

Die Synthese von Lipochinonen und isoprenoiden Pigmenten bei der Ergrünung von Etioplasten im Blaulicht

Synthesis of Lipoquinones and Isoprenoid Pigments during Greening of Etioplasts in Blue Light

Hans K. Kleudgen und Hartmut K. Lichtenthaler

Botanisches Institut, Universität Karlsruhe

(Z. Naturforsch. **29 c**, 142–146 [1974]; eingegangen am 10. Januar 1974)

Chloroplast Lipid Synthesis, Blue Light, Greening of Etioplasts

Blue light induces in etioplasts of *Hordeum* seedlings parallel to the formation of chlorophyll an increased synthesis of carotenoids, plastidic benzoquinones and vitamin K₁.

1. Blue light induces an enhanced synthesis of β -carotene, lutein, violaxanthin, and neoxanthin, while the levels of antheraxanthin and zeaxanthin are decreased.
2. In contrast to the etiolated tissue a much higher portion of total plastoquinone-9 (oxidized and reduced form) is formed in blue light than total α -tocopherol (+ α -tocoquinone), and a higher portion of the oxidized quinone forms plastoquinone-9 and α -tocoquinone.
3. The blue-light-induced changes of the isoprenoid lipid synthesis described here are similar to those obtained in continuous far-red light. It is, therefore, suggested that blue light is effective via the blue absorption bands of the phytochrome system.
4. Blue-light-induced greening of etioplasts results in a much higher synthesis rate of chlorophyll a and other isoprenoid thylakoid lipids as compared to red light. This enhancement of thylakoid lipid formation appears to be a special blue light effect.

Einleitung

Die Entstehung und Förderung der Synthese isoprenoider Thylakoidlipide unter dem Einfluß des Lichts im Zusammenhang mit der Bildung eines funktionsfähigen Photosyntheseapparates ist in mehreren Arbeiten untersucht worden. Es geht dabei zum einen um den Effekt einer generellen Neubildung (z. B. bei Chlorophyll), zum anderen um eine Umstellung der stoffwechselphysiologischen Verhältnisse der Etioplasten, wobei im Licht die Bildung anderer Lipidkomponenten (z. B. β -Carotin, Vitamin K₁, Plastochinon-9) bevorzugt wird, als zuvor im Dunkeln (Xanthophylle, α -Tocopherol)^{1–3}. Diese durch Weißlicht induzierte spezifische Synthese isoprenoider Thylakoidlipide wird offenbar durch das Hellrot-Dunkelrot-reversible Phytochromsystem ausgelöst^{4–7}. Andererseits sind bestimmte lichtinduzierte Prozesse an die Wirkung des blauen Spektralbereichs gekoppelt. So wurden als Folge einer Blaulichtabsorption Steigerung der Proteinsynthese^{8, 9}, Abnahme des Gesamtkohlenhydratgehaltes¹⁰, Steigerung der Atmung¹¹, Zunahme der Photosyntheseleistung^{12, 13}, Gestaltänderung von Chloroplasten¹⁴ und andere Effekte beobachtet. Die Wirkungsspektren einiger Blaulichteffekte weisen auf ein Flavoprotein als Akzeptor hin, während in

anderen Fällen blaulichtabhängige Photochromreaktionen vorliegen dürften.

In Weiterführung früherer Untersuchungen wird in der vorliegenden Arbeit am Beispiel der Synthese isoprenoide Carotinoide, Lipochinone und Chlorophylle überprüft, ob Blaulicht ähnliche oder andere Effekte auf die lichtinduzierte Ergrünung von Etioplasten ausübt als Weißlicht oder das P₇₃₀ induzierende Dauerdunkelrot. Darüberhinaus sollte diese Untersuchung zusätzliche Informationen über die Regulation der Synthese isoprenoide Thylakoidlipide liefern.

Methodik

Die Untersuchungen wurden an Keimlingen von *Hordeum vulgare* L. (Wilferdingen) durchgeführt. Die Anzucht erfolgte bei 25 °C und 80% rel. Feuchtigkeit in Plastikschalen auf mit Gaze bespannten Kunststoffnetzen in einer modifizierten Nährlösung nach van der Crone. Nach 7 Tagen Dauerdunkel (Ausgangswert) erhielten die etiolierten Keimlinge 6, 10, 24 oder 48 Stunden Blaulicht (Philips Leuchstofflampen TL 40 W/18 mit Plexiglasfilter Nr. 627 der Fa. Röhm GmbH, Darmstadt, und Heratherm-

Sonderdruckanforderungen an Prof. Dr. H. K. Lichtenthaler, Botanisches Institut der Universität, D-7500 Karlsruhe 1, Kaiserstr. 12.



Dieses Werk wurde im Jahr 2013 vom Verlag Zeitschrift für Naturforschung in Zusammenarbeit mit der Max-Planck-Gesellschaft zur Förderung der Wissenschaften e.V. digitalisiert und unter folgender Lizenz veröffentlicht: Creative Commons Namensnennung-Keine Bearbeitung 3.0 Deutschland Lizenz.

Zum 01.01.2015 ist eine Anpassung der Lizenzbedingungen (Entfall der Creative Commons Lizenzbedingung „Keine Bearbeitung“) beabsichtigt, um eine Nachnutzung auch im Rahmen zukünftiger wissenschaftlicher Nutzungsformen zu ermöglichen.

This work has been digitized and published in 2013 by Verlag Zeitschrift für Naturforschung in cooperation with the Max Planck Society for the Advancement of Science under a Creative Commons Attribution-NoDerivs 3.0 Germany License.

On 01.01.2015 it is planned to change the License Conditions (the removal of the Creative Commons License condition "no derivative works"). This is to allow reuse in the area of future scientific usage.

glasscheiben). Intensitätsmaximum 450 nm; Energie 1000 erg/cm²·sec. Als Weißlichtquelle wurden Osram Fluora-Lampen 65 W/77 R (7200 erg/cm²·sec) verwendet. Das Rotlichtfeld bestand aus Philips Leuchten TL 40W/15 mit rotem Plexiglas Nr. 555 als Filter und Herathermglasscheiben (Intensitätsmaximum bei 660 nm; 800 erg/cm²·sec).

Die abgeschnittenen Pflanzen (Primärblatt + Koleoptile) wurden zu 150 – 200 Stück bei schwachem Grünlicht in kaltem Aceton (0°C) mit dem Ultraturrax zerkleinert und der Extrakt im Scheide-trichter in Petrolbenzin überführt. Nach dünnenschicht-chromatographischer Trennung^{15, 2} erfolgte die Be-stimmung der Lipochinone und Carotinoide nach Lichtenthaler², die der Chlorophylle nach Ziegler und Egle¹⁶.

Ergebnisse

a. Chlorophylle

Die Chlorophylle als essentielle Bestandteile des Photosyntheseapparates sind zusammen mit den Carotinoiden und Lipochinonen in den Thylakoiden der Chloroplasten lokalisiert¹⁷. Bei der blaulicht-induzierten Thylakoidsynthese steigt der Gesamt-chlorophyllgehalt bis zu einer Gesamtzeit von etwa 24 h nahezu linear an. Danach fällt die Chlorophyllsyntheserate etwas ab (Abb. 1). Die Bildungs-rate von Chlorophyll a ist auch im Blaulicht zunächst stärker als jene von Chlorophyll b, wie es von Weiß-licht bekannt ist. Dies ergibt anfänglich hohe Chlorophyll a/b-Werte (z. B. 5,0 nach 6 h), die danach mit

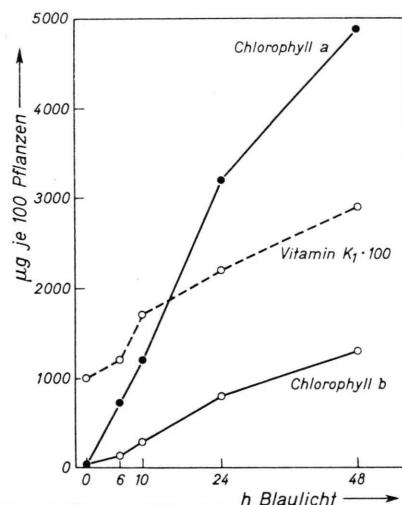


Abb. 1. Synthese von Chlorophyllen und Vitamin K₁ beim Ergrünen etiolierter *Hordeum*-Keimlinge im Blaulicht (λ_{max} 450 nm).

zunehmender Belichtung absinken (Abb. 1). Ein Vergleich mit Weißlicht- und Rotlichtergrünung (Tab. I) zeigt, daß die a/b-Werte im Rotlicht an-fänglich deutlich niedriger liegen als im Blaulicht, während Weißlicht (Fluoraleuchten mit hohem Blau-anteil) anfänglich sich wie Blaulicht verhält. Die höheren a/b-Werte im Blaulicht sind offensichtlich eine spezifische Blaulichtwirkung. Sie ist auf die Tat-sache zurückzuführen, daß in den ersten 6 Stunden der Belichtung im Blaulicht bis zu 90% mehr Chlorophyll als im Rotlicht gebildet wird und auch danach der Rotlicht-Chlorophyllgehalt 10 – 20% unter je-nem der Blaulichtpflanzen liegt.

Tab. I. Absinken der Zahlenwerte für das Verhältnis Chlorophyll a/b bei Belichtung etiolierter *Hordeum*-Keimlinge (Schwankungsbreite der a/b-Werte maximal $\pm 0,1$).

| | 6 | 10 | 24 | 48 | 90 [h] |
|-----------|-----|-----|-----|-----|--------|
| Weißlicht | 5,1 | 3,9 | 3,1 | 3,1 | 3,0 |
| Blaulicht | 5,0 | 3,8 | 3,4 | 3,2 | 3,0 |
| Rotlicht | 4,2 | 3,6 | 3,0 | 3,0 | 3,0 |

b. Lipochinone

Die isoprenoiden Plastidenchinone, als lipophile Benzo- oder Naphthochinone potentielle Katalysato-ren des photosynthetischen Elektronentransports, werden bei der Blaulichtergrünung in etwa zeitlich parallel zum Chlorophyll gebildet. Der Plasto-chinon-9-Gehalt nimmt bei kurzen Bestrahlungszeiten (bis 6 h) insgesamt nur leicht zu (Abb. 2). Zu Beginn der Blaulichtbestrahlung sinkt der Plasto-chinon-9-Gehalt wie im Weißlicht zunächst ab, offensichtlich

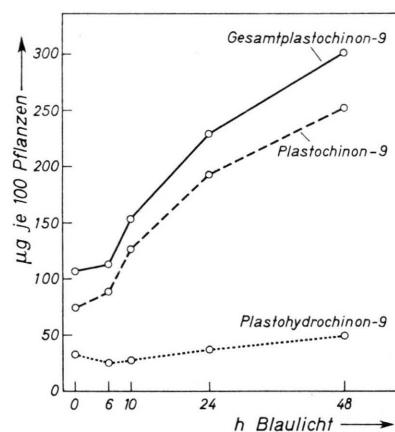


Abb. 2. Bildung von Plasto-chinon-9 (oxidierte und reduzierte Form) bei Bestrahlung 7 Tage alter *Hordeum*-Keimlinge im Blaulicht.

durch Photooxidation des Hydrochinons zum Plasto-hydrochinon-9. Nach längerer Lichteinwirkung steigt die Syntheserate jedoch stärker an. Die Zunahme im Plastoquinon-9-Gehalt ist hauptsächlich auf Bildung der oxidierten Form zurückzuführen.

α -Tocopherol und α -Tocochinon stellen ein lipophiles Redoxsystem der Thylakoide dar, dessen Synthese rasch einsetzt (Abb. 3). Wie im Weißlicht wird unter Blaulichteinwirkung hauptsächlich die reduzierte Form (α -Tocopherol) gebildet. Relativ zum Ausgangswert ist der Anstieg im α -Tocochinongehalt jedoch stärker ($3,2 \times$) als bei α -Tocopherol

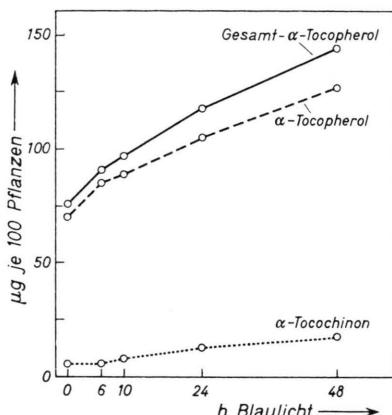


Abb. 3. Synthese von Gesamt- α -Tocopherol (α -Tocochinon + α -Tocopherol) beim Ergrünen etiolerter *Hordeum*-Keimlinge im Blaulicht.

($1,8 \times$). Ein Vergleich der lipophilen Benzochinone untereinander lässt deutlich werden, daß im Licht die Bildung von Gesamtplastoquinon-9 stärker gefördert ist (Anstieg auf das ca. 3-fache des Ausgangswertes) als jene von Gesamt-tocopherol (Anstieg auf das ca. 2-fache). Das mit dem Pigmentsystem I assoziierte Naphthochinon Vitamin K₁ wird mit hoher Syntheserate gebildet, sein Gehalt liegt nach 48 h Blaulichteinwirkung um das ca. 3-fache über dem Ausgangswert (Abb. 1).

c. Carotinoide

Bei den Carotinoiden ist im Etiolument und in den bestrahlten Pflanzen das Lutein mengenmäßig vorherrschend (Abb. 4). In Etioplasten und nach kurzer Belichtung tritt noch Violaxanthin stark hervor, dessen Konzentration bei längerer Belichtung jedoch von β -Carotin übertroffen wird. Ähnlich wie im Weißlicht wird unter Blaulichtbedingungen die Bildung von β -Carotin am stärksten gefördert (An-

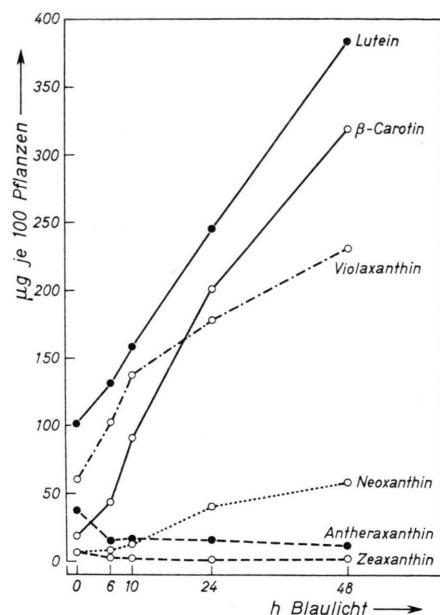


Abb. 4. Bildung von Carotinoiden in 7 Tage alten etiolierten *Hordeum*-Keimlingen bei Blaulichtergrünung.

stieg auf das 18-fache), gefolgt von Neoxanthin (Anstieg auf das 10-fache). Der Gehalt an Lutein und Violaxanthin steigt nach 48 h Belichtung nur auf das 3,9-fache an. Die Konzentration an Antheraxanthin und Zeaxanthin nimmt mit der Belichtung ständig ab. Zeaxanthin ist bei älteren Pflanzen nur noch in geringen Spuren vorhanden. Entsprechend ändert sich die prozentuale Zusammensetzung der Carotinoide (Tab. II).

Ein Vergleich zwischen den einzelnen isoprenoiden Lipidgruppen zeigt, daß die Syntheserate der Chlorophylle am höchsten ist und jener der Carotinoide, des Vitamin K₁ und der lipophilen Benzochinone vorausgeht. Entsprechend steigt das Gewichtsverhältnis Chlorophylle zu Carotinoide

Tab. II. Änderung der prozentualen Zusammensetzung der Carotinoide beim Ergrünen etiolerter *Hordeum*-Keimlinge im Blaulicht.

| | Dunkel | 6 | 10 | 24 | 48 |
|------------------|---------------|-------|-------|-------|-------|
| | Blaulicht [h] | | | | |
| β -Carotin | 7,9 | 14,6 | 21,8 | 29,5 | 31,9 |
| Lutein | 44,5 | 43,5 | 37,9 | 36,0 | 38,3 |
| Violaxanthin | 26,5 | 33,9 | 32,9 | 26,2 | 23,1 |
| Neoxanthin | 2,5 | 2,4 | 3,1 | 5,9 | 5,7 |
| Antheraxanthin | 16,3 | 5,0 | 4,1 | 2,2 | 1,2 |
| Zeaxanthin | 2,4 | 0,6 | 0,2 | 0,1 | 0,08 |
| Xanthophylle | 92,2 | 85,3 | 78,2 | 70,4 | 68,3 |
| Carotinoide | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 100,0 | 100,0 |

($a+b/x+c$) von 2,9 (6 h) auf 6,2 (48 h) an, das Verhältnis $a+b/\text{Vitamin K}_1$ im gleichen Zeitraum von 71,5 auf 212 und der Quotient $a+b/\text{Benzochinone}$ von 4,2 auf 13,8 (Tab. III).

Tab. III. Änderung der Gewichtsverhältnisse von isoprenoiden Plastidenlipiden im Verlauf der Ergrünung etiierter *Hordeum*-Keimlinge im Blaulicht. (a, Chlorophyll a; b, Chlorophyll b; x, Xanthophylle; c, β -Carotin.)

| | Dunkel | 6 | 10 | 24 | 48 |
|--|---------------|------|------|------|------|
| | Blaulicht [h] | | | | |
| $\frac{a+b}{x+c}$ | — | 2,9 | 3,6 | 5,9 | 6,2 |
| $\frac{x}{c}$ | 11,6 | 5,8 | 3,6 | 2,4 | 2,1 |
| $\frac{a+b}{\text{Vitamin K}_1}$ | — | 71,5 | 87,0 | 181 | 212 |
| $\frac{a+b}{\text{Benzochinone}}$ | — | 4,2 | 5,9 | 11,5 | 13,8 |
| $\frac{\text{Benzochinone}}{\text{Vitamin K}_1}$ | 18,3 | 17,0 | 14,7 | 15,8 | 15,4 |
| Ges.- Plastothenon-9 | 1,4 | 1,2 | 1,6 | 1,9 | 2,1 |
| Ges.- α -Tocopherol | | | | | |

Diskussion

Blaulicht induziert in etiolierten Gerstenkeimlingen die Neusynthese (Chlorophylle) bzw. eine verstärkte und spezifische Synthese von isoprenoiden Thylakoidlipiden (Carotinoide, lipophile Benzochinone, Vitamin K₁), wie im Rahmen dieser Arbeit gezeigt wurde. Blaulicht bewirkt in Etioplasten somit im Prinzip die gleichen lichtinduzierten Veränderungen, wie sie bereits früher für Weißlicht beschrieben wurden²⁻⁴.

Neben einer allgemeinen Syntheseförderung der isoprenoiden Thylakoidlipide handelt es sich bei den einzelnen Lipidgruppen um eine spezifische lichtinduzierte Änderung des Metabolitflusses, wobei im Licht in stärkerem Maße jene Lipide angereichert werden, die im Dunkeln nicht (Chlorophylle) oder nur in geringer Konzentration (z. B. β -Carotin, Vitamin K₁) vorliegen. So wird bei den lipophilen Benzochinonen mehr Gesamt-Plastothenon-9 als Gesamt-Tocopherol gebildet. Dies bedeutet, daß an die Homogentisinsäure, die biogenetische Vorstufe bei der Benzochinonderivate, im Licht die C₄₅-Kette (Plastothenon-9) und nur in geringem Maße der Phytylrest (α -Tocopherol) angehängt wird¹⁸. Im

Licht wird beim Plastothenon-9 überwiegend die oxidierte Form gebildet, auch der Anteil von α -Tocopherol erhöht sich deutlich gegenüber der Dunkelphase. Diese lichtinduzierten spezifischen Umstellungen des Lipochinon- und Carotinoidstoffwechsels sind, wie auch die Chlorophyllsynthese, allgemeine Indikatoren für die Bildung von Thylakoiden. In voll ergrünten Blättern bzw. beim Thylakoidabbau im Zuge der Chloroplastendegeneration werden hingegen vermehrt die reduzierten Benzochinonformen (α -Tocopherol, Plastothenon-9) gebildet, während der Pegel an Vitamin K₁, β -Carotin und Chlorophylle weitgehend konstant gehalten bzw. durch Abbau reduziert wird¹⁹⁻²¹.

Alle vorgenannten blaulichtinduzierten Syntheseleistungen werden auch im Dauerdunkelrot⁴ bzw. Dauerhellrot²² unter Vermittlung des aktiven Phytochrom P₇₃₀ erhalten⁴. Da die hier im Blaulicht gefundenen Syntheseleistungen in ihrer Tendenz jener unter Phytochromeinwirkung entsprechen, ist anzunehmen, daß Blaulicht über das Phytochromsystem (blaue Absorptionsmaxima) wirksam wird. Vergleichende Untersuchungen über blaulichtinduzierte Veränderungen des Hellrot-Dunkelrot-reversiblen Phytochromsystems haben gezeigt, daß Blaulicht, je nach Wellenlänge, das im Dunkeln in der inaktiven Form (P₆₆₀) vorhandene Phytochromsystem zu 20–40% in die aktive Form (P₇₃₀) umwandeln kann²³.

Außer den vorgenannten Lichtwirkungen scheint Blaulicht auch noch eine spezifische Wirkung auf den Chloroplastenstoffwechsel auszuüben, wie die hier beschriebene stärkere Bildung der Chlorophylle im Blaulicht gegenüber Rotlicht andeutet. Weißlicht mit hohem Blaulichtanteil (Fluora-Leuchten) verhält sich hingegen wie Blaulicht. Diese offensichtlich spezifische Syntheseförderung trifft auch für die anderen Thylakoidlipide wie Carotinoide und Lipochinone zu, wie sich aus dem Vergleich der eigenen Ergebnisse mit jenen über die Ergrünung von Gerstenkeimlingen im Rotlicht (bei mit Blaulicht vergleichbarer Quantenstromdichte) ergibt²². Bei Disc-Kulturen von Spinat findet Possingham²⁴ (1974) im Blaulicht ebenfalls eine stärkere Chlorophyllbildung gegenüber Rot- oder Tageslicht.

Die hier im Vergleich zu Rotlicht bei Blaulichtbestrahlung nachgewiesenen höheren Chlorophyll a/b-Werte werden durch die verstärkte Chlorophyllbildung im Blaulicht verständlich, da die Synthese von Chlorophyll a jener von Chlorophyll b, das aus

Chlorophyll a hervorgeht, vorausgeilt²⁵. In diesem Zusammenhang ist allerdings darauf hinzuweisen, daß bei der Alge *Chlamydomonas* Blaulicht sich nach vorheriger Weißlichtbestrahlung auf das a/b-Verhältnis erniedrigend auswirkt, während Rotlicht keinen Effekt zeigt²⁶.

Aus den bisher vorliegenden Daten ergibt sich, daß im Blaulicht der Ergrünungsvorgang, d. h. die Bildung von Thylakoiden und isoprenoiden Thylakoidlipiden rascher verläuft als im Rotlicht. Das höhere a/b-Verhältnis wie auch die Anreicherung von β -Carotin und andere Lipid-Daten können darüberhinaus als Hinweis angesehen werden, daß im Blaulicht ein höherer Anteil an Pigmentsystem I gebildet wird, das sich durch höhere a/b-Werte und

durch einen hohen Gehalt an β -Carotin auszeichnet²⁷.

In *Raphanus*-Keimlingen wurde kürzlich durch Weißlicht + IES²⁸ (oder Weißlicht + Kinetin²⁹) eine gegenüber Weißlicht verstärkte Chlorophyll- und Thylakoidsynthese nachgewiesen. Es handelt sich hier um einen ähnlichen Unterschied wie bei der Blaulicht- und Rotlichtergrünung. Es wäre daher denkbar, daß Blaulicht gegebenenfalls den endogenen Gehalt an Phytohormonen günstiger beeinflußt als Rotlicht.

Der Deutschen Forschungsgemeinschaft danken wir für eine Sachbeihilfe und Frau U. Bol für technische Mitarbeit.

- ¹ H. K. Lichtenthaler, *Planta* **81**, 140 [1968].
- ² H. K. Lichtenthaler, *Biochem. biophysica Acta* [Amsterdam] **184**, 164 [1969].
- ³ D. R. Threlfall and W. T. Griffiths, *Biochemistry of Chloroplasts Vol. II*, T. W. Goodwin ed., London 1967.
- ⁴ H. K. Lichtenthaler and K. Becker, *Proceedings of the IIInd International Congress on Photosynthesis Research*, p. 2451, D. W. Junk N. V. Publishers, Den Haag 1972.
- ⁵ L. Price and W. H. Klein, *Plant Physiol.* **36**, 733 [1961].
- ⁶ C. S. Schnarrenberger and H. Mohr, *Progress in Photosynthesis Research Vol. II*, p. 675, 1969.
- ⁷ H. Oelze-Karow and W. L. Butler, *Proceedings of the IIInd International Congress on Photosynthesis Research*, p. 2401, D. W. Junk N. V. Publishers, Den Haag 1972.
- ⁸ H. D. Payer, *Planta* **86**, 103 [1969].
- ⁹ L. Bergmann u. C. Berger, *Planta* **69**, 58 [1966].
- ¹⁰ W. Kowallik, *Photosynthesis and Photorespiration*, p. 514, M. D. Hatch *et al.*, eds., Wiley-Interscience, New York 1971.
- ¹¹ W. Kowallik and H. Gaffron, *Nature* [London] **215**, 1038 [1967].
- ¹² O. Warburg, G. Krippahl u. W. Schröder, *Z. Naturforsch.* **9 b**, 667 [1954].
- ¹³ H. Clauss, *Planta* **91**, 32 [1970].
- ¹⁴ R. Bergfeld, *Z. Naturforsch.* **19 b**, 1076 [1964].
- ¹⁵ A. Hager u. T. Meyer-Bertenrath, *Planta* **69**, 198 [1966].
- ¹⁶ R. Ziegler u. K. Egle, *Beitr. Biol. Pflanzen* **41**, 39 [1965].
- ¹⁷ H. K. Lichtenthaler u. M. Calvin, *Biochim. biophysica Acta* [Amsterdam] **79**, 30 [1964].
- ¹⁸ H. K. Lichtenthaler, *Ber. dtsc. bot. Ges.* **86**, 313 [1973].
- ¹⁹ H. K. Lichtenthaler, *Protoplasma* **68**, 315 [1969].
- ²⁰ H. K. Lichtenthaler, *Z. Naturforsch.* **26 b**, 832 [1971].
- ²¹ H. K. Lichtenthaler, *Z. Naturforsch.* **24 b**, 1461 [1969].
- ²² K. H. Grumbach u. H. K. Lichtenthaler, in Vorbereitung.
- ²³ J. Hanke, K. M. Hartmann u. H. Mohr, *Planta* **86**, 235 [1969].
- ²⁴ J. V. Possingham, *J. exp. Botany*, im Druck 1974.
- ²⁵ G. A. Akoyunoglou, *Physiol. Plantarum* [Copenhagen] **22**, 288 [1969].
- ²⁶ J. L. Hess and N. E. Tolbert, *Plant Physiol.* **42**, 1123 [1967].
- ²⁷ M. Tevini u. H. K. Lichtenthaler, *Z. Pflanzenphysiol.* **62**, 17 [1970].
- ²⁸ V. Straub u. H. K. Lichtenthaler, *Z. Pflanzenphysiol.* **70**, 34 [1973].
- ²⁹ V. Straub u. H. K. Lichtenthaler, *Z. Pflanzenphysiol.* **70**, 308 [1973].