Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 83 (1973)

Heft: 1

Artikel: Über das Vorhandensein eines lichtabhängigen Mechanismus, welcher die photosynthetische Sauerstoffentwicklung induziert und reguliert

Autor: Strasser, Reto. J.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-58433

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: 02.07.2025

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

Ber. Schweiz. Bot. Ges. *83* (1), 1–13 (1973)

Über das Vorhandensein eines lichtabhängigen Mechanismus, welcher die photosynthetische Sauerstoffentwicklung induziert und reguliert

von *Reto. J. Strasser*

(Aus dem Botanischen Institut
der Universität Liège, Belgien)

Manuskript eingegangen am 22. November 1972

1. Einleitung

In den letzten Jahren beschäftigten sich verschiedene Arbeitsgruppen mit dem Studium der Biosynthese von Chloroplasten in höheren Organismen. Auf diesem Wege erhofft man neue Erkenntnisse, was die aktiven Zentren der Photosynthese anbelangt, zu erlangen.

Da die Bildung von Chlorophyll in höheren Pflanzen Licht erfordert, hat es sich als günstig erwiesen, solche Organismen während einer Kultivierung im Dunkeln, periodisch polychromatischen, starken Blitzen auszusetzen. Somit kann die Bildung von Chloroplasten sowohl morphologisch (Phung Nhu Hung, Lacourly und Sarda, 1970) wie physiologisch (Phung Nhu Hung, Hoarau und Moyse, 1970) als auch biochemisch (Litvin und Belyaeva, 1971; Thorne, 1971; Bradbeer, Clijsters, Gyldenholm und Edge, 1970) stufenweise verfolgt werden. Es konnte gezeigt werden (Sironval, Bronchart, Michel, Brouers und Kuyper,1968; Sironval, Michel, Bronchart und Englert-Dujardin, 1969), dass höhere Pflanzen, welche unter Blitzlichtbedingungen kultiviert wurden (alle 15' ein polychromatischer Blitz von 1 ms Dauer) typische agranale Chloroplasten (Sironval, Bronchart, Michel, Brouers und Kuyper, 1968; Coumans, Strasser, Bronchart, 1972) bilden, welche wohl ein aktives PS I aufweisen (Phung Nhu Hung, Hoarau und Moyse, 1970), jedoch bei erstmaligem Belichtungsbeginn mit kontinuierlichem Licht keine Sauerstoffentwicklung zeigen (Strasser, 1971; Nadler, Herron und Granick, 1971, 1972).

Dass durch die Blitzlichtkultivierung eine Kapazität für PS II bereitgestellt wird, wird dadurch offenbar, dass sogleich bei erstmaliger Belichtung mit kontinuierlichem Lichte eine Induktionsphase zu beobachten ist, während welcher das inaktive

PS II innerhalb weniger Minuten in eine aktive Form übergeführt wird (Strasser 1971, 1972; Strasser und Sironval, 1972, 1973). In diesem Bericht soll gezeigt werden, dass die Induktion zur PS II Aktivität auf einem lichtabhängigen Mechanismus basieren muss, welcher sehr wenig Licht erfordert. Die Biophysikalischen Induktionsphänomene für ein aktives PS II und die Aktion desselben, können somit deutlich voneinander getrennt werden.

Um kontinuierliche Sauerstoffmessungen an einzelnen Blattstücken kleiner als 1 cm^2 vornehmen zu können, wurden spezielle Messanordnungen für höhere Pflanzen geschaffen, welche durch die folgende Beschreibung jedermann zugänglich gemacht werden sollen.

2. Material und Methoden

2.1 Kultivierung der Organismen

Bohnen *(Phaseolus vulgaris)* wurden kultiviert wie früher mitgeteilt (Strasser und Sironval, 1972). Nach einer Ankeimzeit von zwei Tagen wurden die Keimlinge 7 Tage in absoluter Dunkelheit angezogen. Anschliessend wurden die Pflanzen während 7 Tagen mittels eines Elektronenblitzes von ca. einer ms Dauer alle 15 Minuten einmal beblitzt. Mit steigender Blitzzahl reichert sich im Blatt dann Chlorophyll an und die Bildung von Chloroplasten setzt ein (Sironval, Bronchart, Michel, Brouers und Kuyper, 1968). Blattstücke in der Form von Scheiben mit 8 mm Durchmesser wurden anschliessend für die Experimente verwendet.

2.2 Die Sauerstoffmessung

Als Sauerstoffdetektor wurde eine Sauerstoff Clark-Elektrode Typ Yellow-Spring Nr. 4004 verwendet. Die Elektrode registriert Sauerstoffkonzentrationen, also: Mol 0_2/Vol. Um eine photosynthetische Aktivität zu bestimmen, muss das Signal Mol 0_2/Vol differenziert werden.

$$v = \frac{1}{Vol} \cdot \frac{dO_2}{dt} \qquad Vol = \text{Reaktionsvolumen.}$$

Daraus ist ersichtlich, dass Sauerstoffproduktions- oder Konsomationsraten mit sehr wenig biologischem Ausgangsmaterial nur dann gemessen werden können, wenn das Reaktionsvolumen Vol äusserst klein gehalten werden kann. Eine optimale Lösung wurde dadurch gefunden, dass, ähnlich wie früher mitgeteilt (Blinks und Skow, 1938), das Blattstück direkt auf die Elektrode gelegt wird. Ein speziell geschliffener Plexiglasring dient als Halterung für das Blattstück und sorgt gleichzeitig dafür, dass die Schnittstellen des Gewebestückes ausserhalb der Messzone liegen.

Über den Halterungsring wird eine Teflonmembran gespannt, durch welche ein freier Gasaustausch stattfinden kann. Die ganze Anordnung d.h. Elektrode, Blattstück, Halterungsring mit Teflondeckmembran werden in einem thermostatisierten (25 °C) und mit Luft ständig durchperltem Wasserbade fixiert. Bezüglich CO_2 und O_2 befindet sich der Organismus somit ständig unter physiologischen Bedingungen (Fig. 1)

2.3 Wahl der Bezugsgrösse

Da bei der unter 2.2 beschriebenen Sauerstoffmessmethode das Reaktionsvolumen Vol (Volumen zwischen Elektrodenoberfläche und Stomaten des Blattstückes) nicht bestimmt werden kann, erfolgt die Messung vorerst mittels relativen Einheiten. Um trotzdem quantitative Messungen zu ermöglichen, hat sich folgendes Vorgehen als günstig erwiesen:

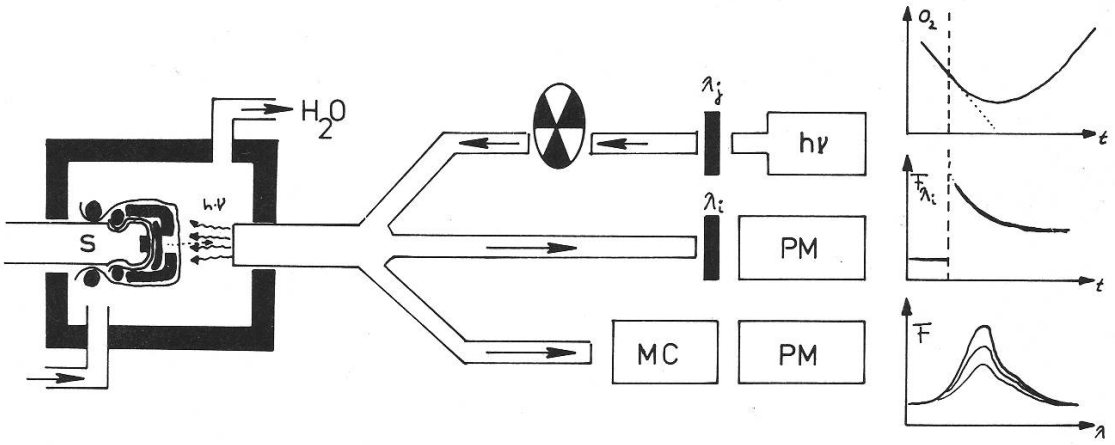

Fig. 1:

Schema der Experimentieranordnung, welche das gleichzeitige Erfassen von Sauerstoff und Fluoreszenzmessungen ermöglicht.

MC = Monochromator
PM = Photomultiplier
λ_j = Blaufilter
λ_i = Rotfilter
S = Sauerstoffelektrode
F = Fluoreszenz bei 680 nm

Eine biologische Aktivität, nämlich die Atmungsrate im Dunkeln, wird der Messung als Bezugsgrösse zugrunde gelegt. Die Sauerstoffproduktionsraten im Licht (Photosynthetische Aktivität) drücken sich somit immer als Vielfaches der Sauerstoffverbrauchsrate im Dunkeln aus.

Mittels manometrischer, oder volumetrischer Messung ist es dann sehr einfach nach dem Experiment mit dem verwendeten Blattstück die Dunkelatmung in absoluten Einheiten zu bestimmen, womit dann auch die mit der Elektrode bestimmte Kinetik quantitativ angegeben werden kann.

2.4 Die graphische Vergleichbarkeit der Registrierkurven

Um die verschiedenen Induktionskurven bezüglich Induktion der phtosynthetischen Aktivität (Sauerstoffentwicklung) graphisch miteinander vergleichen zu können, muss die Bezugsgrösse (Sauerstoffverbrauchsrate im Dunkeln) in allen Experimenten dasselbe Signal erzeugen. Dies wird dadurch erreicht, dass dem Ausgangssignal, welches der Sauerstoffkonzentration proportional ist, in Serie zuerst eine Gegenspannung GS 1, dann ein Potentiometer P und wieder eine Gegenspannung GS 2 nachgeschaltet werden. Anschliessend kann das Signal mittels eines Kompensationsschreibers registriert werden. Bei einigen Schreibertypen ist GS 2 und P schon eingebaut.

Nach Kalibrierung der Elektrode kann bei Experimentierbeginn (O_2-Sättigung ca. 8 ppm) ein Signal wie in Fig. 2a erhalten werden. Will man die Messung immer bei gleichen Bedingungen beginnen z.B. 5 ppm O_2, so muss mittels GS 1 das Signal entsprechend 5 ppm O_2 mit dem elektronischen Nullpunkt des Schreibers überein gebracht werden (Fig. 2b).

– Die Position dieses Nullpunktes kann nun mittels GS 2 irgendwo auf dem Registrierpapier festgelegt werden (Fig. 2c, Punkt C). Vom Punkt C aus wird nun die gewünschte Dunkelatmungsrate eingezeichnet, z.B. Δ 0,5 ppm/2 min.

– Sobald die Registrierfeder den Punkt C erreicht hat, wird der Papiervorschub in Gang gesetzt, z.B. 6 cm/min.

– Mittels Empfindlichkeitsveränderung am Schreiber selbst und Feinregulierung durch P wird das Signal auf die vorbereitete Linie verschoben. Der Regulierung kommt eine

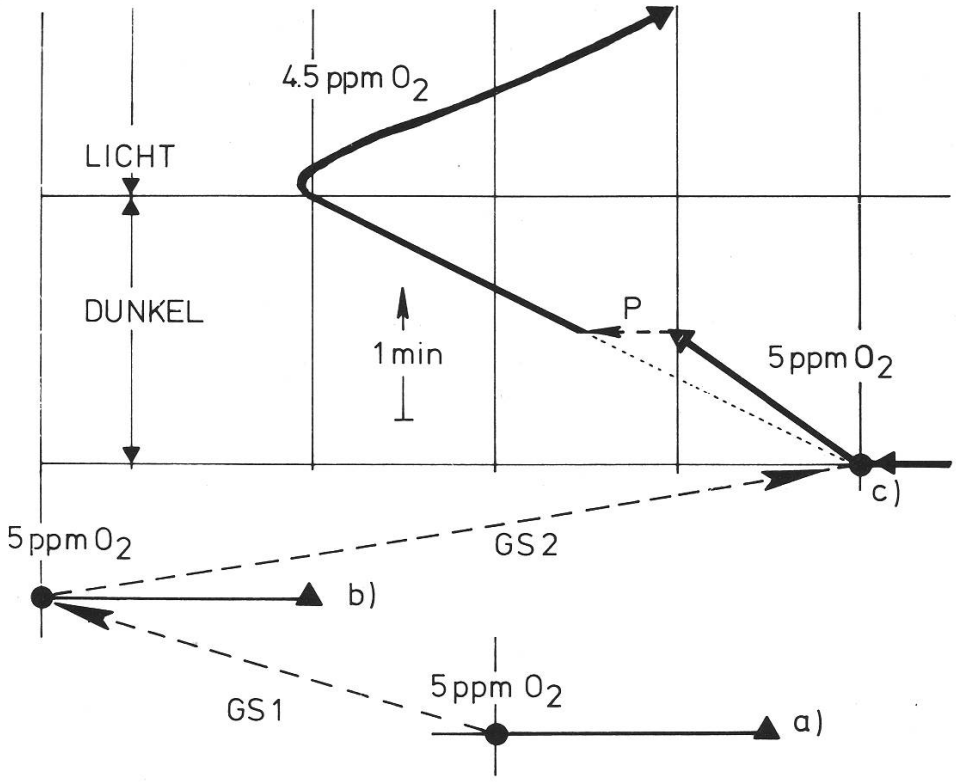

Fig. 2a–2c:

Veranschaulichung der notwendigen Kalibrierung, um vergleichbare Kurven zu erhalten. (Erklärung im Text).

graphische Drehung der registrierten Geraden um den Punkt C gleich, was zur Folge hat, dass die Feder des Schreibers nun genau der vorgezeichnten Linie folgt. Nach einer solchen Kalibrierung des Messsystems kann nun immer unter wohldefinierten Bedingungen mit der Photosynthesemessung (Licht an) begonnen werden. Die registrierten Kurven sind dann ohne Transformationen direkt miteinander vergleichbar.

2.5 Die Berücksichtigung der Photorespiration

Sobald mittels Gaswechselmessungen Variationen der Photosyntheseaktivität bestimmt werden wollen, müssen immer auch die Veränderungen in der Lichtatmung kontrolliert werden. Dies trifft besonders bei den vorliegenden Induktionsphänomenen stark ins Gewicht. Bei Belichtungsbeginn ist in beblitzten Blättern die Photosynthese gleich null und die Lichtatmung von der Dunkelatmung nicht verschieden. Nach einigen Minuten Belichtung jedoch, wird sowohl eine starke Photosyntheseaktivität beobachtet als auch das Vorhandensein einer Lichtatmung, welche wesentlich grösser als die Dunkelatmung ist.

Wird nun an Stelle von kontinuierlichem Licht rasch gechopptes Licht (Licht-Dunkel-Rhythmus im Verhältnis 4 ms : 4 ms) angewendet, so sieht man vom Sauerstoffsignale her keine quantitativen Unterschiede zwischen Licht und Dunkelatmung (Fig. 3). Unter solchen Bedingungen können somit Aktivitätsveränderungen in der Sauerstoffmessung rein photosynthetischen Reaktionen zugeschrieben werden.

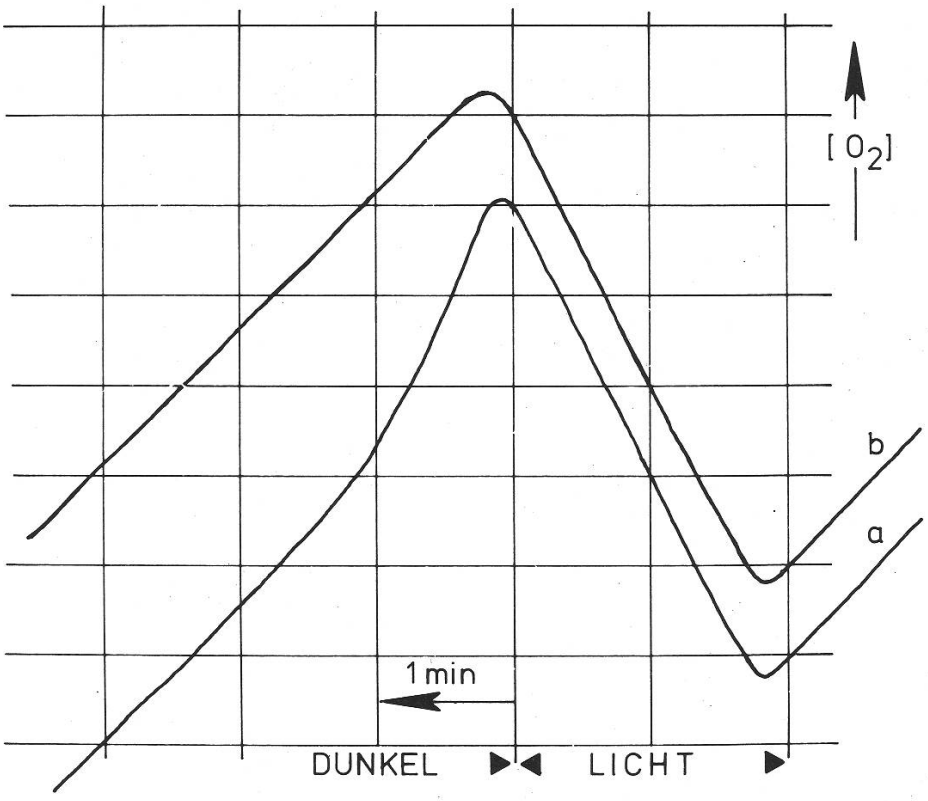

Fig. 3:

Sauerstoffregistrierung von Blattstücken im Licht und im Dunkeln mit (b) und ohne (a) gechopptem Licht.

2.6 Belichtung und Fluoreszenzmessung

Die Belichtung der Blattprobe wurde mittels flexiblen Lichtleitern vorgenommen. Am besten bewährte sich ein dreiarmiger Lichtleiter, bei welchem am gemeinsamen Ende ein 10 cm langer Lichtleitstab angefügt wurde. Die einzelnen Lichtleiterarme können somit entweder zur Herleitung von aktinischem Lichte, oder zur Wegleitung von Fluoreszenzlicht dienen. In Figur 1 ist eine Einrichtung gezeigt, wo ein Lichtleiterarm Blaulicht zur Blattprobe führt. Die zwei anderen Lichtleiterarme werden eingesetzt zur gleichzeitigen Registrierung.

a) des Fluoreszenzspektrums und

b) der variablen Fluoreszenz bei einer bestimmten Wellenlänge als Funktion der Zeit.

Für die folgenden Experimente wurde eine Anordnung gewählt, wo ein Lichtleiterarm Licht für die Vorbelichtung, ein zweiter Lichtleiterarm wurde gebraucht um mittels Fluoreszenzmessung bei 680 nm (Interferenzfilter) eine Kontrolle über den Chlorophyllgehalt der Gewebeprobe zu erhalten. Der dritte Lichtleiterarm diente zur Herleitung des aktinischen Lichtes.

Die Lichtintensitäten auf der Blattoberfläche betrugen:

a) Für die Vorbelichtung Ne-He-Laser von 632,8 nm 2 x 10^3 ergs cm^{-2}. sec^{-1}.

b) Aktinisches oder Testlicht I = 1:

Xenonlampe Typ Wild XBO 162 mit breitband Blaufilter (10 cm $CuSO_4$ Salzlösung) 10^5 ergs cm^{-2}. sec^{-1}. Dieses Licht wurde mittels einer rotierenden Scheibe so gechoppt, dass Licht und Dunkelphase sich im Verhältnis von 4 ms : 4 ms ablösten.

3. Resultate

In Figur 4 ist ein Kontrollversuch dargestellt. Er zeigt zum Vergleich das Verhalten der Aktivität von Photosystem II (Sauerstoffproduktion) an a) normalen grünen Bohnenblättern, welche unter kontinuierlichem Lichte gezogen wurden; c) ethiolierten Bohnenblättern welche 14 Tage im absoluten Dunkeln wuchsen und b) beblitzten Blättern, welche wie unter 2.1 beschrieben kultiviert wurden. Es sei darauf hingewiesen, dass der einzige Unterschied zwischen Blatt b) und c) darin besteht, dass Blatt b) total 0.7 s Licht erhalten hat (700 Blitze von 1 ms Dauer) und Blatt c) überhaupt kein Licht erhielt vor dem Test.

Die geringe Lichtmenge in Form von Blitzen genügt also um komplette Chloroplasten zu synthetisieren, wobei jedoch PS-II in einer inaktiven Form vorliegt (Strasser und Sironval, 1972, 1973). Es benötigt einer weiteren Lichtperiode, um das inaktive PS II in eine aktive Form überzuführen.

In den weiteren Experimenten werden die Testbedingungen beibehalten wie im obigen Kontrollversuch. Zusätzlich wurden verschiedene Vorbelichtungszeiten mit Rotlicht von 632,8 nm (vergleiche 2.6a) vorgenommen.

Die Experimente gestalten sich somit wie folgt:

Beblitzte Bohnenblätter wurden 0, 1, 2 .... 6 Minuten einer roten Vorbelichtung ausgesetzt, dann folgten 2 Minuten Dunkel. Während dieser Zeit konnte die Dunkelatmung gemessen und die Messanordnung kalibriert werden. Anschliessend folgte das gechoppte blaue Testlicht.

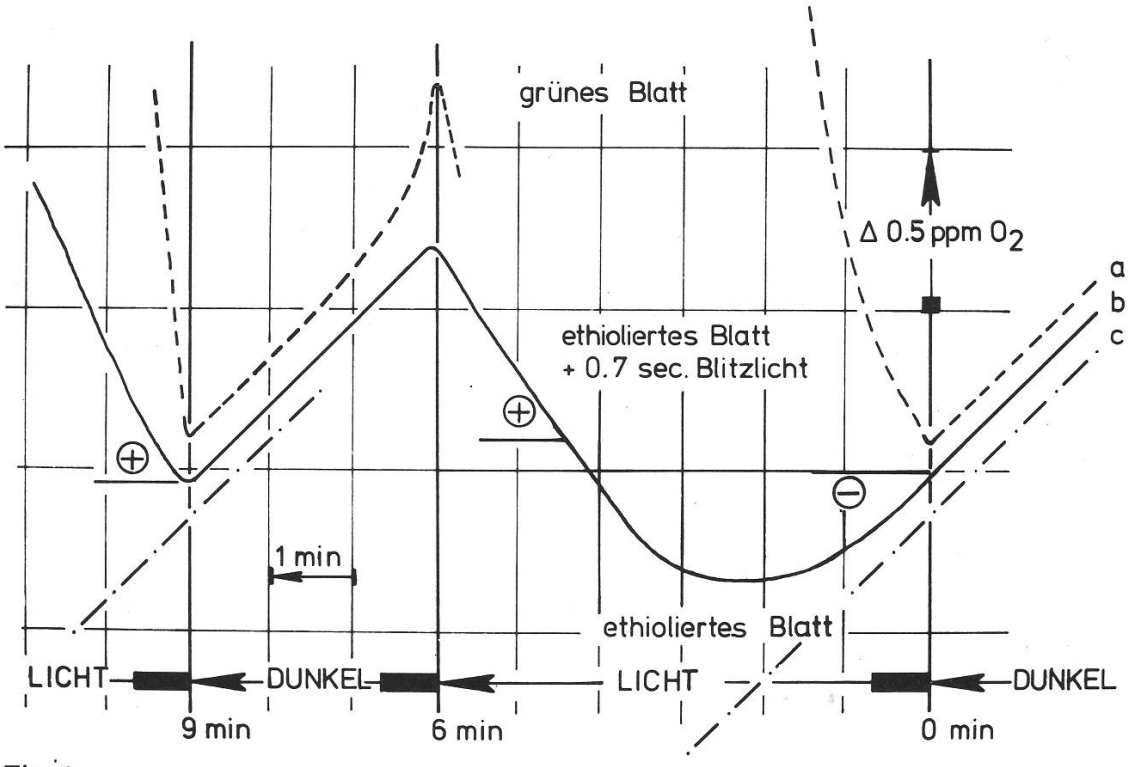

Fig. 4:

Das Verhalten bezüglich Sauerstoffgaswechsel von a) grünen, b) beblitzten und c) ethiolierten Bohnenblättern bei erstmaliger Belichtung mit Testlicht.

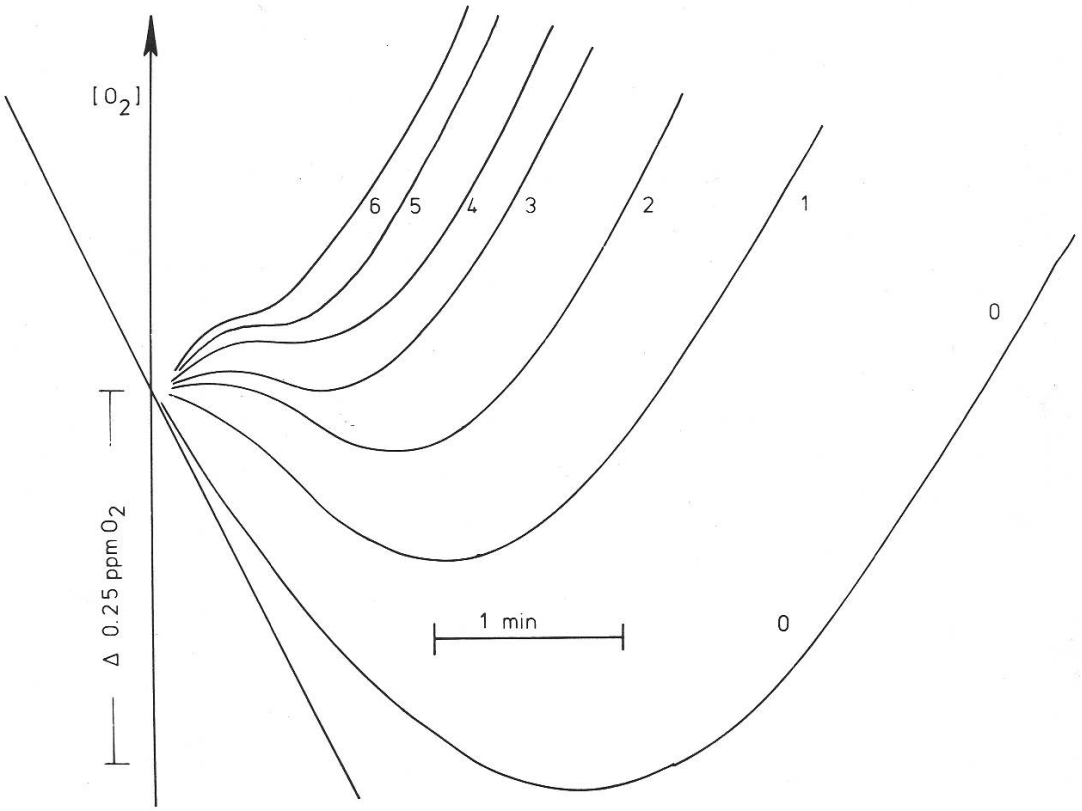

Fig. 5:

Das Verhalten von beblitzten Bohnenblättern während des Testlichtes nach vorangegangener schwacher roter Vorbelichtung von 0, 1, 2, ... 6 Minuten.

In Figur 5 ist die Auswirkung der Vorbelichtung auf die Induktion der Photosystem II-Aktivität dargestellt. Die Kurvenschar bringt deutlich zum Vorschein, dass durch die Vorbelichtung nicht etwa nur die Induktionskinetik beschleunigt wird, sondern dass sich die Charakteristika der Induktion wesentlich verändern.

Alle erhaltenen Kurvenbilder lassen sich als Überlagerung zweier Funktionen erklären, wobei die erste Funktion den früher von JOLIOT beschriebenen Sauerstoffausstoss, den er als „jet" bezeichnete, darstellt (Joliot, 1960) und die andere Funktion sei hier als die Induktionskinetik der Steady-state PS II-Aktivität v bezeichnet. Der „jet" ist bei den gegebenen Beleuchtungsbedingungen ein sofortiger Sauerstoffausstoss bei Belichtungsbeginn. Durch die Trägheit der Sauerstoffelektrode und der Diffusion durch das Blatt wird es möglich, diesen Sauerstoffausstoss mit zeitlicher Verzögerung registrieren zu können. Es drängt sich somit die Notwendigkeit auf, die Induktionskinetik v vom Sauerstoffausstoss J zu trennen. (Die Einheit von v ist Mol O_2/min, die von J ist Mol O_2).

In Figur 6 wird gezeigt, dass die Induktionskinetik v (t) vorerst befriedigend druch eine Zeit τ charakterisiert werden kann. τ ist die Zeit die nötig ist um PS II auf halb maximale Reaktionsgeschwindigkeit V/2 zu induzieren. V entspricht der steady-state O_2 Produktionsrate nach der Induktion. Wird die Induktion bei verschiedenen Lichtintensitäten I = 1, 3/4, 1/2, 1/4 vorgenommen, so bleibt die Kinetik des jeweiligen Induktionsgrades $\frac{v}{V}$ im gewählten Lichtintensitätsintervall unverändert.

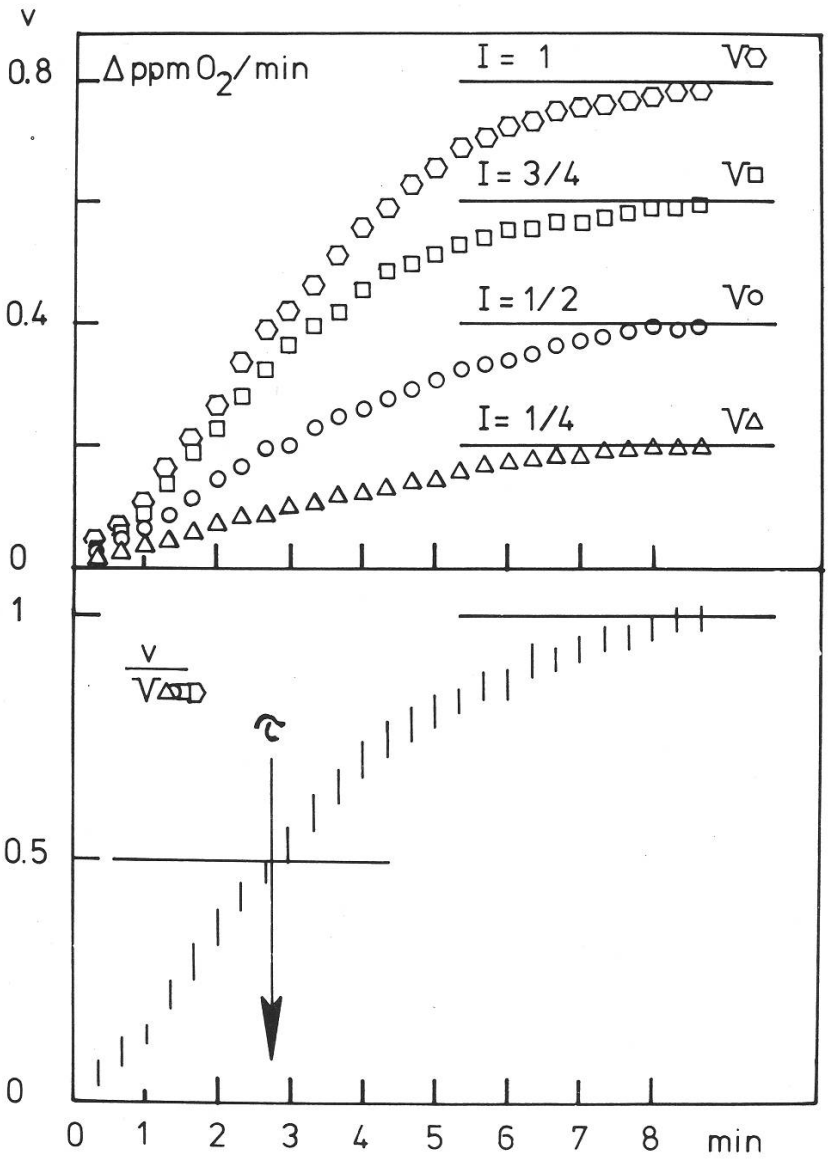

Fig. 6:

Oben: Die Induktionskinetik gemessen als Sauerstoffproduktionsrate in Funktion der Beleuchtungszeit (t von 0 bis 10 min) und der Lichtintensität (I = 1 = 10^5 erg/cm^2 .sec).

Unten: Der relative Induktionsgrad v_i/V_i als Funktion der Beleuchtungszeit t und der Lichtintensität I.

Figur 7 zeigt wie die Überlagerung der zwei Sauerstoffproduzierenden Reaktionen dargestellt werden kann. Um ein ungefähres Mass von der Grösse des Sauerstoffausstosses J zu haben, kann rein empirisch die produzierte Sauerstoffmenge von 0 bis 30 sec während des Testlichtes genommen werden, welche dann auf V bezogen wird ($\frac{1}{V}\int_{\circ}^{30"}$ v.dt.). In diesem Ausdruck ist sowohl der gesamte Sauerstoffausstoss J sowie die eher geringe Sauerstoffmenge enthalten, die während der ersten 30 sec durch das teilweise induzierte PS II produziert wurde.

In Figur 8 sind die beiden Grössen τ und $\frac{1}{V}\int_{\circ}^{30"}$ v.dt. als Funktion der Vorbelichtungsdauer dargestellt.

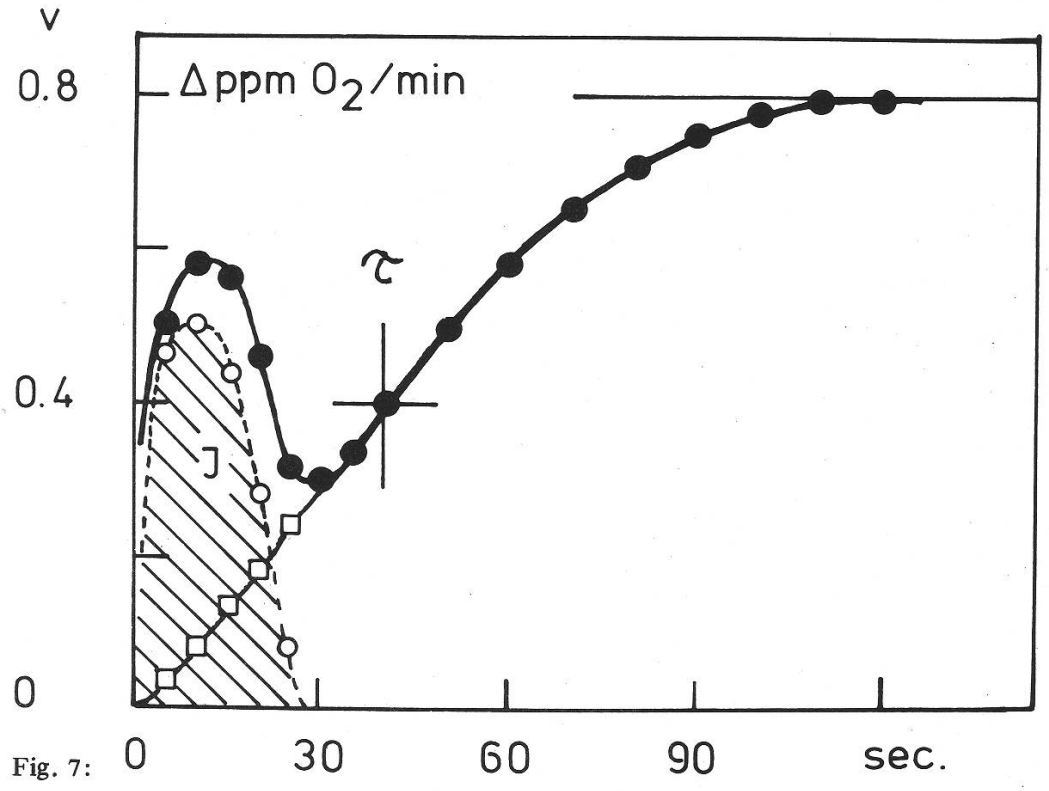

Fig. 7:

Theoretische Zerlegung der registrierten Sauerstoffkurven o in Sauerstoffausstoss J und reine Induktionskurve □.

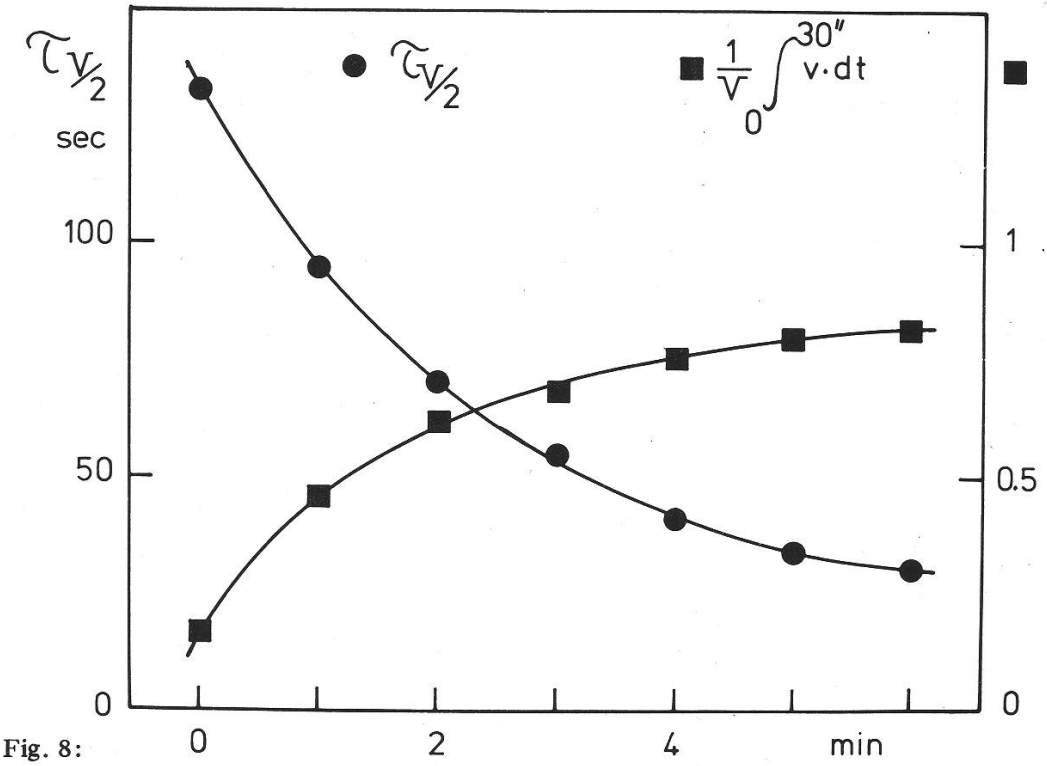

Fig. 8:

Das Verhalten der zwei charakteristischen Grössen (τ und J) der Induktionskinetiken als Funktion der roten Vorbelichtung niedriger Intensität. Der Sauerstoffausstoss J wird näherungsweise mit der produzierten Sauerstoffmenge während der ersten 30 Sekunden angegeben. Als Mass für die reine Induktion wird die Zeit τ angegeben, welche notwendig ist, um das System während des Testes auf halbe steady state Aktivität zu induzieren.

4. Diskussion

Die Kombination von handelsüblichen Sauerstoffelektroden mit flexiblen Lichtleitern hat es ermöglicht an geringsten Mengen von biologischem Ausgangsmaterial biophysikalische Messungen und Studien vorzunehmen. Da, soweit dem Autor bekannt, bis heute keine Methoden beschrieben wurden, die rasch und kontinuierlich über einige Minuten, sowie mit sehr wenig Ausgangsmaterial höherer Pflanzen, Sauerstoffmessungen vornehmen können (Sestak, Catsky und Jarvis, 1971), wurde hier eine Messeinrichtung mit oben erwähnten Eigenschaften ausführlich beschrieben. Die Brauchbarkeit der Methode hat sich besonders beim Studium der Induktion des aktiven PS II in höheren Pflanzen erwiesen.

Wie wir früher beschrieben haben, ermöglichten kurze Lichtblitze während der Kultivierung von Bohnen im Dunkeln, die Bildung von Chloroplasten. Um einen Elektronentransport mit Wasser als Elektronendonor zu erreichen, bedarf es jedoch einer Induktion von PS II die nicht unbedingt an die Aktion desselben gebunden ist. Es ist somit möglich mit schwachem Licht (Lichtintensität der Vorbelichtung nur 2% der Intensität während der Photosyntheseaktivitätsmessung) das inaktive PS II grösstenteils in die aktive Form überzuführen. Je länger die Vorbelichtung, desto kürzer wird die Zeit τ, welche notwendig ist, um unter Testlichtbedingungen V/2 zu erreichen.

Je länger die Vorbelichtung, desto stärker wird die Fähigkeit bei nachfolgender Testbelichtung einen Sauerstoffausstoss „jet" zu vollziehen, vorbereitet. Daraus wird geschlossen, dass durch die Vorbelichtung ein physiologischer Zustand erstellt wird, welcher unmittelbar für den Sauerstoffausstoss bei Belichtung mit photosynthetisch aktinischem Licht verantwortlich ist. Dieser Zustand kann gemäss Therminologie von JOLIOT mit dem photosensiblen Komplex verglichen werden, welcher bei Belichtung O_2 freisetzt (Joliot, 1960), oder gemäss Therminologie von KOK mit dem Ruhezustand des S-Zyklus, also $S_0 \rightleftarrows S_1$ verglichen werden (Kok, Forbush und Mc Gloin, 1970). Es sei hier darauf hingewiesen, dass auch induzierte beblitzte Blätter nach längerer Dunkelperiode ($>$ 10 min) einen Teil ihrer photosynthetischen Aktivität verlieren, welche durch aktinisches Licht wieder induziert werden kann.

Wir ziehen somit folgende Schlussfolgerungen:

1) Mittels äusserst wenig Licht (weniger als 1 sec, aufsummiert von einigen hundert Blitzen von 1 ms-Dauer mit Dunkelintervallen von 15 Minuten), sind höhere Pflanzen in der Lage sowohl Chlorophyll als auch morphologisch intakte Chloroplasten zu synthetisieren. Photosystem I ist dabei teilweise aktiv PS II jedoch nicht.

Biophysikalisch ist aber eine Kapazität für PS II vorhanden, so dass es nur einen Induktionsmechanismus braucht um PS II in eine aktive Form überzuführen.

2) Mittels einer Schwachlichtreaktion (z.B. Rotlicht 632,8 nm 2 x 10^3 erg/cm^2 sec) kann das inaktive PS II grösstenteils in eine aktive Form übergeführt werden, ohne dabei selbst oder nur sehr schwach in Aktion zu sein. Die photochemischen Reaktionsketten scheinen dabei in einem hohen Grade synchronisiert abzulaufen. Der physiologische Zustand, welcher bei Belichtung mit photosynthetisch aktinischem Lichte Sauerstoff entwickeln kann, wird dabei stark angereichert.

3) Aktinisches Licht mittlerer Intensität (10^5 erg/cm^2 .s) ist nun in der Lage den vorbereiteten Sauerstoffausstoss zu erzeugen und mittels Restinduktion das PS II in eine steady-state-Aktvität überzuführen. Nach anschliessenden Dunkelphasen verhalten sich die beblitzten Blätter analog normalen grünen höheren Organismen. Die vorliegenden Resultate unterstützen und ergänzen frühere Mitteilungen (Strasser, 1972; Strasser und Sironval, 1972), wonach wir heute sagen können, dass die photosynthetische Aktivität *in vivo* mittels eines schwachlichtabhängigen Mechanismus reguliert wird.

Es ist von besonderem Interesse das Aktionsspektrum jener Lichtreaktion zu kennen, welche das inaktive PS II in die aktive Form überführt. Entsprechende Untersuchungen sind im Gange.

Bemerkungen: (Siehe Ref. Strasser 1973, Strasser und Sironval 1973)

Unsere neueren Untersuchungen haben weiter gezeigt,

- dass der erwähnte Induktionsmechanismus auch durch schwaches grünes Licht angeregt werden kann, was die Existenz eines selbständigen und lichtabhängigen Regulationsmechanismus betont.
- dass gleichzeitig zur Induktion der Sauerstoffentwicklung auch die Induktion der variablen Fluoreszenz stattfindet.
- dass die oben definierte Grösse τ und der Sauerstoffausstoss J mit analog definierten Grössen der Fluoreszenzinduktionskurven korreliert werden können.
- dass in vitro Experimente (Chloroplasten und Thylakoide von beblitzten Blättern) die Lokalisierung des Induktionsmechanismus auf der wasserspaltenden Seite von Photosystem II bestätigt haben.

Der Autor dankt dem Patrimoine der Universität Liège (Belgien) für das ihm verliehene Forschungsstipendium. Herrn Prof. Monfils danken wir für die Laserausrüstung als Leihgabe (Inst. für Astrophysik, Liège). Herrn Prof. C. Sironval dankt der Autor für wertvolle Anregungen und Diskussionen. Ebenso gebührt der Dank Frau F. Hayet für die zuverlässige periodische Kultivierung der Organismen, sowie Herrn F. Ohn für wertvolle und exakte technische Konstruktionen.

Summary

On the presence of a light dependent mechanism which induces and regulates photosynthetic oxygen production.

A method to measure photosynthetic activity in leaves (oxygen evolution) with only little plant material (less than 1 cm^2 of a leaf) is reported.

The physiological results can be summarized as follows:

1) Flashed bean leaves contain PS II in an inactive form.

2) The transformation of the inactive PS II into its active form needs light.

3) Weak light which is not (or very little) efficient for photosynthetic activity is efficient for the transformation of the inactive PS II in its active form.

4) The transformation of the inactive PS II in its active form is a pure induction phenomenon.

5) The induction kinetics is constant even with different light intensities which are high enough to maintain at least a photosynthetic activity in the leaf up to its compensation point.

6) Weak light induces PS II in an active form and prepares the leaf in a state which is responsible for the well known oxygen outburst by the following illumination with photosynthetic actinic light.

Literatur

Blinks L.R., Skow R.K. 1938. The time course of photosynthesis as shown by a rapid electrode method for oxygen, Proc. Nat. Acad. Sci. *24,* 420–427.

Bradbeer J.W., Clijsters H., Gyldenholm A.O., Edge H.J.W. 1970. Plastid development in primary leaves of *Phaseolus vulgaris,* J. of Exp. Bot., *21,* 525–533.

Coumans M., Strasser R.J., Bronchart R. 1972. Photosystem II activity and Grana formation in flashed bean leaves, VIth Int. Congr. on Photobiology, Bochum, Abstract no 244.

Joliot A.P. 1960. Contribution à l'étude des phénomènes d'induction de la photosynthèse. Thèse à la Faculté des Sciendes de l'Université de Paris.

Kok B., Forbush B., Mc Gloin M. 1970. Cooperation of charges in photosynthetic O_2-evolution. A linear four step mechanism, Photochem. Photobiol., *11,* 457–475.

Litvin F.F., Belyaeva O.B. 1971. Sequence of photochemical and dark reactions in the terminal stage of chlorophyll biosynthesis, Photosynthetica, *5* (3), 200–209.

Nadler K.D., Herron H.A., Granick S. 1971. Chlorophyll and the development of oxygen-evolution, Plant Physiol., *47* suppl.

Nadler K.D., Herron H.A., Granick S. 1972. Development of Chlorophyll and Hill Activity, Plant Physiol., *49,* 388–392.

Phung Nhu Hung S., Lacourly A., Sarda, C. 1970. Etude de l'évolution en chloroplastes des plastes étiolés d'orge. I. Structure examinée par cryodécapage, Z. Pflanzenphysiol., *62,* 1–16.

Phung Nhu Hung S., Hoarau A., Moyse A. 1970. Etude de l'évolution en chloroplastes des plastes étiolés d'orge. II. Photophosphorylation et photoréduction du NADP, formation de férrédoxine, en éclairement continu et par l'action d'éclairs, Z. Pflanzenphysiol., *62,* 245–258.

Sestak Z., Catsky J., Jarvis P.G. (ed.) 1971. Plant Photosynthetic Production Manual of Methods, The Hague.

Sironval C., Bronchart R., Michel J.M., Brouers M., Kuyper Y. 1968. Structure macromoléculaire et activité photochimique des lamelles plastidiales (essais), Bull. Soc. Franç. Physiol. Végét., *14,* 195–225.
Sironval C., Michel J.M., Bronchart R., Englert-Dujardin E. 1969. *in* Progress in Photosynthesis Research (Ed. H. Metzner), On the primary thylakoids of chloroplasts grown under a flash regime, Tübingen 1969, *1,* 47–54.
Strasser R.J. 1971. Über die Lichtinduktion der photosynthetischen Aktivität bei ergrünenden Blättern. Verh. Schweiz. Naturforsch., *71,* 104–106.
Strasser R.J. 1972. Terminal steps in the biosynthesis of the active photosystem II, IVth Int. Congr. of Biophysics, Moscou, Abstracts E XXV a 4/9.
Strasser R.J. 1972. Light induction of the ability to produce oxygen in higher plants grown under a flash regime, VIth Int. Congr. on Photobiology, Bochum, Abstract no 252.
Strasser R.J., Sironval C. 1972. Induction of Photosystem II Activity in Flashed Leaves, FEBS Letters, *28,* 56–59.
Strasser R.J., Sironval C. 1973. Die Notwendigkeit einer Lichtreaktion für die Induktion photosynthetischer Aktivität, Experientia, *29,* 151–153.
Strasser R.J. 1972. Über die Steuerung der Photosystem II Aktivität mittels einer Schwachlicht-reaktion. Verh. Schweiz. Naturforsch., *72,* 144–146.
Strasser R.J. 1973. Studies on the Induction of the Photosynthetic Electron Transport. 9th Int. Congr. of Biochemistry, Stockholm.
Strasser R.J., Sironval C. 1973. Induction of PS II Activity and Induction of a Variable Part of the Fluorescence Emission by Weak Green Light in Flashed Bean Leaves. FEBS Letters, *29,* 286–288.
Strasser R.J., Sironval C. (im Druck). Correlation Between the Induction of Oxygen Evolution and of a Variable Fluorescence in Flashed Bean Leaves. FEBS Letters.
Thorne S. W. 1971. The greening of etiolated bean leaves. I. The initial photoconversion process, Biochim. Biophys. Acta, *226.* 113–127.
Thorne S.W. 1971. The greening of etiolated bean leaves. II. Secondary and further photoconversion processes, Biochim. Biophys. Acta, *226,* 128–134.

Reto J. Strasser
Département de Botanique, Institut de Photobiologie
Université de Liège
Sart Tilman
B-4000 Liège, Belgique