©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Phyton (Austria)	Vol. 22	Fasc. 2	201–211	30. 9. 1982

Aus dem Institut für Pflanzenphysiologie und dem Institut für Biochemie der Karl-Franzens-Universität Graz

Die Peroxidase-Isoenzymmuster von *Picea abies*, *Abies alba* und *Larix decidua*

Von

Dieter Grill *), Hermann Esterbauer **), Maria Birkner und Erich Klansek

Mit 4 Abbildungen

Eingelangt am 10. April 1981

Key words: Peroxidase, *Picea abies*, *Larix decidua*, *Abies alba*

Summary

Grill D., Esterbauer H., Birkner M. & Klansek E. 1982. Peroxidase-isoenzyme pattern of *Picea abies*, *Abies alba* and *Larix decidua*. — Phyton (Austria) 22 (2): 201–211, with 4 figures. — German with English summary.

The peroxidase-isoenzyme pattern of *Picea abies*, *Abies alba* and *Larix decidua* was investigated to obtain information about the isoenzyme variation. From that one can recognize characteristic differences between the three genera. At the same time it turned out that there exists a large variability of isoenzyme pattern within one species. This concerns the migration index as well as the breadth and also the intensity of colouring. Among the numerous possible peroxidase bands (*Picea* with about 19, *Larix* 17 and *Abies* 24) only a limited number appears at a single tree. Mistakes founded in the method are to be excluded. In the mean, individuals of spruce and larch possess seven, fir nine isoenzymes. Because of the great variability of the isoenzym development the peroxidase hardly seems to be useful for genetical investigations on conifers.

---

*) Univ.-Dozent Dr. Dieter Grill, Institut für Pflanzenphysiologie der Karl-Franzens-Universität Graz, A-8010 Graz, Schubertstraße 51.

**) Univ.-Prof. Dr. Hermann Esterbauer, Institut für Biochemie der Karl-Franzens-Universität Graz, A-8010 Graz, Schubertstraße 1.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Zusammenfassung

GRILL D., ESTERBAUER H., BIRKNER M. & KLANSEK E. 1982. Die Peroxidase-Isoenzymmuster von *Picea abies*, *Abies alba* und *Larix decidua*. — Phyton (Austria) 22 (2): 201—211, mit 4 Abbildungen. — Deutsch mit englischer Zusammenfassung.

Es wurden die Peroxidase-Isoenzymmuster von *Picea abies*, *Abies alba* und *Larix decidua* untersucht, um Aufschluß über deren Vielfalt zu erlangen. Es ergaben sich charakteristische Unterschiede zwischen den drei Gattungen. Gleichzeitig besteht eine große Variabilität des Isoenzymmusters innerhalb einer Art. Dies betrifft sowohl die Lage der Banden bei einem bestimmten R_f-Wert, die Bandenbreite, als auch die Intensität der Anfärbbarkeit. Von den vielen möglichen Peroxidasebanden (bei Fichte rund 19, Lärche 17 und Tanne 24) treten bei einem Baum nur eine begrenzte Anzahl auf, wobei methodisch bedingte Artefakte weitgehend ausgeschlossen werden können. So zeigen Fichten und Lärchen im Mittel sieben, die Tanne neun Isoenzyme.

Wegen der großen Variabilität der Isoenzymausbildung scheint die Peroxidase bei Koniferen für genetische Untersuchungen nur bedingt geeignet zu sein.

Einleitung

In früheren Arbeiten berichteten wir über Untersuchungen der Peroxidase in Fichtennadeln (ESTERBAUER, GRILL & ZOTTER 1978) und in Lärchennadeln (GRILL, ESTERBAUER & BIRKNER 1980), wobei primär stoffwechselphysiologische und jahreszeitlich bedingte Variationen im Peroxidasegehalt und im Peroxidaseisoenzymmuster im Mittelpunkt des Interesses standen. Es zeigte sich, daß jeder Baum ein für ihn typisches Peroxidasemuster hat, das bei der Fichte aus bis zu 11 elektrophoretisch trennbaren Banden und bei der Lärche aus bis zu 10 Banden besteht. Die Ausbildung des Isoenzymmusters ist allerdings abhängig von Entwicklung und Alter der Bäume. Auffällig ist jedoch immer die überaus reiche Ausbildung von Isoenzymen, die genetisch bedingt (BROWN 1978), in typischen Mustern bei den einzelnen Arten vorkommen. Hier soll nun behandelt werden, in welcher Vielfalt das Bandenmuster bei einzelnen Koniferen ausgebildet sein kann, wofür hier Enzymogramme der wintergrünen Fichte und Tanne sowie der sommergrünen Lärche angeführt werden.

Material und Methoden

Untersucht wurden Nadeln von *Picea abies* (L.) KARST., *Abies alba* MILL. und *Larix decidua* MILL. Die Proben stammten von Bäumen verschiedenen Alters (mindestens jedoch 8 Jahre) aus Gebieten der Steiermark und Kärntens. Es wurden jeweils 50 Bäume sowohl aus verschiedener Seehöhe (ca. 350 bis 1.600 m) als auch von unterschiedlichem Untergrund untersucht.

Aus den Nadeln wurde ein Acetontrockenpulver hergestellt (ESTERBAUER, GRILL & ZOTTER 1978). Dieses wurde mit Puffer extrahiert und die

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Pufferextrakte wurden mittels Polyamidgelelektrophorese (Rundgele) aufgetrennt. Zum Nachweis der Peroxidase wurden die Gele mit o-Dianisidin/H_2O_2 angefärbt. Zur Standardisierung und Berechnung der R_f-Werte wurde den aufzutrennenden Lösungen vor der Trennung Bromphenolblau als innerer Standard zugesetzt und die R_f-Werte auf Bromphenolblau bezogen. Die Wanderungsstrecke wurde jeweils von der Auftragstelle aus gemessen.

$$R_f = \frac{\text{Wanderungsstrecke der Bande}}{\text{Wanderungsstrecke Bromphenolblau}}$$

Ergebnisse

Die Banden des Enzymmusters der bei pH 8,6 anodisch wandernden Isoenzyme sind bei den 3 Koniferen auf einen jeweils typischen R_f-Bereich beschränkt. Innerhalb dieses Bereichs treten die Banden mit unterschiedlicher Farbintensität und unterschiedlicher Breite auf. Bei sehr breiten Banden kann allerdings nicht mit Sicherheit gesagt werden, ob es sich hier um ein oder mehrere Isoenzyme, die nicht voneinander getrennt sind, handelt.

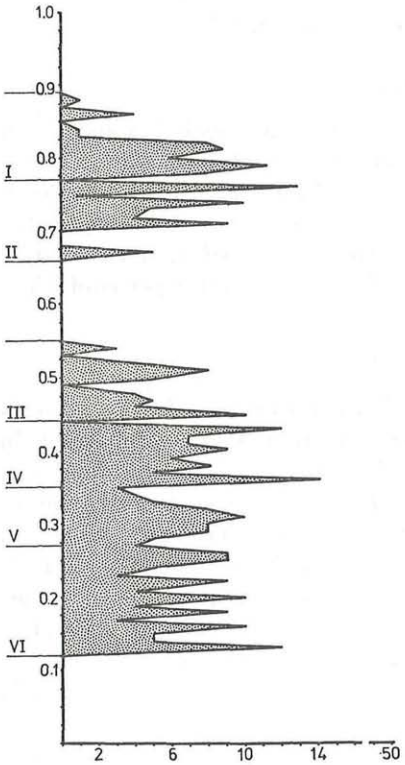
a) *Picea abies*

Bisher wurde in 50 Bäumen verschiedener Herkunft das Peroxidasemuster untersucht. Die Enzymogramme zeigten Peroxidasebanden in einem sehr weiten R_f-Bereich (von 0,13—0,89) mit einer Häufung von Banden im Bereich von $R_f = 0.68$ bis 0.89 (schnellwandernde Peroxidasen) und im Bereich von $R_f = 0.13$ bis 0.54 (langsamwandernde Peroxidasen). Die erste Gruppe kann ein bis vier Banden umfassen, die zweite drei bis neun Banden. Die größte Anzahl von Peroxidasebanden, die bei einer Fichte bisher jemals gefunden wurde, beträgt 11, die kleinste Anzahl 5. In 35% aller untersuchten Bäume traten 2 schnellwandernde und 5 langsamwandernde Peroxidasen auf. In 13% war das Verhältnis 2 : 7 und ebenfalls in 13% 2 : 4. Andere Kombinationen machten jeweils weniger als 10% aus. Vergleicht man die Enzymmuster der 50 untersuchten Bäume, so ergibt sich, daß jeder Baum ein typisches Peroxidasemuster hat, das sich in keinem anderen Baum völlig ident wiederholt. Auch benachbarte Bäume zeigen häufig sehr starke Variationen im Muster der Peroxidase und es konnte keine wie immer geartete Beziehung (z. B. Verhältnis schnell- zu langsamwandernden Banden bestimmter R_f-Werte) zwischen Peroxidasemuster einerseits und Standort bzw. Herkunft der Bäume andererseits festgestellt werden. Es gibt zwar Peroxidasebanden, die in vielen Fichten zu finden sind, aber keine Peroxidasebanden, die man auf jeden Fall in allen Fichten findet.

Es wurde versucht, aus den zahlreichen Trennungen ein Isoenzymmuster zu ermitteln, das für die Fichte als einigermaßen typisch und repräsentativ angesehen werden kann. Dazu wurde zunächst mit den bei

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

50 untersuchten Bäumen gefundenen R_f-Werten ein Häufigkeitsdiagramm (Abb. 1) erstellt. Aus diesem Diagramm ergaben sich bestimmte R_f-Bereiche mit Häufigkeitsmaxima; so zeigten z. B. 80% aller untersuchten Bäume eine Bande bei $R_f = 0.78-0.84$ (vgl. Tab. 1) und nahezu alle Bäume eine Bande bei 0.28—0.35. Die in dem ermittelten R_f-Bereich liegenden Banden zeigten von Baum zu Baum auch sehr große Unterschiede sowohl hinsicht-



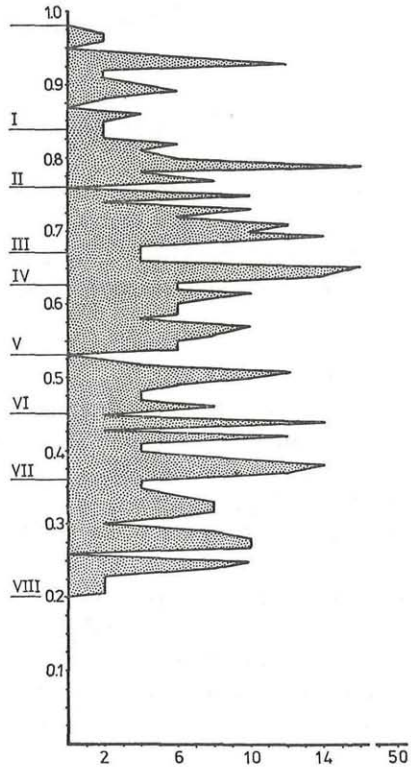


Abb. 1. Häufigkeitsdiagramm von Isoenzymen bei Fichte
Abb. 2. Häufigkeitsdiagramm von Isoenzymen bei Tanne

lich der Bandenbreite als auch der Bandenintensität. Allgemein kann jedoch festgehalten werden, daß in R_f-Bereichen mit häufigem Auftreten von Banden auch die Banden breit ausgebildet und intensiv anfärbbar sind, z. B. der Bereich der schnellwandernden Isoenzyme von $R_f = 0.70-0.84$ oder der Bereich 0.23—0.39.

Der R_f-Bereich wurde nun in 6 größere Hauptgruppen (I—VI) unterteilt, die sich auf Grund recht charakteristischer Erfahrungsmerkmale ergaben. So liegt z. B. zwischen I und II stets ein schmaler Bereich, in dem nie

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Tabelle 1

Häufigkeit der Peroxidasebanden von *Picea abies* in bestimmten R_f-Bereichen
Gruppe I, II = schnellwandernde Peroxidasen
Gruppe III—VI = langsamwandernde Peroxidasen

Gruppe	R_f-Bereich	mögliche	häufigste Bandenzahl	mittlere
I	0,78—0,88	0—3	1	0,9±0,7
II	0,66—0,76	0—2	1	1,0±0,7
III	0,45—0,55	0—3	0,1	0,8±0,9
IV	0,35—0,44	0—3	2	1,4±0,8
V	0,27—0,34	0—2	1	1,0±0,6
VI	0,13—0,26	0—4	2	2,0±1,0

Peroxidasebanden auftreten. Zwischen II und III ist immer ein weiter R_f-Bereich, in dem nur selten Banden vorkommen. Für Gruppe IV und V, welche voneinander deutlich abgesetzt sind, sind breite Peroxidasebanden typisch, während Gruppe VI meist Peroxidasebanden mit relativ schwacher Intensität zeigt. In der Folge wurde nun für jede der 6 Hauptgruppen die minimale und maximale Bandenzahl ermittelt, sowie die häufigste und mittlere Bandenzahl mit Standardabweichung.

Die Abbildung 4 zeigt nun ein experimentell gefundenes Peroxidasemuster der Fichte, das der angegebenen Häufigkeitsverteilung entspricht, d. h. 2 schnellwandernde Peroxidasen (je eine in Gruppe I und II) und 5 langsamwandernde Peroxidasen (eine in Gruppe V und je 2 in Gruppe IV und VI). Wie früher erwähnt, fanden wir in 35% aller untersuchten Bäume Peroxidasemuster mit je 2 schnellwandernden und 5 langsamwandernden Peroxidasebanden.

b) *Abies alba*

Auch in den Nadeln der Tanne kommen zahlreiche multiple Formen der Peroxidase vor. Die R_f-Werte reichen von 0,21—0.97 und in diesem Bereich sind die Peroxidasen mehr oder weniger gleichmäßig verteilt, im Unterschied zur Fichte, wo deutlich 2 Hauptgruppen, nämlich schnell- und langsamwandernde, auftreten. Im Mittel besitzt die Tanne 9 Peroxidasebanden, wobei die höchste festgestellte Bandenzahl 11 und die tiefste 5 beträgt. Auch für die Tanne gilt, daß jeder Baum ein für ihn typisches Peroxidasemuster hat und dieses Muster offenbar in keiner Beziehung zum Standort (z. B. Hochlagenformen) steht. Beim Vergleich der Enzymogramme fielen vor allem 2 relativ enge R_f-Bereiche (0.36—0.47 bzw. 0.63—0.81) auf, in denen immer Banden auftraten. Zur Ermittlung eines für die Tanne einigermaßen typischen Peroxidasemusters wurde wie bei der Fichte vorgegangen, wobei sich 8 deutlich unterscheidbare Gruppen (I—VIII) ergaben (Abb. 2).

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Bei der Aufteilung in Gruppen fällt der R_f-Bereich von 0.36—0.40 mit sehr breiten und intensiv gefärbten Banden auf, in dem 91% der Tannen eine Bande besitzen. Ebenfalls breite, stark gefärbte Bande, wenn auch in geringerer Häufigkeit vorkommend, findet man bei $R_f = 0.41—0.44$. 92% der Tannen besitzen weiters auch bei 0.63—0.67, 83% bei 0.68—0.71 sowie 66% bei 0.78—0.82 breite, deutlich ausgebildete Isoenzymbanden. In der Regel kann also auch für die Tanne gelten, daß die häufigsten Banden auch deutlicher ausgegrägt und intensiv sind.

Die Häufigkeit, mit der bestimmte Peroxidasebanden bei der Tanne in bestimmten R_f-Bereichen gefunden wurden, geht aus Tab. 2 hervor. Ein experimentell gefundenes und typisches Chromatogramm zeigt die Abb. 4.

Tabelle 2

Häufigkeit von Peroxidasebanden von *Abies alba* in bestimmten R_f-Bereichen

Gruppe	R_f-Bereich	mögliche Bandenzahl	häufigste Bandenzahl	mittlere
I	0,84—0,97	0—3	0	0,7±1,0
II	0,77—0,83	0—1	1	0,8±0,4
III	0,67—0,75	0—3	1	1,4±0,6
IV	0,63—0,66	0—2	1	0,8±0,5
V	0,54—0,62	0—2	2	1,2±0,8
VI	0,45—0,53	0—2	1	1,0±0,6
VII	0,36—0,44	1—2	1	1,4±0,5
VIII	0,21—0,35	0—4	2	1,7±1,2

c) *Larix decidua*

Im Gegensatz zur Fichte und zur Tanne zeigt die Lärche ein Peroxidasemuster, das auf einen relativ engen R_f-Bereich von 0.08—0.56 beschränkt ist (Abb. 3). Nur vereinzelt (bei rund 5% der Bäume) treten auch schnelllaufende Banden auf, welche R_f-Werte bis 0.78 besitzen können. Die Lärche zeigt im Durchschnitt 7 Peroxidasebanden, die höchste festgestellte Bandenzahl beträgt 10, die niedrigste 4. Bemerkenswert scheint, daß im R_f-Bereich von 0.25—0.43 immer Banden auftreten, wobei $R_f = 0.34$ und 0.37 deutilch bevorzugt sind. Abgesetzt von diesem recht homogenen Bandenblock sind sehr langsam wandernde Enzyme von 0.08—0.15, die jedoch mengenmäßig, wie sich aus der Bandenintensität ergibt, in den Hintergrund treten. Auch für die Lärche gilt, daß offenbar keine irgendwie geartete Beziehung zwischen dem Peroxidasemuster einerseits und der Herkunft (z. B. Hochlagenformen) andererseits besteht. In der Regel wurde allerdings gefunden, daß Hochlagenformen im Mittel mehr Peroxidasebanden besitzen. Zur Ermittlung des typischen Chromatogramms für die Lärche wurde wie bei Fichte und der Tanne vorgegangen Es ergeben sich aus der Auflisturg der R_f-Werte 8 Hauptgruppen (I—VIII), in denen mit bestimmter Häufigkeit Peroxidase-

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

banden anzutreffen sind (Tab. 3). Zu vermerken wäre noch, daß bei der Lärche die Peroxidasebanden relativ gleichmäßig hinsichtlich der Bandenbreite ausgebildet sind und daß in der Regel die Banden mit der höchsten

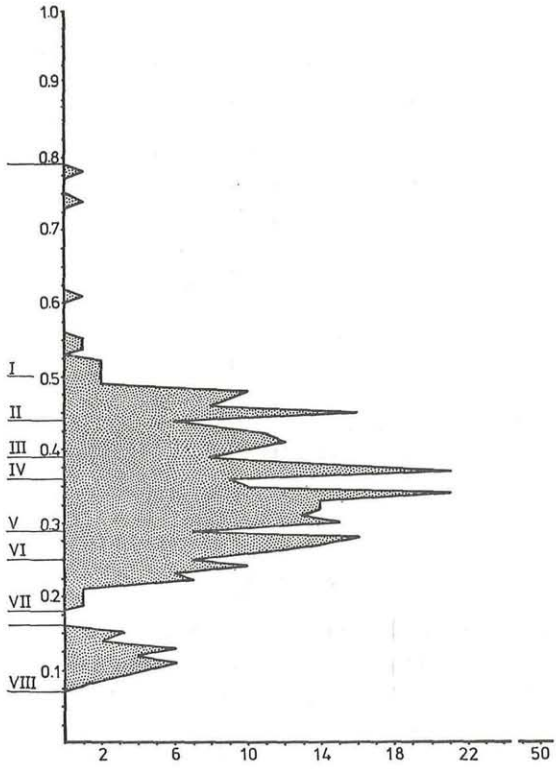


Abb. 3. Häufigkeitsdiagramm von Isoenzymen bei Lärche

Tabelle 3

Häufigkeit von Peroxidasebanden von *Larix decidua* in bestimmten R_f-Bereichen

Gruppe	R_f-Bereich	mögliche	häufigste Bandenzahl	mittlere
I	0,50—0,78	0—2	0	0,2±0,5
II	0,44—0,49	0—2	1	0,9±0,6
III	0,39—0,43	0—2	1	0,9±0,6
IV	0,36—0,38	0—1	1	0,8±0,4
V	0,29—0,35	1—2	2	1,7±0,4
VI	0,25—0,28	0—2	1	0,9±0,5
VII	0,19—0,24	0—2	0	0,5±0,6
VIII	0,08—0,15	0—2	1	0,6±0,5

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Farbintensität im R_f-Bereich von 0.32—0.38 gefunden wurden. Ein experimentell gefundenes und typisches Peroxidasemuster der Lärche zeigt die Abb. 4.

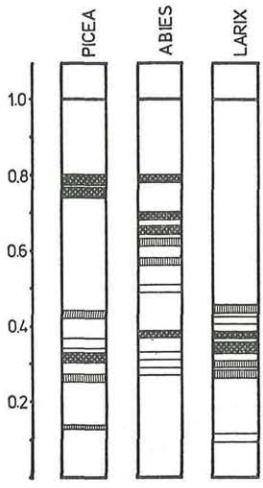


Abb. 4. Peroxidaseisoenzymmuster der Fichte, Tanne und Lärche (nähere Erklärung im Text)

Besprechung

Wie schon früher von Esterbauer, Grill & Zotter 1978 festgestellt wurde, bildet die Peroxidase in Fichtennadeln zahlreiche, elektrophoretisch trennbare multiple Formen aus (vgl. auch Buchar-Wallin 1976), wobei die erwachsenen Nadeln eines Baumes immer das gleiche, die Nadeln verschiedener Bäume aber z. T. sehr verschiedene Isoenzymmuster zeigen. Da Peroxidase leicht isolierbar, stabil und elektrophoretisch gut trenn- und nachweisbar ist, wäre es ein für genetische Studien ideal geeignetes Enzym. Die Ergebnisse unserer elektrophoretischen Untersuchungen der Peroxidase von 50 Fichten sowie einer ebenso großen Anzahl von Tannen und Lärchen zeigen, daß zwar ganz charakteristische Unterschiede zwischen den drei Gattungen bestehen, daß aber die große Variabilität des Peroxidasemusters innerhalb einer Art dieses Enzym für genetische Populations- und Entwicklungsstudien unserer Ansicht nach nur bedingt geeignet macht.

Bei der Fichte können Peroxidasebanden im R_f-Bereich von 0.13—0.88 auftreten, wobei stets eine Gruppe schnellwandernder von einer Gruppe langsamwandernder Peroxidasen durch einen Bereich (R_f = 0.55—0.71) gekennzeichnet ist, in dem keine Banden vorkommen. Bei der Lärche können Peroxidasebanden vor allem im R_f-Bereich von 0.08—0.52 und bei der Tanne im R_f-Bereich 0.21—0.97 auftreten. Im Unterschied zur Fichte sind bei diesen beiden Gattungen die Banden relativ gleichmäßig über den

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

gesamten R_f-Bereich verteilt. Stichprobenweise Untersuchungen von Isoenzymmustern ausländischer Picea- und Abiesarten deuten auf ein ähnliches Bild (BIRKNER 1978). Bei allen drei Gattungen zeichnen sich jene R_f-Bereiche, in denen am häufigsten Banden anzutreffen sind, auch dadurch aus, daß dort die Banden am intensivsten und am breitesten ausgebildet sind. Die tatsächliche Zahl der elektrophoretisch trennbaren Peroxidasen, die in jeder der drei Gattungen vorkommen können, läßt sich nur angenähert feststellen. Bei den Fichten wurden an insgesamt 56, bei den Lärchen 50 und bei den Tannen 72 R_f-Positionen Peroxidasen gefunden, die sich in den Enzymogrammen um mindestens 0.01 R_f-Einheiten unterscheiden. Da aber bei verschiedenen Trennungen die Wanderungsstrecken der Peroxidasebanden nur auf $R_f \pm 0.01$ reproduzierbar sind, ist anzunehmen, daß die tatsächliche Anzahl der multiplen Formen nur etwa $\frac{1}{3}$ der oben genannten Zahlen ist, d. h. bei der Fichte 19, bei der Lärche 17 und bei der Tanne 24 Isoenzyme. Diese Zahlen stimmen auch gut mit der Anzahl der R_f-Häufigkeitsmaxima überein.

Von den möglichen Peroxidasebanden tritt bei einem Baum allerdings stets nur eine begrenzte Anzahl auf; so zeigten Fichten im Mittel sieben, Lärchen sieben und Tannen neun Peroxidasebanden. Auszuschließen ist, daß die beobachtete Variabilität der Peroxidasemuster durch Aufarbeitungsartefakte verursacht wird, wie z. B. durch eine Modifizierung der Peroxidasen durch phenolische Komponenten der Koniferennadeln (vgl. FERET 1971) oder durch Abspaltung von Kohlenhydraten aus den Glycoproteinresten der Peroxidase. Gegen das Vorliegen artifizieller Peroxidasen spricht auch die Tatsache, daß das Peroxidasemuster unabhängig von der Aufarbeitungsmethode ist, sowie der schon früher berichtete Befund (ESTERBAUER, GRILL & ZOTTER 1978), daß erwachsene Nadeln eines Baumes abhängig von der Jahreszeit, zu der die Probe gemessen wird, immer idente Peroxidasemuster ergeben. Eine ähnlich große Zahl von Peroxidasen wie bei unseren Untersuchungsobjekten findet man auch in anderen Koniferen. So geben z. B. KELLY & ADAMS 1978 für *Juniperus ashei* 23 mögliche Peroxidasebanden an, in *Pinus taeda* und *Pinus palustris* können nach SNYDER & HAMAKER 1978 11, nach FERET 1971 bei *Picea glauca* 10, nach COPES bei *Pseudotsuga menziesii* 8, nach MUHS 1974 11 Peroxidaseformen vorkommen. SAKAI & MIYAZAKI 1972 konnten bei *Thujopsis* durch Vergleich des Peroxidasemusters der Individuen eines Bestandes Verwandtschaftsbeziehungen feststellen. Bei Fichte, Tanne und Lärche scheint dies nach unseren Untersuchungen aber wegen der großen Variabilität des Musters nur schwer möglich zu sein. Bei der Fichte konnten wir weder kaum charakteristische Gemeinsamkeiten bei benachbarten Fichten eines Bestandes, noch eindeutig charakteristische Unterschiede bei Fichten von sehr verschiedenen Herkünften (z. B. Hochlagen und Tieflagen) feststellen. Offensichtlich führte der intensive Einfluß der Forstwirtschaft bei unseren Forstpflanzen zu einer sehr starken Durchmischung des Genmaterials und damit zu einer

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Verstärkung des an sich schon vorhandenen Polymorphismus der Fichten SCHMIDT-VOGT 1977) und im besonderen der Peroxidasen. Für Studien der Populationsentwicklung, Differenzierung und Variabilität werden bei den einheimischen Forstpflanzen wahrscheinlich andere Enzyme besser herangezogen, die ein weniger variables Isoenzymmuster ergeben, wie z. B. Esterasen, saure Phosphatase, Leucin aminopeptidase (BARTELS 1971, BERGMANN 1973, 1978, TIGERSTEDT 1973, LUNDQUIST 1979 u. a.). Daß andere Enzyme hinsichtlich ihres Isoenzymmusters wesentlich einfacher sind, geht z. B. aus den Untersuchungen an *Juniperus ashei* hervor, wo Peroxidasen 23, Esterasen aber nur 4 Isoenzyme ausbilden können (KELLY & ADAMS 1978).

Diese Arbeit wurde durch eine Subvention des Fonds zur Förderung wissenschaftlicher Forschung unterstützt.

Schriftenverzeichnis

BARTELS H. 1971. Genetic control of multiple esterases from needles and macrogametophytes of *Picea abies*. — Planta 99: 283—289.

BERGMANN F. 1973. Genetische Untersuchungen bei *Picea abies* mit Hilfe der Isoenzymidentifizierung. — Theor. Appl. Genet. 43: 222—225.

— 1978. The allelic distribution at an acid phosphatase locus in Norway spruce (*Picea abies*) along similar climatic gradients. — Theor. Appl. Genet. 52: 57—64.

BIRKNER M. 1978. Untersuchungen über die Peroxidase in Fichten- und Lärchennadeln. — Diss. Graz.

BROWN A. H. D. 1978. Isoenzymes, plant population genetic structure and genetic conservation. — Theor. Appl. Genet. 52: 145—157.

BUCHER-WALLIN I. 1976. Zur Beeinflussung des physiologischen Blattalters von Waldbäumen durch Fluor-Immissionen. — Mitt. Eidgen. Anst. Forstl. Versuchswesen Birmensdorf 52/2.

COPES D. L. 1979. A genetic analysis of aminopeptidase and peroxidase isoenzymes in Douglas-fir parent trees and seedling progeny. — Can. J. For. Res. 9: 189—192.

ESTERBAUER H., GRILL D. & ZOTTER M. 1978. Peroxydase in Nadeln von *Picea abies* (L.) KARST. — Biochem. Physiol. Pflanzen 172: 155—159.

FERET P. P. 1971. Isoenzyme variation in *Picea glauca* (MOENCH) VOSS seedlings. — Silvae Genet. 20: 46—50.

GRILL D., ESTERBAUER H. & BIRKNER M. 1980. Untersuchungen über die Peroxidaseaktivität in Lärchennadeln. — Beitr. Biol. Pflanzen 55: 67—76.

KELLEY W. A. & ADAMS R. P. 1978. Analysis of isozyme variation in natural populations of *Juniperus ashei*. — Rhodora 80: 107—134.

LUNDKVIST K. 1979. Allozyme frequency distributions in four Swedish populations of Norway spruce (*Picea abies* L.) — Hereditas 90: 127—143.

MUHS H.-J. 1974. Distinction of Douglas-fir provenances using peroxidase-isoenzyme patterns of needles. — Silvae Genet. 23: 71—76.

©Verlag Ferdinand Berger & Söhne Ges.m.b.H., Horn, Austria, download unter www.biologiezentrum.at

Sakai K. J. & Miyazaki Y. 1972. Genetic studies in natural populations of forest trees. II. — Silvae Genet. 21: 149—154.

Schmidt-Vogt H. 1977. Die Fichte. Bd. I. — Paul Parey, Hamburg—Berlin.

Snyder E. B. & Hamaker J. M. 1978. Inheritance of peroxidase isozymes in needles of Loblolly and Longleaf Pines. — Silvae Genet. 27: 125—129.

Tigerstedt P. M. A. 1973. Studies on isozyme variations in marginal and central populations of *Picea abies*. — Hereditas 75: 47—60.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Phyton, Annales Rei Botanicae, Horn

Jahr/Year: 1982

Band/Volume: 22_2

Autor(en)/Author(s): Grill Dieter, Esterbauer Hermann, Birkner Maria, Klansek Klaus

Artikel/Article: Die Peroxidase-Isoenzymmuster von Picea abies, Abies alba und Larix decidua. 201-211