

Über die Wirkung von Coffein auf unbesamte Eier von *Psammechinus miliaris* Gmel.

Von GERTRUD KUHL

Aus dem Institut für kinematische Zellforschung Frankfurt a. M.

(Z. Naturforschg. 10 b. 96—100 [1955]; eingegangen am 5. November 1954)

1. Die Lebensdauer und Entwicklungsfähigkeit unbesamter Seeigeleier in Coffeinlösungen (1 : 250 bis 1 : 2000) ist gegenüber der in normalem Seewasser deutlich verlängert.
2. Das Optimum der Lebensverlängerung liegt etwa bei einer Konzentration von 1 : 1000 bis 1 : 1250.
3. Der Zellkern kann sich unter Coffeineinfluß „aufblähen“, und zwar bis zum 3-fachen seines normalen Umfanges.
4. Das Coffein ruft bei gleichbleibender Zellgröße eine Herabsetzung der Viskosität der Zelloberfläche hervor und ermöglicht bei gallertlosen Eiern, die sich berühren, ein Aneinanderlegen und Abplatten der Eier bis zu Reihen-Eiern und Pflasterbildungen. Derartige Eier können sich nach Zurückbringen in Seewasser und Besamung noch am 4. und 5. Tage zu Plutei aller Normalitäts-Stufen entwickeln.
5. Aus den Reiheneiern können durch Verschmelzen braun gefärbte Riesen-Eier hervorgehen, die nicht mehr entwicklungsfähig, aber gegen Zerfall sehr widerstandsfähig sind.

Bei Versuchen über die Wirkung von Coffein auf die Furchung des Strandseeigels der Nordsee beobachteten wir, daß reife, unbesamte Eier in einer Coffeinlösung 1 : 500 (in Seewasser gelöst) wesentlich länger leben als in normalem Seewasser.

In Seewasser nimmt die Entwicklungsfähigkeit der Seeigeleier rasch ab, jedenfalls unter Laboratoriums-Bedingungen, so daß bereits oft nach einem Tag der Zerfall beginnt und spätestens nach 3 Tagen vollständig ist. Entleert man die Eier dagegen in Coffeinlösung 1 : 500, so bleiben sie zunächst 2 Tage völlig unverändert, dann beginnen bei einem Teil eigentümliche Veränderungen, die weiter unten beschrieben werden, während ein anderer Teil in seiner Form bis zum 4. und 5. Tag erhalten bleibt und ein kleiner Rest zu zerfallen beginnt.

Nachdem mehrere Kontrollen die Beobachtungen bestätigten, wiederholten wir den Vorgang mit anderen Konzentrationen (1 : 250, 1 : 1000 und 1 : 2000) und erhielten ähnliche Resultate, wobei freilich immer eine gewisse Schwankung in der Wirksamkeit auftrat, die wohl vornehmlich in der Verschiedenheit des Ausgangsmaterials zu suchen ist, die auch bei anderen Gifteinwirkungen eine leider nicht ganz auszuschaltende Größe darstellt (Kuhl¹ 1952). Besamt man Eier in einer genügend starken Coffeinlösung (1 : 250) oder stärker, sodaß es zu keiner

Furchung mehr kommt, so bleiben die Eier am 1. Tag unverändert. Am 2. Tag sind sie zerfallen. Die Einwirkung auf das besamte Ei ist also ganz anders, d. h. schädigender als auf das unbesamte.

Zunächst hielten wir diese „Lebendhaltung“ bis zum 5. Tag für ein Konserviertwerden der äußeren Form und machten Zeitraffer-Aufnahmen im Abstand von einem Tag, um an Hand der Granulabewegung die Lebendigkeit zu kontrollieren. Alle in ihrer Form erhaltenen Eier zeigten lebhaftes Granulabewegung. Auch der nächste Schritt, nämlich Besamungen der Eier nach Zurückbringen in normales Seewasser, verlief positiv, ein großer Teil entwickelte sich, zum Teil pathologisch, teilweise aber auch völlig normal.

Außer der allgemeinen Verlängerung der Lebensfähigkeit in Coffeinlösungen bei einem großen Prozentsatz der Eier treten z. T. auffallende Veränderungen auf. Unreife Eier zeigen eine gegenüber der normalen verstärkte Formveränderung des Kernes, die nach unseren Beobachtungen am Zeitrafferlaufbild (Kuhl 1949) als lebhaftes Wellenbewegung der Kernmembran, sei es nun vom Plasma oder vom Kerninnern ausgehend oder durch das Zusammenwirken beider verursacht, zu deuten ist (Abb. 1*).

Herr Dr. B. Werner (Biolog. Anstalt, List auf Sylt) war so liebenswürdig, auf meine Bitte eine Reihe von Kontrollversuchen durchzuführen (1954), da ich im Binnenlande keine Möglichkeit dazu hatte. Seine Beobachtungen sind bei den einzelnen Fragen angegeben. Ich möchte ihm für seine Mühe noch einmal herzlich danken.

¹ G. Kuhl, Verh. dtsch. zool. Ges. Freiburg 1952, S. 316.

* Abb. 1—6 s. Tafel S. 68 k—l.

Etwa 2 Tage bleiben die Eier — wie erwähnt — unverändert in den Coffeinlösungen. Läßt man die Eier ungestört liegen ohne Flüssigkeitswechsel oder Durchlüftung, so beginnen die Eier, die sich zufällig berühren, sich aneinanderzulegen, gegenseitig abzuflachen und zu langen Reihen und pflasterartigen Gebilden zusammenzuschließen. Abb. 2 gibt eine derartige Ketten- oder Pflasterbildung wieder. Auffällig ist dabei die Verschiedenheit der Kerngrößen. In Abb. 3 tritt diese noch deutlicher hervor. Während der Kern des reifen Eies unter normalen Bedingungen 0,01 mm im Durchmesser mißt, beträgt er z. B. bei den Eiern 3, 7, 8, in Abb. 3 etwa 0,016—0,018 mm. Der Kern in Ei 2 mißt ungefähr $0,025 \times 0,02$ mm und in Ei 4 sogar 0,03 mm im Durchmesser. Die Kerne dieser beiden letzten Zellen weisen einen großen „Spalt“ auf. Die Vermutung liegt nahe, daß es sich um eine aus zwei Einzelzellen verschmolzene Doppelzelle handeln könnte, also um eine Zelle mit zwei Kernen, die sich zwar dicht aneinandergelegt und eine Kugelgestalt angenommen haben, aber nicht ganz verschmolzen sind. Dieser Annahme widerspricht aber die Tatsache der Einheitlichkeit der Zellgröße. Sie beträgt wie beim normalen Ei 0,1 mm im Durchmesser. Das Ei selbst ist also nicht oder nur unerheblich vergrößert, während der Kern sehr stark, und zwar abgestuft bis etwa zum 3-fachen seines ursprünglichen Durchmessers, vergrößert sein kann. Daß der Kern physiologisch befähigt ist, sich aufzublähen, ist bekannt. Sieht man ihn doch bei der normalen Zellteilung kurz vor der Kernteilung zwischen den Spindelpolen in vergrößertem Zustand liegen. Eine Beeinträchtigung der Funktion des Zellkernes durch die Vergrößerungen scheint, wie der Furchungsverlauf zeigt, nicht vorzuliegen. Vielmehr ist diese Aufblähung — ob es sich um eine einfache Aufblähung, d. h. Flüssigkeitsaufnahme, handelt, ist nicht zu sagen — charakteristisch für in Coffein befindliche Eier. Über die Entstehung des „Spaltes“ in den Eiern 2 und 4 kann zur Zeit noch nichts ausgesagt werden. Die in den Zellen 1 und 3 (Abb. 3) liegenden je 2 „Kerne“ sind wohl dadurch zustandekommen, daß das Coffein nicht nur auf den Kern, sondern auch auf andere Zellbestandteile vergrößernd wirkt. Es handelt sich also vermutlich bei einem der beiden „Zellkerne“ um einen aufgeblähten Zelleinschluß.

Damit die Reihenbildung der Eier zustandekommen kann, sind außer dem ungestörten Belassen der Eier in den Coffeinlösungen mehrere Voraussetzungen notwendig: 1. Dichtes Beieinanderliegen bzw.

Sichberühren der Eier; 2. das Nicht- oder Nichtmehrvorhandensein der Gallerthülle; 3. die Herabsetzung der Oberflächenspannung des Eies und 4., aus 2 und 3 resultierend: das Auftreten einer Fähigkeit, aneinander zu „kleben“.

Die Gallerthülle, die im Leben ohne Hilfsmittel wie Kohlesuspension u. dgl. nicht sichtbar ist, fehlt ohne Zweifel häufig, ohne daß die Entwicklung in ihrem normalen Ablauf dadurch gehindert oder auch nur beeinträchtigt wird. Der Prozentsatz dieser gallertlosen Eier schwankt bei den einzelnen Weibchen und scheint gegen Ende der Fortpflanzungszeit zu steigen. Sowohl im normalen wie im coffeinhaltigen Seewasser bleibt die Gallerte erhalten, solange die Eier lebens- und befruchtungsfähig sind. In coffeinhaltigem Seewasser (1 : 250) konnte Werner mittels Kohlesuspension das Vorhandensein der Gallerte noch nach 8 Tagen nachweisen. Von einer Beschleunigung des Abbaues der Gallerte durch den Einfluß des Coffeins kann also keine Rede sein. Für die Bildung von Reiheneiern kommen also vermutlich nur *primär gallertfreie Eier* in Frage.

Wären es Eier *mit* Gallerte, also Eier, deren Befruchtungsmembranen sich *nicht* berühren, so hätten — nach Auflösung der Gallerte — die Eier einen Abstand voneinander, der eine Kettenbildung unmöglich machte. Da die Gallerte bei längerem Aufenthalt in Seewasser angegriffen wird und die Eier dann durch die Gallerte hindurch auf den Boden des Schälchens sinken können (nach Werner), so bestünde — unter der Voraussetzung, daß mehrere Schichten von Eiern übereinander liegen — die Möglichkeit, daß die abgesunkenen Eier sich berühren und Reiheneier bilden könnten.

Berührt man mit der Nadel ein gallertfreies Ei, so bleibt es an der Nadel hängen, es klebt also, was weder frisch in Seewasser entleerte Seeigeleier (mit Gallerte) tun, noch solche, die sich schon mehrere Std. in Seewasser oder coffeinhaltigem Seewasser befinden. Die Reiheneier haften am Untergrund, am Boden des Schälchens fest. Wahrscheinlich könnte man durch häufiges Schütteln oder durch ständige Durchlüftung oder Durchströmung die Reihenbildung verhindern. Auf der anderen Seite ist es möglich, künstlich, durch Aneinanderlegen mit der Nadel, im Laufe mehrerer Stunden ein Abflachen der Eier gegeneinander und damit Reihenbildung hervorzurufen.

Es liegt nun der Einwand nahe, daß es sich bei diesen Reihen- und Pflasterbildungen um Absterbescheinungen handeln könnte. Dagegen sprechen

3 Tatsachen: 1. Die Eier in diesem Zustand sind — nach Zurückbringen in Seewasser — noch entwicklungsfähig und werden zu Plutei aller Normalitätsstufen vom völlig normalen bis zum stark pathologischen (nachgeprüft von Werner 1954). 2. Wenn diese Eier absterben, was am 4. oder 5. Tage geschieht, so lösen sie sich vorher voneinander und zerfallen erst dann. 3. Auch ist zu beobachten, daß einige Zeit (oft schon einen Tag) vor dem Beginn des Zerfalls der Kette kein Aneinanderlegen von Eiern mehr stattfindet, also mit der Abnahme der Vitalität eine Abnahme der Möglichkeit von Reihenbildungen parallel geht.

Warum nun bei Eiern (ohne Gallerte) die Reihenbildung nicht unmittelbar nach dem Einbringen erfolgt, konnte bisher nicht festgestellt werden. Vermutlich ist eine gewisse Einwirkungsdauer des Coffeins dazu nötig.

Eier (ohne Gallerte) mit normaler Oberflächenspannung berühren sich punktförmig. Die herabgesetzte Viskosität, zumindest des Oberflächenplasma, ermöglicht das Abflachen der Eier. Nimmt man nun an, daß diese leichte Verflüssigung bis zum Kern vordringt, so wäre die Vergrößerung des Kernes gegebenenfalls eine Reaktion auf den geringeren „Druck“ des umgebenden Plasma. In Anbetracht der außerordentlichen Kompliziertheit all dieser Vorgänge scheint diese Deutung zu einfach, um richtig sein zu können. Wenn es so wäre, könnte der Rückschluß erlaubt sein, daß die Wellenbewegung der Kernmembran beim unreifen Ei (im Zeitrafferfilm! K u h l² 1949) im wesentlichen auf die Plasmakomponente zurückzuführen ist. Vielleicht können weitere Versuche diesen Punkt klären.

Nun bleibt aber, falls die Eier nicht vorher zerfallen, häufig der Vorgang nicht bei der Reihen- und Pflasterbildung stehen, sondern führt zu *Verschmelzungen* der abgeplatteten Eier, so daß am 3. oder 4. Tage große Kugeln auftreten, die im Leben dunkelbraun aussehen und so undurchsichtig sind, daß man keine Zellkerne mehr erkennen kann (Abb. 6). Eine Erklärung für das Entstehen gibt Abb. 4, die ein ovales Gebilde zeigt, das gerade aus 2 Eiern hervorgegangen ist. Vermutlich rundet dieses sich langsam wieder ab und stellt dann ein Doppel-Ei dar, das dem Ei 1 in Abb. 6 entspricht. Ei 2 enthält die 3-fache Masse, Ei 3 die 8-fache, Ei 4 die

15-fache und Ei 5, das große Ei in der Mitte, die 27-fache eines normalen Eies. Eine Entwicklungsanregung konnte nach bisherigen Versuchen bei diesen braunen „Rieseneiern“ nicht mehr hervorgerufen werden.

Als Vorstadium zum Doppelei in Abb. 4 könnte man vielleicht die oberen Eier in Abb. 3 (Ei 5—8) betrachten. Bei ihnen wirkt die Zellmembran (oder die Zellmembranen) wie durchbrochen, d. h. an einigen Stellen scheinen die Wände bereits aufgelöst zu sein (in der Abb. hell), während sie teilweise noch erhalten sind (in der Abb. dunkel). In der unteren Reihe sieht man klar die Trennungswände zwischen den Eizellen, die sich teilweise überlagern.

Abb. 5 stellt eine Vorblastula dar, die aus dem Material stammt, dem die Eier in Abb. 4 entnommen sind. Diese Eier wurden nach 4-tätigem Verbleib in coffeinhaltigem Seewasser (1:500) in normales Seewasser zurückgebracht und besamt. Natürlich entwickelten sich nicht alle Einer so normal wie das in Abb. 5 dargestellte, schon deshalb nicht, weil mit Coffein vorbehandelte Eier häufig Störungen bei der Abhebung der Befruchtungsmembran zeigen, was aber an anderer Stelle behandelt werden soll.

Wodurch nun die Verlängerung der Lebens- und Entwicklungsfähigkeit hervorgerufen wird, ist zur Zeit noch nicht zu sagen. In der Literatur fand sich kein Anhaltspunkt dafür. Dagegen liegen einige Angaben in Richtung unserer Einzelbeobachtungen vor. So schildert B o k o r n y³ (1889 u. folg.), daß bei *Amöben* unter Coffeineinfluß zahlreiche Vakuolen auftreten. Auch beobachtete er, ebenso wie später K o r e n t s c h e w s k y⁴ (1903), daß sich unter Einfluß von Coffein bei *Paramecium* die Vakuolen vergrößern, ja vereinigen. Die Bewegungen bleiben unverändert, die Tiere werden rund mit dünnem Plasma um die Vakuolen. Diese von B o k o r n y und K o r e n t s c h e w s k y gemachten Feststellungen deuten wohl auf ähnliche Veränderungen der Oberflächenspannungs-Verhältnisse hin wie bei den Seeigeleiern. Nach B o r n s t e i n und R u e t e r⁵ (1925) treten an isolierten Geweben nur bei hohen Konzentrationen Wirkungen auf. D r u c k r e y^{5a} (1938), der eine Hemmung der Zellteilung des Seeigel-Eies bei bestimmten Coffein-Konzentrationen feststellte, gibt

⁴ W. K o r e n t s c h e w s k y, Naunyn-Schmiedebergs Arch. exp. Pathol. Pharmakol. 49, 7 [1903].

⁵ A. B o r n s t e i n u. E. R u e t e r, Pflügers Arch., siehe 3, 207, 596 [1925].

^{5a} H. D r u c k r e y, Naunyn-Schmiedebergs Arch. exp. Pathol. Pharmakol. 188, 208 [1938].

² W. u. G. K u h l, Zool. Jb. Abt. Anat. Ontogenie Tiere 70, 1—59 [1949].

³ Th. B o k o r n y, Pflügers Arch. ges. Physiol. Menschen Tiere 45, 202 [1889]; 110, 174 [1905].

auch an (Brock, Druckrey und Herken^{5b}, 1939 a), daß das Coffein bei sich entwickelnden Seeigel-Eiern keine Stoffwechseländerungen im Sinne einer Atmungssteigerung hervorruft. Es werde sowohl die Kern- als auch die Zellteilung beeinflusst, und zwar die Zellteilung stärker, da sie sowohl eine Vergrößerung des Zellkernes sowie eine Vervielfachung der Anzahl der Kerne — bis zu 7 Stück — in einer besamten Eizelle beobachteten.

Nach den gleichen Autoren (Brock, Druckrey und Herken^{5c}, 1939 b) rufen Schädigungen meist Atmungssteigerungen hervor. Eine Zunahme

setzung des O₂-Verbrauches stattfindet, so dürfte das doch nicht genügen, um eine derartige Verlängerung der Lebenszeit zu erklären. Denn auch sehr „gut gehaltene“ Eier (Wasserwechsel u. dgl.) sterben in gewöhnlichem Seewasser nach 3 Tagen ab (s. Abb. 7), während unter schlechtesten Bedingungen (was den O₂-Gehalt angeht) gehaltene „Coffein-Eier“ noch nach 4—5 Tagen leben können. Der O₂-Verbrauch und damit der gesamte Stoffwechsel müßte schon extrem stark herabgesetzt bzw. „gelähmt“ sein, um als alleinige Erklärung dienen zu können.

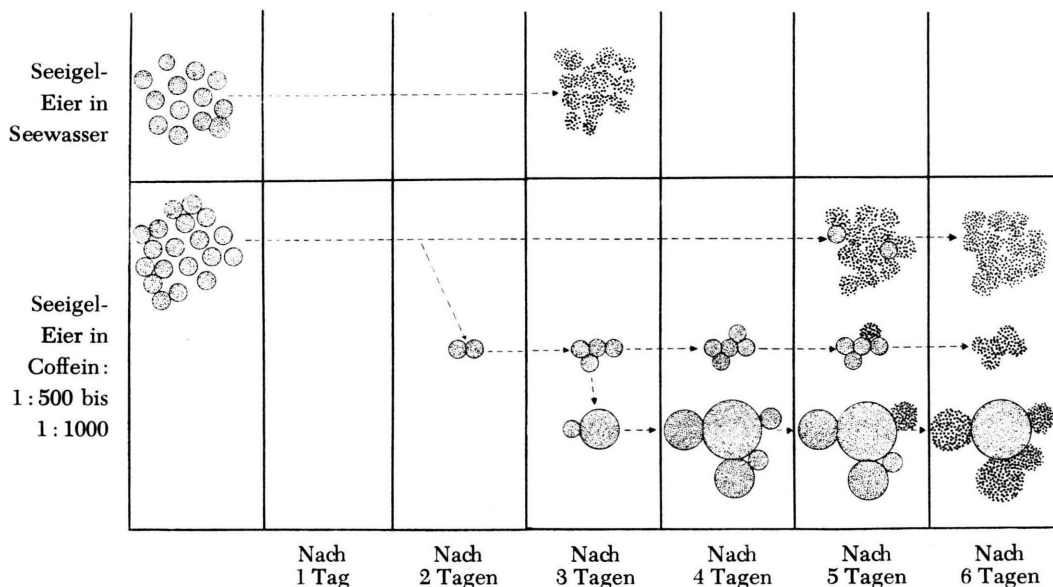


Abb. 7. Schema zur Darstellung der Lebensdauer unbesamter Eier in normalem und coffeinhaltigem Seewasser. Die Anzahl der dargestellten Eier gibt *keine* prozentualen Anteile, sondern nur *Möglichkeiten* des *Geschehens* wieder. Näheres im Text.

des Stoffwechsels kann aber schon deshalb nicht vorliegen, weil dann die in Coffein befindlichen Eier früher absterben müßten als die in normalem Seewasser. Sherif⁶ (1930) stellt bei starker Konzentration eine Hemmung des O₂-Verbrauches (gemessen nach Warburg) fest (bis zu 60%), bei geringer Konzentration (0,1%) eine geringfügige Herabsetzung um 20—30 Prozent. Diese Verlängerung der Reduktionszeit konnte Sherif an isoliertem Gewebe beobachten.

Wenn man annimmt, daß auch bei den Seeigel-Eiern unter Einfluß des Coffeins eine Herab-

Das Optimum der lebensverlängernden Wirkung haben wir bei einer Konzentration von 1:500 bis 1:1000 festgestellt, während es Werner bei der Nachkontrolle bei 1:1250 bis 1:1600 gefunden hat. Die untere Grenze liegt nach Werner bei 1:5000. Bei dieser Konzentration ist keine Wirkung auf die Lebensdauer der unbesamten Eier mehr festzustellen. Die obere Grenze befindet sich ungefähr oberhalb 1:200.

Abb. 7 soll noch einmal zusammenfassend rein *schematisch* die *verschiedenen Möglichkeiten* des

^{5b} N. Brock, H. Druckrey u. H. Herken, Naunyn-Schmiedebergs Arch. exp. Pathol. Pharmacol. 193, 679 [1939 a].

^{5c} N. Brock, H. Druckrey u. H. Herken, Naunyn-Schmiedebergs Arch. exp. Pathol. Pharmacol. 193, 711 [1939 b].

⁶ M. A. F. Sherif, J. Pharmacy Pharmacol. 38, 11 [1930].

Verhaltens der Eier in Seewasser und in coffeinhaltigem Seewasser gegenüberstellen. Dabei ist über den Einzelfall nichts ausgesagt, ebensowenig über den prozentualen Anteil der Vorgänge z. B. des Absterbevorganges. Die Eier in normalem Seewasser (obere Reihe) können schon nach 1 Tag oder nach 2 oder aber erst nach 3 Tagen absterben und können fast gleichzeitig oder allmählich hintereinander zerfallen. Durchschnittlich ist ihre Lebensfähigkeit nach 2 Tagen, spätestens aber nach 3 Tagen erloschen. Auch bei den in coffeinhaltigem Seewasser befindlichen Eiern stellt der nach 5 Tagen angegebene Zerfallstermin das Extrem dar. Zwischen dem 2. und 5. Tag sind alle Möglichkeiten gegeben: der frühere, der plötzliche oder der langsame, der stoßweise oder der allmähliche Zerfall. Die Abzweigung nach 2 Tagen soll den Beginn des Aneinanderlegens der Einzelzellen darstellen, das nach 3 und 4 Tagen zunimmt oder noch zunehmen kann und zu Reihen- und Pflasterbildungen führt, um meist am 5. Tage die ersten Auflösungserscheinungen zu zeigen. Nach 2 oder 3 Tagen beginnt nun ein Teil der Reiheneier zu kleineren oder größeren Kugeln zu verschmelzen, was nach 4 Tagen noch weiter geht und am 5. Tage konstant ist oder bei kleinen Kugeln schon Zerfallserscheinungen aufweisen kann. Nach 6 Tagen sind nur noch einzelne, große Kugeln vom Zerfall verschont. Wovon das Auftreten der braunen „Riesen-

eier“ abhängt, konnte wegen mangelnder Experimentiermöglichkeiten im Binnenlande nicht festgestellt werden.

Das Wesentliche ist, daß das *Vergleichsmaterial* im *normalen Seewasser* immer *früher abstirbt* als das in *coffeinhaltigem Seewasser*, seien es nun Einzelzellen, Reihen- oder Rieseneier. Im Durchschnitt setzt der Zerfall in Seewasser nach 48 Stdn. ein, während er in coffeinhaltigem Seewasser erst nach 4 Tagen beginnt. Man kann diese Zahlen nur als Annäherung, nicht aber als Norm betrachten.

Weitere Versuche sollen nun zeigen, ob die lebensverlängernde Wirkung auf die unbesamten Eier des Seeigels ein Einzelfall ist oder ob ihm eine größere Verbreitung zukommt. Wir möchten das Letztere annehmen. Fanden wir doch, daß auch die Zellen der Cölomflüssigkeit von *Psammochinus miliaris* in vitro unter Coffeineinwirkung länger am Leben zu erhalten waren als unter normalen Bedingungen. Statt nach 1—2 Tagen waren die Cölomzellen bei Konzentrationen 1:500 und 1:1000 noch nach 4—5 Tagen lebensfähig. Einzelheiten darüber werden an anderer Stelle veröffentlicht. Sollte auch bei anderen Objekten durch das Coffein eine Verlängerung der Vitalität hervorgerufen werden können, so könnte dies vielleicht sogar eine praktische Bedeutung erhalten, etwa in Fischbrutanstalten oder für Versuchszwecke in wissenschaftlichen Laboratorien.

Untersuchungen an panaschierten Oenotheren I Über die photosynthetische Leistungsfähigkeit der Chloroplasten in den blassen Arealen einiger Plastidenmutanten und Bastardschecken

Von FRANZ SCHÖTZ

Aus dem Botanischen Institut der Universität München

(Z. Naturforsch. 10 b, 100—108 [1955]; eingegangen am 11. November 1954)

1. Die defekten Chloroplasten in den Blättern panaschiertter Formen von *Oenothera* zeigen im Alter eine vakuolige Degeneration. Die jungen Chloroplasten sind bei Plastidenmutanten zwar grün, enthalten aber (mit Ausnahme derer in den Schließzellen) niemals Stärke. Bei den Bastardschecken gibt es zwei Typen. Die Plastiden des einen werden auch in der Jugend niemals grün, während die Chloroplasten des anderen sich ähnlich verhalten wie die der Plastidenmutanten, aber zudem, solange sie noch grün und nicht zu stark vakuolisiert sind, Stärke enthalten.

2. Ungünstige Beleuchtungsverhältnisse führen bei den in der Jugend grünen Plastidenmutanten und Bastardschecken zu einer verstärkten und länger andauernden Grünfärbung. Dies ergibt jedoch bei Keimlingen, die nur mutierte Plastiden enthalten und im Sonnenlicht bald blaß werden und eingehen, keine längere Lebensdauer.

3. Bei den vier untersuchten Typen von Plastidenmutanten konnte mit der manometrischen Methode auch im grünen Zustand keine photosynthetische Leistung festgestellt werden. Die