

Austauschreaktionen zwischen ATP und Pyrophosphat in isolierten Chloroplasten

Autor(en): **Zürrer, H. / Bachofen, R.**

Objektyp: **Article**

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

Band (Jahr): **85 (1975)**

Heft 2

PDF erstellt am: **17.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-60171>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Austauschreaktionen zwischen ATP und Pyrophosphat in isolierten Chloroplasten

H. Zürrer und R. Bachofen

Institut für Allgemeine Botanik,
Universität Zürich

Manuskript eingegangen am 18. November 1974

Einleitung

Neben den verschiedentlich beschriebenen Austauschreaktionen zwischen ATP und P_a in Chloroplasten (Carmeli und Avron, 1966; Bachofen und Specht-Jürgensen 1967; Specht-Jürgensen und Bachofen 1968; Rienits 1967) kann an isolierten Membranen auch ein Phosphataustausch zwischen ATP und Pyrophosphat beobachtet werden (Specht-Jürgensen et al. 1968), der seinerzeit im Zusammenhang mit dem Energietransport bei der ATP-Synthese diskutiert wurde. Weitere quantitative Untersuchungen weisen darauf hin, dass die genannte Austauschreaktion wahrscheinlich zu einem grossen Teil durch in Chloroplasten ablaufende Aktivierungsreaktionen bedingt ist, vor allem durch die Aktivierung von Aminosäuren (Marcus 1959; Bové und Raacke 1959; Hall und Cocking 1966).

In der vorliegenden Arbeit werden die Eigenschaften der Austauschreaktion zwischen ATP und Pyrophosphat näher untersucht, mit dem aminosäurenabhängigen Austausch und mit der Austauschreaktion zwischen ATP und P_a verglichen.

Verwendete Abkürzungen: ATP (Adenosintriphosphat)
 PP_a (anorganisches Pyrophosphat)
 P_a (anorganisches Phosphat)
 PMS (Phenazinmethosulfat)

Methoden

Chloroplasten wurden nach Whatley und Arnon (1963) aus frischem Handelsspinat isoliert. Wo keine besonderen Angaben gemacht werden, enthielt die Reaktionsmischung in einem Totalvolumen von 2,5 ml: Chloroplastenfraktion entsprechend 0,4 mg Chlorophyll; Tris-HCl Puffer pH 8,0 0,1 mMol; NaCl 0,035 mMol; $MgCl_2$ 0,01 mMol; ATP 0,01 mMol; ^{32}P -Pyrophosphat resp. ^{32}P -Orthophosphat 0,01 mMol; Dithiothreitol 0,02 mMol. Die Inkubation erfolgte

während 30 Minuten bei 25⁰ C. Die Reaktion wurde mit Trichloressigsäure abgestoppt (Endkonzentration 7,5%). Bei Belichtungen betrug die Beleuchtungsstärke 24 mWatt/cm² (Philips Comptalux-Leuchten).

Die Zugabe von Aktivkohle (Norit A) erlaubte durch Adsorption der Nukleotide deren Separierung vom anorganischen P_a und PP_a. Die Trennung erfolgte nach einer Methode basierend auf Grane und Lipmann (1953) und Davis und Novelli (1958). Die endständigen Phosphatgruppen der adsorbierten Nukleotide wurden durch saure Hydrolyse des Nukleotid-Noritgemisches abgetrennt. Die Radioaktivität des Überstandes nach dem Abzentrifugieren der Aktivkohle wurde im Flüssigkeitsscintillationszähler gemessen.

Die Bestimmung der PP-ase erfolgte durch die Messung des radioaktiven Pyrophosphates nach Abtrennung durch Isobutanol-Benzinextraktion des durch die enzymatische Spaltung freigesetzten Phosphates (Avron 1960) oder durch direkte Bestimmung des letzteren nach Fiske und Subbarow (1925). Die Proteinbestimmung wurde nach Lowry et al. (1951) durchgeführt.

Resultate

Pyrophosphataseaktivität der Chloroplasten

Chloroplasten weisen eine starke Pyrophosphataseaktivität auf (Forti 1961), die sich auf jede Austauschreaktion mit PP_a störend auswirken muss. Das Enzym aus Spinatchloroplasten ist bisher besonders durch El-Badry und Bassham (1970) genauer untersucht worden.

Tabelle 1 zeigt, dass das Enzym sowohl in einer membrangebundenen wie einer freien Form vorkommt. Auch fortgesetztes Waschen von Granafragmenten kann die gebundene Pyrophosphatase nicht vollständig von der Membran ablösen.

Tabelle 1:

Lokalisation der Pyrophosphatase in Chloroplasten

ganze, gewaschene Chloroplasten	(1)	100
Überstand (hypotonische Lösung) vom Aufbrechen der Chloroplasten	(2)	35
einmal gewaschene Fragmente	(3)	73
zweiter Überstand (Waschlösung) vom Waschen der Fragmente	(4)	0
zweimal gewaschene Fragmente	(5)	70

Versuchsbedingungen wie bei Methoden angegeben, dunkel. Ansatz mit 5 μMol PP_a. Die Aktivität in ganzen Chloroplasten wurde als 100 gesetzt; dies entspricht einem Wert von 0,05 μMol PP_a hydrolysiert / min · mg Chlorophyll.

Die Substratsättigung der Enzymreaktion wurde bei einer Konzentration an PP_a von 10^{-3} M erreicht (mit ganzen, gewaschenen Chloroplasten, bei 0,16 mg Chlorophyll = 1,6 mg Protein/ml). In Figur 1 ist das Verhalten der PP-ase bei Belichtung der Chloroplasten dargestellt. Sowohl Dauerlicht, wie eine kurze Belichtung in Gegenwart oder in Abwesenheit von PP_a im Reaktionsgemisch stimuliert die PP-ase wirkungsvoll. Die erhöhte Aktivität der PP-ase bleibt auch ohne die Gegenwart von PP_a während einer anschliessenden Dunkelphase von 30 Minuten unverändert (Figur 2). Ein Elektronenüberträger (PMS) erwies sich für die Stimulierung nicht als notwendig.

Tabelle 2:

Lokalisation der Austauschreaktion zwischen P_a oder PP_a und ATP im Chloroplasten.

Versuchsansatz	cpm x 10^3 im ATP				
	ganze Chlpl. (1)*	Überstand (2)	Fragmente (3)	Überstand (4)	Fragmente (5)
PP_a	4,6	4,2	1,1	0,2	0,9
PP_a + Aminosäuren	30,8	20,9	5,1	3,3	4,2
P_a	4,8	0,7	3,5	0,1	4,2

* Zahlen beziehen sich auf die entsprechenden Fraktionen in Tabelle 1.

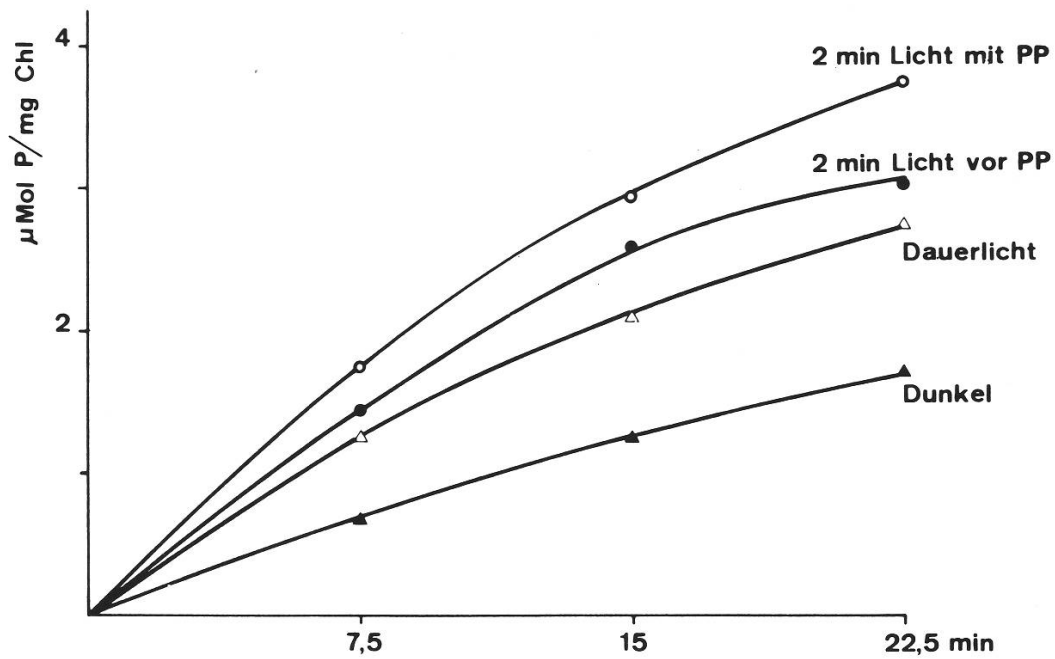
Versuche ohne Vorbelichtung; Aminosäurengemisch aus Ileu, Trypt, Tyr, Val, Leu, Meth, Gesamtmenge 0,02 mMol, cpm Total $4,5 \times 10^5$ entsprechend $10 \mu\text{Mol } ^{32}PP_a$ resp. $^{32}P_a$.

Austauschreaktion zwischen ATP und PP_a und zwischen ATP und P_a .

a) Lokalisation und Vergleich der Reaktionen von P_a und PP_a mit ATP.

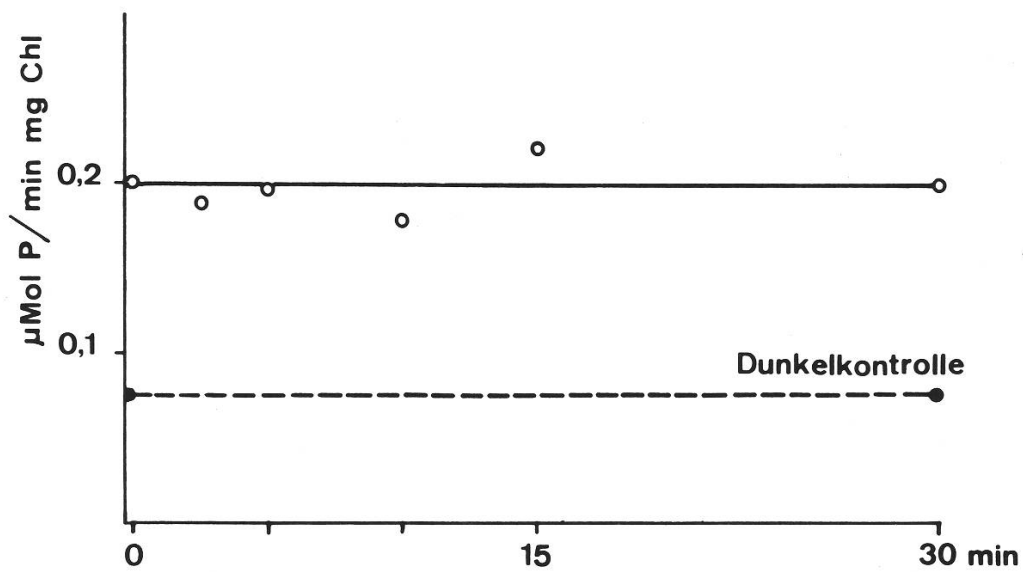
In Tabelle 2 sind die Austauschraten zwischen ATP und PP_a ohne und mit Zugabe eines Aminosäurengemisches aufgeführt und mit der Austauschrate zwischen ATP und P_a der gleichen Präparation verglichen. Der grösste Teil der Austauschaktivität zwischen ATP und PP_a ist im Stromamaterial lokalisierbar, doch bleibt ein Teil der Aktivität auch nach zweimaligem Waschen der Grana-partikel bestehen. Der Austausch mit PP_a ist in allen Fraktionen durch Zugabe von Aminosäuren als Substrat stark stimulierbar. Die Austauschreaktion zwischen ATP und P_a dagegen ist, wie zu erwarten, stark membrangebunden und die Austauschrate wird auch durch mehrmaliges Waschen der Fragmente nicht herabgesetzt.

Neben der unterschiedlichen Lokalisierung der Austauschaktivitäten zwischen PP_a resp. P_a und ATP weist auch die Wirkung einer Kältebehandlung darauf hin, dass die beiden Austauschreaktionen nicht in den gleichen Zusammenhang zu stellen sind (Tabelle 3). Während die Austauschrate zwischen ATP und PP_a durch das Tiefgefrieren zum Teil sogar erhöht wird, möglicherweise durch die Verringerung



Figur 1:

Aktivität der Pyrophosphatase in gewaschenen Chloroplasten in Abhängigkeit von der Belichtung. Versuchsansatz mit $5 \mu\text{Mol PP}_a$, bei Vorbelichtung PP_a -Zugabe sofort nach der Belichtung.



Figur 2:

Aktivität der Pyrophosphatase in gewaschenen Chloroplasten in Abhängigkeit von der Zeit zwischen Belichtung und PP_a -Zugabe. Vorbelichtung 2,5 Minuten. Versuchsansatz mit $5 \mu\text{Mol PP}_a$.

Tabelle 3:

Wirkung von Tiefgefrieren von Chloroplasten auf die Austauschreaktion zwischen P_a oder PP_a und ATP.

Versuchsansatz	cpm x 10^3 im ATP			
	ganze Chloroplasten		Chloroplastenfragmente	
	unbehandelt	gefroren	unbehandelt	gefroren
PP_a	2,2	2,5	0,8	1,1
PP_a + Aminosäuren	8,1	9,4	2,7	2,2
P_a	9,0	3,8	8,8	1,4
P_a + Aminosäuren	5,8	3,1	8,2	1,3

Kältebehandlung der Chloroplasten 20 Minuten bei -20°C (unbehandelte Chloroplasten die gleiche Zeit bei 0°C).

Versuche ohne Vorbelichtung, Aminosäurengemisch wie bei Tabelle 2 angegeben, cpm total $7,0 \times 10^5$, entsprechend $10 \mu\text{Mol } ^{32}\text{PP}_a$ resp. $^{32}\text{P}_a$.

oder Aufhebung von Permeationsschranken oder durch die Hemmung der ATP-ase (Heber 1967), wird die Austauschrate zwischen ATP und P_a sowohl in ganzen Chloroplasten wie auch in Fragmenten signifikant verringert. Im Gegensatz zur Austauschreaktion zwischen ATP und PP_a vermag die Zugabe eines Aminosäurengemisches die, von einem mindestens im isolierten Zustand kälte labilen Kopplungsfaktor abhängige, mit dem Elektronentransport im Zusammenhang stehende ATP- P_a -Austauschreaktion nicht zu stimulieren.

Ebenso wie eine Kältebehandlung die Austauschrate zwischen ATP und P_a herabsetzt, kann nach einer Behandlung der Chloroplasten mit den Detergenzien Deoxycholol oder Triton X-100 keine entsprechende Austauschreaktion mehr

Tabelle 4:

Wirkung von Detergenzien auf die Austauschreaktion zwischen P_a oder PP_a und ATP in Chloroplasten.

Ansatz		cpm x 10^3 im ATP		
		dreimal gew. Fragmente	Deoxychol. unlöslich	Triton unlöslich
PP_a	kompl.	0,02	0,0	0,0
	+ Aminosäuren	0,25	0,15	0,17
P_a	kompl.	0,14	0,0	0,0
	+ Aminosäuren	0,15	0,0	0,0

Behandlung der Chloroplastenfragmente mit Deoxycholol (0,5%) oder Triton X-100 (2%) während 5 Minuten, gefolgt von einer Zentrifugation von 10 Minuten bei 25 000 g.

Das Sediment wurde zweimal mit 0,035 M NaCl gewaschen, die zur Kontrolle unbehandelten Fragmente wurden dreimal gewaschen. Aminosäurengemisch wie bei Tabelle 2 angegeben, cpm total $7,5 \times 10^4$ entsprechend $10 \mu\text{Mol } ^{32}\text{PP}_a$ resp. $^{32}\text{P}_a$.

gemessen werden, vermutlich wegen Ablösung oder Inaktivierung des Kopplungsfaktors (Tabelle 4). Die Chloroplasten sind aber immer noch in der Lage, den durch die Aktivierung exogener Aminosäuren bedingten Austausch mit PP_a durchzuführen. Ein Austausch mit PP_a in Abwesenheit von exogenem Substrat kann allerdings nicht mehr gemessen werden.

b) Einfluss von Licht auf die Austauschreaktionen

Die bisher gefundenen Resultate lassen vermuten, dass die ursprünglich vermuteten Zusammenhänge zwischen der deutlich messbaren, durch Aminosäuren stimulierbaren Austauschreaktion mit PP_a und der ATP-Synthese quantitativ von geringer Bedeutung sind. Wie jedoch aus Tabelle 5 hervorgeht, kann bei Vorbelichtung unter gewissen Bedingungen eine deutliche Stimulierung der PP_a -ATP-Austauschreaktion beobachtet werden. Mit $10 \mu\text{Mol } PP_a$ wird eine erhöhte Austauschrate nach Vorbelichtung, allerdings nur mit Chloroplastenfragmenten und in Gegenwart von Kaliumfluorid beobachtet. Dieser erhöhte Austausch ist möglicherweise durch die Hemmung der lichtinduzierten ATP-ase durch KF bedingt. Der Austausch bei geringer PP_a -Konzentration gibt nach Vorbelichtung sowohl mit ganzen Chloroplasten wie mit Fragmenten in allen Fällen eine Erhöhung der Austauschrate, allerdings ist diese Steigerung nicht so gross, wie diejenige der parallel dazu geprüften Austauschreaktion zwischen P_a und ATP. Der Austausch zwischen P_a und ATP wird auch hier, ebenso wie bei den vorher beschriebenen Versuchen, durch Zugabe eines Aminosäurengemisches nur unwesentlich beeinflusst.

Tabelle 5:

Vergleich der Austauschreaktionen zwischen P_a und ATP und zwischen PP_a und ATP in ganzen Chloroplasten und zweimal gewaschenen Fragmenten, je dunkel und nach Vorbelichtung.

		ganze Chloroplasten		Fragmente	
Ansatz		dunkel	vorbelichtet	dunkel	vorbelichtet
10 $\mu\text{Mol } PP_a$	kompl.	0,27	0,24	0,19	0,14
	+ Aminosäuren	1,07	0,42	0,50	0,47
	+ KF	0,29	0,22	0,13	0,35
	+ Aminosäuren + KF	0,38	0,29	0,19	0,37
10 $\mu\text{Mol } P_a$	kompl.	0,85	1,95	0,42	2,08
	+ Aminosäuren	0,99	2,15	0,35	1,93
	+ KF	0,35	0,93	0,23	1,25
	+ Aminosäuren + KF	0,40	0,78	0,25	1,45
1 $\mu\text{Mol } PP_a$	kompl.	0,22	0,42	0,06	0,08
	+ KF	0,14	0,26	0,04	0,07
1 $\mu\text{Mol } P_a$	kompl.	0,35	0,29	0,09	0,51
	+ KF	0,05	0,21	0,03	0,17

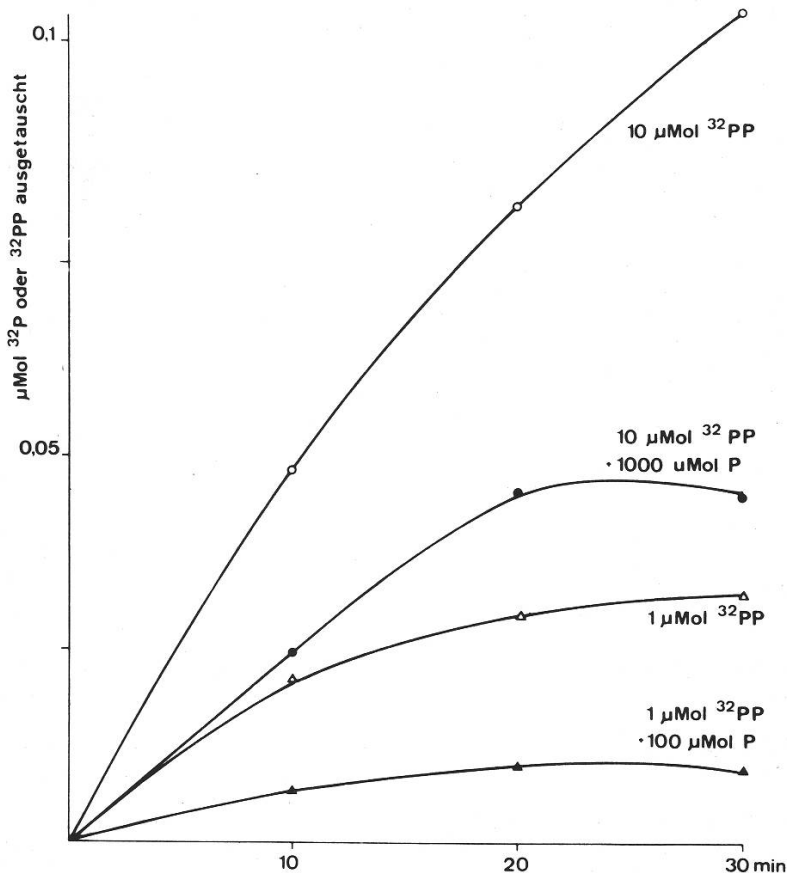
Aminosäurengemisch wie bei Tabelle 2 angegeben, KF 0,1 mMol, die Resultate geben 10^{-7} Mol ausgetauschtes $^{32}PP_a$ oder $^{32}P_a$ an.

c) Gegenseitige Beeinflussung von PP_a und P_a beim Austausch mit ATP.

Wie früher gezeigt, hemmt die Gegenwart von PP_a sowohl die Austauschreaktion zwischen P_a und ATP (Specht-Jürgensen et al. 1968) wie auch die zyklische Phosphorylierung (50% Hemmung bei 10 mM PP_a).

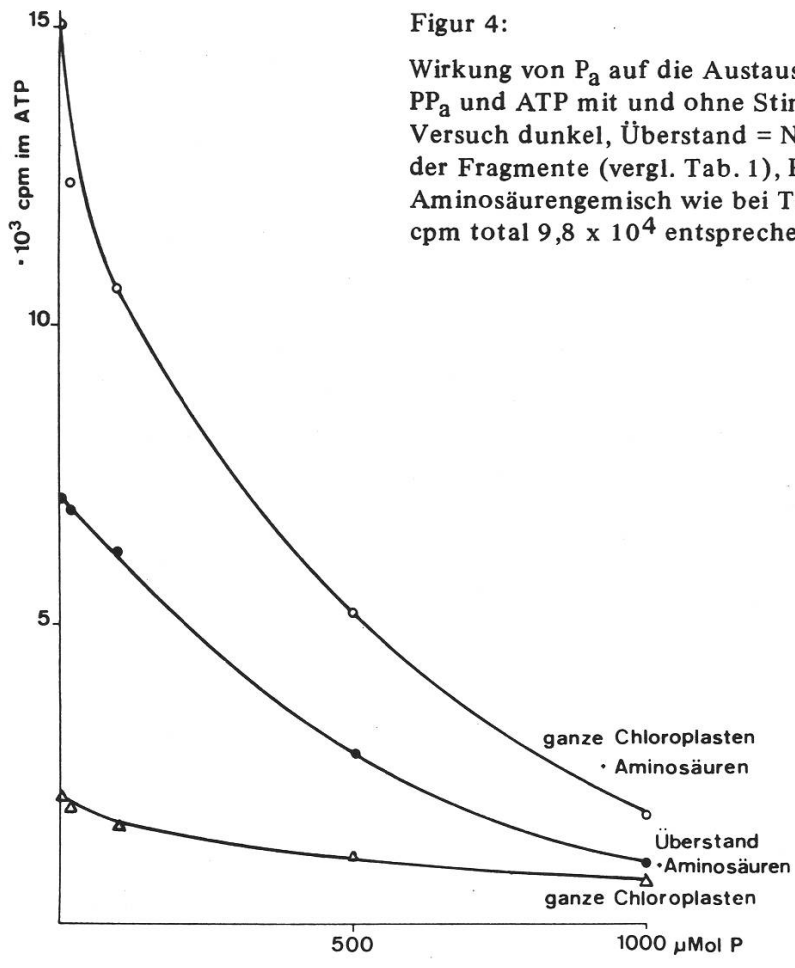
Andererseits wirkt sich die Zugabe von P_a , entgegen der früher aufgrund von Radioautogrammen geäußerten Vermutung, wenn auch nur in grosser Überkonzentration, ebenfalls hemmend auf den Austausch zwischen ATP und PP_a aus (Figur 3).

Dies könnte ein weiterer Hinweis dafür sein, dass $AT^{32}P$ zum Teil durch einen Austausch mit $^{32}P_a$, entstanden durch Spaltung von PP_a durch die PP-ase, gebildet wird. Eine Verdünnung des ^{32}P -Phosphates durch inaktives Phosphat würde in diesem Fall die Verringerung der Austauschrate bewirken. Andererseits hemmt P_a jedoch auch direkt die aminosäurenabhängige Austauschreaktion mit PP_a , wie dies Austauschversuche in Gegenwart steigender Phosphatkonzentrationen zeigen (Figur 4), und zwar in einem grösseren Ausmass als dies in Figur 3 der Fall ist. So wird auch mit dem Überstand aus der Chloroplastenfragmentierung, der nur einen sehr geringen Austausch zwischen P_a und ATP katalysiert (Vergl. Tabelle 2), eine starke Verkleinerung der Austauschrate beobachtet.



Figur 3:

Wirkung von P_a auf die Austauschreaktion zwischen PP_a und ATP.
Versuch dunkel, mit ganzen Chloroplasten, P_a als Phosphat pH 8.



Figur 4:
 Wirkung von P_a auf die Austauschreaktion zwischen PP_a und ATP mit und ohne Stimulation durch Aminosäuren. Versuch dunkel, Überstand = Nr. 2 vom Zentrifugieren der Fragmente (vergl. Tab. 1), P als Phosphat pH 8, Aminosäurengemisch wie bei Tabelle 2 angegeben, cpm total 9,8 x 10⁴ entsprechend 10 µMol ³²PP.

Diskussion

Simmons und Butler (1969) konnten an ganzen Maisblättern zeigen, dass eine kurze Belichtung von 10 min eine starke Stimulierung der PP-ase bewirkte, die in der anschliessenden Dunkelphase mehrere Tage andauerte. In unserer Arbeit zeigt sich nun das interessante Resultat, dass auch eine kurze Belichtung isolierter Chloroplasten eine bleibende Aktivitätssteigerung der Chloroplasten-Pyrophosphatase zur Folge hat. Diese Resultate weisen darauf hin, dass die Stimulierung der PP-ase nicht über den gleichen Mechanismus erfolgt, wie die Aktivierung der magnesiumabhängigen ATP-ase durch Licht, d.h. über eine Energetisierung der Membran. Im Gegensatz zur Aktivierung der ATP-ase bleibt auch die Zugabe eines Elektronenüberträgers ohne Einfluss, und die erhöhte Aktivität der PP-ase bleibt auch in Abwesenheit von PP_a erhalten, während die Wirkung der Lichtinduktion der ATP-ase in Abwesenheit von ATP rasch zerfällt (Petrack et al. 1965; Specht-Jürgensen und Bachofen 1969).

Tabelle 6:

Verteilung des radioaktiven Phosphates nach dem Austausch zwischen $^{32}\text{PP}_a$ und ATP in ganzen Chloroplasten.

		AMP	ADP	ATP	P_a
dunkel	Menge μMol	0,14	0,62	9,20	0,32
	Aktiv. $\text{cpm} \cdot 10^3$	0,0	0,14	4,70	7,0
vorbelichtet (2 min)	Menge μMol	3,9	5,3	0,8	2,4
	Aktiv. $\text{cpm} \cdot 10^3$	0,0	1,54	0,64	52,2

Gesamtaktivität $2,2 \times 10^5$ cpm, entsprechend $10 \mu\text{Mol } ^{32}\text{PP}_a$, Auftrennung des Phosphatgemisches säulenchromatographisch mit Anionenaustauscher Dowex I X-8.

Es ist klar, dass diese lichtinduzierte Spaltung von PP_a im Zusammenhang mit der durch Belichtung induzierbaren Austauschreaktion zwischen ATP und P_a eine lichtinduzierte Austauschreaktion zwischen ATP und PP_a vortäuschen kann oder diese zumindest überlagert. Die Konzentration an freiem $^{32}\text{P}_a$ war nach Austauschversuchen mit $^{32}\text{PP}_a$ in allen Fällen wesentlich grösser als die Menge des ausgetauschten Phosphates der Nukleotide (Tabelle 6). Aus Tabelle 6 geht auch hervor, dass die nach Vorbelichtung im Vergleich zu Dunkelversuchen gemessene kleinere Gesamtmenge an ausgetauschtem Phosphat (vergl. Tabelle 5) auf eine Lichtaktivierung der ATP-ase und Adenylatkinase zurückzuführen werden kann.

Die oben beschriebenen Resultate, v.a. auch das voneinander abweichende Verhalten der Austauschreaktionen zwischen P_a oder PP_a und ATP machen einen Zusammenhang der Austauschreaktion zwischen PP_a und ATP mit der photosynthetischen Energieübertragung eher unwahrscheinlich. Dieser Austausch ist möglicherweise ausschliesslich von der Aktivierung von Substraten abhängig.

Ausser bei der Aminosäureaktivierung konnten wir in Spinatchloroplasten auch eine Stimulierung des ATP- PP_a -Austausches bei Bedingungen der Sulfataktivierung (Marcus 1959; Mercer und Thomas 1969; Trebst und Schmidt 1969; Shaw und Anderson 1971) oder im Zusammenhang mit der Stärkesynthese bei der Bildung von ADP-Glucose nachweisen (Gosh und Preiss 1965; Zürrer 1973).

In Bakterienchromatophoren erfolgt in Abwesenheit von ADP eine photosynthetische Bildung von PP_a anstelle von ATP (Baltscheffsky et al. 1966; Lutz 1972). In Chloroplasten konnte bisher Tyszkiewicz (1972) eine geringe Synthese von PP_a aus P_a nachweisen. Im Zusammenhang mit unserer Arbeit liess sich in Chloroplasten eine PP_a -Bildung allerdings nur dann messen, wenn exogenes oder endogenes, nicht vollständig entferntes ATP vorhanden war. Wir folgerten, dass PP_a bei Aktivierungsreaktionen von ATP abgespalten worden war (Zürrer 1973). Dieser Befund würde übereinstimmen mit der Tatsache einer fehlenden Austauschreaktion zwischen PP_a und ATP in Chloroplasten im Zusammenhang mit der photosynthetischen Energieübertragung.

Zusammenfassung

Spinatchloroplasten katalysieren eine Austauschreaktion zwischen $^{32}\text{PP}^*$ und ATP. Sie besitzen eine membrangebundene, lichtaktivierbare Pyrophosphatase. Dadurch kann der Austausch zwischen PP_a und ATP durch einen Austausch zwischen P_a und ATP überlagert oder vorgetäuscht werden. Die Austauschreaktion zwischen PP_a und ATP ist möglicherweise ausschliesslich bedingt durch die Aktivierung von Substraten mit ATP unter Abspaltung von PP_a , wie dies für die Aktivierung von Aminosäuren gezeigt wird.

Summary

Exchange Reactions between ATP and Pyrophosphate in Isolated Chloroplasts.

Chloroplasts catalyze an exchange reaction between PP_i and ATP. Furthermore they show activity of a membrane bound, light activated pyrophosphatase. By the latter enzyme, it may be possible that the exchange between PP_i and ATP becomes masked by the well known exchange reaction between P_i and ATP. The observed exchange between PP_i and ATP may therefore be only due to the activation reaction of certain substrates with ATP and the concomittant release of PP_i , as is demonstrated for the activation of amino acids.

Literatur

- Avron M. (1960). *Biochim. Biophys. Acta* 40, 257.
- Bachofen R. und I. Specht-Jürgensen (1967). *Z. Naturforsch.* 22b, 1051.
- Baltscheffsky H., L.V. von Stedingk, H.W. Heldt und M. Klingenberg (1966). *Science* 153, 1120.
- Bové J. und I.D. Raacke (1959). *Arch. Biochem. Biophys.* 85, 521.
- Carmeli C. und M. Avron (1966). *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 24, 923.
- Crane R.K. und F. Lipmann (1953). *J. Biol. Chem.* 201, 235.
- Davis J.W. und G.D. Novelli (1958). *Arch. Biochem. Biophys.* 75, 299.
- El-Badry A.M. und J.A. Bassham (1970). *Biochim. Biophys. Acta* 197, 308.
- Fiske C. und Y. Subbarow (1925). *J. Biol. Chem.* 66, 375.
- Forti G. (1961). *Biochim. Biophys. Acta* 48, 200.
- Gosh H.P. und J. Preiss (1965). *Biochemistry* 4, 1355.
- Hall T.C. und E.C. Cocking (1966). *Plant and Cell Physiol.* 7, 343.
- Heber U.W. (1967). *Plant Physiol.* 42, 1343.
- Lowry O.H., N.J. Rosenbough, N.J. Farr und A.L. Randall (1951). *J. Biol. Chem.* 193, 265.
- Lutz H. (1972). In: *Proceedings of the 2nd International Congress on Photosynthesis Research*, Stresa. G. Forti, M. Avron und A. Melandri Eds., Dr. W. Junk N.V. Publishers, The Hague, S. 1159.
- Marcus A. (1959). *J. Biol. Chem.* 234, 1238.
- Mercer G.I. und G. Thomas (1969). *Phytochemistry* 8, 2281.
- Petrack B., A. Craston, F. Sheppy und F. Farron (1965). *J. Biol. Chem.* 240, 906.
- Rienits K.G. (1967). *Biochim. Biophys. Acta* 143, 595.
- Shaw W.H. und J.W. Anderson (1971). *Plant Physiol.* 47, 114.
- Simmons S. und W. Butler (1969). *Biochim. Biophys. Acta* 172, 150.
- Specht-Jürgensen I. und R. Bachofen (1968). *Planta* 29, 222.
- Specht-Jürgensen I. und R. Bachofen (1969). In: *Progress in Photosynthesis Research*, H. Metzner Ed. Tübingen, Vol. III, S. 1162.
- Specht-Jürgensen I., H. Lutz und R. Bachofen (1968). *FEBS Letters* 1, 265.
- Trebst A. und A. Schmidt (1969). In: *Progress in Photosynthesis Research*, H. Metzner Ed., Tübingen, Vol. III, S. 1510.
- Tyszkiewicz E. (1972). In: *Proceedings of the 2nd International Congress on Photosynthesis Research*, Stresa, G. Forti, M. Avron und A. Melandri Eds., Dr. W. Junk N.V. Publishers, The Hague, S. 1303.
- Whatley F.R. und D.I. Arnon (1963). In: *Methods of Enzymology*, S.P. Colowick und N.O. Kaplan Eds. (New York) S. 308.
- Zürrer H. (1973). *Dissertation, Universität Zürich, Juris Verlag, Zürich.*

Dr. H. Zürrer und Prof. R. Bachofen
Institut für Allgemeine Botanik
der Universität Zürich
Künstlergasse 16
8006 Zürich