

Der Einfluß von Cycloheximid und Chloramphenicol auf die Biosynthese der Photosynthese-Pigmente in *Cyanophora paradoxa* Korsch

II. Carotinoide

The Influence of Cycloheximide and Chloramphenicol on the Biosynthesis of the Photosynthetic Pigments in *Cyanophora paradoxa*. II. Carotenoids

Margarete Neu-Müller, Hainfried E. A. Schenk und Harald Stransky

Universität Tübingen, Institut für Biologie I, Auf der Morgenstelle 1, D-7400 Tübingen

Z. Naturforsch. **38c**, 984–989 (1983); received July 19, 1983

Cyanophora paradoxa, Biosynthesis, β -Carotene, Zeaxanthin, Chlorophyll

To prove the extent to which the endocyanelle of *C. paradoxa* is autonomous with respect to the biosynthesis of its photosynthetic pigments, the degree, to which the translation inhibitors cycloheximide (CHI) and chloramphenicol (CA) influence the biosynthesis of carotenoids, was investigated by two methods (*in vivo* VIS-spectroscopy and photosynthetic ^{14}C -incorporation into the pigments). During the first 6 h (*in vivo* VIS-spectra) the probes treated with the inhibitors show a similar increase of the total carotenoid content as the control, thereafter the inhibition by CHI is increased significantly at approx. 50% (18 h), by CA somewhat lower. The [^{14}C]carbon-dioxide incorporation into β -carotene do not show any notable differences between the control culture and the cultures treated with inhibitors. Quite different to this observation is the behaviour of zeaxanthin. CHI shows an inhibition of 60% after 8 h, whereas CA accelerates the biosynthesis of zeaxanthin at +60% (to the control). Zeaxanthin has the same absolute concentration, but it was marked only ten times lower than β -carotene. The greater effect of CHI (*in vivo* VIS-spectra) should not be taken as a higher participation of the eukaryotic genome. In contrast that is only to ascribe to the inhibition of the photosynthetic activity, which is in the same order of magnitude. Additionally the behaviour of zeaxanthin seems to be more a sign for higher participation of the prokaryotic genome.

Verschiedene Autoren [1–3] untersuchten die photosynthetischen Pigmente von *C. paradoxa*, gelegentlich auch im Vergleich mit den Pigmenten anderer Endocyanosen, Cyanobakterien, Cryptophyceen oder Rhodophyceen, um daraus phylogenetische Beziehungen abzuleiten. In eukaryoten, pflanzlichen Organismen werden die photosynthetischen Pigmente in den Plastiden synthetisiert, obwohl die meisten der dafür benötigten Enzyme kerncodiert sind. Da die Endocyanelle *Cyanocystis korschikoffiana* auf Grund einiger biochemischer und physiologischer Daten [4, 5] eine phylogenetische Stellung zwischen endocytobiontischem Cyanobakterium und Plastid einnehmen könnte, stellt sich die Frage, ob die Endocyanelle autonom in Bezug auf die Synthese ihrer Pigmente ist, oder ob ein Teil der genetischen Information für die Bio-

synthese dieser Enzyme wie bei Algen und höheren Pflanzen im Kern lokalisiert ist. In diesem Zusammenhang wurde in der vorliegenden Arbeit unter Zuhilfenahme der *in vivo* Spektroskopie und einer ^{14}C Markierungstechnik nach Hinweisen für den Codierungsort der Carotinoide gesucht.

Sowohl höhere Pflanzen und Algen als auch Cyanobakterien synthetisieren Carotinoide als Teil ihres Photosyntheseapparates. Ob bei den Eukaryoten die ersten Schritte vom Acetyl-CoA bis zur Mevalonsäure nur im Cytoplasma (im Fall des Acetyl-CoA in den Mitochondrien) oder parallel in den beteiligten Kompartimenten abläuft, wird noch diskutiert [6]. Ab der Zwischenstufe Isopentenylpyrophosphat laufen die Syntheseschritte für die Carotinoidbiosynthese in den Plastiden ab, die entsprechenden Enzyme werden jedoch vom Kern codiert [6]. Bei den prokaryotischen „Blualgen“ läuft die Carotinoidbiosynthese vergleichbar mit der bei Eukaryoten ab, nur entfällt hier die Kompartimentierung. Das Carotinoidmuster der Cyanobakterien unterscheidet sich von dem höherer

Abkürzungen: CA, Chloramphenicol; Chl, Chlorophyll a ; CHI, Cycloheximid; LM, Lincomycin

Reprint requests to Prof. Dr. H. E. A. Schenk.

0341-0382/83/1100-0984 \$ 01.30/0



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 digitalized 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.

Pflanzen; so können z. B. keine 8-Endgruppen in die Carotinoide eingeführt werden bzw. die Carotinoide weder ep-, noch deepoxidiert werden (Xanthophyll-Zyklus, [7]). Bei den meisten Cyanobakterien ist β -Carotin das vorherrschende oder gelegentlich sogar einzige Carotin [6].

Cyanocyta korschikoffiana enthält neben Spuren von β -Cryptoxanthin [1, 3], β -Carotin und in vergleichbaren Mengen Zeaxanthin [1], das aus β -Carotin durch Hydroxylierung in 3- und 3'-Stellung entsteht [8].

Material und Methoden

Für diese Versuche wurde der Stamm *Cyanophora paradoxa* Korsch. von L. Provasoli (Dept. of Biology, New Haven, USA) verwendet, der sich unter Zusatz organischer Nährstoffe kultivieren läßt. Unserem anorganischen Medium wurden vor dem Autoklavieren noch folgende Nährstoffe pro Liter zugesetzt: 180 mg Natriumacetat, 236 mg Calciumnitrat, 1000 mg Glucose und 500 mg Bacto-Tryptone. Die physikalischen Anzuchtbedingungen [9], wie die Dotierungsbedingungen der Hemmstoffe entsprachen den zuvor beschriebenen [10]. 10–12 Stunden vor Versuchsbeginn wurden die Kulturen mit organischem Medium im Verhältnis 2:1 verdünnt. Zu Beginn des Versuches wurde die vorgesehene Kultur in drei Versuchsansätze (Kontrolle, CA und CHI; jeweils 30 ml Kultur in einen mit leicht gefettetem Glasstopfen verschlossenen 100 ml Schliff-Erlenmeyer) aufgeteilt, Hemmstoff [s. 10] und 500 μ l NaHCO_3 (60 μ M; davon 1,8 μ mol = 100 μ Ci ^{14}C) gleichzeitig zugegeben. Die Weiterkultivierung der Proben erfolgte unter denselben Bedingungen wie zuvor erwähnt, jedoch ohne Begasung. Daher wurden die Kulturen auf einem Schüttler sanft (ca. 50 Upm) bewegt, wodurch ein Absinken des Flagellaten verhindert und ein guter Gasaustausch ermöglicht wurde. Nach 5 und 8 Stunden wurde jedem Ansatz eine Probe (10 ml) entnommen und diese nach Aufzeichnung des *in vivo* VIS-Spektrums [9] zentrifugiert (5 min, $2000 \times g$). Die in den Abbildungen 4–6 dargestellten ^{14}C Markierungs-Daten wurden aus 3 (alle *in vivo* VIS-Daten aus 6) zeitlich unabhängigen Versuchsansätzen gemittelt.

Auftrennung und quantitative Bestimmung der lipidlöslichen Pigmente mit Hilfe der Dünnschichtchromatographie.

Nach Dekantation des Überstandes wurde das Sediment mit 10 ml Aceton extrahiert (30 min bei 4°C), der Extrakt zentrifugiert (5 min, $2000 \times g$) und der Überstand spektralphotometrisch von 400–750 nm vermessen. Der Acetonextrakt wurde vorsichtig einrotiert (30°C , Abdunkelung) und in 2 ml Ethanol aufgenommen. Dieser Gesamtextrakt enthielt Chlorophyll *a*, alle Carotinoide und nicht identifizierte Lipide. Die Trennung erfolgte dünn-schichtchromatographisch, indem dieser ethanolsche Extrakt vollständig auf eine A-Platte aufgetragen wurde [11] (A-Laufmittel: 0,25 ml aq. dest., 12 ml Isopropanol, 100 ml Petroleumbenzin $100^\circ\text{--}140^\circ\text{C}$). Die entwickelte A-Platte wies 4 sichtbare Banden auf (s. Abb. 1), die in noch feuchtem Zustand abgeschabt und jeweils in 10 ml Zentrifugengläschen überführt und sofort mit 2 ml Ethanol versetzt wurden. Bis zur anschließenden photometrischen Vermessung wurden die Proben im Kühlschrank (4°C) aufbewahrt. Die Chlorophyllbestimmung erfolgte nach Arnon [12]. Nach Abnahme von jeweils 250 μ l Aliquot von jeder Bande für die Szintillationszählung wurden die

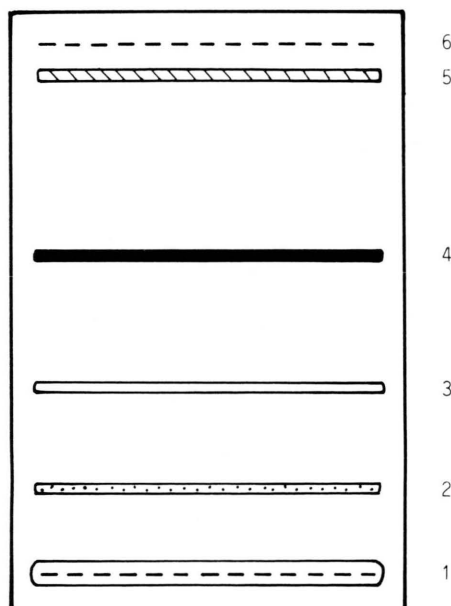


Abb. 1. *C. paradoxa*: Dünnschichtchromatographische Auftrennung der aceton-löslichen Pigmente nach [11] auf einer A-Platte. Schema: 1 = Startlinie, 2 = nicht identifizierte grüne Bande ($R_f = 0,15$; Absorptionsmaxima bei 650 nm und 415 nm), 3 = Zeaxanthin ($R_f = 0,35$), 4 = Chlorophyll *a* ($R_f = 0,61$), 5 = β -Carotin ($R_f = 0,94$), 6 = Front.

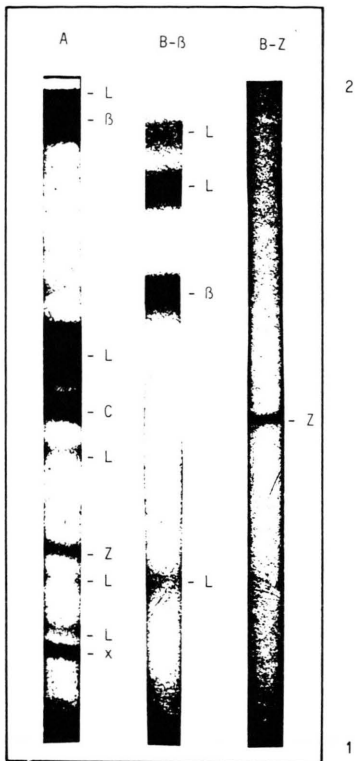


Abb. 2. *C. paradoxa*: Autoradiogramme nach DC-Auftrennung der mit Aceton extrahierten Pigmente auf A- und B-Platten (11): 1 = Start, 2 = Front, A = Dünnschicht A, B-β = Dünnschicht B mit β-Carotin, B-Z = Dünnschicht B mit Zeaxanthin, C = Chlorophyll a, β = β-Carotin, Z = Zeaxanthin, L = Lipide, x = nichtidentifizierte grüne Bande.

beiden Carotinoid-Eluate quantitativ auf B-Platten aufgetragen und in dem für das jeweilige Pigment günstigen Laufmittel entwickelt (Abb. 2) (B-Laufmittel/Zeaxanthin: 10 ml Chloroform, 45 ml Petroleumbenzin 100–140, 70 ml Aceton; B-Laufmittel/β-Carotin: 10 ml Chloroform, 85 ml Petroleumbenzin 100–140, 15 ml Aceton). Die so erhaltenen gereinigten Carotinoidbanden wurden nun wiederum feucht von der Platte geschabt und in 2 ml Ethanol aufgenommen und anschließend photometrisch vermessen: β-Carotin in Ethanol nach [13], Zeaxanthin in Ethanol nach [14].

Von den A- und B-Platten wurden nach der Auftrennung der Pigmente Autoradiogramme angefertigt (Abb. 2). Außer den sichtbaren Banden wurden ebenfalls markierte Lipidkomponenten aufgetrennt. Da der Bereich um das Chlorophyll sehr stark markiert ist, konnte nicht ganz ausgeschlossen

werden, ob lipidhaltige Verunreinigungen eine höhere spezifische Aktivität des Chlorophylls vortäuschen. Bei den Carotinoiden wurde mit Hilfe einer weiteren Trennung (B-Platte) eine wesentlich bessere Reinigung erreicht (Abb. 2). β-Carotin, das bei der A-Platte knapp hinter der Front lief und dadurch mit gleich weit laufenden Lipiden verunreinigt war, bleibt auf der B-Platte deutlich hinter der Front und den Lipiden zurück. Das sehr viel schwächer markierte Zeaxanthin (etwa um den Faktor 10) ist als einziger schwacher Fleck auf dem Autoradiogramm zu erkennen (Abb. 2). Zur Szintillationszählung wurden von den A-Plattenextrakten jeweils 250 µl, von den B-Plattenextrakten jeweils 500 µl entnommen und in 8 ml Toluol-Cocktail (4 g PPO, 100 mg POPOP, 1 l Toluol) ausgezählt (die Zählzählbeute wurde zu 80% eingesetzt).

Ergebnisse

Beeinflussung des Gesamtcarotinoidgehaltes (*in vivo* VIS-Spektren)

Die in den Abbildungen 3 und 7 dargestellten Daten aus *in vivo* VIS-Spektren wurden an begasten Kulturen aufgenommen [9]. Die Absorption bei 490 nm diente als relatives Maß für den Gesamt-

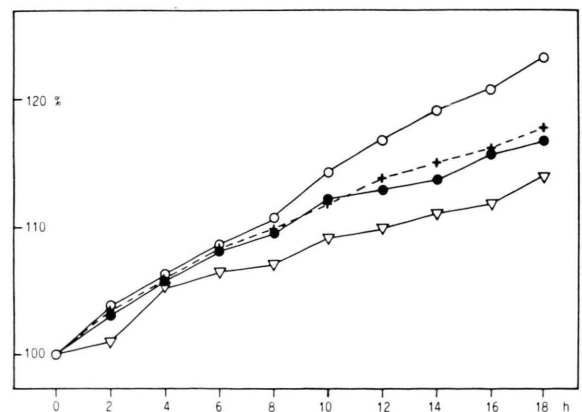


Abb. 3. *C. paradoxa*: Zeitabhängige Beeinflussung des Gesamtcarotinoidgehaltes durch Translationsinhibitoren (*in vivo* VIS-Spektroskopie, aus 6 Versuchsansätzen normierte Daten): Relative Absorption bei 490 nm als relatives Maß für den Gesamtcarotinoidgehalt (100% entspricht $A = 0,18$ bei einer durchschnittlichen Chlorophyll-Anfangskonzentration von 1,98 µg/ml Kultur) (der mittlere Fehler über die gesamte Meßdauer ist bei den folgenden Angaben in Klammern beigefügt): ○ = Kontrolle (+/- 5,3%), ▽ = CHI (+/- 5,4%), ● = CA (+/- 4,5%), + = LM.

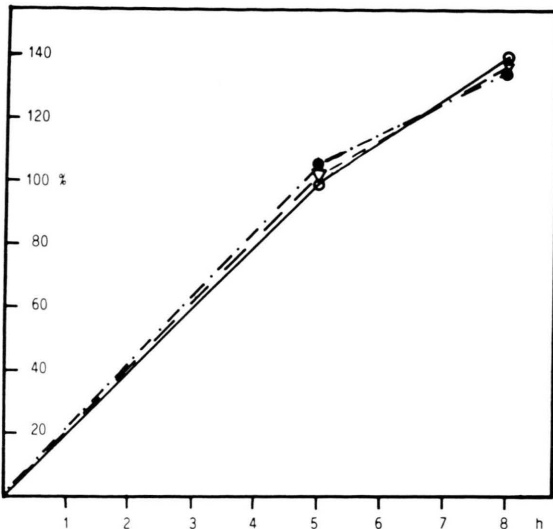


Abb. 4. Relative spezifische Aktivität von β -Carotin nach photosynthetischer ^{14}C -Inkorporation (100% = 13,6 nCi/nmol): \circ = Kontrolle, ∇ = CHI, \bullet = CA.

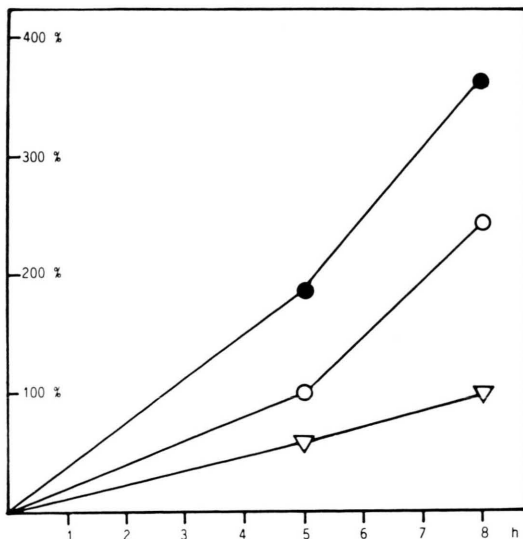


Abb. 5. Relative spezifische Aktivität von Zeaxanthin nach photosynthetischer ^{14}C -Inkorporation (100% = 1,24 nCi/nmol; Beschriftung s. Abb. 4).

Carotinoid-Gehalt (einen sehr guten Schätzwert für den Absolut-Gehalt der Carotinoide erhält man, wenn Gleichung (4) [9] verwendet wird). Setzt man die Absorption bei 490 nm zu Beginn des Experimentes (10–12 Stunden nach Verdünnung) gleich 100%, dann steigt die relative Absorption der Kontrollkultur innerhalb 18 Stunden annähernd linear

auf 123% (Abb. 3). Die mit Hemmstoffen versehenen Proben zeigen zunächst eine dazu vergleichbare Absorptionszunahme, bis sich nach ca. 6–8 Stunden der Beginn der Hemmwirkung andeutet. Nach 18 Stunden zeigt die mit CA versetzte Kultur eine Hemmung der Absorptionszunahme bei 490 nm von ca. 50%, die der CHI-Proben eine von ca. 60%, d.h. CHI übt eine etwas stärkere Hemmwirkung auf die Carotinoidbiosynthese aus als CA.

Einfluß auf die ^{14}C Markierung von β -Carotin und Zeaxanthin

Um detailliertere Aussagen über die Hemmwirkung von CHI und CA auf die Carotinoidbiosynthese zu erhalten, wurden die lipidlöslichen Pigmente nach vorangegangener, photosynthetischem ^{14}C Einbau mit Aceton extrahiert, dünn-schichtchromatographisch aufgetrennt und die spezifische Aktivität (nCi/nmol) von β -Carotin und Zeaxanthin bestimmt (s. Methoden).

Abb. 4 zeigt die relative spezifische Aktivität von β -Carotin nach 5 bzw. 8 Stunden Inkubationszeit. Der 5-Stundenwert der Kontrollkultur wurde als Bezugspunkt gewählt und die zu diesem Zeitpunkt gemessene spezifische Aktivität (13,6 nCi/nmol) zu 100% gesetzt, die Kontrollkultur erreichte diesbe-

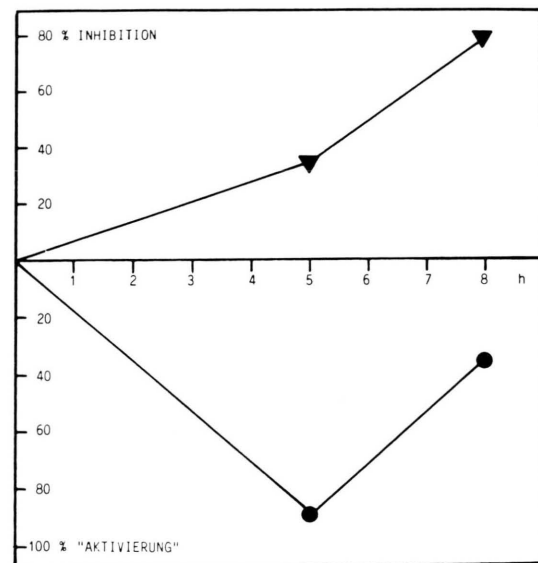


Abb. 6. Beeinflussung des ^{14}C -Einbaus in Zeaxanthin durch CHI und CA (Darstellung der Abreicherung bzw. Akkumulation in Prozent zum jeweiligen Reaktionsverhalten der Kontrolle).

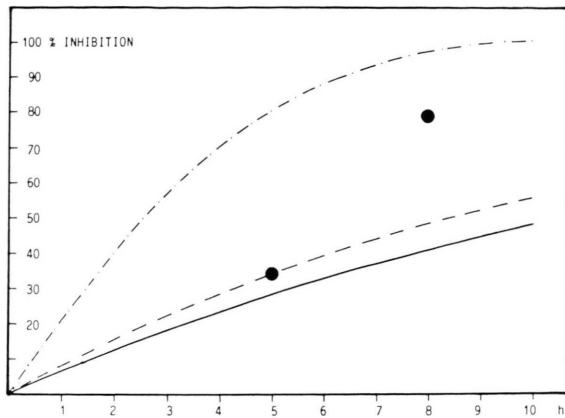


Abb. 7a. Effekte des CHI: Hemmung des ^{14}C -Einbaus in Zeaxanthin; CHI bewirkt im Versuchszeitraum keine Hemmung des ^{14}C -Einbaus in β -Carotin.

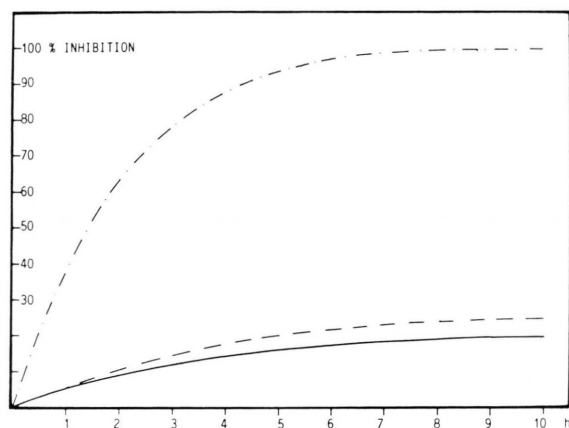


Abb. 7b. Effekte des CA: Erhöhung des ^{14}C -Einbaus in Zeaxanthin; CA bewirkt im Versuchszeitraum keine Hemmung des ^{14}C -Einbaus in β -Carotin.

Abb. 7a und 7b. Hemmeffekte von CHI und CA auf die Zunahme der β -Carotin- und Zeaxanthin-Konzentration im Vergleich zur jeweiligen Photosynthese-Aktivität und Chlorophyll-Konzentration. Normierte Ausgleichskurven, berechnet für die jeweilige Inhibition aus den Daten der Abb. 3 für die Carotinoid-Synthese, der Abb. 1 [s. 10] für die reelle, photosynthetische Sauerstoffentwicklung und der Abb. 2 [s. 19] für die Chlorophyll-Synthese: — = Hemmung der realen Photosynthese-Rate, - - - = Hemmung der Chlorophyll-Synthese, --- = Hemmung der Carotinoid-Synthese (*in vivo* VIS-Spektroskopie), ● = Hemmung des ^{14}C -Einbaus in Zeaxanthin.

züglich nach 8 Stunden 140%. Fast gleiche Werte weisen die mit Hemmstoff (CHI oder CA) behandelten Kulturen auf. Es läßt sich demnach während der ersten 8 Stunden beim photosynthetischen Einbau von ^{14}C markiertem Kohlendioxid für die Markierung des β -Carotins kein signifikanter Unter-

schied zwischen behandelten und unbehandelten Kulturen feststellen.

Beobachtet man hingegen die Zunahme der relativen spezifischen Aktivität des Zeaxanthins in Gegenwart der Translations-Inhibitoren, so zeigen sich deutliche Unterschiede (Abb. 5). Allerdings wird Zeaxanthin, obwohl es ungefähr gleiche absolute Konzentrationen aufweist wie das β -Carotin, wesentlich langsamer markiert. Die relative spezifische Aktivität des Zeaxanthins erreicht bei der Kontrolle nach 5 Stunden per Definitionem den Wert von 100% (1,24 nCi/nmol), nach 8 Stunden 239%, bei der mit CA behandelten Kultur nach 5 Stunden 189%, nach 8 Stunden 377% vom Bezugswert. CA bewirkt also eine gegenüber der Kontrolle erhöhte ^{14}C Einbaurrate, während CHI eine deutliche Hemmung verursacht: nach 5 Stunden werden 66%, nach 8 Stunden 97% des Bezugswertes erreicht. Dieser Unterschied zwischen den Wirkungen von CA und CHI auf den ^{14}C Einbau in Zeaxanthin wird in der Abb. 6 zusammengefaßt.

Diskussion

Durch selektive Hemmung der cytoplasmatischen bzw. cyanellen-lokalisierten Proteinbiosynthese mit den Translationsinhibitoren CHI, CA und LM sollten Hinweise auf die Codierungsorte der carotinoid-synthetisierenden Enzyme gefunden werden. Trotz der zweifelsfrei selektiven Hemmung der Translation durch die genannten Inhibitoren (CA und LM wirken nur auf 70 S Ribosomen [15, 16]; CHI auf 80 S Ribosomen) wurde wiederholt auf z. T. speziesabhängige [17] Nebeneffekte dieser Antibiotika [18] hingewiesen. Zur Erkennung und Abschätzung der Überlagerung der Translationshemmung durch solche Nebeneffekte diente die Messung der metabolischen Aktivität der *Cyanophora*-Kulturen anhand der photosynthetischen Sauerstoffentwicklung während der gesamten Versuchsdauer. Im Falle des CA wurde noch zusätzlich LM zum Vergleich herangezogen. Die Wirkungen des CA und LM erwiesen sich als so ähnlich, daß im folgenden nur noch CA stellvertretend für beide Translationshemmer erwähnt wird. Die Pigmentsynthese der inhibierten Kulturen wurde mit der Zunahme der Pigmentkonzentration der unbehandelten Kulturen anhand der *in vivo* Spektren verglichen. Diese Versuche wurden an begasten, 12 Stunden zuvor frisch verdünnten Kulturen vorge-

nommen. Die für die Markierungsexperimente verwendeten Kulturen wurden vor Inkubation mit den Hemmstoffen zwar genauso behandelt wie die oben genannten, aus technischen Gründen war eine Begasung jedoch unmöglich. Obwohl ein Vergleich der Biosyntheseraten zwischen begasten und unbegasten Kulturen nicht einfach ist, soll dies hier versucht werden (Abb. 7), um bei der sehr schwierigen Abschätzung der Versuchsergebnisse bezüglich der Codierungsorte für die Pigmente (hier für die Carotinoide) zufriedenstellende Aussagen zu erhalten.

Betrachtet man zuerst die Wirkung der Inhibitoren (*in vivo* Spektroskopie) auf die Gesamtcarotinoidsynthese (Abb. 7a und 7b), so fällt die relativ geringe Hemmwirkung (z. B. im Vergleich zum Chl) auf, sie liegt bei den Hemmstoffen jeweils nur wenig über der Hemmung der Photosynthese. Ein nicht unbeträchtlicher Teil der Hemmung dürfte daher auf die verminderte Kohlendioxid-Assimilation zurückzuführen sein; bezüglich des Codierungsortes für β -Carotin und Zeaxanthin synthetisierende Enzyme läßt sich mit Hilfe der *in vivo* Spektroskopie keine Aussage machen. Auch die ^{14}C Markierungsexperimente erlauben bisher keine signifikante Entscheidung, allerdings ist der prozentuale Einfluß des CA auf die Zeaxanthinsynthese, wenn auch mit umgekehrtem Vorzeichen, stärker als der des CHI.

Wie schon Kirk und Allen [20] bei *Euglena gracilis* feststellten, ist die Carotinoidbiosynthese gegenüber der Hemmung der Proteinsynthese weniger empfindlich als die Chlorophyllsynthese. Die Autoren vermuten, daß die Carotinoidsynthese nicht wie die des Chlorophylls von der Synthese bestimmter Thylakoidstrukturen abhängt. Nach ihrem Bericht wird die Carotinoidsynthese in *E. gracilis* bei einer die Chlorophyllsynthese vollständig hemmenden CHI-Konzentration nur zu ca. 20–30% inhibiert. Dieses Ergebnis gleicht den bei *Cyanophora* gemachten Beobachtungen: Der ^{14}C Einbau in die Carotinoide ist im Versuchszeitraum wenig gehemmt, im Fall des Zeaxanthins sogar durch CA erhöht. Über die zuletzt genannte Beobachtung können nur Vermutungen angestellt werden. Möglicherweise werden durch die Inhibition der Cyanellen-Proteinsynthese andere Acetyl-CoA verbrauchende Synthesewege unterbunden, so daß ein vermehrtes Angebot an Ausgangsmolekülen für die Zeaxanthinsynthese entsteht. Es läßt sich auch denken, daß die spezifische Ausdünnung eines der Zeaxanthin abbauenden Enzyme dessen Akkumulation unter CA-Einwirkung ermöglicht. Obwohl Zeaxanthin und β -Carotin in etwa gleichen molaren Mengen vorliegen, ist β -Carotin ungefähr 10-fach höher markiert als Zeaxanthin. Ähnliches [21] wurde in einer Studie über den ^{14}C Einbau in die Carotinoide von *Chlorella pyrenoidosa* gefunden.

- [1] D. J. Chapman, Arch. Mikrobiol. **55**, 17–25 (1966).
- [2] R. K. Trench u. G. S. Ronzio, Proc. R. Soc. Lond. **B202**, 445–462 (1978).
- [3] B. Schmidt, L. Kies u. A. Weber, Arch. Protistenk. **122**, 164–170 (1979).
- [4] H. E. A. Schenk, Arch. Protistenk. **119**, 274–300 (1977).
- [5] L. Floener u. H. Bothe, Planta **156**, 78–83 (1982).
- [6] T. W. Goodwin, in: The Biochemistry of the Carotenoids, Vol. 1, Chapman & Hall, London, New York 1980.
- [7] A. Hager, in: (F. C. Czygan, ed.) Pigments in Plants, pp. 57–79, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1980.
- [8] B. H. Davies, in: (F. C. Czygan, ed.) Pigments in Plants, pp. 31–56, Gustav Fischer Verlag, Stuttgart 1980.
- [9] H. E. A. Schenk, J. Hanf u. M. Neu-Müller, Z. Naturforsch. **38c**, 972–977 (1983).
- [10] H. E. A. Schenk u. M. Neu-Müller, Z. Naturforsch. **38c**, 978–983 (1983).
- [11] A. Hager u. T. Meyer-Bertenrath, Planta **69**, 198–217 (1966).
- [12] D. J. Arnon, Plant Physiol. **24**, 1–15 (1949).
- [13] O. Isler, H. Lindlar, M. Montavon, R. Rüegg u. R. Zeller, Helv. Chim. Acta **39**, 249–259 (1956).
- [14] H. H. Strain, in: Leaf Xanthophylls, Carnegie-Institution, Washington 1938.
- [15] L. A. Anderson u. R. M. Smillie, Biochem. Biophys. Res. Comm. **23**, 535–539 (1966).
- [16] K. J. Hooper u. G. Blobel, J. Mol. Biol. **41**, 121–138 (1969).
- [17] R. J. Ellis, Biochim. Biophys. Acta **463**, 185–215 (1977).
- [18] D. McMahon, Plant Physiol. **55**, 815–821 (1975).
- [19] M. Neu-Müller u. H. E. A. Schenk, Z. Naturforsch. **38c**, 990–995 (1983).
- [20] J. T. O. Kirk u. Allen, Biochem. Res. Commun. **2**, 523 (1965).
- [21] K. H. Grumbach, H. K. Lichtenthaler u. K. H. Erisman, Planta **140**, 37–42 (1978).