

Die Notwendigkeit einer Lichtreaktion für die Induktion photosynthetischer Aktivität

Alle zur Sauerstoffentwicklung fähigen Pflanzen zeigen bei Belichtungsbeginn verschiedene Induktionsphänomene über mehrere Sekunden, bis eine konstante, kontinuierliche Photosyntheseaktivität erreicht ist. Diese Einschwingvorgänge wurden vor allem anhand von Fluoreszenzmessungen eingehend untersucht und werden meistens als variable Fluoreszenz bezeichnet¹. Sehr charakteristisch zeigt sich der Übergang von Dunkel- zum Lichtzustand auch in der Sauerstoffproduktion. Es wurde gezeigt², dass der unmittelbar bei Belichtung beobachtete Sauerstoffausstoss mit anschliessendem Sauerstoffproduktionsabfall und Wiederanstieg auf ein konstantes Niveau als unmittelbare Reaktionsfolge des angeregten Photosystem-II anzusehen ist.

Werden höhere Pflanzen (Bohnen, Gerste, Lemnaceen) unter Flashbedingungen kultiviert (Dunkelkulturen, beleuchtet alle 15 min mit einem polychromatischen Blitz von 1 msec Dauer) so entwickeln sich Chloroplasten vom Lamellentyp³ mit ausschliesslicher PS-I-Aktivität⁴. Es konnte gezeigt werden, dass die so kultivierten Organismen bei Lichtbeginn⁵ keine Sauerstoffentwicklung und keine variable Fluoreszenz zeigen⁶. Bei andauernder Belichtung dagegen setzt eine Induktion der Sauerstoffentwicklung ein, die erst nach 6 bis 8 min zum Stillstand kommt⁷. Es

stellt sich nun die Frage, ob der Induktionsmechanismus eine selbstständige lichtregulierte Reaktion darstellt und dabei die potentielle Aktivität von Photosystem-II bestimmt.

Material und Methoden. Die Kultivierung von *Phaseolus vulgaris* und die Experimentieranordnung wurden beibehalten wie früher mitgeteilt^{6,4}. Die Pflanzen wurden 7 Tage im Dunkeln gehalten, dann 7 Tage unter Blitzlichtbedingungen (alle 15 min ein starker Weisslichtblitz von 1 msec Dauer) kultiviert. Von den Primärblättern der 14

¹ U. SCHREIBER, R. BAUER und U. FRANK, Z. Naturforsch. 26b, 1195 (1971).

² A. P. JOLIOT, Thèse de la Faculté des Sciences de l'Université de Paris (1960).

³ C. SIRONVAL, J. M. MICHEL, R. BRONCHART, und E. ENGLERT-DU JARDIN, Progress in Photosynthesis Research (Ed. H. METZNER; Tübingen 1969), vol. 1, p. 47.

⁴ S. PHUNG NHU HUNG, A. HOARAU und A. MOYSE, Z. Pflanzenphysiol. 62, 245 (1970).

⁵ R. J. STRASSER, Verh. schweiz. naturf. Ges. 71, 104 (1971).

⁶ E. DUJARDIN, Y. DE KOUCHKOVSKY und C. SIRONVAL, Photosynthetica 4, 223 (1970).

⁷ R. J. STRASSER und C. SIRONVAL, FEBS Lett., 28, 56 (1972).

Tage alten Pflanzen, welche insgesamt 0,7 sec Licht erhalten hatten wurde wie früher mitgeteilt mittels einer Clark-Elektrode der Sauerstoffgaswechsel unter physiologischen Bedingungen gemessen^{7,8}. Die Lichtintensität auf der Blattoberfläche betrug für $I_1 = 2 \times 10^4$ erg/cm²/sec und für $I_2 = 4 \times 10^4$ erg/cm²/sec einer polychromatischen Weisslichtquelle Intralux 500-H (Volpi AG Urdorf-Zürich). Die Temperatur betrug 25°C.

Resultate. Wird die Sauerstoffentwicklung bei beblitzten Bohnenblättern, welche nach der Kultivierungszeit ein inaktives Photosystem-II aufweisen durch Belichtung mit I_1 einmalig induziert, so zeigen sie eine PS-II-Aktivität im «steady state» von V_1 , welche ihrer PS-II-Aktivitätskapazität für diese Lichtstärke I_1 entspricht. Wird nun die Lichtintensität verdoppelt auf I_2 , so sind prinzipiell zwei Verhaltensweisen möglich.

1. Es wird sogleich bei Steigerung der Lichtintensität von I_1 auf I_2 auch eine sofortige Steigerung der Sauerstoffproduktionsrate von V_1 auf V_2 beobachtet, ohne längere Induktionsphase, obwohl der Organismus noch nie zuvor mit einer Photosyntheseaktivitätsrate von V_2 gearbeitet hatte.

2. Es wird bei Steigerung der Lichtintensität von I_1 auf I_2 eine weitere Induktionsphase beobachtet, welche den Organismus von einer Sauerstoffproduktionsaktivität von V_1 auf eine solche von V_2 induziert.

Figur 1 zeigt deutlich, dass die erste Annahme zutrifft. Bei Erhöhen der Lichtintensität von I_1 auf I_2 ist innerhalb der Ansprechbarkeit der Elektrode (10–15 sec) sogleich eine Erhöhung der Sauerstoffproduktionsrate von V_1 auf V_2 zu beobachten. Diese Unabhängigkeit zwischen Induktionsgrad (dargestellt als Quotient aus momentaner Sauerstoffproduktionsaktivität und «steady-state»-Sauerstoffproduktionsaktivität bei vollständiger Induktion) v/V und momentaner Photosyntheseaktivität wird durch eine andere Experimentierserie dargestellt, wobei mehrere Lichtwechsel von I_1 zu I_2 zu I_1 etc. während der ersten Beleuchtungsperiode vorgenommen wurden (Figur 2).

Eine dritte Experimentierserie lässt gleiche Schlussfolgerungen zu. Hier wurde der beblitzte Organismus 6 min einer Belichtung von $I_1/10$ ausgesetzt und anschliessend mit I_2 belichtet. Während der Vorbelichtung mit $I_1/10$ konnte keine signifikante Photosyntheseaktivität festgestellt werden. Dennoch zeigt die anschliessende Belichtung mit I_2 , dass die potentielle PS-II-Aktivität durch die schwache Vorbelichtung weitgehend induziert wurde, d.h. die Zeit für eine 50% Induktion τ ist wesentlich verkürzt. Das Auftreten (unmittelbar bei Belichtungsbeginn mit I_2) des Sauerstoffausstosses, wie er anderswo beschrieben wurde, ist eine notwendige Grundbedingung für die Aussagekraft dieses Experimentes. Figur 3 zeigt, dass eine schwache Vorbelichtung, welche nicht ausreicht einen eventuell potentiell arbeitsfähigen Photosyntheseapparat in Aktion zu halten, ein inaktives PS-II in die aktive Form überzuführen vermag. Infolge Fehlen von photosynthetisch aktinischem Licht reichert sich PS-II in dem Zustand an, indem es für aktinisches Licht sensibel ist. Die anschliessende Beleuchtung mit I_2 entwickelt somit sogleich einen Sauerstoffausstoss mit anschliessender Restinduktion bis die «steady state» Sauerstoffproduktionsrate erreicht ist.

Bei längerer Dunkelperiode (15–20 min) verändert sich das induzierte potentiell aktive PS-II partiell in seinen inaktiven Zustand. Bei Wiederbelichtung mit I_2 verhält sich dann der Organismus wie ein unter kontinuierlichen Lichtbedingungen kultivierter Organismus nach einer analogen Dunkelperiode.

Diskussion. Die dargestellten Untersuchungen lassen darauf schliessen, dass die früher mitgeteilte Induktion der PS-II-Aktivität an beblitzten Blättern höherer Pflan-

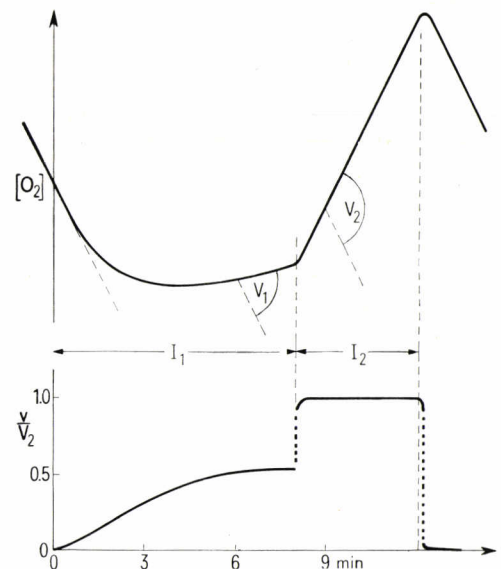


Fig. 1. Sauerstoffgaswechsel eines unter Blitzlichtbedingungen kultivierten Bohnenblattes während seiner ersten Belichtung mit $I_1 = 2 \times 10^4$ erg/cm²/sec mit anschliessender Belichtung mit $I_2 = 4 \times 10^4$ erg/cm²/sec. Oben: dargestellt als Veränderung der Sauerstoffkonzentration an der Elektrodenoberfläche. Unten: dargestellt als relative Sauerstoffproduktionsrate.

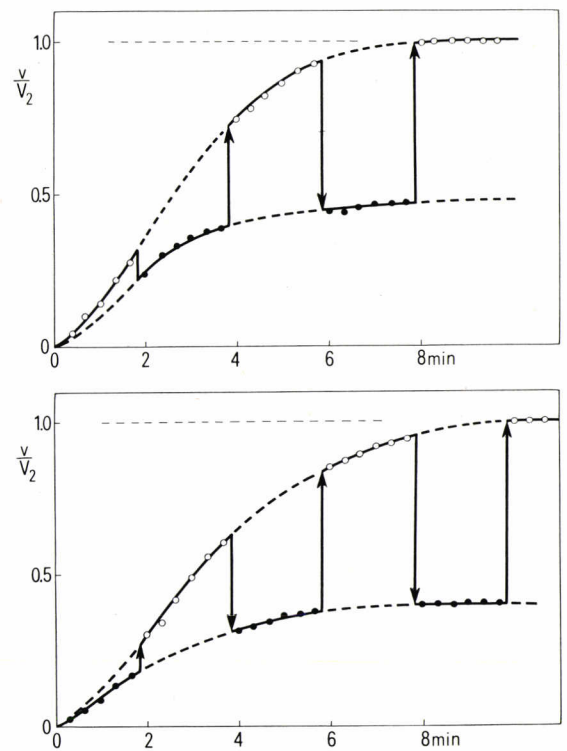


Fig. 2. Relative Sauerstoffproduktionsraten von Bohnenblättern, welche unter Blitzlichtbedingungen kultiviert wurden, während ihrer ersten Belichtung mit kontinuierlichem Licht. Intensitäten wie in Figur 1 für \bullet , = I_1 ; und \circ = I_2 .

⁸ R. J. STRASSER, IV. Int. Congr. of Biophysics, Moskwa (1972), Abstract E XXV a 4/9.

zen einem lichtabhängigem Mechanismus zuzuschreiben ist. Es wird vermutet, dass die spezielle Kultivierungsmethode unter Blitzlichtbedingungen es ermöglicht, die Induktion der photosynthetischen Aktivität von der Aktion derselben zu trennen. Noch können wir kein Wirkungsspektrum dieser Induktionsreaktion angeben, welche das inaktive PS-II in einen aktiven Zustand überführt. Da die Kinetik der Induktion von der Temperatur abhängig ist und im Dunkeln sich langsam rückläufig verhält, vermuten wir photoenzymatische Reaktionsmechanismen.

Aus den vorliegenden Daten ziehen wir folgende Schlussfolgerungen: Ein aktives PS-II benötigt minde-

stens zwei prinzipiell verschiedene Lichtmechanismen. 1. einen Lichtmechanismus, welcher das Gleichgewicht zwischen potentiell aktivem und inaktivem PS-II zu Gunsten der aktiven Form verlagert, also eine Regulatorfunktion ausübt. 2. Einen Lichtmechanismus, welcher für die PS-II-Aktivität verantwortlich ist⁹.

Lichtquanten, welche den Induktionsmechanismus auslösen, tragen somit nicht direkt zur Wasserspaltung bei, sind aber notwendig, damit das PS-II dauernd in einem sensiblen Zustand gehalten wird, welcher bei Anregung durch weitere photosynthetisch wirksame Photonen die Sauerstoffentwicklung ermöglicht. Ein aktives Photosystem II würde sich somit aus einem lichtabhängigen Regulationsmechanismus und einem lichtabhängigen Sauerstoff entwickelnden Mechanismus zusammensetzen¹⁰.

Summary. Beans grown under a flash regime never show a PS-II activity at their first illumination with photosynthetically actinic light. But immediately when light is on, an induction period takes place for some 6 min. In this paper we show, by oxygen measurements and different light conditions, that the induction of PS-II activity is due to a photosynthetically independent light reaction.

R. J. STRASSER¹¹ und C. SIRONVAL

Institut de Photobiologie, Département de Botanique, Université de Liège, Sart-Tilman-Liège (Belgien), 14 September 1972.

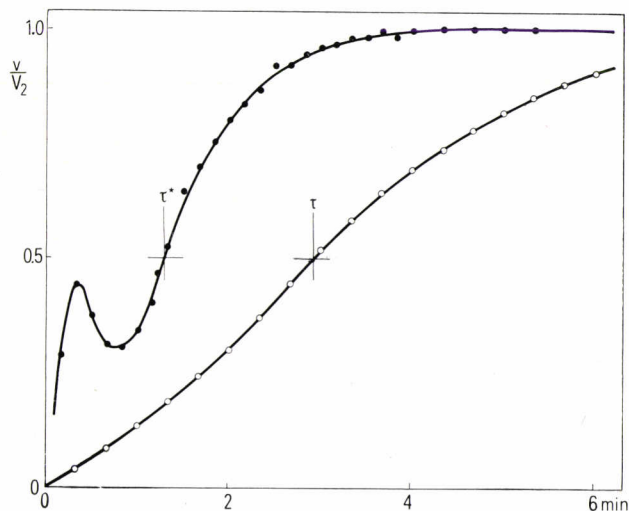


Fig. 3. Relative Sauerstoffproduktionsraten von Bohnenblättern, welche unter Blitzlichtbedingungen kultiviert wurden, während ihrer ersten Belichtung mit $I_2 = 4 \times 10^4 \text{ erg/cm}^2/\text{sec}$. ○, ohne Vorbelichtung; ●, mit 6 min Vorbelichtung mit $I_2/20$; τ^* , τ , notwendige Zeit für 50% Induktionsgrad.

⁹ B. KOK, B. FORBUSH und M. MCGLOIN, *Photochem. Photobiol.* 11, 457 (1970).

¹⁰ R. J. STRASSER, VI. Int. Congr. on Photobiology, Bochum (1972), Abstract 244.

¹¹ Die Arbeiten wurden mittels eines Forschungsstipendiums an R. STRASSER des Patrimoine de l'Université de Liège unterstützt. Frau F. HAYET sei für die Kultivierung der Organismen und J. F. OHN für technische Konstruktionen gedankt.