

VITTORIO GEROSA

I CAROTINOIDI DELLE ALGHE

PREMESSA

Un capitolo veramente interessante è quello dei carotinoidi contenuti nelle alghe ed un recente articolo sulla chimica comparativa di queste sostanze ⁽¹⁾ (a cui si rimanda per una visione panoramica completa) ha reso attuale tale argomento.

T. W. Goodwin ⁽²⁾ in un interessante libro ha trattato diffusamente la biochimica dei carotinoidi del regno vegetale ed animale.

L'articolo è una fedele ed aggiornata trattazione del Goodwin per quanto riguarda la chimica delle alghe, integrata opportunamente dall'autorevole volume del Karrer sui carotinoidi ⁽³⁾ e da altri lavori, fra i quali quello dell'A. sul *Glenodinium sanguineum* March., un'alga appartenente alle *Peridinieae* ⁽⁴⁾.

Per la descrizione dei carotinoidi nelle alghe si sono seguiti i moderni criteri di classificazione botanica del Tonzig ⁽⁵⁾, allo scopo di dare una se pur sommaria, ma completa panoramica di queste piante, così estese sul nostro globo e nelle quali i carotinoidi giocano un ruolo di primissimo piano.

Verranno elencate le varie divisioni delle alghe con le relative classi, sulle quali esistono dei lavori di determinazione dei carotinoidi, iniziando dalla divisione delle *Schizophyta* e terminando con le *Chlorophyta*.

1^a DIVISIONE: SCHIZOPHYTA

CLASSE: CYANOPHYCEAE

Un carotinoide, la *ficoxantina*, è stato il primo pigmento trovato nel 1843 da Kraus e Millardet ⁽⁶⁾. Tale composto non è stato trovato nelle piante superiori ⁽⁷⁾.

Kylin ⁽⁸⁾, indagando sul *Calothrix scopulorum* ha trovato β -carotene e tre altri pigmenti, le *mioxrodina* α e β e la *calorodina*.

Un nuovo pigmento, la *mioxoxantina* fu isolato da Heilbron, Lythgoe e Phipers ⁽⁹⁾ dall'alga *Rivularia nitida*, assieme a β -carotene e *luteina*. La *mioxoxantina* è contenuta anche nella *Rivularia atra* e nell'*Oscillatoria rubescens*. In quest'ultima alga è presente anche la *mioxoxantofilla*. Karrer e Rutschmann ⁽¹⁰⁾ hanno trovato nell'alga, oltre ai carotinoidi osservati da Heilbron e Lythgoe, anche l'*oscillaxantina* e la *zeaxantina*.

Quattro pigmenti furono isolati da Tischer ⁽¹¹⁾, ⁽¹²⁾ nell'*Aphanizomenon flos-aquae* e, cioè l'*afanina*, l'*afanicina* l'*afanizofilla* e la *flavacina*. *Afanina* e *mioxoxantina* possono ritenersi gli stessi pigmenti, identici, sembra, all'*echinenone* ⁽¹³⁾, ⁽¹⁴⁾ isolato per primo da Lederer ⁽¹⁵⁾. Tale pigmento è stato trovato da Manten assieme a β -carotene nella *Tolypothrix distorta* var. *symplocoides* ⁽¹⁶⁾.

2^a DIVISIONE: CHRYSOPHYTA

CLASSE: CHRYSOPHYCEAE

Heilbron ⁽¹⁷⁾ ha isolato dalle tre alghe *Apistonema carteri*, *Thallobrysis litoralis* e *Gloeschyis maritima*, β -carotene, *luteina* (*xantofilla*) ^(*) e *fucoxantina*.

CLASSE: XANTHOPHYCEAE

Poulton ⁽¹⁸⁾ ha trovato un carotinoide ossidrilico, che, secondo Carter e coll. ⁽¹⁹⁾ dovrebbe essere la *flavoxantina*, isolata dal *Botrydium granulatum*, assieme a β -carotene, contenuto pure nel *Tribonema bombycinum*, assieme ad altri carotinoidi non identificati ⁽²⁰⁾.

(*) La *xantofilla* è il carotinoide a funzione alcolica più abbondante nelle foglie verdi, isolato da Karrer ^(18a) e così denominato. Più tardi Kuhn e collaboratori ^(18b) ottennero lo stesso pigmento e lo chiamarono *luteina*, suggerendo di adottare il nome di *xantofille* per tutti i carotinoidi a funzione alcolica. Il carotinoide *luteina* o *xantofilla* viene indicato con entrambe le denominazioni.

3^a DIVISIONE: EUGLENOPHYTA

CLASSE: CHLOROMONADOPHYCEAE

I carotinoidi contenuti in questa classe sono poco conosciuti. Secondo Fritsch (²¹), il colore verde chiaro delle alghe è dovuto ad un alto tenore in xantofille, confermato anche da Cook (²²).

CLASSE: EUGLENOPHYCEAE

Il principale pigmento isolato da Tischer (²³) nelle specie *Euglena*, fu da lui denominato *euglenarodone*. Più tardi Kuhn, Stene e Sörensen (²⁴) e lo stesso Tischer (²³) hanno dimostrato l'identità dell'*euglenarodone* e dell'*astaxantina*.

Secondo Goodwin (²⁵) e Karrer (²⁶) è piuttosto sorprendente la scoperta dell'*astaxantina* nelle piante, in quanto tale pigmento era tipico della fauna marina. Del resto l'*astaxantina*, oltre che nell'*Haematococcus pluvialis* (²⁴) è stata trovata dall'A. in un'altra alga (⁴). Tale scoperta conferma che questo pigmento è diffuso nel regno vegetale maggiormente di quanto non si creda.

4^a DIVISIONE: PYRROPHYTA

CLASSE: CRYPTOPHYCEAE

Le conoscenze sui carotinoidi di questa classe sono molto scarse.

CLASSE: DINOPHYCEAE (PERIDINIEAE)

Il pigmento più importante è senza dubbio il β -carotene. Le prime ricerche sui carotinoidi delle Peridinee sono state effettuate nel 1890. Schütt (²⁷) aveva già scoperto nel *Peridinium cinctum* la *peridina*, isolata pure da Kylin (⁸) e da Seybold (²⁸) e collaboratori. Nel lavoro di Seybold si fa l'ipotesi che la *peridina* sia identica alla *sulcatoxantina*, isolata per la prima volta nel 1935 (²⁹).

Ulteriori ricerche sul *Peridinium cinctum* sono state fatte da Strain e collab., che hanno messo in evidenza la presenza di altre due xantofille, la *diadinoxantina*, e la *dinoxantina*. In particolare quest'ultima

è un pigmento specifico di questa classe ed ha proprietà molto simili alla *violaxantina* ⁽²⁰⁾.

Pinckard e collab. ⁽³⁰⁾ hanno trovato nel *Prorocentrum micans* la *peridina*, assieme ad altri carotinoidi non identificati, mentre l'A. ha isolato dal *Glenodinium sanguineum* ⁽⁴⁾ l'*astaxantina* oltre alla *luteina* (*xantofilla*) e alla probabile presenza di *dinoxantina*, di *licopene* e di *echinenone*.

5ª DIVISIONE: BACILLARIOPHYTA

CLASSE: BACILLARIOPHYCEAE (DIATOMEAE)

Strain ⁽²⁰⁾ e collab. hanno trovato in quasi tutte le specie il β -carotene. È stata notata la presenza nel *Nitzschia closterium* e nel *Navicula torquatum*, di un nuovo carotene, l' ϵ -carotene, avente lo stesso spettro di assorbimento del *neurosporene* ⁽³¹⁾.

Vi sono diverse opinioni sulle xantofille contenute nelle diatomee. Seybold e Egle ⁽³²⁾ e Heilbron ⁽¹⁷⁾ hanno trovato *luteina* (*xantofilla*) e *fucoxantina*. Pace ⁽³³⁾ conferma la presenza di *luteina* (*xantofilla*) ed afferma di aver isolato l'*isoluteina*, la *criptoxantina*, la *zeaxantina* e la *violaxantina* « b ». Strain ⁽²⁴⁾ non è d'accordo sulla presenza di questa xantofille e dichiara di aver isolato altri carotinoidi e cioè la *diatoxantina* e la *diadinoxantina*. Goodwin ⁽³⁵⁾ è dell'opinione che tali composti corrispondano rispettivamente a cis-isomeri della *zeaxantina* e della *luteina*. Secondo Strain ⁽³¹⁾ e collab. sono presenti nelle Diatomee diverse *fucoxantine*, cioè *fucoxantina* a, b e c. Le ultime due sono state denominate *neo-fucoxantina* A e B ⁽²⁰⁾.

6ª DIVISIONE: PHAEOPHYTA

CLASSE: PHAEOPHYCEAE

Il carotinoide tipico di questa classe è senza dubbio la *fucoxantina* assieme al β -carotene. È presente anche la *luteina* (*xantofilla*). Kykin ⁽⁸⁾ è del parere che nelle *Phaeophyceae* siano presenti due *fucoxantine* e che tali composti siano dei prodotti di trasformazione ⁽³⁶⁾, accogliendo la tesi di Heilbron e Phipers. Probabilmente tali sostanze sono degli stereoisomeri della *fucoxantina* e vennero denominati da Strain e collab. ⁽²⁰⁾, ⁽³¹⁾, *neofucoxantina* A e B. Essi hanno poi trovato la *violaxantina* e forse la *flavoxantina*.

7^a DIVISIONE: RHODOPHYTA

CLASSE: RHODOPHYCEAE

Kylin ⁽⁸⁾ ⁽³⁷⁾, Carter, Heilbron e Lythgoe ⁽¹⁹⁾ hanno studiato i carotinoidi di questa classe. Il più diffuso composto è il β -carotene. Si è trovato pure l' α -carotene. Non esiste, come in altre classi, un carotinoide caratteristico. *Luteina* e *taraxantina* sono le xantofille più abbondanti ⁽¹⁹⁾.

La distribuzione quantitativa dei carotinoidi delle Rodoficee è molto simile a quella delle Cloroficee.

8^a DIVISIONE: CHLOROPHYTA

CLASSE: CHLOROPHYCEAE

Il biochimismo di queste alghe ha una stretta analogia con quello delle foglie verdi delle piante superiori. Secondo Carter, Heilbron e Lythgoe ⁽¹⁹⁾ i pigmenti più abbondanti sono il β -carotene e la *luteina* (*xantofilla*). Tali risultati sono stati confermati da Kylin ⁽³⁶⁾ nelle *Enteromorpha intestinalis* e *compressa*, nella *Cladophora rupestris* e nelle specie del genere *Oedogonium*. La *violaxantina* è presente nelle *E. intestinalis*, *C. rupestris* ⁽³⁶⁾, *C. glomerata* ⁽³⁸⁾ e *Vaucheria hamata* ⁽³⁹⁾; le *E. intestinalis* e *C. rupestris* contengono *zeaxantina* ⁽³⁶⁾, mentre le *Cladophora sauteri*, *Nitella opaca* e le specie del genere *Oedogonium* ⁽³⁹⁾ contengono *taraxantina*.

Altre alghe hanno un contenuto diverso in carotinoidi. Ad es. la *Trentepoblia aurea* ha un altissimo tenore in β -carotene (0,2%, calcolato sul peso secco). L'*Haematococcus pluvialis* contiene *astaxantina*, pigmento caratteristico degli invertebrati e in particolar modo dei molluschi ⁽³²⁾. *Astaxantina* è contenuta pure nel *Protosiphon botryoides* e nel *Brachionomas simplex*.

Interessanti sono senza dubbio i lavori di Karrer ⁽⁴⁰⁾ e collab. sulla *Chara ceratophylla* e *Nitella syncarpa*, in quanto è stata messa in evidenza una distribuzione differenziale di pigmenti in relazione alle diverse parti delle alghe. Secondo Strain l' α -carotene è predominante in diverse *Siphonales* e l' ϵ -carotene è presente nella *Bryopsis corticulans* ⁽⁴¹⁾. In quest'ultima, Strain ha trovato un carotinoide molto simile alla *fucoxantina*, che ha denominato *sifonaxantina*.

OSSERVAZIONI SULLA DISTRIBUZIONE DEI CAROTINOIDI NELLE ALGHE IN RELAZIONE ALLE PIANTE SUPERIORI

CAROTENI

Nelle alghe, come nelle piante superiori sono contenuti il β -carotene assieme a quantità variabili di α -carotene. È probabile la presenza di licopene (⁴).

XANTOFILLE

La xantofilla specifica delle alghe è la *fucoxantina*, mentre la *luteina* (*xantofilla*) è molto meno abbondante. Le altre xantofille, presenti nelle piante superiori, sono contenute nelle alghe solamente in piccola quantità e talvolta in tracce. Si nota invece una percentuale notevole e costante di *astaxantina* nel *glenodinium sanguineum* (⁴).

FORMAZIONE DEI CAROTINOIDI

1. *Influenza delle fonti di carbonio e di azoto*

Le conoscenze sulla formazione dei carotinoidi nelle alghe, come nelle piante superiori, sono piuttosto scarse.

Secondo Chodat (⁴²) e Chodat e Haag (⁴³), che si sono interessati del problema, la formazione dei carotinoidi e cioè la carotinogenesi è di due tipi:

a) *carotinogenesi spontanea*, che ha luogo in condizioni normali di crescita delle piante;

b) *carotinogenesi eccessiva*, causata dallo squilibrio fra il carbonio e l'azoto. Chodat sostiene infatti che un eccesso di azoto provoca la trasformazione della maggior parte del carbonio a disposizione, nella sintesi proteica a scapito di quella lipidica e dei carotinoidi, mentre un eccesso di carbonio ha come conseguenza una prevalente formazione di lipidi e di carotinoidi.

Wenzinger (⁴⁴) ha osservato che la produzione di carotinoidi aumenta se il contenuto in azoto [dato ad es. da $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$] viene ridotto ad un terzo.

2. *Sostanze minerali*

Secondo Haag (⁴⁵) una deficienza in solfato di magnesio o di fosfati provoca un accumulo di carotinoidi prima della morte dell'alga.

Fox e Sargent (⁴⁶) hanno constatato che la flagellata *Dunaliella salina*, coltivata in una soluzione salina satura (25%), produceva solo β -carotene, mentre in soluzioni più diluite la produzione di β -carotene era molto minore, accompagnata dalla formazione di una considerevole quantità di clorofilla.

Durante lo sviluppo delle alghe aumenta il contenuto in carotinoidi, come è stato dimostrato nel plancton del mare del Nord (⁴⁷).

3. Azione della luce, della temperatura e dell'ossigeno

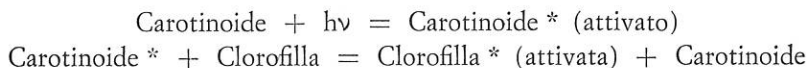
La luce non è essenziale per la produzione di carotinoidi. Infatti in assenza di luce si formano carotinoidi nelle *Polytoma uvella*, *Euglena gracilis* e nelle specie del genere *Astasia* (⁶) e nel *Dictyococcus cinnabarinus* (⁴⁴).

Il contenuto in *diadinoxantina* nella *Nitzschia closterium*, coltivata alla luce « bianca » era minore rispetto a quello dell'alga cresciuta alla luce rossa, mentre non si sono osservate variazioni nella produzione di xantofille. Una debole illuminazione provocava nella *Chlorella pyrenoidosa* un aumento di α -carotene rispetto al β -carotene, mentre con un'intensa illuminazione si otteneva l'effetto contrario.

FUNZIONE DEI CAROTINOIDI NELLE ALGHE

1. Fotosintesi

Come nelle piante superiori (⁴⁸) anche nelle alghe la funzione dei carotinoidi si esplica nel cedere l'energia assorbita dalla luce alla clorofilla secondo lo schema seguente:



Molti autori si sono occupati dell'argomento, fra i quali Warburg e Negelein (⁴⁹), Montfort (⁵⁰) (⁵¹), Emerson e Lewis (⁵²) (⁵³), Dutton e Manning (⁵⁴) (⁵⁵) e Wassink e Kersten (⁵⁶).

Questi ultimi autori sono dell'opinione che nelle piante sia presente un complesso clorofilla-fucoxantina-proteina, (v. anche Tanada ⁵⁷).

Secondo Noack (⁵⁰) i carotenoidi e le xantofille avrebbero la funzione di filtrare la luce per la clorofilla, mentre per Went (⁵⁹) tale funzione servirebbe a proteggere gli enzimi sensibili delle cellule.

Fodor e Schoenfeld ⁽⁶⁰⁾ ammettono l'ipotesi che le soluzioni colloidali dei carotenoidi agiscano da accettori di idrogeno particolarmente nel processo della respirazione.

2. Fotocinesi

Indubbiamente lo stigma può essere ritenuto la ragione responsabile dell'orientamento fototattico delle alghe. Ricerche in questo settore sono state effettuate da Englemann ⁽⁶¹⁾, secondo il quale la zona fotosensibile è quella non pigmentata anteriormente allo stigma e da Luntz ⁽⁶²⁾, che concorda in linea di massima con le considerazioni di Englemann.

Sembra inoltre che i carotinoidi siano abbondanti nelle macchie oculari dei flagellati.

FUNZIONE SESSUALE DEI CAROTINOIDI

Ricerche su una distribuzione differenziale dei carotinoidi negli organi della riproduzione delle alghe e precisamente nel *Fucus serratus*, nel *F. vesiculosus* e nell'*Ascophyllum nodosum* ⁽¹⁷⁾ ⁽⁶³⁾ hanno stabilito che il colore giallo-aranciato dei gameti maschili è dovuto al β -carotene, mentre il colore degli ovuli è dato da un miscuglio di fucoxantina e di clorofilla. Secondo Heilbron ⁽¹⁷⁾ il β -carotene influisce sulla mobilità dei gameti maschili. Sotto le azioni combinate della luce, dell'ossigeno e di un enzima specifico, il β -carotene può essere trasformato nel dimetilestere della *crocetina*, che ha la funzione di stimolatore dei gameti ⁽⁶⁴⁾.

Kuhn, Moewus e Jerchel ⁽⁶⁵⁾ hanno osservato che le cellule della flagellata unicellulare *Chlamidomonas eugametos* diventano mobili, se vengono esposte alla luce, o se vengono tenute al buio ed addizionate di zucchero e trattate con ossigeno, o se, sempre al buio, vengono trattate con filtrati di cellule mobili.

Se il filtrato aggiunto era considerevole ed era stato previamente esposto alla luce per breve tempo, si formavano prevalentemente ovuli; se invece l'esposizione del filtrato alla luce era notevole, si formavano gameti maschili.

La gametogenesi poteva venir influenzata anche dall'aggiunta di miscugli di isomeri *cis*- (labili) o *trans*- dell'etere dimetilico della *crocetina*. Un miscuglio di *cis* e *trans*- 3:1 favoriva la formazione di ovuli, mentre un miscuglio di *cis*- e *trans*- 1:3 causava la produzione di gameti maschili.

Il fenomeno è comprensibile, ove si consideri che la *cis-crocetina* può essere trasformata nell'isomero *trans-* mediante l'azione della luce.

La struttura della *crocetina* ($C_{20}H_{24}O_4$) è stata chiarita da Karrer e colleghi (⁶⁶).

Sembra infine che la sporogenesi sia collegata con la presenza di carotinoidi extra-plastidici, contenuti normalmente in goccioline di olio.

CONCLUSIONE

Con il presente articolo si è voluto dare un'idea sommaria della diffusione dei carotinoidi nelle alghe, allo scopo di renderci conto dell'importanza di tali sostanze, non solo nelle piante superiori, ma anche nell'immenso campo delle crittogame autotrofe.

RIASSUNTO – L'Autore, seguendo le pubblicazioni del Goodwin, del Karrer e di altri Autori, nonché alcuni lavori personali, descrive i vari carotinoidi delle alghe, distribuiti nelle relative divisioni e classi.

RÉSUMÉ – L'Auteur, suivant les ouvrages de Goodwin, Karrer et suivant les publications d'autres auteurs, d'après quelques travaux personnels, décrit les différentes carotinoïdes des algues, réparties dans les classes relatives.

SUMMARY – The author, following the publications of Goodwin, Karrer and other authors as well as personal works, describes the various carotinoids of the algae, distributed according to the relatives divisions and classes.

ZUSAMMENFASSUNG – Der Verfasser beschreibt, nach den Veröffentlichungen von Goodwin, Karrer und anderen Autoren, wie auch nach einigen persönlichen Arbeiten, die verschiedenen Carotinoiden der Algen, in die entsprechenden Abteilungen und Klassen eingliedert.

BIBLIOGRAFIA

- (1) V. GEROSA: *Studi Trentini di Scienze Naturali*. Sez. B, Vol. XLIII, **1**, 159 (1966).
- (2) T. W. GOODWIN: The comparative biochemistry of the carotenoids - Chapman e Hall Ltd. London (1952).
- (3) P. KARRER, E. JUCKER: Carotinoide. Birkhäuser, Basel (1948).
- (4) V. GEROSA: *Studi Trentini di Scienze Naturali*. Trento, **3**, 173, (1961).
Studi Trentini di Scienze Naturali. Sez. B, Vol. XLIII, **1**, 145, (1966).
- (5) S. TONZIG: *Botanica*. Vol. 2, 162 e segg., C.E.A. Milano (1956).
- (6) G. KRAUS, A. MILLARDET: *Mem. Soc. Sc. Nat. Strasburgo*, **6** (1843).
- (7) G. KRAUS: *Zur Kenntnis der chlorophyll Farbstoffe ihrer Verwandter*. Stuttgart (1872).
- (8) H. KYLIN: *Hoppe Seyl Z.*, **166**, 39 (1927).
- (9) I. M. HEILBRON, B. LYTHGOE, R. F. PHIPERS: *Nature*. **136**, 989 (1935).
- (10) P. KARRER, J. RUTSCHMANN: *Helv. Chim. Acta*, **27**, 1691 (1944).
- (11) J. TISCHER: *Hoppe Seyl. Z.*, **251**, 109 (1938).
- (12) J. TISCHER: *Hoppe Seyl. Z.*, **260**, 257 (1939).
- (13) T. W. GOODWIN, M. M. TAHA: *Biochem. J.*, **48**, 244 (1950).
- (14) T. W. GOODWIN, M. M. TAHA: *Biochem. J.*, **48**, 513 (1950).
- (15) E. LEDERER: *C. r. Acad. Sci., Parigi*, **201**, 300 (1935).
- (16) A. MANTEN: *Phototaxis, phototropism and photosynthesis in purple bacteria and and blue green algae*. Utrecht (1948).
- (17) I. M. HEILBRON: *J. Chem. Soc.*, **79** (1942).
- (18) E. B. POULTON: *New Phytol.*, **29**, 1 (1930).
- (18a) P. KARRER e altri: *Helv. chim. Acta*. **12**, 790 (1929); **13**, 1063 (1930).
- (18b) R. KUHN, A. WINTERSTEIN e E. LEDERER: *Hoppe Seyl. Z.* **197**, 141 (1931).
- (19) P. W. CARTER, I. M. HEILBRON, B. LYTHGOE: *Proc. Roy. Soc.*, **128 B**, 82 (1939).
- (20) H. H. STRAIN, W. M. MANNING, G. J. HARDIÑ: *Biol. Bull. Woods Hole*, **86**, 169 (1944).
- (21) F. E. FRITSCH: *Structure and Reproduction of the Algae*. Vol. I, Cambridge Univ. Press (1935).
- (22) A. H. COOK: *Biol. Rev. Cambridge Phil. Soc.* **20**, 115 (1945).
- (23) J. TISCHER: *Hoppe Seyl. Z.* **239**, 257 (1936).
- (24) R. KUHN, J. STENE, N. A. SÖRENSEN: *Ber. deutsch. Chem. Ges.* **72**, 1688 (1939).
- (25) T. W. GOODWIN: *The comparative biochemistry of the carotenoids*. 135 (1952).
- (26) P. KARRER, E. JUCKER: *Carotinoide*. 236 (1948).
- (27) SCHÜTT: *Ber. deutsch. botan. Ges.* **8**, 9 (1890).
- (28) A. SEYBOLD, K. EGLE, W. HÜLSBRUCH: *Bot. Arch.* **42**, 239 (1941).
- (29) I. M. HEILBRON, H. JACKSON, R. N. JONES: *Biochem. J.* **29**, 1384 (1935).
- (30) J. H. PINCKARD, J. S. KITTEDGE, D. I. FOX, F. T. HAXO, L. ZEICHMEISTER: *Arch. of Biochem. and Biophysics*. **44**, 189 (1953).
- (31) H. H. STRAIN: W. M. MANNING: *J. Amer. Chem. Soc.* **65**, 2258 (1943).

- (32) J. TISCHER: *Hoppe Seyl. Z.* **281**, 143 (1944).
- (33) N. PACE: *J. biol. Chem.* **140**, 483 (1941).
- (34) H.H. STRAIN: *Ann. Rev. Biochem.* **13**, 591 (1942).
- (35) T.W. GOODWIN: Vol. cit. 131.
- (36) H. KYLIN: *Kfyogr. Saltsk. Lund. Fork.* **9**, 1 (1939).
- (37) H. KYLIN: *Kgl. Fysiagraf. Sallskap. Lund. Fork.* **7**, 119 (1937).
- (38) P. KARRER, G. TAPPI: *Helv. Chim. Acta.* **33**, 2211 (1950).
- (39) I.M. HEILBRON, R.F. PHIPERS: *Biochem. J.* **29**, 1396 (1935).
- (40) P. KARRER, W. FATZER, M. FAVARGER, E. JUCKER: *Helv. Chim. Acta.* **26**, 2121 (1943).
- (41) H.H. STRAIN, nel vol. di J. FRANCK e W.E. LOOMIS: *Photosynthesis in Plants*. Iowa State Coll. Press. (1949).
- (42) F. CHODAT: *Arch. Sc. Phys. Nat. Ginevra.* **20**, 96 (1938).
- (43) F. CHODAT, E. HAAG: *C. RR. Phys. Hist. Nat. Ginevra.* **57**, 265 (1940).
- (44) F. WENZINGER: *Bull. Soc. Bot. Ginevra.* **30**, 129 (1940).
- (45) E. HAAG: *C. R. Phys. Hist. Nat. Ginevra.* **58**, 288, 291 (1941).
- (46) D.L. FOX, M.C. SARGENT: *Chem. and Ind.* **57**, 1111 (1938).
- (47) A.E. GILLAM, M.S. EL RIDI, R.S. WIMPENNY: *J. Exp. Biol.* **16**, 71 (1939).
- (48) T.W. GOODWIN: Vol. cit. 86.
- (49) O. WARBURG, E. NEGELEIN: *Z. physic. Chem.* **106**, 191 (1923).
- (50) C. MONTFORT: *Jabr. Wiss. Botan.* **83**, 725 (1936).
- (51) C. MONTFORT: *Z. physik. Chem.* **186**, 57 (1940).
- (52) R. EMERSON, C.M. LEVIS: *J. gen. Physiol.* **25**, 579 (1942).
- (53) R. EMERSON, C.M. LEWIS: *Amer. J. Bot.* **30**, 165 (1943).
- (54) H.J. DUTTON, W.M. MANNING: *Amer. J. Botan.* **28**, 516 (1941).
- (55) H.J. DUTTON, W.M. MANNING, W.M. e B.M. DUGGER: *J. physical Chem.* **47**, 308 (1943).
- (56) E. WASSINK, J.A.H. KERSTEN: *Enzymologia.* **12**, 1 (1946).
- (57) T. TANADA: *Amer. J. Bot.* **38**, 276 (1951).
- (58) K. NOACK: *Z. Bot.* **17**, 481 (1925).
- (59) F.A.F.C. WENT: *Rec. Trav. Bot. Neederland.* **1**, 106 (1904).
- (60) A. FODOR, R. SCHOENFELD: *Biochem. Z.* **233**, 243 (1931).
- (61) T.W. ENGLEMAN: *Arch. ges. Physiol.* **29**, 387 (1882).
- (62) A. LUNTZ: *Z. vergleich. Physiol.* **14**, 68 (1931).
- (63) P.W. CARTER, L.C. CROSS, I.M. HEILBRON, E.R.H. JONES: *Biochem. J.* **43**, 349 (1948).
- (64) R. KUHN, F. MOEWUS: *Ber. deutsch. chem. Ges.* **73**, 547 (1940).
- (65) R. KUHN, F. MOEWUS e D. JERCHER: *Ber. deutsch. chem. Ges.* **71** (1941). 1399 (1932); **16**, 297 (1933).
- (66) P. KARRER e coll.: *Helv. Chim. Acta.* **12**, 895 (1929). - **13**, 392 (1930). - **15**, 1218, 1399 (1932). - **16**, 297 (1933).

