANTOPOULOS, G./KENYON, C.N.: Plant Physiol. 43: 531-536 (1968).
11. SIEGENTHALER, P.A.: sous presse dans Biochim.Biophys.Acta (1973).
12. SCHÜRMANN, P./BUCHANAN, B.B./ARNON, D.I.: Biochim.Biophys.Acta 267: 111-124 (1971).
13. JACOBI, G./LEHMANN, H.: In: Progress in Photosynthesis Research, vol. I, pp. 159-173 (1969).
14. TSUJIMOTO, H.Y./MCSWAIN, B.D./CHAIN, R.K./ARNON, D.I.: Ibid., vol. III, pp. 1241-1261 (1969).
15. BOARDMAN, N.K.: Ann.Rev.Plant Physiol, 21: 115-140 (1970).
16. ROTTENBERG, H./GRUNWALD, T./AVRON, M.: Eur.J.Biochem. 25: 54-63 (1972).

16. M. BONZON (Genève): *Evolution du chloroplaste d'épinard lors de l'induction florale*

17. H. GREPPIN et B. HORWITZ (Genève): *Réponse photo-électrique de la feuille d'épinard lors de l'induction florale*

18. A. GRANGE, M.-N. MIÈGE et J. MIÈGE (Genève): *Evolution des protéines des graines de Phaseolus vulgaris pendant leur phase quiescente en relation avec les modalités de leur conservation*

Hauptvortrag (gemeinsam für beide Sektionen)

19. O. DANESCH (Vomperberg, Österreich): *Evolution in der Orchideengattung Ophrys*