

(Aus dem Botanischen Institut der Technischen Hochschule Stuttgart.
Direktor: Prof. Dr. A. ARNOLD)

Über das Vorkommen und das physiologische Verhalten der Sedoheptulose im Rahmen des Kohlenhydrathaushaltes vegetativer Pflanzenteile*

Von

U. KULL

(Mit 9 Abbildungen)

Eingegangen am 24. 2. 1965

A. Einleitung

Das Vorkommen freier Sedoheptulose (D-Altroheptulose) im Pflanzenreich ist erstmals durch LA FORGE und HUDSON (1917) in vegetativen Teilen von *Sedum spectabile* nachgewiesen worden. Bei Untersuchungen des spezifischen Stoffwechsels der Crassulaceen konnte in den betreffenden Arten stets auch Sedoheptulose aufgefunden werden. Über das physiologische Verhalten dieses Zuckers liegen jedoch nur verhältnismäßig wenige Angaben vor (BENNET-CLARK 1933, WOLF 1937, PUCHER et al. 1947, VICKERY 1953, TOLBERT und ROHRBAUGH 1956, NORDAL et al. 1956, GARNIER-DARDART 1959, FABIAN 1961, vgl. auch WOLF 1960, 2).

Später hat die Sedoheptulose von ganz anderer Seite her Aufmerksamkeit erfahren, da sich ihre Phosphatester als Intermediärprodukte zweier wichtiger Stoffwechselzyklen herausstellten. Dies ist einmal der „CALVIN-BENSON-Zyklus“, in dessen regenerativer Phase Sedoheptulose-1,7-diphosphat und Sedoheptulose-7-phosphat auftreten (BENSON et al. 1951, 1952), und zum andern der oxydative Pentosephosphatzyklus — „WARBURG-DICKENS-HORECKER-Schema“ — (HORECKER u. SMYRNIOTIS 1952, HORECKER et al. 1953, 1955, AXELROD u. BEEVERS 1956, dort weitere Lit.), in dessen Verlauf Sedoheptulose-7-phosphat erscheint. Von letzterem aus führt auch ein Stoff-

*) Von der Fakultät für Natur- und Geisteswissenschaften der TH Stuttgart genehmigte Dissertation.

wechselweg zu verschiedenen aromatischen Pflanzenstoffen (KALAN und SRINIVASAN 1955, SRINIVASAN et al. 1956, NEISH 1960, dort weitere Lit.). In phosphorylierter Form ist Sedoheptulose also im Intermediärstoffwechsel pflanzlicher (und auch tierischer) Zellen allgemein verbreitet (NORDAL 1956, WANNER 1958, vgl. auch NIGAM et al. 1961).

Daß das Vorkommen freier Sedoheptulose nicht auf Crassulaceen beschränkt ist, wurde vor allem durch die Untersuchungen von NORDAL u. OISETH (1951, 1952) und von TOLBERT et al. (1957) gezeigt. Von letzteren, die Sedoheptulose in *Coleus blumei* aufgefunden haben, konnte auch festgestellt werden, daß der Zucker hier bei der Photosynthese als erstes frei auftretendes, d. h. nicht phosphoryliertes Kohlenhydrat gleichzeitig mit Saccharose erscheint und als Speicherzucker fungiert. Sedoheptulose kann also für den Kohlenhydrathaushalt der Pflanze von erheblicher Bedeutung sein (vgl. ARNOLD 1958).

Es war daher von Interesse, das Verhalten der Sedoheptulose als Speicherzucker — unabhängig von den besonderen Verhältnissen bei Crassulaceen — unter verschiedenen Bedingungen näher zu untersuchen, wobei natürlich auch andere Speicherkohlenhydrate mit zu berücksichtigen waren. Außerdem wurden Untersuchungen über das Vorkommen von Sedoheptulose angestellt, besonders in Pflanzengruppen mit Arten, aus denen dieser Zucker schon bekanntgeworden war. Schließlich sollten noch Hinweise auf die Stoffwechselwege der Zelle gesucht werden, die freie Sedoheptulose liefern.

B. Experimenteller Teil

I. Material

Für die meisten Versuche wurden Pflanzen eines Klons von *Coleus blumei* BENTH. verwendet. Dieser wurde längere Zeit in einem Gewächshaus des Botanischen Gartens gezogen, so daß immer genügend jüngere Pflanzen zur Verfügung standen. Es zeigte sich allerdings, daß die verwendeten Pflanzen während des Winters weniger gut auf die verschiedenen Versuchsbedingungen ansprachen, als während der übrigen Jahreszeiten. Diese Tatsache fiel schon MÜLLER (1937) bei Transpirationsversuchen an *Coleus* auf.

Das jahresperiodische Verhalten der Sedoheptulose wurde an *Saxifraga decipiens* EHRH. (= *S. rosacea* MOENCH) untersucht. Diese Versuchspflanzen stammten aus einem einheitlichen, NE-exponierten Polster im Alpinum des Botanischen Gartens. Bei dieser Art hatten bereits NORDAL u. OISETH (1952) Sedoheptulose in größeren Mengen nachgewiesen. Sie schien für solche Unter-

suchungen besonders geeignet, da das ganze Jahr grüne Rosetten zur Verfügung standen. Weiterhin wurde der Sedoheptulosegehalt von *Omphalodes verna* MOENCH während einer Vegetationsperiode (April—Dezember 1963) untersucht. Die Pflanzen stammten aus einem einheitlichen, im Halbschatten gelegenen Bestand im Botanischen Garten.

Die Ernte von *Saxifraga* und *Omphalodes* erfolgte jeweils um 10⁰⁰; um tagesperiodischen Schwankungen im Gehalt der untersuchten Kohlenhydrate möglichst aus dem Wege zu gehen. Von *Saxifraga decipiens* wurden zu weiteren Untersuchungen („Kälte- und Wärme-“ Versuche) Pflanzen aus demselben Pflaster eingetopft und im Freiland gehalten.

Zu einigen Vergleichsbeobachtungen dienten Pflanzen eines Klons von *Bryophyllum tubiflorum* HARR. sowie Blätter einer Pflanze von *Persea gratissima* GAERTN. aus dem Botanischen Garten.

II. Methoden

Ernte, Aufarbeitung und Extraktion des Materials zum Nachweis und zur Bestimmung der Zucker erfolgte nach der von JEREMIAS (1958) beschriebenen Methode. Das Absorptionsvermögen der zur Aufarbeitung verwendeten Kohle für Zucker nimmt von den Mono- zu den Oligosacchariden zu, d. h. es hängt von der Größe des Zuckermoleküls ab (HERZOG 1909). Es darf aber angenommen werden, daß sich Sedoheptulose nicht wesentlich anders verhält, als die anderen Monosaccharide. Weiterhin wurde das als Standard zur Verfügung stehende Sedoheptuloseanhydrid (= Sedoheptulosan, 2,7-Anhydro- β -D-altroheptulopyranose, PRATT et al. 1951) der Behandlung mit Aktivkohle + 10% Aceton im Ansatz unterzogen. Dabei ließen sich 97,5% der eingesetzten Menge wiederfinden. Die Reinigung der Rohextrakte nach dem Verfahren von JEREMIAS (1958) konnte daher direkt übernommen werden. Eine Stabilisierung der im Kühlschrank aufbewahrten Extrakte zu Vergleichsuntersuchungen läßt sich wegen der außerordentlichen Säureempfindlichkeit vieler Kohlenhydrate besser mit Thymol (JEREMIAS 1956) als durch Zugabe von Benzoesäure (GINTEROVA 1959) erreichen.

Auch die papierchromatographische Trennung erfolgte in Anlehnung an JEREMIAS (1958). Als Laufmittel wurde hauptsächlich Phenol-Wasser verwendet. Jedoch liegen die R_f -Werte der Saccharose (0,39) (PARTRIDGE 1948, STANGE 1959) und die der Sedoheptulose (0,44) (ZILL u. TOLBERT 1954) so ungünstig, daß bei größeren Sedoheptulosemengen eine gleichzeitige Bestimmung der Saccharose nicht möglich ist¹. Da nach dem Diagramm von LENK (1961) auch die Methode der Mehrfach-Chromatographie in diesem Fall nicht anwendbar war, mußte für die Abtrennung von Saccharose ein anderes Laufmittel gefunden werden. Nach eingehenden Vorversuchen mit verschiedenen üblichen Laufmitteln (PARTRIDGE 1948, CHARGAFF et al. 1948, JERMYN und ISHERWOOD 1949, STANGE 1959) ergab sich, daß die Trennung am besten mit n-Butanol-Äthanol-Wasser (4:1:5,v) zu erreichen war. Dieses Mengenverhältnis erwies sich günstiger als das von BEVENUE u. WILLIAMS (1951) angegebene (10:1:2,v). Die Anwendung essigsäurehaltiger Laufmittel war nicht möglich. Hierbei trat nämlich nicht nur eine merkliche Hydrolyse der Oligosaccharide ein, sondern vor allem auch eine starke Dehydratisierung der Sedoheptulose, was am Auftreten weiterer Flecken zu erkennen war, die sich beim Besprühen mit Orcin-Trichloressigsäure blau färbten (NOGGLE 1953, ZILL u. TOLBERT 1954, RICHTMYER u. PRATT 1956). Selbst

¹ Die Angabe eines R_f -Wertes von 0,69 für Sedoheptulose bei FINK et al. (1963) ist zweifellos ein Irrtum, sie bezieht sich offenbar auf das Anhydrid.

bei Verwendung von Phenol-Wasser mußte darauf geachtet werden, daß das Laufmittel stets frisch verwendet wurde, da sonst auch hier teilweise Artefaktbildung vorkam. Die R_f -Werte in Butanol-Äthanol-Wasser sind sehr klein, daher betrug die Laufzeit der Chromatogramme 84—96 h.

Der Zuckernachweis erfolgte für Aldosen mit Anilinphthalat (PARTRIDGE 1949), für Ketosen mit Orcin-Trichloressigsäure (KLEVSTRAND u. NORDAL 1950, BEVENUE u. WILLIAMS 1951). Dieses für den Nachweis von Ketoheptosen geschaffene Sprühreagenz ergibt mit Sedoheptulose eine intensiv blaugrüne Färbung, während mit Mannoheptulose diese mehr grünlich erscheint.

Die Angabe bei STANGE (1959), daß die Empfindlichkeitsgrenze für das Orcinreagenz bei 100 γ liege, ist unrichtig. Sie kann sich nur auf das Sedoheptulosan beziehen, für welches die Reaktion verhältnismäßig unempfindlich ist, so daß zunächst sogar angenommen worden war, daß gar keine Reaktion mit dem Anhydrid einträte (BEVENUE u. WILLIAMS 1951, UJEJSKI u. WAYGOOD 1954). ZILL u. TOLBERT (1954) haben aber gezeigt, daß sich auch geringere Mengen von Sedoheptulosan gut erkennen lassen, wenn man nach Besprühen das Chromatogramm 10 min bei 105° C hält, es danach erneut besprüht und nochmals 10 min erhitzt. Auch Spuren freier Sedoheptulose lassen sich auf diese Weise besser erkennen. Für diese liegt aber schon bei normaler Behandlung die Nachweisgrenze unter 10 γ . Mit Anilinphthalat zeigen Sedoheptulose und — in schwächerem Ausmaß — auch das Anhydrid nicht blaugrüne (STANGE 1959), sondern rötliche Farbreaktionen und eine im langwelligen UV-Licht rötliche Fluoreszenz, die derjenigen der Aldopentosen ähnelt.

Zur sicheren Identifizierung der Sedoheptulose wurde die von PRATT et al. (1951) und NOGGLE (1953) angegebene Behandlung mit heißer 0,2 n HCl verwendet. Dabei ergibt dieser Zucker — im Gegensatz zu allen anderen Heptosen — 4 Flecken, die mit Orcinreagenz die charakteristische Färbung zeigen (DISCHE 1953, ZILL u. TOLBERT 1954).

Die Prüfungen auf Polyfructosane im Extraktionsrückstand erfolgten mit der SELIWANOFF-Probe (BELOSERSKI u. PROSKURJAKOW 1956). Als weitere Nachweismittel für Zucker wurde noch verwendet: m-Phenylendiamin (CHARGAFF et al. 1948), das mit Sedoheptulose orangerote Färbung und ebensolche UV-Fluoreszenz ergibt; Benzidinreagenz nach der Vorschrift d von CHAN u. CAIN (1961), mit dem Aldosen und Ketosen nebeneinander nachgewiesen werden können und Diphenylamin-Harnstoff nach BAILEY (1962), mit dem Heptosen blaurote Färbung zeigen. Zur Prüfung auf Pentosen diente außer Anilinphthalat auch Diphenylamin-Anilin-Reagenz (BAILEY u. BOURNE 1960), mit dem die Aldopentosen grünlichblaue Flecken ergeben. Da nicht alle Pentosen als Vergleichssubstanzen zur Verfügung standen, wurden sie durch LOBRY DE BRUYN-VAN EKENSTEIN-Umlagerung (48-stündige Einwirkung von $\frac{n}{1000}$ NaOH auf Ribose und Xylose) hergestellt.

Als Vergleichsmaterial für Sedoheptulose diente ein Extrakt aus *Sedum spectabile*, für Mannoheptulose ein solcher aus Blättern von *Persea gratissima*.

Eluierung und quantitative Bestimmung der Zucker mit dem Zeiss-Kolorimeter Elko II erfolgte nach den bei JEREMIAS (1958) angegebenen Verfahren (vgl. auch BARRENSCHEEN u. VALYI-NAGY 1949, GARDELL 1951, STANGE 1959). Die Bestimmung der Sedoheptulose geschah nach dem Orcin-Verfahren von DISCHE (1953, 1962, 2), das in modifizierter Form verwendet wurde (vgl. auch NORDAL u. KLEVSTRAND 1950, BRUNS et al. 1958):

2 ml einer Lösung, die 5—100 γ /ml Sedoheptulose enthält, werden mit 1 ml konz. HCl versetzt (vgl. PROCHOROFF et al. 1962) und 15 min auf dem kochenden

Wasserbad gehalten. Nach 5 min Kühlung in Eiswasser werden die Eisen-(III)-chlorid- und Orcinlösung nach DISCHE zugesetzt und genau 3 min im kochenden Wasserbad erhitzt. Diese Zeit muß sorgfältig eingehalten werden, da sich sonst Schwankungen der Farbintensität störend bemerkbar machen. Danach wird erneut eisgekühlt, die Lösung mit 3 ml Äthanol (96 %) versetzt und geschüttelt. Nach Erreichen der Zimmertemperatur wird bei 620 und 530 m μ kolorimetriert. Die Differenz der Durchlässigkeiten dient als Maß für die Konzentration.

Da beim Eluieren der Sedoheptulose z. T. auch Saccharose miteluiert wurde, mußte geprüft werden, inwieweit diese die Sedoheptulose-Messung stört. Es zeigte sich, daß Saccharose-Mengen bis etwa zum Dreifachen des Sedoheptulosegehaltes praktisch nicht stören. Bei höheren Saccharosekonzentrationen treten meßbare Fehler auf, die mit weiterer Zunahme des Saccharosegehaltes rasch ansteigen. Die bei der Orcinreaktion mit Sedoheptulose erhaltene Färbung ist gut haltbar. Bei Luftabschluß, dunkler und kühler Aufbewahrung trat innerhalb 48 Stunden keine meßbare Veränderung der Absorptionswerte ein.

Zur Aufstellung von Eichkurven standen Ribose, Xylose, Glucose, Galaktose, Fructose, Saccharose, Raffinose, Stachyose und Sedoheptulosan zur Verfügung. Die quantitativen Angaben über Verbascose sind auf Stachyose bezogen. Da der Unterschied der Eichkurven von Raffinose und Stachyose nicht sehr groß ist, darf angenommen werden, daß dies auch für Verbascose gilt, und daher der hierbei gemachte Fehler gering bleibt. Als Standard für die Sedoheptulosemessung wurde Sedoheptuloseanhydrid verwendet, das IR-spektroskopisch geprüft worden war (vgl. PLAISTED 1960)^{2,3}.

Die quantitative Bestimmung der Stärke erfolgte in dem bei der Zuckerextraktion verbliebenen Rückstand durch Lösen mit Perchlorsäure und kolorimetrische Messung der Farbreaktion mit Anthron-Schwefelsäure nach dem Verfahren von MC CREADY et al. (1950, vgl. auch MURAYAMA et al. 1955, DISCHE 1962, 1).

Die Bestimmung des Glykolidgehaltes bei *Saxifraga* geschah nach der von BAILEY (1962) angegebenen Methode, wobei die Messung der Mengen an freigesetzten Zuckern ebenfalls mit Anthron-Schwefelsäure vorgenommen und auf Galaktose als Standard bezogen wurde, in der Annahme, daß auch bei *Saxifraga* die Glykolipide ausschließlich oder vorwiegend Galaktose als Zuckerbestandteil enthalten. Daß mit dieser Methode nicht immer alle Glykolipide erfaßt werden, zeigen die Untersuchungen von WEENINK (1963).

Alle quantitativen Angaben wurden auf Prozente des Trockengewichts (stabilisiertes Material) bezogen.

Der relative Anthocyan-Gehalt bei *Coleus* wurde nach einem von PARKER (1962) angegebenen Verfahren gemessen. Einige qualitative Prüfungen auf Zuckeralkohole wurden mit ammoniakalischer Silbernitratlösung als Sprühreagenz durchgeführt (STANGE 1959). Um sie von den Zuckern zu unterscheiden, wurden Vergleichschromatogramme mit m-Phenylendiamin- und Benzidin-Reagenz behandelt (s. o.). Als Testsubstanz stand Mannit zur Verfügung. Als Vergleichsmaterial für Volemit diente der Extrakt aus dem Fruchtkörper von

² Für die Möglichkeit zur Aufnahme eines IR-Spektrums bin ich Herrn Professor Dr. J. GOUBEAU sehr dankbar.

³ Aus dem IR-Spektrum geht auch die Unrichtigkeit der von HUDSON (1938) für das Anhydrid angegebenen Struktur hervor, die schon von PRATT et al. (1951) auf Grund chemischer Befunde widerlegt worden war. Charakteristische Epoxid-Banden treten nicht auf (vgl. BELLAMY 1955, PIERSON et al. 1956, LORD u. NOLIN 1956, TOBIN 1960, OTTING 1963, VERSTRAETEN 1964).

Lactarius volemus Fr. Auch für einige Untersuchungen über Gerbstoffe bei *Saxifraga* diente ammoniakalische Silbernitratlösung als Nachweismittel. Die Extraktion erfolgte nach LINSKENS (1959). Als Laufmittel wurde n-Butanol-Eisessig-Wasser (4 : 1 : 5, v) benutzt⁴.

Zu einigen orientierenden Untersuchungen über Aminosäuren in *Coleus* wurde ein Extrakt des Materials in 70%igem Äthanol direkt für den papierchromatographischen Nachweis verwendet (VIRTANEN 1955). Nach zweidimensionaler Chromatographie (1. Phenol-Wasser, 2. n-Butanol-Eisessig-Wasser 4 : 1 : 5, v; vgl. DÖRFEL 1959) wurde mit Ninhydrin (FISCHER u. DÖRFEL 1953) besprüht und der relative Gehalt an Aminosäuren aus Fleckgröße und -intensität geschätzt.

Die Bestimmung der pH-Werte der Blattgewebe, die natürlich nur Näherungswerte sein können, erfolgte nach SMALL (1956) und DRAWERT (1955, 1956, dort auch weitere Lit.).

III. Vorkommen von Sedoheptulose (und Hinweise auf andere Zucker)

Schon WILLIAMS u. BEVENUE (1951) und WILLIAMS et al. (1952) haben eine weite Verbreitung nicht näher identifizierter Ketoheptosen in höheren Pflanzen festgestellt. Durch die angewandte Methode wurden selbst äußerst geringe Mengen erfaßt. Es ist anzunehmen, daß es sich zumeist um Sedoheptulose handelt. Darauf weisen die späteren Befunde von BEVENUE et al. (1961) bei *Ficus* und eigene Nachprüfungen bei Zuckerrübe und Karotte hin. Die festgestellten Mengen sind aber so gering, daß sie als Speicherzucker keinerlei Bedeutung haben können. Im Folgenden sollen nur die Vorkommen von Sedoheptulose erwähnt werden, bei welchen der Zucker chromatographisch ohne vorherige Beseitigung vergärbarer Zucker nachweisbar ist. Die Angabe Sp bedeutet, daß die gefundene Menge bei oder unter 0,1 % d. Tr.-gew. liegt. Eigene Befunde sind mit K gekennzeichnet.

Angiospermophyta:

Boraginaceae:

Erhebliche Mengen von Sedoheptulose sind in den Blättern von *Omphalodes verna* zu finden (SCHEUNEMANN, unveröffentl. Staatsexamensarb. TH Stuttgart). Auch Rhizom, Wurzeln (Sp) und Blüten enthalten Sedoheptulose (K). Außerdem waren mindestens 5 Polyfructosane nachweisbar (K). Die Prüfung weiterer 10 Arten aus 7 Gattungen der Familie auf Sedoheptulose verlief negativ.

⁴ Ein Überschuß an ammoniakalischer Silbernitratlösung muß sofort nach Verwendung beseitigt werden, da sich darin schon nach wenigen Stunden hochexplosive Produkte bilden können.

Crassulaceae:

In dieser Familie ist Sedoheptulose offenbar ubiquitär verbreitet. Zunächst war der Zucker in *Sedum spectabile* (LA FORGE und HUDSON 1917), *Bryophyllum calycinum* (WOLF 1931 u. 1937; BENNET-CLARK 1933, PUCHER et al. 1947), *Sedum praealtum* (BENNET-CLARK 1933), *S. acre*, *boloniense*, *reflexum* (PRONER 1936) und in *Sempervivum glaucum* (WOLF 1937) nachgewiesen worden. Durch systematische Prüfung fand NORDAL (1940) in weiteren 11 *Sedum*-Arten, 2 *Sempervivum*-Arten und in *Echeveria spec.* Sedoheptulose. 1951 zeigten dann NORDAL u. KLEVSTRAND (1951) auf papierchromatographischem Wege, daß in Vertretern aller Unterfamilien der Crassulaceen Sedoheptulose vorkommt. Es folgten die Befunde von SATO et al. (1954), NORDAL et al. (1956), UEDA und SASAKI (1957) und YAMADA (1959), der aus *Sedum alboroseum* erstmals kristalline Sedoheptulose hergestellt hat. Mit den eigenen Ergebnissen (*Sedum ochroleucum*, Blätter; *Sempervivum arachnoideum*, Blätter und Petalen, *Bryophyllum tubiflorum*, in allen vegetativen Teilen, sowie in Jungpflanzen, die sich noch auf der Mutterpflanze befanden; *Umbilicus veneris*, Blätter und Knollen⁵ ist nunmehr in insgesamt 53 Arten Sedoheptulose nachgewiesen. Bisher ist keine Art der Familie ohne diesen Zucker bekanntgeworden. Die Angabe von PUCHER et al. (1947,1), daß junge Blätter junger Pflanzen von *Bryophyllum calycinum* keine Sedoheptulose enthalten sollen (vgl. auch WANNER 1958), trifft nicht zu. In jungen Blättern 6 cm hoher Pflanzen sind erhebliche Mengen des Zuckers nachzuweisen (K).

Euphorbiaceae:

In *Euphorbia cyparissias* waren Spuren freier Sedoheptulose vorhanden (K).

Lamiaceae:

In dieser Familie ist Sedoheptulose bisher nur aus 3 Arten bekanntgeworden: *Coleus blumei* (TOLBERT et al. 1957, PLAISTED 1960), *Brunella grandiflora*, Blätter (Sp) (JEREMIAS 1965) und *Salvia*

⁵ Bei der Untersuchung der im Frühjahr geernteten Knollen von *Umbilicus veneris* konnten nur Spuren von Maltose aufgefunden werden. BRIDEL (1924) fand sie in sehr großen Mengen im Herbst. Zur Nachprüfung diente das spezifische Diphenylamin-Anilin-Reagenz (BUCHAN u. SAVAGE 1952, SCHWIMMER u. BEVENUE 1956, BAILEY u. BOURNE 1960, BAILEY 1963).

splendens, Blätter (Sp) (K). In *Brunella grandiflora* scheinen auch Spuren Mannoheptulose vorzukommen (JEREMIAS). Polyfructosane, wie sie SATYANARAYANA (1962) in *Coleus barbatus* fand, konnten bei *C. blumei* nie nachgewiesen werden.

Moraceae:

In Blättern und Früchten von *Ficus carica* haben BEVENUE et al. (1961) Sedoheptulose und Mannoheptulose gefunden. Auch Blätter von *Ficus magnolioides* enthalten (Sp) Sedoheptulose (K).

Oleaceae:

In Blättern von *Syringa vulgaris* ist Sedoheptulose in Spuren nachweisbar (JEREMIAS, mündl. Mitt.). Jedoch konnte der Zucker während der Vegetationsperiode nicht immer aufgefunden werden (K).

Papilionaceae:

Rinde von *Astragalus siculus* enthält Spuren von Sedoheptulose (K).

Polygonaceae:

Nachgewiesen (K) wurde Sedoheptulose in Blättern von *Rheum undulatum* und *Rheum rhabarbarum*. Die Prüfung von 4 Arten aus 3 weiteren Gattungen verlief negativ.

Primulaceae:

NORDAL u. OISETH (1951) fanden im Rhizom von *Primula elatior* Sedoheptulose und machten das Vorkommen von Mannoheptulose wahrscheinlich. Später konnten sie auch im Rhizom von *Primula vulgaris* sowie in Blättern und Blüten von *P. veris* Sedoheptulose nachweisen (NORDAL u. OISETH 1952). Dazu kommen nun die Befunde aus den Blättern folgender Arten (K): *P. elatior*, *farinosa*, *hirsuta*, *auricula*, *bulleyana* und *Soldanella alpina* (Sp.) Mannoheptulose konnte in größeren Mengen in den Blättern von *P. auricula* nachgewiesen werden und kommt in Spuren wahrscheinlich auch in Blättern von *P. elatior* vor (K). *Soldanella alpina* fällt noch durch außerordentlichen Reichtum an Fructose auf. In 4 weiteren Arten aus 3 anderen Gattungen der Familie wurde keine Sedoheptulose gefunden.

Saxifragaceae:

NORDAL u. OIETH (1952) haben Sedoheptulose in folgenden 8 der 10 von ihnen untersuchten Arten aufgefunden: *Parnassia palustris*, *Saxifraga decipiens*, *arendsii*, *aizoon*, *cotyledon*, *hypnoides*, *umbrosa* und *Chrysosplenium alternifolium*⁶. Weiterhin ist Sedoheptulose enthalten (K) in *Chrysosplenium oppositifolium*, *Saxifraga bulbifera*, *hieracifolia*, *irrigua*, *moschata*, *oregana*, *trifurcata*, *oppositifolia* (Sp) und *cymbalaria* (Sp) und in *Bergenia crassifolia*. Bei *Saxifraga decipiens* konnte der Zucker in Blütenblättern und unreifen Früchten nachgewiesen werden (K). Blühende Pflanzen von *S. oppositifolia* (aus 2500 m NN) enthalten sehr große Mengen besonders der Raffinose-Zucker (Raffinose, Stachyose, Verbascose). Weitere 12 Arten aus 10 anderen Gattungen der Familie wurden ohne Erfolg auf Sedoheptulose geprüft. Der negative Befund von NORDAL u. OIETH (1952) bei *Saxifraga stellaris* konnte bestätigt werden. Dagegen enthält diese Art Polyfructosane (K).

Solanaceae:

Die von VAN DIE (1962) in *Solanum lycopersicum* aufgefundene Heptulose erwies sich als Mannoheptulose (K).

Vitaceae:

In jungen Blättern von *Vitis vinifera* konnten Spuren von Sedoheptulose nachgewiesen werden (POTINECKE, unveröffentlichte Staatsexamensarb. TH Stuttg.).

F u n g i :**Basidiomycetes:**

Außerhalb der Angiospermen ist freie Sedoheptulose bisher nur aus Fruchtkörpern und Sporen von 9 *Inocybe*-Arten bekanntgeworden (BENEDICT et al. 1961). Da aus *Lactarius volemus* schon lange Volemit (= D-Manno-D-talo-heptit, STEWART et al. 1949) bekannt ist (BOURQUELOT 1889, E. FISCHER 1895), wurden dieser Pilz und einige weitere Arten der Gattung auf Heptulosen geprüft. Sedoheptulose konnte, jeweils in geringen Mengen, in Fruchtkörpern von *Lactarius volemus* FR., *deliciosus* (L. ex FR.) GRAY, *rufus* (SCOP.) FR., *piperatus* (SCOP.) FR. und *rugatus* KÜHN-ROMAGN. nach-

⁶ Die Art enthält im Gegensatz zu den Befunden von NORDAL u. OIETH auch Glucose, allerdings nur in geringer Menge.

gewiesen werden (K). Prüfung auf Zuckeralkohole ergab bei allen Arten das Vorkommen von Mannit (vgl. ZELLNER 1913, 1915, BONNET 1959). Ein weiterer Zuckeralkohol konnte außer bei *L. volemus* auch in *L. rugatus* gefunden werden. Da die Flecken auf den Chromatogrammen in beiden Fällen gleichen R_f -Wert besitzen, könnte es sich auch bei *L. rugatus* um Volemit handeln.

IV. Physiologisches Verhalten der Sedoheptulose (und anderer Kohlenhydrate)

1. Jahresperiodische Schwankungen des Gehaltes an Speicherkohlenhydraten

a) Untersuchungen an *Saxifraga decipiens*

In dieser Art konnten als lösliche Kohlenhydrate das ganze Jahr über Glucose, Fructose, Sedoheptulose, Saccharose und Spuren von Xylose festgestellt werden. Dazu kommen während der kälteren Jahreszeit die sonst fehlenden Zucker der Raffinose-Familie (FRENCH 1954): Raffinose, Stachyose und Verbascose. Der Jahresgang der Zucker und der Stärke ist in Abb. 1 dargestellt⁷.

Während des ganzen Jahres ist Sedoheptulose der weitaus vorherrschende Zucker. Ihre Menge weist starke Schwankungen auf. Das Minimum liegt, wie auch für alle anderen Zucker, im August. Im Oktober folgt ein erstes Maximum (Herbstmaximum). Dann geht die Menge etwa um 25 % zurück, steigt aber zum Februar hin wieder deutlich an. Einer neuerlichen Abnahme im März folgt dann das außerordentlich hohe Frühjahrsmaximum im Mai. Zwischen der Mai- und der Juniernte lag die Blütezeit der Pflanzen. Vom Mai ab fällt der Sedoheptulosegehalt zum August hin stetig. Stichprobenartige Nachprüfung der Sedoheptulosemengen im folgenden Jahr brachte entsprechende Ergebnisse (August 3,0 %, Oktober 8,4 %, Dezember 7,3 %).

Weitgehend gleichartige jahresperiodische Schwankungen, wenn auch in geringerem Ausmaß, zeigt die Fructose. Auch ihre Menge besitzt im Herbst und im Frühjahr deutliche Maxima. Ein

⁷ Die Meßergebnisse an den im Januar unter einer Eisdecke geernteten, völlig gefrorenen Pflanzen werden im Folgenden nicht weiter berücksichtigt, da hier sowohl die Zuckergehalte als auch der pH-Wert deutlich aus den sonstigen Meßwerten herausfallen.

Herbstmaximum dieses Zuckers hat schon JEREMIAS (1958) in Blättern von *Hedera helix* nachgewiesen. In der Zeit von Juni bis September ist die Menge an Fructose wesentlich geringer als vom Spätherbst bis zum Frühjahr. Das Maximum im Mai ist auch bei Glucose

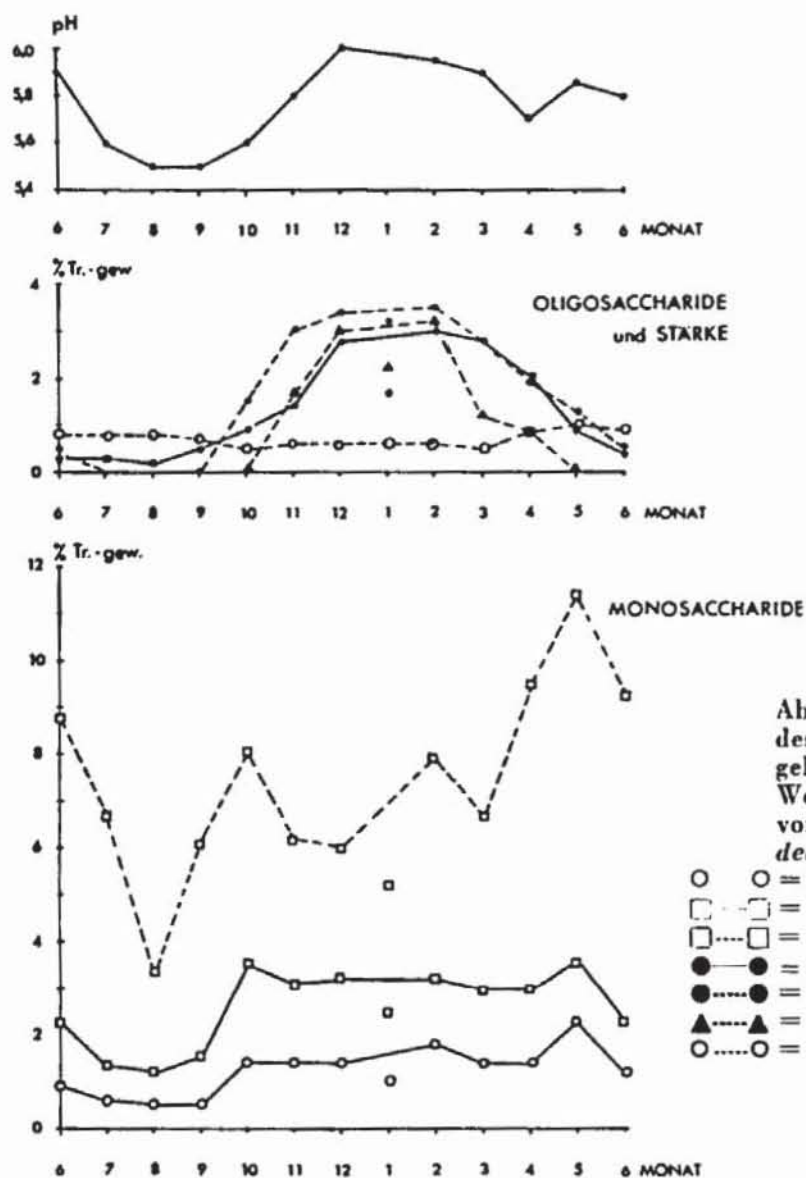


Abb. 1. Jahresgang des Kohlenhydratgehaltes und des pH-Wertes in Sprossen von *Saxifraga decipiens*.

und, soweit dies bei den geringen Mengen erkannt werden kann, bei der Xylose (vgl. Tab. 1) ausgeprägt. Die Glucosemenge ist während des Winters etwas erhöht. Jedoch sind die Schwankungen weniger deutlich als bei Sedoheptulose und Fructose (vgl. JEREMIAS 1964).

Die Saccharose zeigt das schon von JEREMIAS (1958) bei Blättern von *Hedera helix* beschriebene Verhalten. Sie ist allerdings bei *Saxifraga decipiens* im Gegensatz zu den meisten sonstigen Befunden nie vorherrschender Zucker, sondern bleibt mengenmäßig stets hinter Sedoheptulose und Fructose, winters auch hinter der Raffinose zurück. Auch die Raffinosezucker zeigen Gehaltsschwankungen, wie sie schon von JEREMIAS (1958, 1962, 1964, dort weitere Lit.), KASHIWADA (1961, 1) und PARKER (1959, 1962, 1963) beschrieben worden sind. Raffinose tritt vom Oktober an auf. Ihre Menge

Tabelle 1
Jahresgang, des Xylosegehaltes und des Gehaltes lipidgebundener Zucker
in *Saxifraga decipiens* (in % Tr.)

Monat	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6
Xylose ..	0,05	Sp	Sp	0,05	0,10	0,05	0,05	0,05	0,05	0,05	0,10	0,15	0,05
lipidgeb. Zucker ..	0,14	0,10	0,09	0,15	0,25	0,30	0,32	0,30	0,31	0,16	0,18	0,14	0,16

nimmt bis zum Wintermaximum im Februar zu. Von November bis März erreicht sie nach der Sedoheptulose die höchsten Konzentrationen. Diese nehmen dann bis zum Juni ständig ab; im Juli ist sie völlig verschwunden. Stachyose ist im Oktober in Spuren vorhanden, wurde ab November in größeren Mengen gebildet und blieb bis zum Mai nachweisbar. Verbascose konnte nur in Spuren von November bis zum März aufgefunden werden.

Ein auf den Chromatogrammen mit Orcin nachweisbarer schwacher blauer Fleck mit einem R_f -Wert von 0,23—0,25 in Phenol-Wasser, der in den Wintermonaten intensiver wird, dürfte durch Sedoheptulosemonophosphat hervorgerufen worden sein (Nachweis mit Ammoniumolybdat-Reagenz nach HANES u. ISHERWOOD 1949).

Das schon von JEREMIAS (1958) festgestellte unterschiedliche Verhalten der Mono- und Oligosaccharide tritt bei Sprossen von *Saxifraga decipiens* noch deutlicher in Erscheinung als in den Blättern von *Hedera helix*. Während bei den Monosacchariden deutliche Herbst- und Frühjahrsmaxima und ein weniger deutliches Wintermaximum erkennbar sind, zeigen die Oligosaccharide nur das typische winterliche Maximum, an dem Saccharose, Raffinose und Stachyose fast gleichmäßig beteiligt sind. Die Monosaccharide herrschen wegen der großen Sedoheptulosemengen das ganze Jahr über

vor. Die Hauptzunahme der Oligosaccharide im Herbst fällt mit dem Rückgang der Monosaccharidmengen — vor allem derjenigen der Sedoheptulose — vom Herbstmaximum auf die Winterwerte zusammen. Umgekehrt entspricht die rasche Abnahme der Oligosaccharide vom März an einem außerordentlichen Anstieg der Monosaccharidmenge bis zum Frühjahrsmaximum.

Stärke ist in *Saxifraga decipiens* nur in geringen Mengen enthalten und zeigt keinen ausgeprägten Jahresgang. Dies stimmt mit den Befunden von MOONEY u. BILLINGS (1960) an *Saxifraga rhomboidea* überein. Im Winter ist ihre Menge geringer als während der Sommermonate, was den Angaben von LIDFORSS (1896, 1907) entspricht. Das Maximum wird im Mai und Juni erreicht, d. h. während der Blüte und vor der Fruchtreife der Pflanzen. Über ähnliche Verhältnisse bei *Pinus maritima* berichten DAVID et al. (1963). In den Rinden vieler Holzpflanzen hat schon FISCHER (1890) ein Frühjahrsmaximum der Stärke festgestellt. In *Saxifraga* steigt auch im Maximum die Stärkemenge nicht über 1 %. Daher kann angenommen werden, daß das gleichzeitige hohe Frühjahrsmaximum der Monosaccharide als wichtiger Reserve-„pool“ für die reproduktive Phase dient (vgl. ARTYUKH 1962). Daß gerade zu Beginn der Hauptwachstumsphase eine Stärkespeicherung stattfindet, kann man vielleicht dadurch erklären, daß die Aktivität der Zellen wesentlich verstärkt ist. Dadurch dürfte das ATP-Angebot erhöht und infolgedessen die Stärkesyntheserate erhöht sein (vgl. EIFERT u. EIFERT 1963).

Auch die lipidgebundenen Zucker treten nicht in großen Mengen auf (vgl. Tab. 1), zeigen aber deutliche Jahresperiodik mit winterlichem Maximum und sommerlichem Minimum, wie schon BAILEY (1962) auf Grund einiger Messungen an *Lolium perenne* vermutete.

Die jahresperiodische Schwankung des pH-Wertes der Gewebe liegt innerhalb einer halben pH-Stufe. Der während der Sommermonate niedrigere pH-Wert steigt etwa parallel der Konzentration der Oligosaccharide an und erreicht im Dezember den höchsten Wert. Nach einer Aziditätserhöhung vor allem vom März zum April hin — auch hier parallel den Oligosaccharidmengen — folgt eine erneute Zunahme des pH-Wertes bis zum Mai, dann der Abfall auf die Sommerwerte. Das Absinken der Azidität im Frühjahr fällt mit der Zunahme der Monosaccharide und zugleich mit der Phase größter Aktivität der Pflanze zusammen. Während das sonstige Verhalten des Reaktionsmilieus durchaus der Annahme von JERE-

MIAS (1962) entspricht, trifft dies für das Frühjahr nicht zu (vgl. auch BÜNNING 1956).

b) Untersuchungen an *Omphalodes verna* (während einer Vegetationsperiode)

Um zu prüfen, ob sich Sedoheptulose auch in anderen höheren Pflanzen ähnlich verhält wie in *Saxifraga*, wurden die Änderungen der Zuckermengen während der Vegetationsperiode von *Omphalodes verna* untersucht (Abb. 2). In dieser Art herrschen Sedoheptulose und Saccharose vor; daneben treten Glucose, Fructose sowie eine Anzahl löslicher Oligosaccharide aus der Gruppe der Polyfructosane auf. Im Frühjahr und während der Sommermonate waren 4—5 verschiedene Fructosane nachweisbar; im Herbst stieg ihre Zahl auf mindestens 7 an.

Ihre sichere Identifizierung erfolgte durch Eluieren aus 10 Papierstreifen, anschließende Hydrolyse und erneute Chromatographie des Hydrolysats. Im Extraktionsrückstand ließen sich noch beträchtliche Mengen nicht gelöster Fructosane finden. Um die löslichen Fructosane wenigstens in grober Näherung quantitativ zu erfassen, wurden sie gemeinsam eluiert und nach Umsetzung mit dem Orcinreagenz die Absorptionen als Maß für die relative Konzentration benutzt. Die Hauptfehlerquellen bei diesem Verfahren liegen darin, daß einmal die höhermolekularen Fructosane offenbar relativ weniger zur Absorption beitragen, als die kleinemolekularen und zum anderen die Extrahierbarkeit der höheren Glieder ganz allmählich schlechter wird, so daß eine einigermaßen scharfe Grenze zwischen löslichen und unlöslichen Kohlenhydraten nicht besteht.

Das Verhalten der Zucker wurde von April (nur junge Blätter, Pflanzen vor der Blüte) bis zum Dezember verfolgt. Da im Dezember alle Blätter bereits Verfärbung und vertrocknete Stellen aufwiesen, können die hieraus erhaltenen Werte nur unter Vorbehalt mitbetrachtet werden. Auch das nur zu dieser Zeit festgestellte Auftreten freier Arabinose (0,3 %, bezogen auf Xylose-Standard) deutet auf irreversible Abbauprozesse hin.

Sedoheptulose ist im Frühjahr und Herbst der vorherrschende Zucker. Während des Sommers tritt Saccharose an diese Stelle. Wie bei *Saxifraga* zeigen Sedoheptulose und Fructose ein Frühjahrsmaximum im Mai. Danach fällt die Konzentration der Monosaccharide zum Sommerminimum im August ab, um zum Herbst hin wieder erheblich anzusteigen, wobei die Sedoheptulose vorangeht und im November ihren höchsten Wert erreicht. Damit entspricht das Verhalten der Sedoheptulose bei *Omphalodes* weitgehend dem bei *Saxifraga*. Die Glucose weist wesentlich geringere Schwankungen

auf; sie ist — wie bei *Saxifraga* — besonders während der Wachstumsphase im Frühjahr vermehrt. Der als Sedoheptulosemonophosphat angesprochene Fleck auf den Chromatogrammen zeigt auch bei *Omphalodes* zum Winter hin eine Intensitätszunahme.

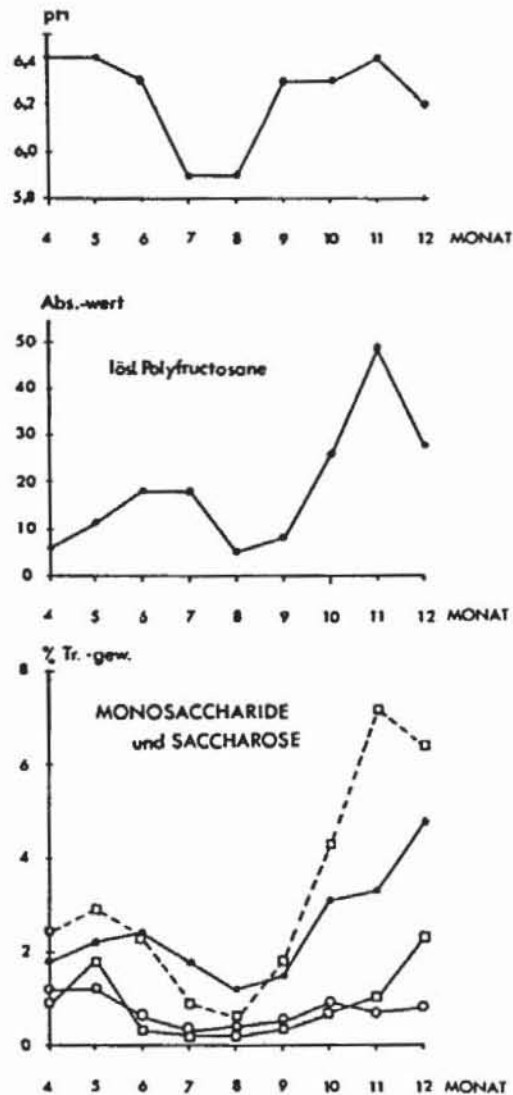


Abb. 2. Verhalten der Zucker und des pH-Wertes während der Vegetationsperiode in Blättern von *Omphalodes verna*. (Erläuterungen s. Abb. 1).

Der Gehalt an Saccharose und löslichen Polyfructosanen erreicht im Juni ein erstes Maximum, fällt zum Sommer hin ab und steigt von August stetig wieder an; die Saccharose wird besonders gegen Ende der Vegetationsperiode stark angehäuft (vgl. REINUS 1962). Die erhebliche Zunahme der Absorptionswerte der Fructosane beruht wahrscheinlich vor allem auf der gut erkennbaren Erhöhung der Menge der niedermolekularen Glieder (vgl. JEFFORD und EDELMAN 1963). Die niederen Polyfructosane scheinen also,

soweit sich das bei einer nicht immergrünen Art erkennen läßt, beim winterlichen Zuckermaximum eine ähnliche Rolle spielen zu können, wie die Raffinosezucker bei vielen anderen Arten (vgl. MUDRA 1933, MIKHLIN u. AKHUMBAEVA 1956).

Die gemessenen pH-Werte liegen — wie beim Jahresgang von *Saxifraga* — innerhalb einer halben pH-Stufe. Die höchsten Werte werden im Frühjahr und im November erreicht; dagegen ist während des sommerlichen Zuckerminimums auch hier die aktuelle Azidität erhöht.

Im Rhizom von *Omphalodes verna* ist im Oktober die Menge an Sedoheptulose viel geringer als in den Blättern, wie aus Tab. 2 hervorgeht.

Tabelle 2

Zuckergehalte in Blättern und Rhizom von *Omphalodes verna* (Anfang Oktober; in % Tr.)

	Glucose	Fructose	Sedoheptulose	Saccharose
Blätter	0,9	0,7	4,3	3,1
Rhizom	0,3	0,3	0,2	1,6

2. Tagesperiodische Schwankungen des Gehaltes an Speicherkohlenhydraten

a) Untersuchungen an Blättern von *Coleus blumei*

Das tagesperiodische Verhalten der Sedoheptulose, der übrigen Zucker und der Stärke wurde an Blättern (mit Stiel) jüngerer Pflanzen von *Coleus blumei* (etwa 15 cm hoch) Ende Juni untersucht (Abb. 3). Schon TOLBERT et al. (1957) haben bei *Coleus*-Varietäten tagesperiodische Schwankungen der freien Sedoheptulose festgestellt, jedoch die Veränderungen anderer Kohlenhydrate nicht berücksichtigt.

Die Ernte der *Coleus*-Pflanzen erfolgte während 24 Stunden in 4stündigem Abstand. Die Gewächshaustemperatur lag tagsüber nahezu konstant bei 30° C und fiel nachts auf knapp 20° C ab. Die Blätter der Pflanzen wiesen hohe Zuckergehalte auf. Außer Sedoheptulose als vorherrschendem Zucker waren Glucose, Fructose, Saccharose, Raffinose, Stachyose und Verbascose vorhanden. Die meisten Zucker sowie die Stärke zeigten ausgeprägte tagesperiodische Konzentrationsveränderungen. Das Zuckerminimum lag in

den früheren Morgenstunden (kurz vor Sonnenaufgang), das Maximum sowohl der Zucker als auch der Stärke wurde am Untersuchungstag am späten Nachmittag erreicht (vgl. z. B. DAVIS und SAWYER 1916, LANGNER 1928, CLEMENTS 1930, WASSINK 1953, MEINL 1963, weitere Lit. vgl. FISCHER 1958). Unter den Monosacchariden zeigt außer der Sedoheptulose, deren Menge zwischen 2,0 % (5⁰⁰) und

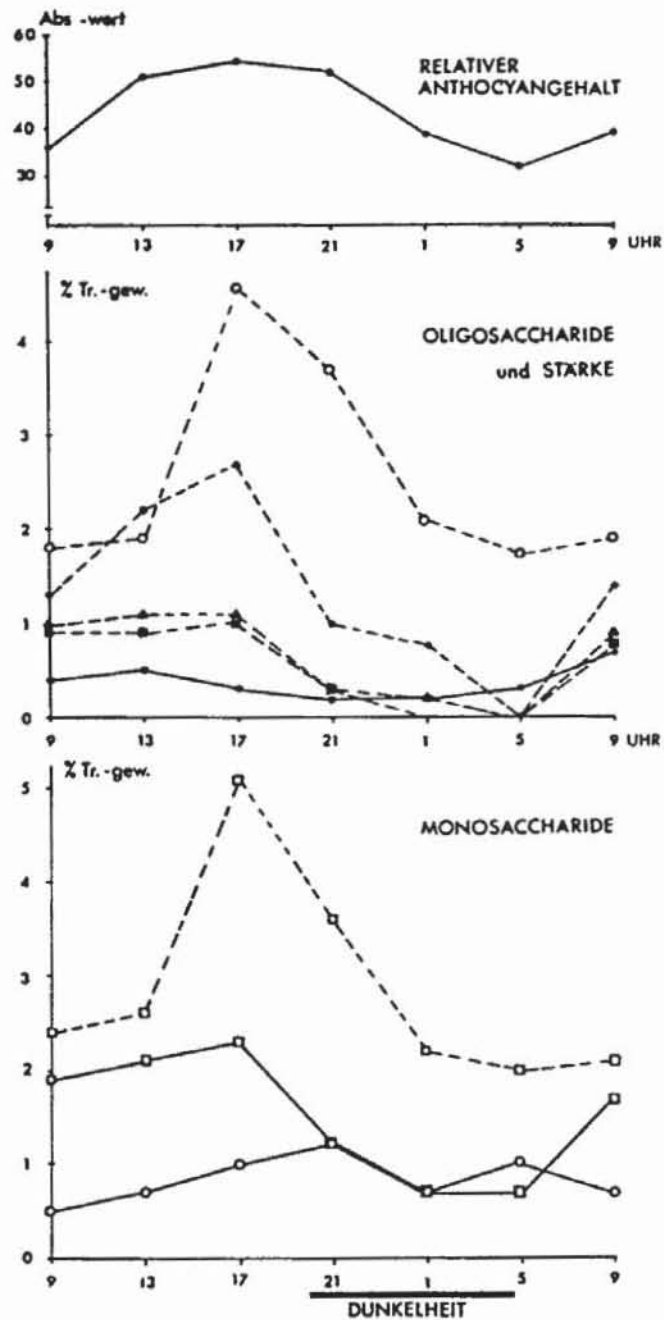


Abb. 3. Tagesgang des Kohlenhydrat- und Anthocyangehaltes in Blättern von *Coleus blumei*. (■—■ = Verbascose, andere Zeichen s. Abb. 1).

5,1 % (17⁰⁰) schwankte, auch die Fructose deutliche Tagesperiodik. Dagegen sind die Schwankungen des Glucosegehaltes unregelmäßig. Bei den Oligosacchariden fällt vor allem die starke Veränderung der Raffinosemengen auf. Während der Nachmittags- und Abendstunden ist Raffinose der Zucker, der nach der Sedoheptulose die höchsten Konzentrationen erreicht. Dagegen ist sie um 5⁰⁰ nur in Spuren vorhanden. Damit ist klargestellt, daß dieses Trisaccharid erhebliche diurnale Konzentrationsschwankungen aufweisen kann. Die Saccharose zeigt zwar Tagesperiodizität, steht aber mengenmäßig so stark zurück, daß sie als Speicherkohlenhydrat nur geringe Bedeutung besitzt. Stachyose und Verbascose verschwinden nachts völlig, erreichen aber schon in den Morgenstunden Konzentrationen um etwa 1 %, die sich dann tagsüber kaum verändern. Von den Abendstunden an findet rasch Abbau oder Abtransport statt. Auch die Fructose erreicht schon morgens eine hohe Konzentration, die sich am Tage nur noch wenig erhöht. Die Hauptmenge der tagsüber neu gespeicherten Kohlenhydrate wird in Form von Sedoheptulose, Raffinose und Stärke abgelagert. Auffällig sind die weitgehend parallel verlaufenden Schwankungen von Sedoheptulose- und Stärkegehalt. Obwohl es sich bei *Coleus* um typische Stärkeblätter handelt, zeigt nicht allein die Stärke die größten Veränderungen der Kohlenhydratfraktionen, sondern in gleichem Ausmaß die Sedoheptulose, also ein Monosaccharid⁸.

Eine Messung des relativen Anthocyangehaltes (bezogen auf das Trockengew.) zeigte, daß auch dieser im Laufe des Tages deutlich schwankt. Das Maximum liegt ebenfalls am Spätnachmittag, danach sinkt die Menge bis in die frühen Morgenstunden ab, um vormittags rasch wieder anzusteigen. Der Anthocyangehalt geht also dem Gehalt freier Zucker weitgehend parallel (vgl. Abb. 3). Tagesperiodische Schwankungen von Heterosiden sind schon verschiedentlich festgestellt worden (vgl. KERSTAN 1934, LISIVCIN 1952, ESDORN u. NÖLL 1955). Nach BLANK (1958) soll aber die Anthocyanbildung nur indirekt mit dem Zuckerstoffwechsel in Verbindung stehen. Allerdings ist in Blättern von *Hedera helix* während des winterlichen Zuckermaximums ebenfalls eine Anhäufung von Anthocyanen zu beobachten (PARKER 1962, 1963; vgl. auch TISCHLER 1905).

⁸ Auch in Blättern von *Syringa vulgaris* scheint Sedoheptulose diurnale Schwankungen zu zeigen. Um 13 Uhr ist die Menge größer als um 9 Uhr.

b) Untersuchungen an Wurzeln von *Coleus blumei*

Da in Wurzeln von *Coleus* relativ große Sedoheptulosemengen vorhanden sind, war zu untersuchen, ob auch hier tagesperiodische Schwankungen auftreten können. In den Wurzeln der jungen Pflanzen war Raffinose stets der vorherrschende Zucker, an zweiter Stelle folgte die Sedoheptulose. Die Menge aller übrigen Zucker (Glucose, Fructose, Saccharose und Stachyose) blieb jeweils unter

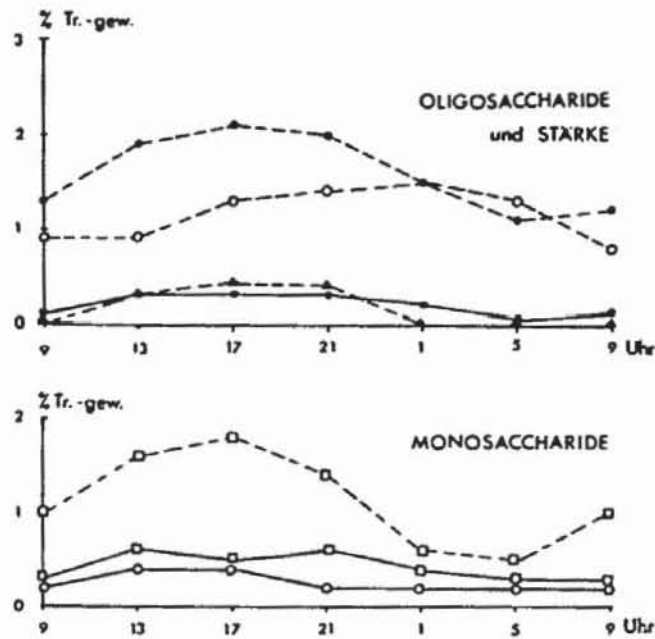


Abb. 4. Tagesgang des Kohlenhydratgehaltes in Wurzeln von *Coleus blumei*. (Erläuterungen s. Abb. 1).

1 % Tr (Abb. 4). Die Konzentration der löslichen Kohlenhydrate erreichte wie in den Blättern ihre höchsten Werte am Spätnachmittag oder Abend, die niedrigsten in den frühen Morgenstunden. Die Amplitude war hier allerdings viel geringer. So lag z. B. der Raffinosegehalt nachts in der Wurzel höher als in den Blättern. Das Stärkemaximum wurde erst in der Nacht erreicht, das Minimum in den Vormittagsstunden. Die zeitliche Verzögerung ist verständlich, da die Kohlenhydrate als freie Zucker (Saccharose und Raffinosezucker, vgl. ZIMMERMANN 1957, MEYER-MEVIUS 1959, weitere Lit. s. KURSANOV 1963) zu den Wurzeln transportiert werden, in denen dann der erneute Aufbau von Stärke stattfindet. In den Vormittagsstunden wird wahrscheinlich der anfallende Assimilationsüberschuß zunächst zur Auffüllung der „pools“ in den Blättern verwendet, so

daß die Ableitung u. a. zu den Wurzeln erst später größeres Ausmaß annimmt (vgl. z. B. TSCHESNOKOV und BAZYRINA 1930, GOODALL 1946, MEINL 1963). Allerdings wird die Konzentration der Kohlenhydrate sicher auch durch diurnale Veränderungen der Aktivitäten der am Kohlenhydratstoffwechsel beteiligten Enzyme beeinflusst (vgl. z. B. VISWANATHAN et al. 1962). Es wäre denkbar, daß das Auftreten der Stachyose in der Wurzel von mittags bis in die Nachtstunden direkt mit dem Ausmaß des Transportes zusammenhängt, der nach GOODALL (1946) tagsüber intensiver als nachts sein soll. Die Abnahme der Zuckerkonzentration nach dem spätnachmittäglichen Maximum erfolgt in der Wurzel langsamer als im Blatt. Die Bildung von Stärke wird bis in die Nacht fortgesetzt. In den frühen Morgenstunden erfolgt Rückgang des Stärkegehaltes. Da nach WILSON (1948; vgl. auch MAXIMOW 1951, p. 481) während dieser Zeit das Wachstum der Pflanzen am stärksten sein soll, kann angenommen werden, daß dissimilatorischer Abbau vorliegt, der vor allem der Energielieferung für Wachstumsvorgänge dient. Die Abnahme der Raffinosezucker bzw. ihr völliges Verschwinden in den Blättern der jungen Pflanzen während der Nachtstunden läßt sich ebenfalls mit dem verstärkten Wachstum in Verbindung bringen, da diese Gruppe von Kohlenhydraten rasch verwertbare Reserven darstellen, wobei vielleicht der Galaktose eine spezifische Rolle zukommt (vgl. dazu JEREMIAS 1964). Vor allem ist hier an die Bedeutung der Galaktose für das Zellwandwachstum zu denken (ORDIN u. BONNER 1957, THIMANN et al. 1958). In diesem Zusammenhang sind die Befunde von GORIS u. MONIEZ (1962) von Interesse, wonach Raffinose bei Karottenwurzelexplantaten zu außerordentlichem Gewebewachstum führt, während freie Galaktose kaum resorbiert wird.

c) Untersuchungen an Blättern von *Bryophyllum tubiflorum*

Da über das tagesperiodische Verhalten der Sedoheptulose in Blättern von Crassulaceen widersprechende Angaben vorliegen, wurden zum Vergleich einige Messungen der Sedoheptulose-Konzentration in Blättern (Phylloiden) von *Bryophyllum tubiflorum* durchgeführt. Schon WOLF (1937) stellte im Gegensatz zu den Befunden von BENNET-CLARK (1933) fest, daß die diurnalen Schwankungen der Sedoheptulose in *Sedum spectabile* sehr gering sind und auch „keine bestimmte Richtung erkennen lassen“. WOOD (1952) konnte dies bei *Sedum praealtum* bestätigen. Aus den Ergebnissen von NORDAL et al. (1956) geht hervor, daß Veränderungen

im Sedoheptulosespiegel bei *Sedum*-Arten auch bei starker Variation der Bedingungen nur langsam stattfinden. In *Bryophyllum calycinum* sollen große alte Blätter einen deutlichen Tagesgang der Sedoheptulose zeigen (PUCHER et al. 1947,1), kleinere dagegen kaum. VICKERY (1954) konnte keinen ausgeprägten Tagesgang in dieser Art feststellen. Dagegen soll nach BRUINSMA (1958) der Sedoheptulosegehalt in Crassulaceen tagsüber zunehmen.

Die eigenen Meßergebnisse sind in Tab. 3 zusammengefaßt. In *Bryophyllum* wurden außerdem noch Fructose, Glucose, Saccharose und in Spuren Xylose festgestellt, aber nicht quantitativ verfolgt.

Tabelle 3

Tagesperiodische Schwankungen des Sedoheptulosegehaltes
in Blättern von *Bryophyllum tubiflorum*

Uhrzeit	9	12	15	18	9
Sedoheptulose-Gehalt (in ‰ Tr.)	1,1	0,9	0,9	1,0	1,2

Saccharose wird tagsüber erheblich angereichert. Die Meßwerte lassen erkennen, daß in *Bryophyllum* eine deutliche diurnale Schwankung der Sedoheptulosemenge nicht stattfindet. Der Stoffwechsel dieses Zuckers scheint also bei den Crassulaceen z. T. anderen Bedingungen zu unterliegen wie in den übrigen untersuchten Objekten.

d) Untersuchungen an Blättern von *Persea gratissima*

Um festzustellen, ob sich Mannoheptulose ähnlich der Sedoheptulose verhält, wurden einige Messungen zum tagesperiodischen Verhalten der Zucker in Blättern von *Persea gratissima* durchgeführt. Diese Heptulose konnte von NORDAL u. BENSON (1954) in Blättern der genannten Art nachgewiesen werden, nachdem sie aus ihren Früchten schon seit der Untersuchung von LA FORGE (1917) bekannt war.

Da Mannoheptulose nicht zur Verfügung stand, sind die Meßwerte auf den Sedoheptulosan-Standard bezogen. Dadurch liegen sie etwas zu hoch. Unter der Annahme, daß die Meßbedingungen denjenigen von DISCHE (1953) entsprechen, ergibt sich, daß der wahre Mannoheptulosegehalt bei etwa $\frac{4}{5}$ des auf Sedoheptuloseanhydrid bezogenen liegt.

In den Blättern von *Persea gratissima* sind Mannoheptulose und Saccharose die vorherrschenden Zucker. Beide unterliegen deutlich diurnalen Schwankungen (vgl. Tab. 4). Auch bei Raffinose und Stachyose, die nur in geringer Menge vorhanden sind, ist Tagesperiodizität der Speicherung festzustellen. Die Konzentrationen von Glucose und Fructose verändern sich kaum. Auch der Stärkegehalt zeigt nur geringe Schwankungen, wenn auch mit deutlichem nachmittäglichem

Maximum. Mannoheptulose und Saccharose verhalten sich mengenmäßig weitgehend gegenläufig. Gerade diese beiden Zucker sind aber nach Markierungsversuchen die ersten bei der CO₂-Assimilation gebildeten freien Kohlenhydrate (BEAN et al. 1962, 1963). Tagsüber wird Saccharose angehäuft, dagegen fällt die Mannoheptulosemenge ab. Die Mannoheptulose scheint hier also nicht wie die Sedoheptulose in *Coleus* der Speicherung des Assimilationsüberschusses zu dienen.

Tabelle 4
Tagesperiodische Schwankungen der Kohlenhydrate in Blättern
von *Persea gratissima* (Angaben in % Tr.)

Uhrzeit	8	12	15	8
Glucose	1,0	0,9	1,1	0,9
Fructose	0,7	0,7	0,8	0,8
Mannoheptulose ...	5,0	2,8	3,1	5,3
Saccharose	2,0	3,1	2,9	2,0
Raffinose	0,2	0,3	0,5	0,2
Stachyose	0,2	0,2	0,5	Sp
Stärke	0,9	1,0	1,4	0,8

Diese Aufgabe wird hier offensichtlich in erster Linie von Saccharose, in geringerem Ausmaß von Stärke und Raffinosezuckern übernommen. Allerdings können diese Messungen nur erste Anhaltspunkte sein, denn es bleibt unklar, inwieweit Assimilate in Form von Perseit abgelagert wurden, der nach BEAN et al. (1962, 1963) als Speicherkohlenhydrat auftritt. Überdies handelt es sich bei der untersuchten Pflanze um ein kleines Gewächshausexemplar, dessen Verhalten nicht typisch für die Art sein muß.

3. Abhängigkeit des Gehaltes an Speicherkohlenhydraten vom Blattalter

Nachdem Untersuchungen an *Bryophyllum calycinum* ergeben hatten, daß Sedoheptulose in jungen Blättern in geringerer Menge enthalten ist, als in alten, wurde an einer älteren *Coleus*-Pflanze (im Herbst) untersucht, inwieweit sich die gespeicherte Kohlenhydratmenge bei ausgewachsenen Blättern (Größe über 4 cm, entnommen 2 Knoten über eben vergilbenden Blättern) von derjenigen bei jungen, im Wachstum begriffenen (Größe unter 2 cm) unterscheidet. Die Ergebnisse sind in Tab. 5 zusammengefaßt.

Deutlich ist erkennbar, daß ausgewachsene Blätter insgesamt mehr Zucker und Stärke speichern, als junge, wachsende, was auch BEKAYA (1962) und an *Coleus blumei* für Sedoheptulose TOLBERT et al. (1957) festgestellt haben. Aber auch Saccharose und Stärke weisen in dieser Pflanzenart deutliche Mengenveränderungen auf. Der Raffinosegehalt ist allerdings in wachsenden Blättern höher.

Offenbar besitzen diese ein besseres Speichervermögen für diesen Zucker, vielleicht um stets vorgebildete Galaktoseeinheiten für Wachstumsvorgänge zur Verfügung zu haben. Die oben erwähnten Annahmen über die Bedeutung der Raffinosezucker stehen damit in Einklang.

Tabelle 5

Gehalt an Speicherkohlenhydraten in ausgewachsenen und wachsenden Blättern von *Coleus blumei* (in % Tr.: Ernte 20.10., 11⁰⁰)

	alt	jung
Glucose	0,4	0,3
Fructose	0,3	0,3
Sedoheptulose	1,1	0,5
Saccharose	0,4	0,1
Raffinose	1,3	1,6
Stachyose	0,1	0,1
Verbascose	Sp	—
Stärke	1,5	0,9

4. Einfluß einzelner Faktoren auf Menge und Ablagerungsform der Speicherkohlenhydrate

Um das Verhalten der Sedoheptulose als Speicherkohlenhydrat näher zu charakterisieren, wurden Versuche unternommen, welche die Wirkung bestimmter Faktoren auf die Speicherung der Kohlenhydrate zeigen. Außer den Einflüssen von Temperatur und Wasserversorgung wurden noch diejenigen von Wuchsstoffen und wachstumshemmenden Stoffen, der Dunkelheit und einer Fütterung der Pflanzen mit verschiedenen Zuckern untersucht.

a) Einfluß der Temperatur

Zur Untersuchung des Temperatureinflusses auf die Sedoheptulospeicherung wurde nach der Methode von JEREMIAS (1962, 1964) mit eingetopften Pflanzen von *Saxifraga decipiens* ein „Kälteversuch“ im August und ein „Wärmeversuch“ im Januar vorgenommen (Abb. 5).

Für den „Kälteversuch“ wurden die Pflanzen Ende August 1 bis 5 Tage bei einer täglichen Beleuchtung von 12 h einer konstanten Temperatur von + 4° C ausgesetzt. Bei dieser Temperatur erreicht nach den Befunden von JEREMIAS der Oligosaccharidgehalt

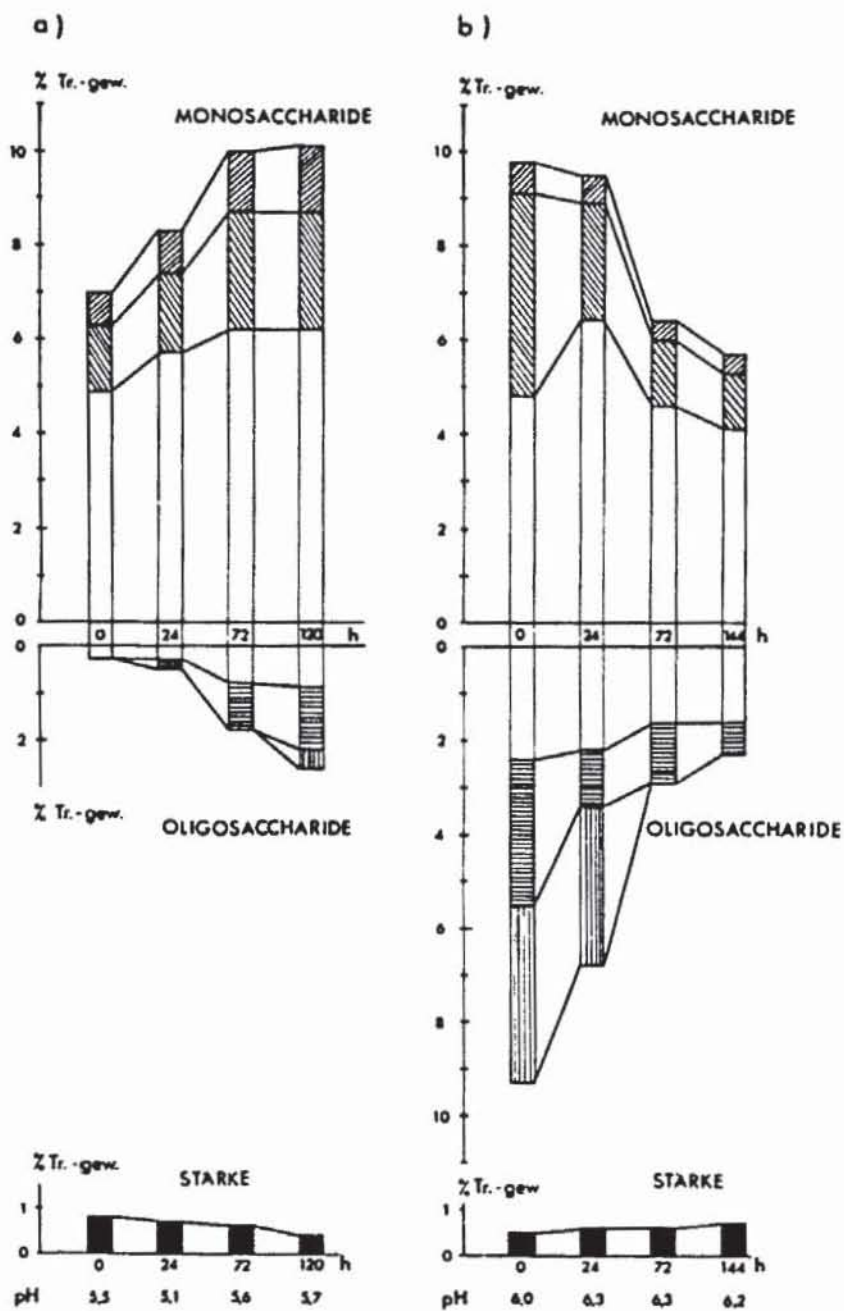


Abb. 5. Verhalten der Kohlenhydrate in Sprossen von *Saxifraga decipiens* bei Temperaturveränderungen: a) im August 5 Tage bei + 4° C gehalten, b) im Januar 6 Tage bei + 22° C gehalten.

sein Maximum. Auch verläuft bei Temperaturen wenige Grade über 0°C die Stärkehydrolyse besonders rasch (WASSINK 1953). Es zeigt sich, daß die Menge aller Monosaccharide innerhalb der ersten 72 h zunimmt, sich dann aber — selbst nach 120 h — nicht mehr deutlich vermehrt. Auch hier fällt wieder das gleichartige Verhalten von Sedoheptulose und Fructose auf. (Die nur in Spuren vorhandene Xylose wurde bei diesen Untersuchungen nicht quantitativ verfolgt.) Der Saccharosespiegel bleibt während der ersten 24 h gleich und steigt dann bis zum Ende des Versuchs (120 h) an. Raffinose tritt nach 24 h erstmals auf; Stachyose ist erst nach 72 h nachzuweisen. Die Mengen beider Zucker nehmen bis zum Versuchsende zu. Das „Sedoheptulosemonophosphat“ weist vom 72 h-Stadium zum 120 h-Stadium eine deutliche Zunahme auf. Der Stärkegehalt ist nach 120 h nahezu auf die Hälfte des Ausgangswertes abgesunken. Der temperaturbedingten Zuckerzunahme geht also die Stärkeabnahme parallel (Lit. dazu bei LEVITT 1956). Allerdings kann der Abbau der verhältnismäßig geringen Stärkemengen nur einen kleinen Anteil der erheblichen Zunahme an löslichen Kohlenhydraten decken. Es ist daher anzunehmen, daß an dieser Akkumulation die durch de-novo-Photosynthese anfallenden Zucker wesentlich beteiligt sind (vgl. LEVITT 1956).

Das Reaktionsmilieu zeigt, abgesehen von anfänglicher Aziditätszunahme, langsam ansteigende pH-Werte, wie sie auch bei der winterlichen Zuckerspeicherung zu beobachten sind.

Der „Wärmeversuch“ wurde im Januar durchgeführt. Die Pflanzen wurden 1 bis 6 Tage in einem Raum bei $20\text{--}22^{\circ}\text{C}$ am Fenster gehalten⁹. Die Raffinosezucker nehmen in Übereinstimmung mit den Befunden von JEREMIAS (1962, 1964) sehr rasch ab (vgl. Abb. 5). Stachyose ist nach 72 h nur noch in Spuren nachweisbar, der Raffinosegehalt bei Versuchsende nach 144 h auf ein Viertel der Ausgangsmenge abgesunken. Verbascose war in der Kontrolle und noch nach 24 h in Spuren zu erkennen. Wesentlich langsamer sinkt die Saccharosekonzentration während des Versuchs ab. Unter den Monosacchariden zeigt die Fructosemenge innerhalb der ersten 72 h sehr starke Abnahme. Auch die Glucose läßt ähnliches Verhalten erkennen; gegen Ende des Versuchs bleibt ihr Spiegel gleich. Die Konzentration der Sedoheptulose wird während der er-

⁹ Diese Pflanzen stammten aus einem anderen Klon, der offenbar etwas ärmer an Sedoheptulose und reicher an Fructose ist.

sten 24 h erhöht, um dann bis zum Versuchsende abzufallen. Die Stärkemenge nimmt während des Versuchs langsam zu.

Die erhebliche Zuckerabnahme beim Wärmeversuch ist allerdings nicht, wie zu erwarten gewesen wäre, mit einer Abnahme der pH-Werte verknüpft, sondern mit einem schwachen Anstieg. Durch die plötzliche Temperaturerhöhung wird wahrscheinlich die Zellaktivität verstärkt, so daß zunächst ähnliche Verhältnisse herrschen dürften, wie während der frühjährlichen Mobilisierung der Kohlenhydrate. Daher scheint in diesem Falle die Annahme von JEREMIAS (1962, 1964) nicht zuzutreffen.

Aus den Temperaturversuchen ergibt sich, daß nicht nur die winterliche Speicherung der Raffinosezucker ein temperaturabhängiges Phänomen ist, sondern daß bei *Saxifraga decipiens*, bei der die Monosaccharide, vor allem die Sedoheptulose, am winterlichen Zuckermaximum wesentlich beteiligt sind, auch deren Speicherung weitgehend temperaturabhängig verläuft. In gewisser Hinsicht zeigt dabei die Sedoheptulose ähnliches Verhalten, wie es JEREMIAS (1964) von der Saccharose in der Rinde von *Syringa vulgaris* beschrieben hat. Bei *Saxifraga* spielt die Saccharose dagegen nur eine untergeordnete Rolle und verhält sich gleichartig wie die Raffinosezucker.

Durch das Senken der Temperatur wird auch der Gerbstoffgehalt der Sprosse erheblich vermehrt, wie ein chromatographischer Vergleich zwischen Kontrolle und den nach 120 h Kältebehandlung geernteten Pflanzen zeigte. Umgekehrt ergibt sich beim „Wärmeversuch“ ein deutlicher Rückgang der Gerbstoffmenge. Die schon von SCHULZ (1888) festgestellte winterliche Gerbstoffspeicherung in immergrünen Blättern ist also ebenfalls temperaturabhängig.

b) Einfluß des Wassermangels

Bei der großen Bedeutung, welche die Wasserversorgung auf den Ablauf der Stoffwechselforgänge hat, war es natürlich von Interesse, ihren Einfluß auf die Kohlenhydratspeicherung festzustellen. Zu diesem Zweck wurden die Auswirkungen der Trockenheit bei ganzen Pflanzen sowie das Welken isolierter Blätter näher untersucht.

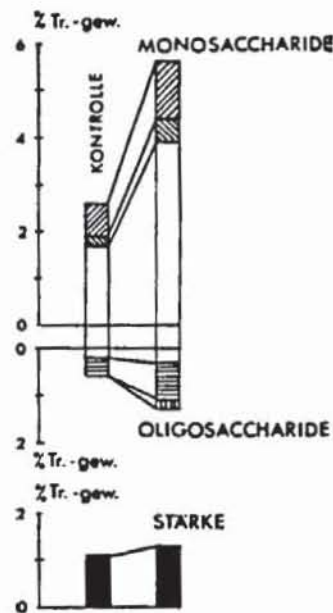
a) Einfluß der Trockenheit

Um den Einfluß der Trockenheit auf das Verhalten der Sedoheptulose und der übrigen Kohlenhydrate festzustellen, wurden

Coleus-Pflanzen nach der Anzucht 10 Wochen lang teils normal, teils nur soweit bewässert, daß gerade eben kein Welken eintrat.

Die Menge der Zucker liegt bei den trocken gehaltenen Pflanzen, deren Wachstum wesentlich geringer war, durchweg höher als bei den Kontrollen (Abb. 6). Besonders auffällig ist die Zunahme der Gehalte an Sedoheptulose und Fructose, die beide auf mehr als das Doppelte ansteigen. Auch der Raffinose- und Glucosegehalt der Pflanzen nehmen erheblich zu, Saccharose und Stachyose dagegen weniger. Die Menge an Monosacchariden wird im ganzen gesehen mehr als verdoppelt; der Oligosaccharidspiegel erreicht etwa die doppelte Höhe des Kontrollwertes. Anstieg des Zuckergehaltes bei

Abb. 6. Verhalten der Kohlenhydrate in Blättern von *Coleus blumei* bei Trockenheit (Erläuterungen siehe Abb. 5).



Wassermangel ist schon lange bekannt und soll im Zusammenhang mit einer gleichzeitigen Abnahme unlöslicher Kohlenhydrate stehen (ILJIN 1929, weitere Lit. bei MOTHES 1956, LEVITT 1956, ILJIN 1957). Schon ILJIN (1929) hat festgestellt, daß an der Zuckervermehrung Monosaccharide wesentlich beteiligt sind.

LUNDEGÄRDH (1914) und nach ihm z. B. MOLISCH (1921), HORN (1923), AHRNS (1924), EATON und EGGLE (1948) und WOODHAMS und KOZLOWSKI (1954) haben erkannt, daß bei erschwerter Wasserversorgung die Stärke in den Blättern abnimmt. Im durchgeführten Versuch war jedoch der Stärkegehalt bei den Trockenpflanzen sogar etwas höher als in den Kontrollen. Eine Erklärung dafür kann nicht gegeben werden.

Wie der Zuckergehalt ist auch der Anthocyangehalt der trocken gehaltenen Pflanzen deutlich erhöht. Zunahme der Anthocyane bei Trockenheit hat schon EBERHARDT (1903) an *Coleus blumei* festgestellt. Die gemessenen pH-Werte des Blattpreßsaftes bleiben praktisch gleich (Versuchspflanzen: 6,0; Kontrollen: 6,1).

β) Einfluß des Welkens

Zur Untersuchung des Verhaltens der Speicherkohlenhydrate beim Welken der Blätter wurden ausgewachsene Blätter (mit Stiel) größerer *Coleus*-Pflanzen Ende April um 9⁰⁰ geerntet und bei konstanter Temperatur (22—24° C) und Feuchtigkeit (80—85 %) dunkel gelagert.

Sie waren in insgesamt 9 Portionen eingeteilt, deren Frischgewicht bekannt war. Nach 1, 2, 4, 6, 12, 24, 36 und 48 Stunden wurde je eine Portion entnommen, ihr Welkegewicht bestimmt und die Blätter anschließend getrocknet. Es handelt sich also um Untersuchungen an isolierten Blättern, was gegenüber solchen an intakten Pflanzen zu wesentlichen Unterschieden führen kann (YARWOOD 1946). In isolierten Blättern mit Wasserversorgung konnte AUSTIN (1961, 1) zwar keine wesentliche Änderung im Kohlenhydrathaushalt gegenüber Blättern an der Pflanze feststellen, aber die Welkeversuche sind zumindest insoweit unphysiologisch, als keinerlei Abtransport aus dem isolierten welkenden Blatt stattfinden kann. Der Welkegrad der Blätter ist durch das Welkegewicht, ausgedrückt in Prozenten des Frischgewichtes, angegeben. Nach 48^h Welkezeit waren die Blätter vom Rande her eingetrocknet. Zwischen den Stadien 36^h und 48^h treten also wahrscheinlich letale Vorgänge ein. Der Endwert nach 48^h kann daher nur bedingt mitbetrachtet werden.

Beim Vergleich des Kontrollwertes mit einem der Endwerte (36 h oder 48 h) fällt die erhebliche Abnahme der Stärke und die beträchtliche Zunahme der Zucker, insbesondere der Hexosen, auf (vgl. Abb. 7). Dies steht in Einklang mit den Befunden von LUNDEGÅRDH (1914), MOLISCH (1921), SCHROEDER und HORN (1922), HORN (1923), KISSELEW (1927), ILJIN (1929, 1930) und SSUBOTINA (1961) (vgl. auch STOCKER 1956).

Bei näherer Betrachtung erkennt man, daß weder die Abnahme der Stärke noch die Zunahme der Zucker gleichmäßig verlaufen, sondern daß sich verschiedene Phasen unterscheiden lassen, wie schon VASSILJEV (1931) und HENRICI (1952) in langzeitigen Versuchen festgestellt haben. Insbesondere ist eine gewisse Ähnlichkeit der Meßergebnisse mit den Befunden VASSILJEVS an Weizen zu erkennen. In der ersten Stunde der eigenen Versuche findet eine Abnahme aller Kohlenhydrate außer der Glucose statt, was VASSILJEV auf die Hemmung der Photosynthese zurückführt. In der folgenden Stunde nimmt die Oligosaccharidmenge weiter ab, wäh-

rend die Konzentration an Sedoheptulose und Stärke wieder ansteigt. Der Stärkegehalt erreicht jetzt sogar sein Maximum und fällt dann mit fortschreitendem Welken etwas schwankend auf die Hälfte des Ausgangswertes ab. Nach zweistündigem Welken beginnt eine Wiederzunahme der Oligosaccharidmengen. Nach 4 h Welkezeit beginnen Glucose- und Fructosekonzentration erheblich anzusteigen, während der Sedoheptulosegehalt nur unwesentlich schwankt

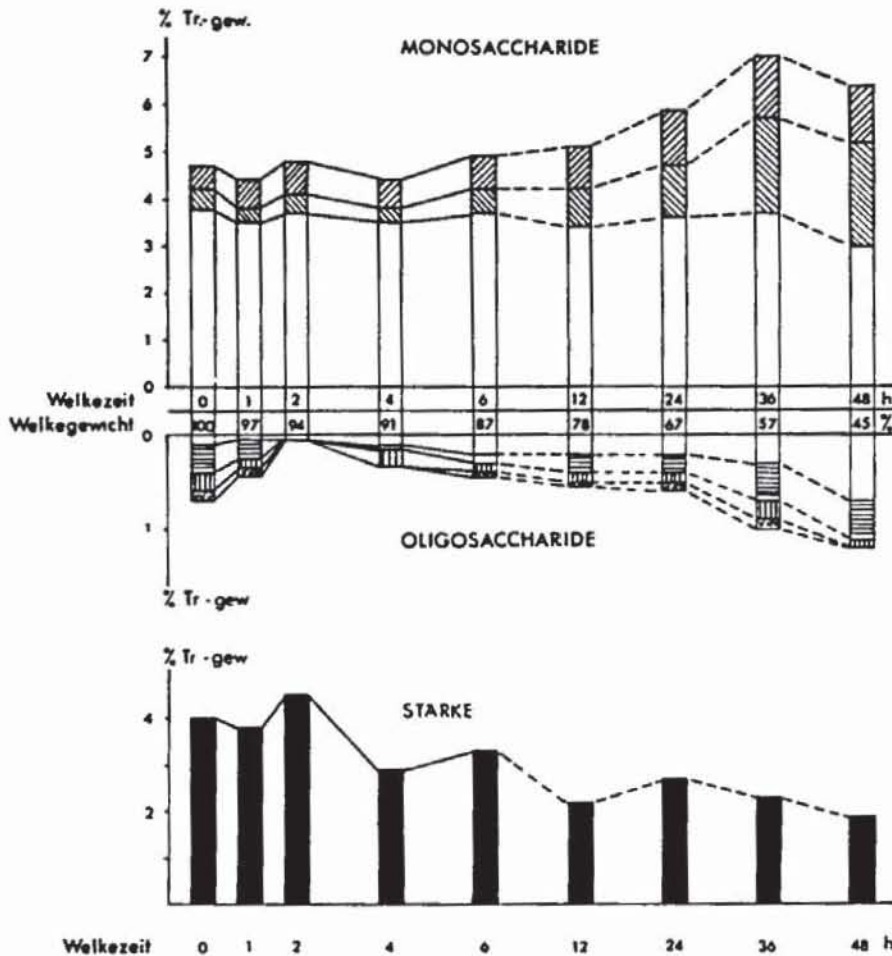


Abb. 7. Verhalten der Kohlenhydrate beim Welken isolierter Blätter von *Coleus blumei* (Erläuterungen s. Abb. 5).

und erst nach 36 h deutliche Abnahme erkennen läßt. Auffällig ist die weitgehende Parallelität der Schwankungen der Sedoheptulose- und Stärkemengen. Gegen Ende des Versuchs kommt es zu einer erheblichen Zunahme der Saccharose (vgl. SCHROEDER und HERRMANN 1931), die sonst bei *Coleus* nur als untergeordneter Speichersüßzucker fungiert. Die Raffinosezucker zeigen bis zum Versuchsende

schwache Zunahme (vgl. hierzu auch JEREMIAS 1965). Für *Coleus* gelten also im wesentlichen die Befunde von AHRNS (1924), wonach sich an der durch Stärkeabbau resultierenden Zuckerzunahme nur Hexosen und Saccharose beteiligen. Die Stärkeabnahme allein genügt aber nicht ganz, um die Zunahme der Zucker quantitativ zu decken. In gewissem Umfang müssen also noch andere Stoffe in lösliche Kohlenhydrate verwandelt werden.

Der Anthocyangehalt der Blätter zeigt beim Welken keine sicher erkennbaren Veränderungen. Auch die Unterschiede in den gemessenen pH-Werten sind während der ersten 24 Stunden des Welkevorgangs unwesentlich. Bei den beiden letzten Proben war infolge des fortgeschrittenen Wasserverlustes kein Preßsaft zur pH-Bestimmung mehr zu gewinnen.

Um den Einfluß des Welkevorganges bei isolierten Blättern auf den N-Stoffwechsel zu erkennen, wurde ergänzend eine Bestimmung des relativen Gehaltes an freien Aminosäuren in der Kontrolle und in 48^h gewelktem Material vorgenommen. Zusätzliche Aminosäuren konnten in der gewelkten Probe nicht nachgewiesen werden, d. h. qualitative Veränderungen treten nicht auf. Über die quantitativen Veränderungen gibt Tabelle 6 Auskunft.

Tabelle 6

Veränderungen des relativen Gehaltes an freien Aminosäuren in Blättern von *Coleus blumci* beim Welken

Aminosäure	Kontrolle	48 ^h gewelkt
Alanin	++	+++
Asparaginsäure	Spur	+
Asparagin	Spur	+
Glutaminsäure	+	++
Leucine	+	++
Valin	+	++

Alle freien Aminosäuren lassen deutliche Zunahme erkennen. Sie ist sicher z. T. durch Eiweißabbau bedingt (vgl. MOTHES 1928, 1931, PAECH 1934, PETRIE und WOOD 1938, weitere Lit. vgl. STOCKER 1956, MCKEE 1958). Der Befund widerspricht demjenigen von SSUBOTINA (1962), die in verschiedenen Arten Zunahme des Eiweißgehaltes und Abnahme des freien Aminostickstoffs festgestellt hat.

Wie eine kurze Untersuchung ergab, ist in Blättern von *Bryophyllum tubiflorum* und von *Sempervivum tectorum* nach 13tägigem Welken unter den gleichen Bedingungen keine Saccharose mehr aufzufinden. Der Gehalt an Sedoheptulose und Fructose ist sehr stark, der an Glucose deutlich erkennbar verringert. Obwohl die Blätter noch erheblichen Wassergehalt besaßen, fand hier Abbau

der Zucker statt. Sicher wird hier der sehr langsame Welkevorgang von einer Kohlenhydratabnahme überlagert, die durch die Dunkelheit bedingt ist.

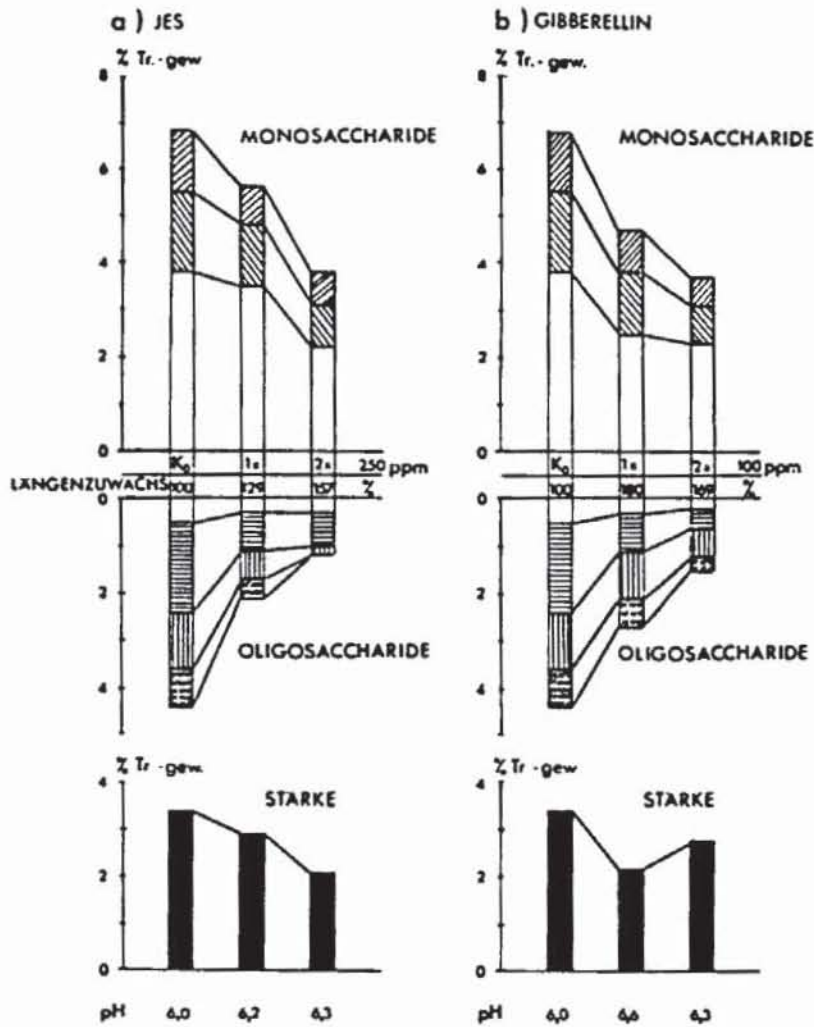
c) Einfluß von Wuchs- und Wachstumshemmstoffen

Mit *Coleus*-Pflanzen wurden Untersuchungen über die Einwirkung von Wuchs- und Hemmstoffen auf die Speicherung von Kohlenhydraten durchgeführt.

Aus gleichalten Stecklingen wurden jeweils 6 möglichst gleicher Größe (ca. 5 cm) ausgewählt und die Wuchsstoff- bzw. Hemmstofflösung mit einer Mikropipette auf den Sproßvegetationspunkt aufgebracht. Die Behandlung erfolgte viermal im Abstand von je einer Woche. Drei Wochen nach der letzten Behandlung fand die Ernte der Blätter statt. Folgende Lösungen wurden angewandt: Gibberellin (80 % GA_3 + 20 % GA) 100 ppm, IES (Heteroauxin) 250 ppm, Phenylborsäure 500 ppm und Kinetin (6-Furfurylaminopurin) 0,1 ppm und 1 ppm. Appliziert wurden jeweils $1 \times 0,01$ ml, von den ersten drei außerdem $2 \times 0,01$ ml. Die Kontrollen erhielten je $2 \times 0,01$ ml Aqua dest. Gibberellin und Indolylessigsäure führten zu erheblicher Wachstumsförderung gegenüber den Kontrollen, während Phenylborsäure in starkem und Kinetin in etwas geringererem, aber noch deutlichem Ausmaß das Wachstum hemmten (vgl. Angaben auf Abb. 8). Durch Gibberellin kam es zur Ausbildung relativ schmaler und länglicher Blätter. Auch die Phenylborsäurebehandlung hatte Einfluß auf die Blattgestalt; die Blätter waren hier kleiner und rundlicher als bei den Kontrollpflanzen, vereinzelt traten sogar mißgestaltete Blattformen auf. Die Versuche mit Heteroauxin und Gibberellin wurden im April/Mai, diejenigen mit Phenylborsäure und Kinetin dagegen im September/Oktober durchgeführt und sind daher untereinander nicht ohne weiteres vergleichbar.

a) Wirkungen der Indolylessigsäure

Schon seit den Ergebnissen von BORTHWICK et al. (1937) ist bekannt, daß IES den Kohlenhydrathaushalt beeinflußt. Dabei kommt es vor allem zu einer starken Abnahme der Stärkemenge (vgl. auch ALEXANDER 1938, MITCHELL u. WHITEHEAD 1940, BEAL und WHITING 1945). Im vorliegenden Versuch nimmt die Stärke von 3,4 auf 2,1 % d. Tr. ab (vgl. Abb. 8). Auch der Gehalt an Mono- und Oligosacchariden sinkt erheblich. Für reduzierende Zucker wurde dies bereits von HALL u. KAHN (1955) an Zuckerrohr festgestellt, gleichzeitig fand dort allerdings eine Saccharosezunahme statt. In abgeschnittenen Weizenblättern kam es, selbst wenn diese in 1 %iger Glucoselösung standen, bei gleichzeitiger IES-Gabe zu einer Verringerung der Gehalte an Gesamtzucker und an reduzierenden Zuckern (AUSTIN 1961,2). Die Abnahme der Saccharosemenge ist im durchgeführten Versuch bei *Coleus* relativ gering, während die Raffinosezucker sehr stark und die Monosaccharide ebenfalls beträchtlich abnehmen. Die Abnahme der Sedoheptulose, die vorherr-



schender Zucker bleibt, erfolgt weitgehend parallel derjenigen der Stärke.

CLELAND (1961) vermutete auf Grund der Befunde von VERNON und ARONOFF (1952) mit 2,4-D, daß für die Abnahme des Kohlenhydratgehaltes in den Blättern auch bei IES-Behandlung wahrscheinlich das Anwachsen des Abtransportes infolge verstärkten Wachstums verantwortlich zu machen sei. BOROUGHS u. BONNER (1953) nahmen an, daß ein direkter Einfluß der Indolylessigsäure auf den Stoffwechsel der Saccharose nicht bestehe, aber auf Grund der Arbeiten von POVLITSKAYA et al. (1962) und einiger weiterer (vgl.

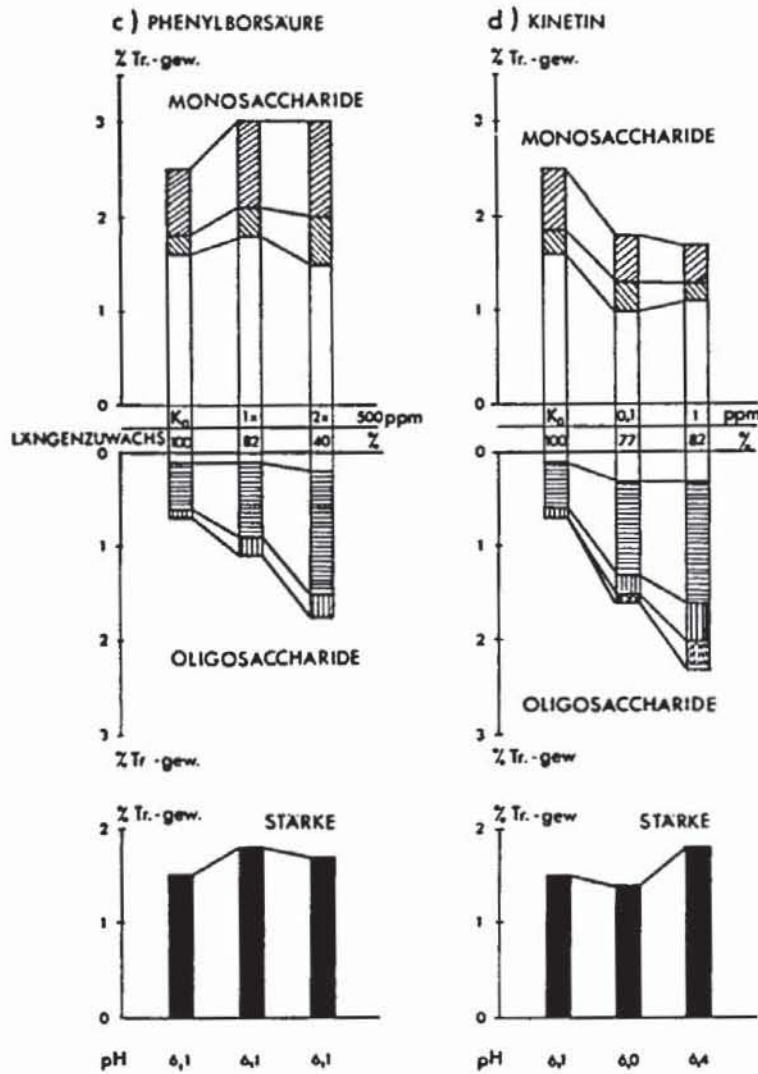


Abb. 8. Verhalten der Kohlenhydrate in Blättern von *Colus blumei* bei Behandlung der Pflanzen mit Wuchs- und Wachstumshemmstoffen: a) Behandlung mit IES, b) Behandlung mit Gibberellin, c) Behandlung mit Phenylborsäure, d) Behandlung mit Kinetin (Erläuterungen s. Abb. 5).

KURSANOV 1963) ist es denkbar, daß Heteroauxin direkt auf den Transport der Kohlenhydrate wirkt. IES könnte nach TABONE und JACOBELLI (1962) über das UDPG-System sogar direkt in den Zuckerstoffwechsel eingreifen.

Die gemessenen pH-Werte zeigen bei IES-behandelten Pflanzen eine gewisse Aziditätsverringeringung.

β) Wirkungen des Gibberellins

Die Wirkungen des Gibberellins auf den Haushalt der Speicherkohlenhydrate sind denjenigen der IES sehr ähnlich. Auch hier

kommt es zu einer starken Verringerung der Zuckermengen in den Blättern. Bei der Stärke ist die Abnahme weniger ausgeprägt. Bei Applikation von $2 \times 0,01$ ml der Lösung ist der Stärkegehalt sogar höher als bei Anwendung von $1 \times 0,01$ ml. Da sowohl die Zuwachsrate als auch der gemessene pH-Wert bei der größeren Gibberellin-gabe kleiner sind, erscheint es möglich, daß das Wirkungsoptimum hier bereits überschritten ist. Über Stärkeabnahme bei Gibberellin-behandlung berichten schon STOWE u. YAMAHI (1957), PALEG (1960) und SIMPSON u. NAYLOR (1962). Die meisten Untersuchungen sind mit den unsrigen nicht vergleichbar, da sie sich auf das Verhalten von Keimlingen beziehen.

Die durchgeführten Versuche zeigen, daß in den Blättern Sedoheptulose, Fructose und Glucose sehr stark abnehmen, während die Abnahme der Raffinosezucker zwar erheblich, aber doch im ganzen weniger ausgeprägt ist als bei Heteroauxinbehandlung (Abb. 8). Über eine Erniedrigung der Gesamtmenge löslicher Kohlenhydrate durch Gibberellin-gaben berichten auch WITTWER et al. (1957), HAYASHI u. MURAKAMI (1958), NELSON u. WOOD (1958), STOUT (1959), MUKHERJEE u. DATTA (1962) (vgl. auch STOWE u. YAMAHI 1957, dort auch ältere japan. Lit. zitiert). Nach FANG et al. (1960) muß zwischen kurzzeitiger und in größeren Zeitabständen wiederholter Einwirkung von Gibberellin unterschieden werden. Bei der ersteren scheint Gibberellin nur von geringem Einfluß auf den Zuckerstoffwechsel zu sein. Bei Behandlung über längere Zeit hinweg ist infolge der Wuchsstoffwirkung des Gibberellins und der damit verbundenen höheren Wachstumsrate mit einer Abnahme der Menge gespeicherter Zucker und Stärke zu rechnen. Jedoch liegen auch Untersuchungen vor, die eine Erhöhung des Zuckerspiegels nach längerer Behandlung mit Gibberellin ergaben (BRIAN et al. 1954, SAYED u. BEAL 1959 1 u. 2, THAKUR u. NEGI 1959, SOMFALVY und SOMFALVY-AUSCH 1960, BURTON u. SCIUCHETTI 1961). Zur Klärung dieser Frage sind weitere Untersuchungen erforderlich.

Wie schon KALININ u. SHELJUK (1963) festgestellt haben, zeigen die pH-Werte bei den gibberellinbehandelten Pflanzen deutliche Verschiebung zu geringerer Azidität.

7) Wirkungen der Phenylborsäure

Von HACCIOUS und Mitarbeitern (HACCIOUS u. MASSFELLER 1959, 1961, HACCIOUS 1960) ist mehrfach festgestellt worden, daß Phenylborsäure das Wachstum hemmen und auch morphologische Verän-

derungen hervorrufen kann. *Coleus*-Pflanzen werden zwar in ihrer Gestalt nur wenig verändert, weisen aber erhebliche Wachstumsverringerung auf (vgl. Abb. 8). Mit dieser parallel geht eine deutliche Zunahme der gespeicherten Kohlenhydratmengen. Bei Sedoheptulose und Stärke ist diese am wenigsten ausgeprägt; ihre Zunahme ist bei größerer Phenylborsäuregabe eher geringer. Beide zeigen auch in diesem Versuch paralleles Verhalten. Dagegen steigen sowohl der Glucose- und Fructosegehalt, als auch insbesondere die Raffinosemenge an. Die Kohlenhydratzunahme bei den im Wachstum stark zurückgebliebenen Pflanzen ist wohl durch den verringerten Baustoffwechsel zu erklären. Dadurch ist eine größere Menge der gebildeten Assimilationsprodukte zur Speicherung verfügbar. Ob die Hypothese von TORSSELL et al. (1958), wonach die Wirkung der Phenylborsäure auf deren Komplexbildung mit Polyolen (d. h. vor allem mit Kohlenhydraten) beruhen soll, hier zutrifft, bleibt ungewiß. — Durch Verabreichung von Phenylborsäure wird der pH-Wert der Blattgewebe nicht verändert.

δ) Wirkungen des Kinetins

Kinetingaben in der oben angegebenen Konzentration führen auch bei *Coleus blumei* zu einer Wachstumshemmung, wie sie schon KATSUMI (1963) und WITTEWERT u. DEDOLPH (1963) beschrieben haben. Jedoch ist diese nicht so ausgeprägt wie bei Phenylborsäurebehandlung und zeigt kaum Unterschiede zwischen den Pflanzen der beiden Versuchsreihen, obwohl sich die applizierten Kinetinmengen um eine Zehnerpotenz unterscheiden. Entsprechend der Verringerung des Wachstums ist eine Zunahme des Gehaltes an Speicherkohlenhydraten in den Blättern zu erwarten. Diese ist insbesondere bei den Raffinosezuckern deutlich ausgeprägt und auch bei der Saccharose bemerkbar. Dagegen nehmen die Mengen der Monosaccharide, vor allem der Sedoheptulose, merklich ab. Der Gesamtzuckergehalt steigt aber dennoch an, da die Vermehrung der Oligosaccharide den Rückgang an Monosacchariden überkompensiert. Die Stärkemenge nimmt bei höherer Kinetinkonzentration merklich zu. Ähnliche Befunde stammen von ENGELBRECHT (1964). Die Abnahme der Monosaccharide könnte nach MACIEJEWSKA-POTAPCZYKOWA und LUKASIAK (1959) vielleicht mit einer Wirkung des Kinetins als Stimulans des Zellwandstoffwechsels zusammenhängen. Der besonders deutliche Rückgang des Sedoheptulosegehaltes könnte nach Befunden von BERGMANN (1963) durch eine Intensivierung des Koh-

lenhydratabbaus im Rahmen des oxydativen Pentosephosphatzyklus bedingt sein. Die akkumulative Wirkung des Kinetins (MOTHES 1961) ist aber bei Betrachtung der Gesamtzuckermengen auch im Kohlenhydrathaushalt nachweisbar. Die Zunahme der Raffinosezucker darf wohl zugleich mit Retention im Sinne von MOTHES (1961) in Verbindung gebracht werden, da gerade junge stark wachsende *Coleus*-Pflanzen sehr reich an Raffinose sind. Ein so hoher Raffinosegehalt, wie er in den Pflanzen mit höherer Kinetin-gabe nachweisbar war, wird bei den mit Phenylborsäure behandelten Pflanzen erst bei erheblich stärkerer Wachstumshemmung erreicht.

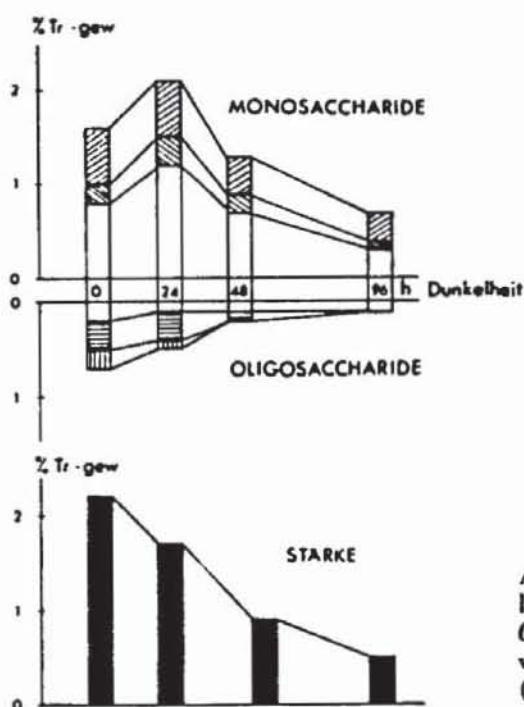


Abb. 9. Verhalten der Kohlenhydrate in Blättern von *Coleus blumei* bei Dauerverdunkelung der Pflanzen (Erläuterungen s. Abb. 5).

Die Veränderungen des pH-Wertes der Blätter bei Kinetinbehandlung sind nicht eindeutig. Bei den behandelten Pflanzen waren die Blätter wesentlich dunkler grün. Dies könnte auf eine Vermehrung des Chlorophylls, wie sie MOTHES et al. (1959) beobachteten, zurückzuführen sein.

d) Einfluß einer Dauerverdunkelung

Um den Einfluß des Hungerns durch Ausschaltung der Photosynthese auf den Abbau der Speicherkohlenhydrate festzustellen, wurden ältere *Coleus*-Pflanzen bei konstanter Temperatur verdun-

kelt (18°—21° C). Nach 24, 48 und 96 Stunden wurden Blätter etwa gleicher Insertion geerntet und auf ihren Kohlenhydratgehalt untersucht (Abb. 9). Wie zu erwarten war, sinkt der Zucker- und Stärkegehalt der Blätter innerhalb der 96 Stunden sehr stark ab (vgl. z. B. YEMM 1935, KROTKOV 1939). Schon nach 48 h ist weniger als die Hälfte der ursprünglichen Stärkemenge nachweisbar. Auch der Gehalt an Raffinosezuckern sinkt von Anfang an deutlich ab. Die Monosaccharide, vor allem Sedoheptulose, werden in den ersten 24 Stunden vermehrt, nehmen aber dann ab. Bei Versuchsende war auch ihre Menge erheblich verringert. Ein entsprechendes Verhalten, wie es im Versuch alle Monosaccharide aufweisen, hat schon YEMM (1935) für Glucose festgestellt.

Der Versuch zeigt, daß Sedoheptulose ebenso wie die anderen Zucker und die Stärke ein echtes Speicherkohlenhydrat darstellt. Der Abbau bei Verdunkelung der Pflanze erfolgt ganz entsprechend dem der anderen Monosaccharide.

Daß sich nicht alle Pflanzen gleich verhalten, zeigte eine Vergleichsuntersuchung mit *Bryophyllum tubiflorum*. Der Sedoheptulosegehalt in den Blättern dieser Pflanze ist nach 96 h unverändert (1,2 % gegenüber der Kontrolle mit 1,1 %), während die Mengen der übrigen Zucker stark abgenommen hatten. Dies bestätigt die Befunde von WOOD (1952) und NORDAL et al. (1956) und weist auf die besonderen Verhältnisse des Sedoheptulosestoffwechsels in den Crassulaceen hin.

Beim Verdunkelungsversuch mit *Coleus blumei* wurde auch eine Bestimmung des relativen Gehaltes freier Aminosäuren in der Kontrolle und den 96^h dunkel gehaltenen Pflanzen durchgeführt. Die Veränderungen sind in Tabelle 7 dargestellt.

Tabelle 7

Veränderungen des relativen Gehaltes an freien Aminosäuren in Blättern von *Coleus blumei* bei Dauerverdunkelung

Aminosäure	Kontrolle	96 ^h verdunkelt
Alanin	++	+++
Asparaginsäure	Spur	++
Asparagin	Spur	+++
Glutaminsäure	+	+
Leucine	+	++
Valin	+	++

Eine deutliche Zunahme der Mengen an freien Aminosäuren ist festzustellen. Daß diese mit Kohlenhydratmangel einhergeht und offenbar durch Proteinabbau hervorgerufen wird, hat z. B. YEMM (1937) genauer untersucht. Auffällig

ist besonders die starke Zunahme des Asparagingehaltes, die bei Kohlenhydratmangel stets zu beobachten ist (vgl. z. B. MOTHES 1910, MC RARY 1940, VENEKAMP 1955, PANALAKS et al. 1963).

c) Einfluß einer Fütterung mit verschiedenen Zuckern

Da durch Fütterung von Pflanzen mit Ribose eine Anhäufung von Sedoheptulose hervorgerufen werden kann (RENDIG u. MC COMB 1962), wurden mit *Coleus*-Pflanzen Versuche durchgeführt, die den Einfluß einer Fütterung mit verschiedenen Zuckern auf den Haushalt der Speicherkohlenhydrate zeigen sollten.

Die Pflanzen wurden zunächst 24 Stunden dunkel gehalten, dann abgeschnitten und im Dunkeln in 3%ige Lösungen von Glucose, Fructose, Galaktose, Ribose, Saccharose und Raffinose gestellt. Die Kontrollen kamen in Wasser. (Zur Methode vgl. WARNER 1932, RENDIG u. MC COMB 1962). Nach 22 Stunden (vgl. WARD 1960) wurden die Blätter geerntet und aufgearbeitet.

Bei der Fütterung eines Zuckers treten auch wesentliche Veränderungen der Mengen anderer Kohlenhydrate ein, wie schon von WARNER (1932) festgestellt worden ist. Ähnliche Befunde stammen von MC CREADY u. HASSID (1941), die auch erkannten, daß die Umwandlung der Zucker ineinander von der Pflanzenart abhängig ist. Die eigenen Ergebnisse sind in Tabelle 8 zusammengefaßt.

Tabelle 8

Veränderungen der Zucker- und Stärkemengen bei Fütterung von *Coleus blumei* mit verschiedenen Zuckern (in % Tr.)
(Signifikante Änderungen kursiv.)

Kontr.	Fütterung mit:						
	Glucose	Fructose	Galaktose	Ribose	Saccharose	Raffinose	
Glucose	0,5	+0,5	+0,3	+0,5	+0,3	+1,0	+0,2
Fructose	0,7	±0	+0,4	-0,1	+0,5	+1,1	+0,2
Sedoheptulose ..	3,1	-1,6	-1,6	-1,8	+0,6	+0,1	-1,1
Saccharose	0,3	+1,2	+0,2	+0,1	-0,2	+0,7	±0
Raffinose	0,3	-0,1	+0,8	+1,0	-0,1	+0,2	+1,2
Stachyose	0,05	±0	±0	±0	±0	±0	+0,1
Verbascose	Sp.	±0	±0	±0	±0	±0	±0
Galaktose	—		+0,9				
Ribose	—			+0,6			
Stärke	—	+0,6	-0,1	-0,1	±0	-0,2	+0,3

Bei der Fütterung von Fructose nehmen die Mengen an Glucose, Fructose und besonders deutlich an Raffinose zu. Stachyose und Verbascose weisen, wie auch bei sämtlichen anderen Fütte-

rungsversuchen, keine sicher nachweisbaren Konzentrationsveränderungen auf. Der Stärkegehalt bleibt praktisch unverändert. Als einziges der untersuchten Kohlenhydrate zeigt Sedoheptulose eine erhebliche Abnahme. Auch bei der Fütterung von Glucose verhält sich die Sedoheptulose ähnlich. In diesem Fall nimmt außer der Glucose- nur noch die Stärkemenge deutlich zu. Die Fütterung von Galaktose läßt den Gehalt an Glucose und noch mehr an Raffinose erheblich ansteigen. Außerdem ist natürlich freie Galaktose in den Blättern nachweisbar. Die Sedoheptulosemenge nimmt auch in diesem Fall erheblich ab. Ribose-Fütterung führt zur Zunahme der Konzentration aller Monosaccharide, besonders deutlich bei Fructose und Sedoheptulose. Auch tritt zusätzlich freie Ribose auf. Dagegen zeigen die Oligosaccharide schwache Abnahme. Bei der Fütterung von Saccharose nehmen nahezu alle Zucker mengenmäßig zu. Besonders auffällig ist die Zunahme von Fructose und Glucose, also der beiden Bausteine der Saccharose (vgl. LEONARD 1938, KROTKOV u. BENNET 1952). Auch die Saccharosemenge wird wesentlich erhöht. Dagegen bleiben Sedoheptulose- und Stärkemenge praktisch unverändert. Raffinose führt bei der Fütterung nur zu erheblichem Anstieg des Raffinosegehaltes der Blätter. Die Sedoheptulose weist auch in diesem Fall erhebliche Konzentrationsabnahme auf.

Es ist zu erkennen, daß eine deutliche Zunahme des Sedoheptulosegehaltes nur bei Ribosefütterung auftritt. Diese Zunahme ist nach den Befunden von RENDIG u. MC COMB (1962) zu erwarten (vgl. auch AXELROD et al. 1953, FULLER et al. 1961). Der Saccharosegehalt kann nur durch Fütterung mit Saccharose selbst wesentlich erhöht werden. Diese Tatsache steht im Gegensatz zu Befunden von LEONARD (1939) bei verschiedenen Saccharose speichernden Arten. Sogar bei Saccharosefütterung werden in erster Linie die Hydrolyseprodukte Glucose und Fructose vermehrt. Anscheinend besitzt *Coleus blumei* nicht die Fähigkeit, Saccharose in größerer Menge zu speichern. Dazu kommt, daß die Saccharosesynthese ohnehin im Dunkeln schwächer ist, als bei Beleuchtung (BOMSEL 1960, WARD 1960).

Aus den Befunden geht hervor, daß die Sedoheptulose innerhalb des Stoffwechsels der Speicherkohlenhydrate eine gewisse Sonderstellung innehat. Die Fütterung von Fructose, Glucose, Galaktose und Raffinose führt zur Zunahme des Gehaltes an Oligosacchariden und der Stärke. Außerdem ist Zunahme der Monosaccharide Fructose und Glucose zu verzeichnen. Die Sedoheptulosemenge nimmt

dagegen bei Fütterung aller dieser Zucker erheblich ab und nur bei der Fütterung von Ribose erkennbar zu. Dies scheint ein Hinweis darauf, daß im Rahmen des Intermediärstoffwechsels der Kohlenhydrate die Sedoheptulose ebenso wie die Ribose, aber im Gegensatz zu den anderen angeführten Zuckern, vom Pentosephosphatzyklus aus gebildet und über diesen wieder in das weitere Stoffwechselgeschehen einbezogen wird.

5. Über den Ort der Speicherung der Sedoheptulose in der Zelle

Der Nachweis des Vorkommens von Sedoheptulose in unterirdischen Organen (in Wurzeln von *Coleus blumei* und im Rhizom von *Omphalodes verna*), in Petalen von *Saxifraga decipiens* und *Sempervivum arachnoideum* sowie in den Fruchtkörpern einiger Basidiomyceten weist darauf hin, daß der Zucker nicht in Chloroplasten, sondern im Cytoplasma oder der Vakuole gespeichert wird. Zur weiteren Prüfung wurden folgende zwei Versuche unternommen:

1. Bei Blättern von *Sempervivum tectorum* wurden die Epidermen vom Mesophyll getrennt und auf das Vorkommen von Sedoheptulose geprüft. Sedoheptulose war auch in den Epidermiszellen in nennenswerter Menge nachweisbar, obwohl diese mit Ausnahme der Stomata-Schließzellen chloroplastenfrei sind.

2. Blätter von *Coleus blumei* wurden homogenisiert und aus dem Homogenat nach der Vorschrift von PAECH (1956) die Chloroplasten abgetrennt und einmal gewaschen. Der Überstand und die Chloroplastenfraction wurden chromatographisch auf den Sedoheptulosegehalt geprüft. Dabei fand sich nahezu die gesamte Sedoheptulose im Überstand, während in der Chloroplastenfraction nur geringe Spuren nachweisbar waren. Es ist allerdings denkbar, daß beim Auswaschen die Chloroplasten schon verletzt wurden (JACOBI u. PERNER 1961) und dadurch ein Zuckerverlust eintrat.

C. Besprechung der Ergebnisse und Diskussion¹⁰⁾

Aus den dargestellten experimentellen Daten läßt sich zunächst erkennen, daß Sedoheptulose — zumindest in den untersuchten Arten — als echter Speicherzucker fungiert. Da zu den Untersu-

¹⁰ Abkürzungen: EMP = EMBDEN-MEYERHOF-PARNAS-Abbau; PPC = Pentosephosphatzyklus; TCC = Tricarbonsäurezyklus.

dhungen Vertreter aus drei Familien verwendet wurden, kann eine gewisse Allgemeingültigkeit der Ergebnisse wenigstens für solche Arten angenommen werden, in welchen der Zucker einen erheblichen Anteil der gesamten löslichen Kohlenhydrate ausmacht, d. h. nicht nur in Spuren auftritt. Die Funktion als Speicherzucker zeigt sich im Jahresgang der Kohlenhydrate, bei dem Sedoheptulose am winterlichen Zuckermaximum wesentlich beteiligt ist. Diese winterliche Speicherung ist weitgehend temperaturabhängig. Im Tagesgang stellt sich — ebenso wie beim Hungerversuch — der Zucker als eine offenbar rasch verwertbare Kohlenhydratreserve heraus. Bei den Crassulaceen besitzt die Sedoheptulose in ihrem physiologischen Verhalten allerdings eine gewisse Sonderstellung. Schon NORDAL et al. (1956) haben festgestellt, daß sie zwar auch hier als Speicherzucker anzusehen ist, aber nur sehr langsam wieder in den Stoffwechsel einbezogen wird. Dazu kommt noch die Verbindung zum ausgeprägten Säurestoffwechsel (vgl. WOLF 1960, 2). Über ähnliches Verhalten der Sedoheptulose außerhalb der Familie der Crassulaceen liegen nur die Befunde von TOLBERT et al. (1957) an einer der untersuchten *Coleus*-Varietäten vor.

Sedoheptulose zeigt in ihrem Verhalten als Speicherkohlenhydrat einerseits Ähnlichkeit zu dem der Stärke, andererseits zu dem der anderen Monosaccharide. Bei der Tagesperiodik in *Coleus*-Blättern, beim Welkeversuch mit isolierten Blättern und bei einigen der Wuchsstoffversuche (IES, Phenylborsäure) wird die Paralleltät zum Verhalten der Stärke erkennbar, wie sie aus Untersuchungen an Crassulaceen bereits bekannt ist (BRUINSMA 1958, WOLF 1960, 2). Bei der Jahresperiodik, beim „Kälteversuch“ und bei Dauerverdunkelung der Pflanzen wird die Ähnlichkeit zum Verhalten der Fructose deutlich. Gelegentlich weist Sedoheptulose aber auch ein völlig eigenes spezifisches Verhalten auf, wie es vor allem bei den Fütterungsversuchen zum Ausdruck kommt. Erklären läßt es sich mit einer gewissen Sonderstellung der Sedoheptulose im Intermediärstoffwechsel der Kohlenhydrate (s. unten).

Da Sedoheptulose ein mengenmäßig fluktuierender Speicherzucker ist, greift sie sicher in den aktiven Stoffwechsel der Zelle ein, wie schon HUDSON (1945) angenommen hat. Im Gegensatz zu seinen weiteren Angaben ist aber bereits durch NORDAL u. KLEVSTRAND (1951 1, 2) und NORDAL u. OISETH (1951, 1952) nachgewiesen worden, daß auch in Geweben, die Sedoheptulose speichern, vergärbare Zucker vorkommen.

Im jahresperiodischen Verhalten ist die Sedoheptulose an den Maxima der Monosaccharide führend beteiligt, außerdem aber temperaturbedingt während der kalten Jahreszeit erheblich angereichert. Der hohe Monosaccharidspiegel ist sicher für die Erhöhung der Frostresistenz von großer Bedeutung, da nach ULLRICH u. HEBER (1958), HEBER (1958) und SAKAI (1962) der Gehalt an Monosacchariden für den Einfluß der Zucker auf die Frostresistenz primär verantwortlich ist. Dabei sollen die Zucker über einen molekularen Mechanismus wirken. Neben der Bindung von freiem Wasser (vgl. JEREMIAS 1964, dort auch weitere Lit.) dürfte vor allem die Wirkung auf die Aktivität gewisser Fermente von Bedeutung sein (ULLRICH u. HEBER 1961, vgl. auch PORTER et. al. 1953). Über Abnahme der Frostresistenz nach Gibberellin- und Kinetinbehandlung hat ULLRICH (1962) berichtet. Im Falle des Gibberellins könnte man diese direkt mit dem Sinken des Gesamtzuckergehaltes in Verbindung bringen. Beim Kinetin wäre an die Verringerung der Monosaccharidmenge zu denken. Das z. T. gegenläufige Verhalten von Raffinosezuckern und Monosacchariden, insbesondere Sedoheptulose, während des winterlichen Zuckermaximums könnte darauf hindeuten, daß den Raffinosezuckern, und zwar vor allem deren Galaktose-Einheiten, eine besondere Bedeutung bei der Resistenzhöhung zukommt. Man könnte an eine spezifische Funktion der Galaktose bei der Erhaltung von Strukturen denken, die für die Frostresistenz wesentlich ist (vgl. HEBER u. SANTARIUS 1964). Ähnliches gilt wohl auch für die wahrscheinlich vorwiegend oder ausschließlich in Chloroplastenmembranen lokalisierten Galaktolipide (BENSON 1964).

In diesem Zusammenhang scheint auch die relativ große Hitze-resistenz von *Sedum*-Arten (SAPPER 1935) von Interesse. *Sedum*-Arten enthalten außerordentlich große Sedoheptulosemengen (grobe eigene Messungen ergaben im Juli in *Sedum spectabile* über 7% Tr. Sedoheptulose), die hier vielleicht von Einfluß sein könnten. Dabei ist wahrscheinlich nicht so sehr die Bindung von freiem Wasser entscheidend (die Hydratation steht auch nicht direkt mit der Hitzeresistenz in Verbindung, vgl. BOGEN 1948), sondern man könnte vor allem an eine Schutzwirkung auf Enzyme denken (vgl. KIERMEIER u. KÖBERLEIN 1957). Beim Welkeversuch zeigt der Sedoheptulosegehalt bis zum Eintreten letaler Zustände nur geringe Schwankungen und bleibt immer sehr hoch (s. S. 259). Hier scheint die Wirkung dieses hohen Sedoheptulosespiegels durch Wasser-

bindung und durch Schutz von Enzymen von Bedeutung zu sein. Auch die bei Dürrepflanzen von *Coleus* wesentlich erhöhte Sedoheptulosemenge (s. S. 257) könnte ähnliche Funktionen besitzen. Die Erhöhung der Frostresistenz nach Fütterung mit Ribose (JEREMIAS 1956) muß nicht allein auf der Wirkung der Pentose selbst beruhen, sondern könnte auch durch Anhäufung von Sedoheptulose (entsprechend den Ergebnissen von RENDIG u. Mc COMB 1962) mit bedingt sein. Dies würde auch mit den Befunden von TUMANOV u. TRUNOVA (1963) in Einklang stehen, wonach die protektive Wirkung von gefütterten Zuckern von der Fähigkeit der Pflanze abhängt, die Zucker für weitere Transformationen zu benutzen. Interessant sind in diesem Zusammenhang die Ergebnisse von TRUNOVA (1963), wonach Verbindungen mit einer Ketogruppe bei der Resistenzerhöhenden Wirkung von Kohlenhydraten von besonderer Bedeutung sein sollen.

Es ist wohl anzunehmen, daß bei Arten, bei denen die Fähigkeit zur Speicherung größerer Sedoheptulosemengen im Laufe der Phylogenese entstanden war, diese auch zur Erhöhung von Resistenzen ausgenutzt wurde. Wahrscheinlich ist bei den Crassulaceen die Sedoheptulosespeicherung phylogenetisch schon alt, da der Zucker offenbar bei allen Vertretern und häufig auch in außerordentlich hohen Mengen vorkommt. Auch bei *Saxifraga*-Arten könnte die Resistenzsteigerung durch Sedoheptulose ein positives Selektionsmerkmal darstellen. Daß aber nicht unbedingt Sedoheptulose diese Funktion erfüllen muß, zeigt *Saxifraga oppositifolia*, die am natürlichen Standort im Hochgebirge zur Blütezeit nur geringe Heptulosemengen, stattdessen aber außerordentlich viel Raffinosezucker enthält.

Freie Sedoheptulose entsteht im pflanzlichen Intermediärstoffwechsel aus Sedoheptulosephosphat (vgl. z. B. TOLBERT et al. 1957, BEAN et al. 1963), das mindestens an zwei Stellen gebildet wird; bei der Photosynthese im Verlauf des reduktiven PPC (BENSON et al. 1951, 1952) und im Ablauf des oxydativen PPC (HORECKER u. SMYRNIOTIS 1952, HORECKER et al. 1955). Weiterhin wurde an Homogenaten festgestellt, daß eine direkte, nichtoxydative Umwandlung von Fructose-6-phosphat zu Sedoheptulose-7-phosphat möglich ist (BONSIGNORE et al. 1958 1, 2; 1961, 1; vgl. auch HORECKER 1958). Zu dieser Konversion sind nur die Enzyme Transketolase (D-Sedoheptulose-7-phosphat-D-Glycerinaldehyd-3-phosphat-glycolaldehyd-transferase, EC 2.2.1.1) und Transaldolase (D-Sedoheptulose-7-phosphat-D-Glycerinaldehyd-3-phosphat-dihydroxyaceton-transferase, EC 2.2.1.2) erforderlich, die beide auch im Verlauf des oxydativen PPC benötigt werden. Man kann daher annehmen, daß eine entsprechende Reaktion auch als nichtoxydativer Nebenweg des pflanz-

lichen oxydativen PPC möglich ist. Der Reaktionsablauf wurde von BONSIGNORE et al. (1962) geklärt. Insgesamt werden 2 Fructose-6-phosphat in Sedoheptulose-7-phosphat und Xylulose-5-phosphat umgewandelt. Nach Transformation der Xylulose zu anderen Pentosen können weitere Reaktionen einsetzen, die ebenfalls zum Sedoheptulose-7-phosphat führen (vgl. auch HORECKER et al. 1963). Nach PRANDINI und LOPES DO ROSARIO (1960) kann freie Sedoheptulose direkt gebildet werden, wenn freie D-Erythrose vorliegt, da diese dann bevorzugt mit Fructose-6-phosphat reagiert. Sollte daher das intermediäre Erythrose-4-phosphat im Stoffwechsel aus irgendwelchen Gründen dephosphoryliert werden, so müßte sofort Sedoheptulosebildung eintreten. HOUGH u. JONES (1953) haben festgestellt, daß freie Erythrose bei Gegenwart von Triosephosphat in vitro zur enzymatischen Bildung von Sedoheptulose führt. Es ist daher anzunehmen, daß freie Erythrose in der Pflanze nicht in nennenswerter Menge gespeichert werden kann. Ob diese Reaktionsmechanismen an der Bildung der Sedoheptulose normalerweise beteiligt sind, bleibt ungewiß (vgl. auch RENDIG u. Mc COMB 1964).

Aus dem Monophosphat entsteht freie Sedoheptulose durch Wirkung von Phosphatasen. Liegt Sedoheptulosediphosphat vor, so können Diphosphatasen wirksam werden. Fructose-1,6-diphosphatase (D-Fructose-1,6-diphosphat-1-phosphohydrolase, EC 3.1.3.11) aus tierischem Gewebe besitzt auch in hochgereinigter Form noch Sedoheptulose-diphosphatase-Aktivität. Nach MANGIAROTTI u. PONTREMOLI (1963) und BONSIGNORE et al. (1963) kann daher als sicher gelten, daß in diesem Fall dasselbe Enzym auf beide Substrate einwirkt, was sich aus der sterischen Ähnlichkeit beider leicht erklären läßt (vgl. KOSHLAND 1962). Eine spezifische Sedoheptulose-diphosphatase (D-Sedoheptulose-1,7-diphosphat-1-phosphohydrolase) wurde in der Hefe *Torula* nachgewiesen, aber auch dieses Ferment vermag — über Zwischenreaktionen — Fructose-diphosphat zu spalten (BONSIGNORE et al. 1961, 2). Zur Wiederverwendung der gespeicherten Sedoheptulose ist eine Sedoheptulokinase (ATP-D-Sedoheptulose-7-phosphotransferase, EC 2.7.1.14) erforderlich. Diese wurde von TOLBERT u. ZILL (1954) in Blättern verschiedener Arten nachgewiesen. Sie kommt auch in Pflanzen vor, die keine freie Sedoheptulose enthalten, so daß auch diese zugeführte Sedoheptulose ohne weiteres verwerten können (vgl. auch NEISH 1955, AXELROD u. BEEVERS 1956, DOMAN u. SHKOLNIK 1959). Auf Grund der schon erwähnten sterischen Ähnlichkeit der Substrate ist es denk-

bar, daß Sedoheptulokinase und Fructokinase (ATP-D-Fructose-6-phosphotransferase, EC 2.7.1.4) in ihrer Wirksamkeit einander in vielen Fällen sehr ähnlich sind, womit sich das gelegentlich auffällig gleichartige Speicherverhalten der beiden Zucker Sedoheptulose und Fructose leicht erklären ließe. Da aber auch Unterschiede im Verhalten der beiden Zucker feststellbar sind, deutet dies darauf hin, daß in diesen Fällen nicht dasselbe Enzym für beide Kinaseaktivitäten verantwortlich sein dürfte. Hierbei ist insbesondere an die Crassulaceen zu erinnern, in denen nach NORDAL et al. (1956) die Sedoheptuloseanhäufung vor allem durch geringe Aktivität der Sedoheptulokinase verursacht werden soll. Eine gleichzeitige Vermehrung der Fructose ist, wie auch eigene Untersuchungen zeigten, hier nicht nachweisbar.

Wenn Sedoheptulose im Verlauf des Photosyntheszyklus gebildet wird, so fungieren die Chloroplasten als Bildungsort, da der CALVIN-BENSON-Zyklus vollständig in diesen abläuft (vgl. HEBER u. WILLENBRINK 1964). Für eine Bildung der freien Sedoheptulose im Rahmen der Photosynthese sprechen nur die Befunde von DARDART (1958) und GARNIER-DARDART (1959) an Crassulaceen. Die Ergebnisse von VICKERY (1953) an *Bryophyllum*-Blättern stehen damit in gewissem Einklang. VICKERY stellte fest, daß nach Eintreten des Solarisationseffektes (URSPRUNG 1917) die Sedoheptulose-Speicherung erheblich zunimmt. Jedoch sind wohl die bei Dauerbelichtung eintretenden Erscheinungen so komplex, daß daraus keine eindeutigen Schlüsse hinsichtlich der Bildung von Sedoheptulose gezogen werden können. Schließlich wäre noch das von TOLBERT et al. (1957) festgestellte sehr rasche Auftreten freier markierter Sedoheptulose nach Photosynthese in $^{14}\text{CO}_2$ bei *Coleus* zu erwähnen. Bekanntlich wird aber freie Saccharose ebenso rasch gebildet, in *Coleus* neben Sedoheptulose und in *Persea gratissima* neben Mannoheptulose (BEAN et al. 1962). Die Saccharose stammt aber sicher nicht aus Reaktionen des Photosyntheszyklus. HEBER u. WILLENBRINK (1963, 1964) haben nachgewiesen, daß die Phosphatester der Sedoheptulose nicht aus den Chloroplasten austreten. Wenn die Sedoheptulose in diesen Zellorganellen gebildet würde, so müßte sie als freier Zucker auswandern, um außerhalb der Plastiden gespeichert zu werden.

Die Entstehung der Sedoheptulose im Rahmen des oxydativen PPC bzw. seiner Nebenreaktionen, die wahrscheinlich als gleichwertig angesehen werden können (vgl. JONES et al. 1962, DAVIES et al. 1964, p. 119), und damit die Bildung im Cytoplasma, dürfte

wahrscheinlicher sein. Für Crassulaceen wurde entsprechendes schon von WOLF (1960, 2) und FABIAN (1961) angenommen. Für eine Entstehung der freien Sedoheptulose auf diesem Wege spricht zunächst, daß auch alle anderen Speicherzucker, soweit bekannt, durch Enzymsysteme des Cytoplasmas gebildet werden können. Weiterhin ist das Vorkommen freier Sedoheptulose in Pilzen von großer Bedeutung, da in diesem Fall der Zucker nicht aus photosynthetischen Vorgängen herrühren kann. Dagegen ist es möglich, daß er aus dem oxydativen PPC stammt, dessen vollständiger Ablauf in *Lactarius* von MELOCHE (1961, vgl. auch LE ROUX 1963) nachgewiesen wurde. Auch die Anhäufung von Sedoheptulose bei Ribose-Fütterung läßt sich in dieser Richtung deuten, da im oxydativen PPC Ribosephosphat eine direkte Vorstufe des Sedoheptulosephosphats darstellt. Bei Fütterung anderer Zucker ist dagegen eine Stimulierung des PPC nicht zu erwarten, so daß es zum Abbau von Sedoheptulose kommen kann (s. S. 268). Das Auftreten von Spuren freier Xylose, d. h. einer Pentose, in *Saxifraga decipiens* und *Bryophyllum tubiflorum* könnte ebenfalls für eine engere Beziehung der Sedoheptulose zum Pentosestoffwechsel sprechen. Besonders muß hier an die direkte nichtoxydative Bildung von Sedoheptulosephosphat und Pentosephosphat nach BONSIGNORE et al. (s. o.) erinnert werden. Wird die Sedoheptulose im Verlauf des PPC gebildet, so muß sich durch Beeinflussung dieses Stoffwechselweges auch ihre Menge verändern lassen. Dafür gibt es verschiedene Hinweise. Häufig tritt in älteren Geweben der PPC gegenüber dem EMP stärker hervor (GIBBS u. BEEVERS 1955). Nun wird gerade in älteren Blättern meist wesentlich mehr Sedoheptulose gespeichert als in jüngeren, wie schon PUCHER et al. (1947) (1) bei Crassulaceen erkannt hatten und wie es oben für *Coleus* gezeigt wurde. Durch Kinetin wird nach den Befunden von BERGMANN (1963) der EMP beeinflusst, wodurch indirekt Intensitätsänderungen im PPC zu erwarten sind. Nach UDVARDY et al. (1964) und FARKAS et al. (1964) soll Kinetin direkt auf Enzyme des PPC einwirken. SCOTT et al. (1964) haben festgestellt, daß durch Kinetinbehandlung von *Nicotiana*-Gewebe die Aktivitäten einiger Enzyme des PPC absinken. Tatsächlich wird der Sedoheptulosegehalt durch Kinetinbehandlung der Pflanzen erniedrigt (s. S. 265). Der Befund von TOLBERT u. ROHRBAUGH (1956), wonach bei Erhöhung des CO₂-Partialdruckes eine Verringerung des Sedoheptulosegehaltes von *Sedum*-Blättern stattfindet, könnte ebenfalls in dieser Richtung gedeutet werden, da die Er-

höhung des CO₂-Drucks auf die Decarboxylierung im Rahmen des PPC hemmend einwirken könnte. Allerdings sind die Verhältnisse bei den Crassulaceen nicht so eindeutig, daß daraus klare Schlüsse gezogen werden könnten, zumal da die Ergebnisse von FABIAN (1961) keine Bestätigung derjenigen von TOLBERT u. ROHRBAUGH gebracht haben.

Ein Hinweis von ganz anderer Seite her ist das Auftreten freier Sedoheptulose in parasitenbefallenen Geweben. Durch den Parasitenbefall kommt es häufig zu einer Stimulierung des oxydativen PPC (vgl. FARKAS 1961, SOLYMOSSY u. FARKAS 1962, AKAZAWA u. URITANI 1962). Schon WOLF (1960, 1) hat das Vorkommen freier Sedoheptulose in solchen Fällen auf diesem Wege gedeutet. Insbesondere in rostpilzbefallenem Weizen wurde verschiedentlich Sedoheptulose nachgewiesen (JAIN u. PELLETIER 1958, WANG 1960, DALY 1962). Ihre gegenteiligen Befunde haben KROG et al. (1961) selbst mit zu wenig empfindlichen Nachweismethoden erklärt.

Es gibt allerdings Hinweise darauf, daß Spuren freier Sedoheptulose auch bei der Photosynthese gebildet werden. Dies ist möglich, da Sedoheptulosephosphatasen in Chloroplasten vorhanden sind. Hier sind in erster Linie die Ergebnisse von BEAN et al. (1963) zu nennen, wonach bei der Photosynthese in Blättern von *Persea* zugleich mit den Phosphateestern innerhalb der Chloroplasten Spuren freier Zucker, darunter auch von Sedoheptulose, gebildet werden. Vielleicht sind die Angaben von WILLIAMS u. BEVENUE (1951) und WILLIAMS et al. (1952) über die weite Verbreitung geringster Heptulosemengen in dieser Richtung zu deuten. Auch eigene Befunde über spurenweise vorkommende Sedoheptulose könnten so erklärt werden. Ihr Auftreten in jungen Blättern von *Vitis* ließe sich durch die Annahme deuten, daß bestimmte Enzyme in ihren Aktivitäten nicht vollständig aufeinander abgestimmt sind.

Entsprechendes könnte für die Bildung von Spuren von Oktosen und Nonosen gelten. RACKER u. SCHROEDER (1954) haben nachgewiesen, daß deren Phosphatester mit Hilfe von Transketolase u. Transaldolase gebildet werden können. Oktulosen wurden, stets nur in geringen Spuren, nachgewiesen in *Persea gratissima* (CHARLSON u. RICHTMYER 1959, SEPHTON u. RICHTMYER 1963, 1), *Sedum*-Arten (CHARLSON u. RICHTMYER (1960) und *Medicago* (RENDIG u. MCCOMB 1964), eine Nonulose, ebenfalls in äußerst geringen Mengen, in *Persea gratissima* (SEPHTON u. RICHTMYER 1963, 2). Diese Zucker sind zweifellos keine Speicherkohlenhydrate, sondern als Nebenprodukte des Stoffwechsels aufzufassen.

Wahrscheinlich kommen also Spuren freier Sedoheptulose auch in Chloroplasten vor. Es ist denkbar, daß unter bestimmten Bedingungen, z. B. im Winter, der Sedoheptulosegehalt in diesen Zell-

organellen aus Resistenzgründen erhöht wird. Bei Pflanzen, die Sedoheptulose speichern, könnte man infolgedessen innerhalb der Zelle zwei „pools“ für den Zucker annehmen. Ein Auftreten mehrerer „pools“ für denselben Speicherstoff wurde z. B. für Glucose (GRANT u. BEEVERS 1964), für Aminosäuren (BASSHAM und CALVIN 1962) und für organische Säuren (MC LENNAN et al. 1963) nachgewiesen. Da die Hauptmenge der Sedoheptulose wahrscheinlich außerhalb der Chloroplasten gespeichert wird, ist anzunehmen, daß ihre Wiedereinbeziehung in den Stoffwechsel über den oxydativen PPC erfolgt.

Die Menge der in einem bestimmten Gewebe frei auftretenden Sedoheptulose ist abhängig vom Gleichgewicht zwischen Bildung und Verarbeitung des Zuckers, d. h. von den Aktivitäten der für diese Reaktionen verantwortlichen Enzyme. Diese werden ihrerseits durch verschiedenartige Vorgänge innerhalb der Zelle beeinflußt, in welchen dann die indirekte Ursache der Sedoheptulosespeicherung zu suchen ist. Falls die Sedoheptulosebildung im Chloroplasten von Bedeutung sein sollte, wäre die Ursache für die Anhäufung des Zuckers eine enzymatische Störung im Photosyntheszyklus, wie von DARDART (1958) angenommen wurde.

Wahrscheinlicher ist aber die Bildung der Sedoheptulose im Verlauf des oxydativen PPC. Es ist denkbar, daß es bei Pflanzen mit leistungsfähigerem PPC leichter zur Sedoheptulosespeicherung kommt, da die Sedoheptulose direkt aus dem PPC geliefert und in ihn wieder einbezogen werden kann. Eine Verstärkung des PPC könnte in erster Linie durch Hemmung des EMP hervorgerufen werden. Eine solche Hemmung ist nach Untersuchungen an tierischen Geweben durch die Substrate des TCC auf Grund eines Rückkopplungsmechanismus möglich (PASSONEAU und LOWRY 1963). Nach BÜCHER u. RÜSSMANN (1963) ist ein limitierendes Glied des EMP die Aktivität der Phosphofruktokinase (ATP-D-Fructose-6-phosphat-1-phosphotransferase, EC 2. 7. 1. 11), die vor allem durch Citrat gehemmt wird. Vielleicht ist ein derartiger Rückkopplungsmechanismus auch an der Sedoheptulosebildung in Pflanzen beteiligt. In Pflanzen mit gehemmttem EMP sollte auch der TCC sehr langsam ablaufen. Dies wurde tatsächlich an ausgewachsenen *Bryophyllum*-Blättern festgestellt (STUTZ u. BURRIS 1951). Auch das Auftreten relativ vieler Säurepflanzen unter den Arten, die Sedoheptulose speichern, fände so eine Erklärung. Weiterhin ist in diesem Zusammenhang interessant, daß bei Rostinfektion der Gehalt orga-

nischer Säuren in Weizenpflanzen erhöht ist (DALY u. KRUPKA 1962). Wenn durch geringe Aktivität der Phosphofruktokinase, hervorgerufen durch höheren Gehalt an bestimmten Säuren, der PPC bevorzugt wird, so kann eine geringe Aktivität der Sedoheptulokinase eine Anhäufung freier Sedoheptulose hervorrufen.

Von *Coleus*-Blättern ist bekanntgeworden, daß ihre Adenylatkinase sehr geringe Aktivität besitzt. Da durch den ADP/ATP-Spiegel die Triosephosphatoxydation im EMP kontrolliert wird (HEBER, Vortrag Bot.-tagung München 1964), könnte hier ein weiterer Regulationsmechanismus die Sedoheptulosebildung beeinflussen.

Schließlich besteht noch die Möglichkeit, daß vom Erythrose-4-phosphat aus eine Regelung erfolgt. Dieser Zuckerester hemmt die Aktivität der Hexosephosphatisomerase (*D*-Glucose-6-phosphatketolisomerase, EC 5. 3. 1. 9) und könnte daher auf die Intensität des PPC wirken (GRAZI et al. 1960). Daß Erythrose-4-phosphat in enger Verbindung zu Sedoheptulose steht, wurde oben dargelegt.

Von den für den Stoffwechsel der Sedoheptulose erforderlichen Enzymen (Phosphatasen und Phosphokinasen) ist in einigen Fällen bekannt, daß ihre pH-Optima nahe dem Neutralpunkt liegen. Für bakterielle Sedoheptulokinase haben dies SATO et al. (1954) und EBATA et al. (1955) gezeigt; für die Sedoheptulosediphosphatase im reduktiven PPC wurden ähnliche Befunde von RACKER u. SCHROEDER (1958) mitgeteilt. Diese Optima der Enzymwirkungen stimmen also durchaus mit denjenigen anderer zuckerbildender und -transformierender Systeme und damit der Hypothese von JEREMIAS (1962, 1964; vgl. auch ONO 1955) über die möglichen Ursachen der Zucker-Stärke-Interkonversion überein. Allerdings tritt in unserem Fall auch ein vielfach gleichartiges Verhalten von Stärke und Sedoheptulose auf. Dazu ist festzustellen, daß die Annahme von JEREMIAS sich nur auf die Jahresperiodik der Kohlenhydrate bezieht und offenbar auch nur für diese gilt. Bei der tagesperiodischen Speicherung transitorischer Stärke im Blatt z. B. dürfte der Einfluß der Zellkompartimentierung so groß sein, daß der gemessene pH-Wert des Gewebes keine Aussagekraft mehr besitzt. Daß eine Milieuänderung durch Veränderung des pH-Wertes von wesentlichem Einfluß auf die Enzyme ist, wurde schon mehrfach festgestellt (vgl. KIERMEIER 1952, NETTER 1959, NANNI et al. 1963). Die Beeinflussung der Enzyme durch pH-Verschiebung ist aber ziemlich komplex und rührt nicht allein von der Veränderung der Enzymaktivitäten her, sondern hängt auch von der Art des umgesetzten

Substrates ab (vgl. BRAY u. WHITE 1957). Bei Säure-Base-Reaktionen, wie sie z. B. bei der Hydrolyse und der Bildung von Zuckerphosphaten vorliegen, ist der pH-Wert von direktem thermodynamischen Einfluß, da durch seine Verschiebung die freie Energie der Reaktion verändert wird (GEORGE u. RUTMAN 1963). Das bei diesen Reaktionen beteiligte ATP wirkt seinerseits auf die Aktivität von Fermenten ein, so auf die der Phosphofruktokinase (MANSOUR und MANSOUR 1962, MANSOUR 1963, VINUELA et al. 1963). Dadurch, sowie durch Wirkung des ADP/ATP-Verhältnisses auf die Triosephosphatoxydation, kann der EMP-Abbau kontrolliert werden. Die Verschiebung des pH-Wertes führt also zu sehr komplexen Wirkungen, die wieder in mannigfachen Wechselbeziehungen zueinander stehen. Sie ist sicher auch nicht alleinige Ursache für die Veränderungen der Enzymaktivitäten. Abweichungen von dem nach der Hypothese von JEREMIAS zu erwartenden Verhalten und andersartiges Verhalten außerhalb der Jahresperiodik sind somit leicht zu erklären.

Die Glucose zeigt in den meisten Untersuchungen prozentual wesentlich geringere Mengenveränderungen als die anderen Zucker. Sogar bei der Dauerverdunkelung der *Coleus*-Pflanzen wird der Glucosespiegel relativ hoch gehalten. Dies deutet darauf hin, daß Glucose nicht so sehr als Speicherkohlenhydrat fungieren, sondern als stets sofort verfügbares Monosaccharid für viele Stoffwechselfvorgänge Bedeutung haben dürfte.

Die Raffinosezucker zeigen in ihrem Jahresgang und bei Beeinflussung durch Temperaturveränderung das schon von JEREMIAS (1962, 1964) und PARKER (1963) diskutierte Verhalten (vgl. auch KASHIWADA 1961, 1 u. 2). Die ergänzende Feststellung, daß in jungen *Coleus*-Pflanzen insbesondere die Raffinose, aber auch ihre höheren Homologen, deutliche tagesperiodische Schwankungen aufweisen, läßt sich mit obigen Befunden gut vereinbaren. Dasselbe gilt für das winterliche Maximum des Glykolipidgehaltes.

Die erhebliche Zunahme der löslichen Kohlenhydrate bei trocken gehaltenen Pflanzen könnte für die Steigerung des Wasserbindungsvermögens (Erhöhung der Plasmahydratation, vgl. auch SIMONIS 1952) von Bedeutung sein. Auch hierbei sind die Raffinosezucker beteiligt. Die Zunahme vor allem der Monosaccharidmengen beim Welken isolierter *Coleus*-Blätter dürfte ebenfalls eine Zunahme des Hydratationsgrades bewirken. Vielleicht handelt es sich dabei um einen Vorgang zur Erhöhung der Dürre-resistenz. Die winterliche Speicherung von Gerbstoffen und der Nachweis der Temperaturabhängigkeit dieser Speicherung in vegetativen Teilen von *Saxifraga* könnte vielleicht für die Frostresistenz von gewisser Bedeutung sein.

D. Zusammenfassung

1. Die aus der Literatur bekanntgewordenen Vorkommen von Sedoheptulose werden zusammengestellt und durch eigene Befunde, besonders aus den Familien der Saxifragaceen, Polygo-

naceen und Primulaceen sowie aus der Gruppe der Basidiomyceten ergänzt.

2. Sedoheptulose zeigt in *Saxifraga* (und *Omphalodes*) deutliche jahresperiodische Gehaltsschwankungen. Sie ist am winterlichen Zuckermaximum wesentlich beteiligt, wodurch die Oligosaccharide prozentual zurückgedrängt werden. Ausgeprägte Frühjahrs- und Herbstmaxima weisen Sedoheptulose und, weniger deutlich, die anderen Monosaccharide (Fructose, Glucose, soweit erkennbar auch Xylose) auf. Der Gehalt an Raffinosezuckern und Glykolipiden zeigt ein winterliches Maximum.
3. Der Sedoheptulosegehalt nimmt in Blättern und Wurzeln von *Coleus blumei* am Tage deutlich zu, nachts ab. Auch die Stärke, die anderen löslichen Kohlenhydrate (bes. Raffinose) und in Blättern der Anthocyangehalt weisen ähnliche tagesperiodische Mengenveränderungen auf. Dagegen wurden in Blättern von *Bryophyllum tubiflorum* tagsüber keine Veränderungen des Sedoheptulose-Gehaltes festgestellt.
4. Ältere Blätter von *Coleus blumei* speichern mehr Sedoheptulose als junge.
5. Durch Temperaturerniedrigung im Sommer nimmt der Sedoheptulosegehalt in *Saxifraga* zu, durch Temperaturerhöhung im Winter ab. Ähnlich verhalten sich die anderen Zucker sowie Gerbstoffe.
6. Bei Trockenheit kommt es in *Coleus blumei* zu einer erheblichen Zunahme der löslichen Kohlenhydrate, woran Sedoheptulose führend beteiligt ist. Beim Welken isolierter Blätter sind Schwankungen des Zuckergehaltes und schließlich vor allem Zunahme der Hexosen nachzuweisen. Der Sedoheptulosegehalt zeigt dabei nur geringe Veränderungen. Die Menge freier Aminosäuren nimmt zu.
7. Durch Gibberellin und IES wird der Zuckergehalt der *Coleus*-Pflanzen herabgesetzt, durch Phenylborsäure erhöht. Kinetin führt zur Abnahme der Monosaccharid- und Zunahme der Oligosaccharidmengen. Der Gesamtzuckergehalt nimmt dabei zu.
8. Durch Verdunkelung der *Coleus*-Pflanzen sinkt der Kohlenhydratgehalt, besonders auch die Menge der Sedoheptulose, stark ab. Die Aminosäuren, insbesondere Asparagin, nehmen zu.

9. Bei Fütterung von *Coleus*-Pflanzen mit verschiedenen Zuckern wird eine gewisse Sonderstellung der Sedoheptulose im Stoffwechsel der Speicherkohlenhydrate erkennbar. Eine Erhöhung der Sedoheptulosemenge war nur durch Ribosefütterung zu erreichen.
10. Die Sedoheptulosespeicherung erfolgt wahrscheinlich vorwiegend außerhalb der Plastiden.
11. Es wird festgestellt, daß Sedoheptulose in Pflanzen als echter Speicherzucker fungiert. Ihr Verhalten, ihre stoffwechselphysiologische Bedeutung (vor allem in bezug auf das Resistenzverhalten der Pflanzen), die möglichen Bildungswege und die mutmaßlichen Ursachen ihrer Speicherung werden diskutiert. Ihre Entstehung im Verlauf des oxydativen Pentosephosphatzyklus wird wahrscheinlich gemacht.

Herrn Prof. Dr. A. Arnold danke ich herzlich für die stete Förderung der Arbeit und zahlreiche Diskussionen. Mein weiterer Dank gilt Herrn Priv.-Doz. Dr. K. Jeremias für zahlreiche wertvolle Hinweise theoretischer und experimenteller Art. Ferner danke ich meinem Studienfreund G. Hentschel für Mithilfe bei einigen experimentellen Arbeiten.

Für materielle Unterstützung bin ich der Deutschen Forschungsgemeinschaft, Bad Godesberg, der Vereinigung der Freunde der T. H. Stuttgart und der Firma Kraiss & Friz, Stuttgart, zu Dank verpflichtet.

Summary

The occurrence and the physiological behaviour of sedoheptulose as a part of the carbohydrate-metabolism of vegetative parts of plants.

1. The occurrences of sedoheptulose, known by literature, are collected and completed by own results, especially in the families of *Saxifragaceae*, *Polygonaceae* and *Primulaceae* and in the group of *Basidiomycetes*.
2. The contents of sedoheptulose in *Saxifraga* (and *Omphalodes*) have a distinct, periodical change during the year. Sedoheptulose takes an essential share in the maximum of sugar in winter, by which the oligosaccharides are percentually reduced. Sedoheptulose has distinct maxima in spring and autumn, and so have, less distinctly, the other monosaccharides (fructose, glucose, and xylose- as far as to be seen). The contents of raffinose-sugars and glycolipids show a maximum in winter.

3. The contents of sedoheptulose in the leaves and roots of *Coleus blumei* increase by day and decrease at night. Starch, the other soluble carbohydrates (esp. raffinose) and the contents of anthocyanes in the leaves have a similar diurnal periodical change. However, in the leaves of *Bryophyllum tubiflorum*, no change of the contents of sedoheptulose could be found during the day.
4. Older leaves of *Coleus blumei* accumulate more sedoheptulose than young ones.
5. The lowering of temperature in summer causes the contents of sedoheptulose in *Saxifraga* to increase, raising the temperature in winter, to decrease. The other sugar and tannins act in a similar way.
6. Dryness causes a considerable rise of soluble carbohydrates in *Coleus blumei*, one of the leading sugars is sedoheptulose. In wilting isolated leaves changes of the sugar-contents could be found, especially a final rise of hexoses. Thereby the contents of sedoheptulose show only important changes. The quantity of amino-acids increases.
7. Gibberellin and IAA reduce the contents of sugars in *Coleus* plants, phenylboric acid raises it. Kinetin causes a diminution of the quantity of monosaccharides, and an increase of the oligosaccharides. By that, the total contents of sugars rise.
8. If *Coleus* plants are darkened, the contents of carbohydrates decrease very much, especially the quantity of sedoheptulose. The amino-acids, esp. asparagine, increase.
9. When *Coleus* plants are fed with different sugars, a somewhat exceptional position of sedoheptulose in the pathways of stored carbohydrates is to be seen. Only feeding ribose could cause an increase of the quantity of sedoheptulose.
10. Probably sedoheptulose is mainly accumulated outside the plastides.
11. Sedoheptulose is found to be a true stored sugar in plants. There is discussed its behaviour, its physiological importance (esp. with regard to the problem of resistances), its possible ways of biosynthesis, and the probable facts which cause its storing. Sedoheptulose is likely to result from transformations in the pentose phosphate pathway.

E. Literaturverzeichnis

- AHRNS, W.: Weitere Untersuchungen über die Abhängigkeit der gegenseitigen Mengenverhältnisse der Kohlehydrate im Laubblatt vom Wassergehalt. Bot. Archiv 5, 234—259 (1924).
- AKAZAWA, T. and I. URITANI: Pattern of carbohydrate breakdown in sweet potato roots infected with *Ceratocystis fimbriata*. Plant Physiol. 37, 662—669 (1962).
- ALEXANDER, T. R.: Carbohydrates of bean plants after treatment with indole-3-acetic acid. Plant Physiol. 13, 845—858 (1938).
- ARNOLD, A.: Einleitung und Übersicht. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie Ed. W. RUHLAND et al. Springer Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1958, 6, 1—9.
- ARTYUKH, A. S.: Changes in sugar concentration in fodder plants during the growth period. Nauchn. Tr. Kiersk. Opytn. St. Zhivotnovodstva 8, 119 bis 121 (1962), zit. nach C. A. 60, 7139 b (1964).
- AUSTIN, A.: The changes in the nitrogen and carbohydrate fractions of excised wheat leaves. Science and Cult. (Calcutta) 27, 200—201 (1961) (1).
— Effect of indole acetic acid on the nitrogen and carbohydrate metabolism of excised wheat leaves. Current Sci. 30, 24—25 (1961) (2).
- AXELROD, B., R. S. BANDURSKI, C. M. GREINER, and R. JANG: The metabolism of hexose and pentose phosphates in higher plants. J. biol. Chem. 202, 619 (1953).
— and H. BEEVERS: Mechanisms of carbohydrate breakdown in plants. Ann. Rev. Plant Physiol. 7, 267—298 (1956).
- BAILEY, R. W.: Colour reactions between sugars and diphenylamine urea and diphenylamine-p-anisidine on paper chromatograms. J. Chromatogr. 8, 57 bis 62 (1962).
— A method for the measurement of lipid-bound sugar in plant tissue. Analyt. Biochem. 3, 178—185 (1962).
— Maltose in red clover (*Trifolium pratense*) leaves. Nature (Lond.) 199, 1291 (1963).
— and E. I. BOURNE: Colour reactions given by sugars and diphenylamine-aniline spray reagents on paper chromatograms. J. Chromatogr. 4, 206 bis 213 (1960).
- BARRENSCHEEN, H. K. u. T. v. VALYI-NAGY: Eine modifizierte Orcin-Reaktion zur Bestimmung kleinster Mengen von Pentosen, Nucleotiden und Glucuronsäuren. Z. Naturforsch. 4 b, 203—207 (1949).
- BASSHAM, J. A. and M. CALVIN: The way of CO₂ in plant photosynthesis. Comp. Biochem. Physiol. 4, 187—204 (1962).
- BEAL, I. M. and A. G. WHITING: The effect of indoleacetic acid in inhibiting stem abscission in *Mirabilis jalapa*. Bot. Gaz. 106, 420—431 (1945).
- BEAN, R. C., B. K. BARR, H. V. WELCH, and G. G. PORTER: Carbohydrate metabolism of the avocado. I. Relations between sugars in leaves during photosynthesis and subsequent dark periods. Arch. Biochem. Biophys. 96, 524 bis 529 (1962).
— G. G. PORTER, and B. K. BARR: Carbohydrate metabolism of avocado. II. Formation of sugars during short periods of photosynthesis. Plant Physiol. 38, 280—284 (1963).

- BEKAYA, K.: Dynamics of biotin, total nitrogen, and carbohydrates in mulberry leaves in connection with age. Tr. Tbilissk. Gos. Univ. 82, 115—130 (1962), zit. nach C. A. 59, 9086 h (1963).
- BELLAMY, L. J.: Ultrarotspektrum und chemische Konstitution. Steinkopff, Darmstadt 1955.
- BELOSERSKI, A. N. u. N. I. PROSKURJAKOW: Praktikum der Biochemie der Pflanzen. Deutscher Verlag der Wissenschaften, Berlin 1956.
- BENEDICT, R. G., V. E. TYLER jr., L. R. BRADY, and D. E. STUNTZ: Occurrence of sedoheptulose in carpophores and basidiospores of *Inocybe* species. Nature (Lond.) 192, 1080—1081 (1961).
- BENNET-CLARK, T. A.: The role of organic acids in plant metabolism, Part II. New Phytologist 32, 128—161 (1933).
- BENSON, A. A.: Plant membrane lipids. Ann. Rev. Plant Physiol. 15, 1—16 (1964).
— J. A. BASSHAM, and M. CALVIN: Sedoheptulose in photosynthesis by plants. J. Amer. Chem. Soc. 73, 2970 (1951).
— — — A. G. HALL, H. E. HIRSCH, S. KAWAGUCHI, V. LYNCH, and N. E. TOLBERT: The path of carbon in photosynthesis, XV. Ribulose and sedoheptulose. J. Biol. Chem. 196, 703—716 (1952).
- BERGMANN, L.: Die Wirkung von 6-Furfurylaminopurin auf die Atmung von Zellsuspensionen von *Nicotiana tabacum*. Z. Naturforsch., 18 b, 942—946 (1963).
- BEVENU, A. and K. T. WILLIAMS: Further evidence indicating the specificity of the orcinol spray reagent for ketoheptoses on paper chromatograms. Arch. Biochem. Biophys., 34, 225—227 (1951).
— L. M. WHITE, G. E. SECOR, and K. T. WILLIAMS: The occurrence of two heptuloses in the fig plant. J. Ass. Off. Agr. Chem., 44, 265—266 (1961).
- BLANK, F.: Anthocyanins, flavones, xanthenes. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie Ed. W. RUHLAND et al. Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1958, 10, 300—353.
- BOGEN, H. J. Untersuchungen über Hitzetod u. Hitzeresistenz pflanzlicher Protoplaste. Planta (Berl.) 36, 298—340 (1948).
- BOMSEL, I. L.: Quelques considerations sur l'origine de l'énergie utilisée pour la condensation du glucose en saccharose par les feuilles de blé. C. R. Acad. Sci. (Paris) 251, 971—973 (1960).
- BONNET, J. L.: Application de la chromatographie sur papier à l'étude de divers champignons. Bull. Soc. mycol. France 75, 215—352 (1959).
- BONSIGNORE, A., S. PONTREMOLI u. E. GRAZI: Heptosebildung aus Hexosemonophosphat; mögliche Stoffwechselwege. Ital. J. Biochem. 7, 187—202 (1958) (1), zit. nach C. 1963, 6264.
— — — Ulteriori ricerche sul meccanismo dell' eptofornazione non ossidativa. Boll. Soc. ital. biol. sperim. 34, 1951—54 (1958) (2).
— — — A. DE FLORA u. B. L. HORECKER: Die Umwandlung von Hexosemonophosphat zu Sedoheptulose-7-phosphat in Rattenleber. Ital. J. Biochem. 10, 106—114 (1961) (1), zit. nach C. 1962, 16363.
— — — and E. GRAZI: Sodium sedoheptulose-7-phosphate as a catalytic agent in the formation of fructose-6-phosphate in a reconstructed multienzymic system containing sedoheptulose diphosphatases. Giorn. Biochim. 10, 52 bis 54 (1961) (2), zit. nach C. A. 59, 3038 e (1963).

- — G. MANGIAROTTI, A. DE FLORA, and M. MANGIAROTTI: A direct interconversion: D-fructose-6-phosphate \rightleftharpoons sedoheptulose-7-phosphate and D-xylulose-5-phosphate catalyzed by the enzymes transketolase and transaldolase. *J. biol. Chem.* 237, 3597—3602 (1962).
- G. MANGIAROTTI, M. MANGIAROTTI, A. DE FLORA, and S. PONTREMOLI: Cleavage of sedoheptulose-1-7-diphosphate by a purified rat liver diphosphatase. *J. biol. Chem.* 238, 3151—3154 (1963).
- BOROUGHES, H. and J. BONNER: Effect of indoleacetic acid on metabolic pathways. *Arch. Biochem. Biophys.* 46, 279—290 (1953).
- BORTHWICK, H. A., K. C. HAMNER, and M. W. PARKER: Histological and microchemical studies of the reactions of tomato plants to indoleacetic acid. *Bot. Gaz.* 98, 491—519 (1937).
- BOURQUELOT, E.: Recherches sur les matières sucrées renfermées dans les champignons. *Bull. Soc. mycol. France* 5, 34—35 (1889).
- BRAY, H. G. and K. WHITE: Kinetics and thermodynamics in biochemistry. I. A. Churchill, London 1957.
- BRIAN, P. W., G. W. ELSON, H. G. HEMMING, and M. RADLEY: The plant-growth-promoting properties of gibberellic acid, a metabolic product of the fungus *Gibberella fujikuroi*. *J. Sci. Food Agric.* 5, 602—612 (1954).
- BRIDEL, M.: Sur la présence de très fortes quantités de maltose libre dans les tubercules frais de *Umbilicus pendulinus* D. C. C. R. Acad. Sci. (Paris) 179, 1190—1192 (1924).
- BRUINSMA, J.: Studies on the crassulacean acid metabolism. *Acta Bot. Neerl.* 7, 531—590 (1958).
- BRUNS, F. H., E. DÜNWALD u. E. NOLTMANN: Über den Stoffwechsel von Ribose-5-phosphat in Hämolysaten. III. Quantitative Bestimmung von Sedoheptulose-7-phosphat und einige Eigenschaften der Transketolase der Erythrocyten und des Blutserums. *Biochem. Z.* 330, 497—508 (1958).
- BUCHAN, J. L. and R. I. SAVAGE: Paper chromatography of some starch conversion products. *Analyst* 77, 401—406 (1952).
- BÜCHER, T. u. W. RÜSSMANN: Gleichgewicht und Ungleichgewicht im System der Glykolyse. *Angew. Chem.* 75, 881—893 (1963).
- BÜNNING, E.: Aktivitätswechsel. In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Ed. W. RUHLAND et. al. Springer-Verlag Berlin-Göttingen-Heidelberg, 1956, 2, 840—907.
- BURTON, S. D. and L. A. SCIUCHETTI: Gibberellin effect on carbohydrate and glycoside content and growth of *Digitalis lanata*. *Lloydia* 24, 146—152 (1961).
- CHAN, B. G. and J. C. CAIN: Improved benzidine sugar reagent for paper chromatograms. *Nature (Lond.)* 192, 69—70 (1961).
- CHARGAFF, E., C. LEVINE and C. GREEN: Techniques for the demonstration by chromatography of nitrogenous lipide constituents, sulfur containing amino acids and reducing sugars. *J. biol. Chem.* 175, 67—71 (1948).
- CHARLSON, A. J. and N. K. RICHTMYER: Isolation of D-glycero-D-manno-octulose from the avocado. *J. Amer. Chem. Soc.* 81, 1512—1513 (1959).
- — — The isolation of an octulose and an octitol from natural sources: D-glycero-D-manno-octulose and D-erythro-D-galacto-octitol from the avocado and D-glycero-D-manno-octulose from *Sedum* species. *J. Amer. Chem. Soc.* 82, 3428—3434 (1960).

- CLELAND, R. E.: The relation between auxin and metabolism. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie. Ed. W. RUHLAND et. al. Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1961, 14, 754—783.
- CLEMENTS, H. F.: Hourly variations in carbohydrate content of leaves and petioles. Bot. Gaz. 89, 241—272 (1930).
- DALY, J. M., R. E. INMAN and A. LIVNE: Carbohydrate metabolism in higher plant tissues infected with obligate parasites. Plant Physiol. 37, 531—538 (1962).
- and L. R. KRUPKA: Effect of *Puccinia graminis tritici* on organic acid content of wheat leaves. Plant Physiol. 37, 277—282 (1962).
- DARDART, J.: Influence de la pré-illumination sur la synthèse des glucides libres dans les feuilles de *Bryophyllum daigremontianum* BERGER. C. R. Acad. Sci. (Paris) 246, 301—303 (1958).
- DAVID, R., C. BERNARD-DAGAN et J. P. DE LABORIE: Evolution de la teneur en amidon des organes aériens végétatifs du Pin maritime. C. R. Acad. Sci. (Paris) 257, 1343—1346 (1963).
- DAVIES, D. D., J. GIOVANELLI, and T. A. REES: Plant Biochemistry. Botanical Monographs, ed. by W. O. JAMES. Vol. 3. Blackwell, Oxford 1964.
- DAVIS, W. A. and G. C. SAWYER: Studies of the formation and translocation of carbohydrates in the plant. III. The carbohydrates of the leaves and leaf stalks of the potato. The mechanism of the degradation of starch in the leaf. J. Agricult. Sci. 7, 352—384 (1916).
- VAN DIE, J.: The distribution of carbohydrates in root and stem tissues of the tomato plant. Acta Bot. Neerl. 11, 418—424 (1962).
- DISCHE, Z.: Qualitative and quantitative colorimetric determination of heptoses. J. biol. Chem. 204, 983—997 (1953).
- General color reactions. In: Methods in Carbohydrate Chemistry, Vol. I. Ed. by R. L. WHISTLER u. M. L. WOLFROM. Acad. Press, New York u. London 1962, 478—481 (1962) (1).
- Color reactions of heptoses and octoses. In: Methods in Carbohydrate Chemistry, Vol. I. Ed. by R. L. WHISTLER u. M. L. WOLFROM. Acad. Press, New York u. London 1962, 494—496 (1962) (2).
- DOMAN, N. G. and R. I. SHKOLNIK: Transformations of C¹⁴-sedoheptulose in the leaves of haricot, tobacco and *Sedum spectabile*. Biokhimija 24, 187—191 (1959).
- DÖRFEL, H.: Proteine und ihre Bausteine. I Aminosäuren. In: Papierchromatographie in der Botanik. Ed. H. F. LINSKENS, 2. Auflage, Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1959, 148—179.
- DRAWERT, H.: Der pH-Wert des Zellsaftes. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie. Ed. W. RUHLAND et al. Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1955, 1, 627—648.
- Stoffaufnahme und innerer pH-Wert. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie. Ed. W. RUHLAND et al. Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1956, 2, 409—417.
- EATON, F. M. and D. R. EGGLE: Carbohydrate accumulation in the cotton plant at low moisture levels. Plant Physiol. 23, 169—187 (1948).
- EBATA, M., R. SATO and T. BAK: The enzymatic phosphorylation of sedoheptulose. J. Biochemistry (Tokyo) 42, 715—725 (1955).

- EBERHARDT, P.: Influence de l'air sec et de l'air humide sur la forme et sur la structure des végétaux. Ann. Sci. natur. Bot. VIII sér., 18, 61—153 (1903).
- EIFERT, J. and A. EIFERT: Maximum of starch during spring in the woody plants. (*Vitis riparia*). Nature (Lond.) 199, 825—826 (1963).
- ENGELBRECHT, L.: Über Kinetinwirkungen bei intakten Blättern von *Nicotiana rustica*. Flora (Jena) 154, 57—69 (1964).
- ESDORN, I. u. G. NÖLL: Untersuchungen über tagesperiodische Schwankungen im Gehalt an Flavonolen bei *Fagopyrum*-Arten. Planta (Berl.) 45, 376—378 (1955).
- FABIAN, G.: L'action de CO₂ sur le métabolisme des feuilles de *Bryophyllum daigremontianum* BERGER, à l'obscurité. Bull. Soc. Chim. biol. 43, 801—809 (1961).
- FANG, S. C., J. B. BOURKE, V. L. STEVENS and J. S. BULLS: Influences of gibberellic acid on metabolism of indoleacetic acid, acetate, and glucose in roots of higher plants. Plant Physiol. 35, 251—255 (1960).
- FARKAS, G. L.: Probleme der parasitogen stimulierten Biosynthese aromatischer Verbindungen. Ber. dtach. Bot. Ges. 74, 382—388 (1961).
- , L. DEZSI, M. HORVATH, K. KISBAN, and J. UDVARDY: Common pattern of enzymatic changes in detached leaves and tissues attacked by parasites. Phytopath. Z. 49, 343—354 (1964).
- FINK, K., R. E. CLINE, and R. M. FINK: Paper chromatography of several classes of compounds: Correlated R_F-values in a variety of solvent systems. Anal. Chem. 35, 389—398 (1963).
- FISCHER, A.: Beiträge zur Physiologie der Holzgewächse. Jb. wiss. Bot. 22, 73 bis 160 (1890).
- FISCHER, E.: Über den Volemit, einen neuen Heptit. Ber. dtach. chem. Ges. 28, 1973—1974 (1895).
- FISCHER, H.: Tagesperiodische Auswanderung der Kohlenhydrate aus dem Blatt. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie. Ed. W. RUHLAND et. al. Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1958, 6, 952—962.
- FISCHER, F. G. u. H. DÖRFEL: Zur quantitativen Auswertung der Papierchromatogramme von Eiweiss-Hydrolysaten. Biochem. Z. 324, 544—566 (1953).
- FRENCH, D.: The raffinose-family of oligosaccharides. Adv. Carbohydr. Chem. 9, 149—184 (1954).
- FULLER, R. C., R. M. SMILLIE, E. C. SISLER, and H. L. KORNBERG: Carbon metabolism in *Chromatium*. J. biol. Chem. 236, 2140—2149 (1961).
- GARDELL, S.: A colorimetric method for the determination of monosaccharides in organic solvents for use in partition chromatography. Acta chem. scand. 5, 1011—1019 (1951).
- GARNIER-DARDARD, J.: Sur l'incorporation de ¹⁴CO₂ dans les glucides libres de *Bryophyllum daigremontianum* BERGER en photosynthèse, après pré-illumination. C. R. Acad. Sci. (Paris) 248, 1386—1389 (1959).
- GEORGE, P. and R. J. RUTMAN: The conservation of energy in utilizable form. Proc. Fifth Intern. Congr. Biochem., Moscow 1961, 5, 262—273.
- GIBBS, M. and H. BEEVERS: Glucose dissimilation in the higher plant. Effect of age of tissue. Plant Physiol. 30, 343—347 (1955).
- GINTEROVA, A.: The effect of ethylene chlorhydrin on carbohydrate metabolism in potatoes. Biologia Plant. (Praha) 1, 258—265 (1959).

- GOODALL, D. W.: The distribution of weight change in the young tomato plant. II Changes in dry weight of separated organs and translocation rates. *Ann. Bot. N. S.* 10, 305—338 (1946).
- GORIS, A. et R. MONIEZ: Essai sur le comportement métabolique de quelques sucres dans les tissus de racine de carotte cultivés „in vitro“. *Ann. Sci. natur. Bot. (Paris) sér.* 12, 3, 415—423 (1962).
- GRANT, B. R. and H. BEEVERS: Absorption of sugars by plant tissues. *Plant Physiol.* 39, 78—85 (1964).
- GRAZI, E., A. DE FLORA, and S. PONTREMOLI: The inhibition of phosphoglucose isomerase by D-erythrose-4-phosphate. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 2, 121—125 (1960).
- HACCIUS, B.: Experimentell induzierte Einkeimblättrigkeit bei *Eranthis hiemalis*. II. Monokotylie durch Phenylborsäure. *Planta (Berl.)* 54, 482—497 (1960).
— u. D. MASSFELLER: Durch Phenylborsäure induzierte Reduktion der Petalen bei *Cucumis sativus*. *Naturwiss.* 46, 585—586 (1959).
— — Untersuchungen zur biologischen Aktivität der Phenylborsäure. *Planta (Berl.)* 56, 174—188 (1961).
- HALL, W. C. and M. A. KAHN: Influence of temperature and daylength on growth and sugar content of sugar cane following auxin treatment of cuttings. *Bot. Gaz.* 116, 274—281 (1955).
- HANES, C. S. and F. A. ISHERWOOD: Separation of the phosphoric esters on the filter paper chromatogram. *Nature (Lond.)* 164, 1107—1112 (1949).
- HAYASHI, T. and Y. MURAKAMI: Studies on the physiological action of gibberellins. *Bull. Nat. Inst. Agr. Sci. (Japan) D*, 7, 159—197 (1958).
- HEBER, U.: Ursachen der Frostresistenz bei Winterweizen. I. Die Bedeutung der Zucker für die Frostresistenz. *Planta (Berl.)* 52, 144—172 (1958).
— u. J. WILLENBRINK: Die Kinetik des ¹⁴C-Einbaus in Chloroplasten und Zytoplasma unter kurzdauernder Photosynthese. *Naturwiss.* 50, 506 (1963).
— — Sites of synthesis and transport of photosynthetic products within the leaf cell. *Biochim. Biophys. Acta* 82, 313—324 (1964).
— and K. A. SANTARIUS: Loss of adenosine triphosphate synthesis caused by freezing and its relationship to frost hardiness problems. *Plant Physiol.* 39, 712—719 (1964).
- HENRICI, M.: Comparative study of the content of starch and sugars of *Tribulus terrestris*, lucerne, some gramineae, and *Pentzia incana* under different meteorological, edaphic and physiological conditions. II. Carbohydrate nutrition. *Onderstepoort J. Veterin. Res.* 25, 45—92 (1952).
- HERZOG, R. O.: Über die Adsorption von Zuckerarten durch Tierkohle. *H. S. Z. physiol. Chem.* 60, 79—84 (1909).
- HORECKER, B. L.: Pentosephosphate und Heptulosephosphat im Kohlenhydratstoffwechsel. In: *Neuere Ergebnisse aus Chemie und Stoffwechsel der Kohlenhydrate*, 8. Coll. d. Gesell. f. Physiol. Chem., Mosbach 1957, Springer-Verlag-Berlin-Göttingen-Heidelberg, 1958, 29—52.
—, P. Z. SMYRNIOTIS, and H. KLENOW: The formation of sedoheptulose phosphate from pentose phosphate. *J. biol. Chem.* 205, 661—682 (1953).
— — The enzymatic formation of sedoheptulose phosphate from pentose phosphate. *J. Amer. Chem. Soc.* 74, 2123 (1952).
— —, H. H. HIATT, and P. A. MARKS: Tetrose phosphate and the formation of sedoheptulose diphosphate. *J. biol. Chem.* 212, 827—836 (1955).

- T. CHENG, and S. PONTREMOLI: The coupled reaction catalyzed by the enzymes transketolase and transaldolase. II. Reaction of erythrose-4-phosphate and the transaldolase-dihydroxyacetone complex. *J. biol. Chem.* 238, 3428—3431 (1963).
- HORN, T.: Das gegenseitige Mengenverhältnis der Kohlehydrate im Laubblatt in seiner Abhängigkeit vom Wassergehalt. *Bot. Archiv* 3, 137—173 (1923).
- HOUGH, L. and J. K. N. JONES: The synthesis of sugars from simpler substances. V. Enzymic synthesis of sedoheptulose. *J. Chem. Soc.* 1953, 342—345.
- HUDSON, C. S.: The structure of sedoheptulosan (anhydro-sedoheptose) *J. Amer. Chem. Soc.* 60, 1241—1243 (1938).
- Fischer cyanohydrin synthesis. *Adv. Carbohydr. Chem.* 1, 1—36 (1945).
- ILJIN, W. S.: Standortfeuchtigkeit und der Zuckergehalt in den Pflanzen. *Planta (Berl.)* 7, 59—71 (1929).
- Der Einfluß des Welkens auf den Ab- und Aufbau der Stärke in der Pflanze. *Planta (Berl.)* 10, 170—184 (1930).
- Drought resistance in plants and physiological processes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 8, 257—274 (1957).
- JACOBI, G. u. E. PERNER: Strukturelle und biochemische Probleme der Chloroplastenisolierung. *Flora (Jena)* 150, 209—226 (1961).
- JAIN, A. C. and R. L. PELLETIER: Effects of rust infection on the carbohydrate metabolism of wheat seedlings. *Nature (Lond.)* 182, 882—883 (1958).
- JEFFORD, T. G. and J. EDELMAN: The metabolism of fructose polymers in plants. II. Effect of temperature on the carbohydrate changes and morphology of the stored tubers of *Helianthus tuberosus* L. *J. exp. Bot.* 14, 56—62 (1963).
- JEREMIAS, K.: Zur Physiologie der Frosthärtung (unter besonderer Berücksichtigung von Winterweizen). *Planta (Berl.)* 47, 81—104 (1956).
- Über den Jahresgang einiger Zucker in den Blättern von *Hedera helix* L. *Planta (Berl.)* 52, 195—205 (1958).
- Der Einfluß der Temperatur auf die Speicherung der Raffinosezucker. *Ber. dtsh. Bot. Ges.* 75, 314—322 (1962).
- Über die jahresperiodisch bedingten Veränderungen der Ablagerungsform der Kohlenhydrate in vegetativen Pflanzenteilen unter besonderer Berücksichtigung der Zucker der Raffinose-Gruppe. *Bot. Studien* 15, Jena 1964.
- Der Einfluß des Welkens auf den Zucker- und Stärkegehalt isolierter Blätter von *Teucrium chamaedrys* und *Brunella grandiflora*. *Planta (Berl.)* 65, 73—82 (1965).
- JERMYN, M. A., and F. A. ISHERWOOD: Improved separation of sugars on the paper partition chromatogram. *Biochem. J.* 44, 402—407 (1949).
- JONES, K. J. N., M. B. PERRY and R. J. STOODLEY: Biosynthesis of sugars found in bacterial polysaccharides. II. Biosynthesis of D-glycero-D-manoheptose. *Canad. J. Chem.* 40, 1798—1804 (1962).
- KALAN, E. B. and P. R. SRINIVASAN: Synthesis of 5-dehydroshikimic acid from carbohydrates in a cell-free extract. In: *Amino Acid Metabolism*, ed. by W. D. McELROY and H. B. GLASS, Baltimore, J. Hopkins, 1955, 826—830.
- KALININ, F. L. u. W. M. SHELJUK: Physiologisch-biochemische Veränderungen im Winterraps beim Übergang zur Reproduktionsphase unter dem Einfluß von Gibberellensäure. *Ukrain. bot. J.* 20, 14—20 (1963), zit. nach C. 1964, 4-1234.
- KASHIWADA, Y.: Carbohydrates in mulberry trees. IV. Relation between the varieties of mulberry trees and the fluctuations in quantities of several

- sugars in their shoots during spring. *Nippon Sanshigaku Zasshi* 30, 179 bis 182 (1961) (1), zit. nach C. A. 59, 11888 h (1963).
- Carbohydrates in mulberry trees. VI. The appearance of raffinose and stachyose in mulberry shoots by chilling. *Nippon Sanshigaku Zasshi* 30, 211 bis 216 (1961) (2), zit. nach C. A. 59, 11889 b (1963).
- KATSUMI, M.: Physiological effects of kinetin. Effects of kinetin on the elongation, water-uptake, and oxygen uptake of etiolated pea stem sections. *Physiol. Plantarum* 16, 66—72 (1963).
- KERSTAN, G.: Zur physiologischen Bedeutung der Glukoside in *Aesculus* und *Salix* im Rahmen der übrigen Kohlenhydrate. *Planta (Berl.)* 21, 677—698 (1934).
- KIERMEIER, F.: Über die Enzymaktivität in gefrorenen Pflanzengewebe. *Naturwiss.* 39, 323—325 (1952).
- u. W. KÖBERLEIN: Der Einfluß von Mono- u. Disacchariden auf die Hitzeinaktivierung kristallisierter Katalase. *Biochem. Z.* 329, 247—254 (1957).
- KISSELEW, N. W.: Zur Frage des Stärkeabbaus beim Welken der Blätter. *Planta (Berl.)* 4, 606—616 (1927).
- KLEVSTRAND, R. and A. NORDAL: A spraying reagent for paper chromatograms which is apparently specific for ketoheptoses. *Acta chem. scand.* 4, 1320 (1950).
- KOSHLAND, D. E. jr.: Catalysis in life and in the test tube. In: *Horizons in Biochemistry*. Ed. by M. KASHA u. B. PULLMANN, Acad. Press, New York u. London 1962, 265—283.
- KROG, N. E., D. LE TOURNEAU, and H. HART: The sugar content of wheat leaves infected with stem rust. *Phytopathology* 51, 75—77 (1961).
- KROTKOV, G.: Carbohydrate and respiratory metabolism in the isolated starving leaf of wheat. *Plant Physiol.* 14, 203—226 (1939).
- and W. C. G. BENNETT: Synthesis and hydrolysis of sucrose by wheat leaves, as determined by the vacuum infiltration method. *Canad. J. Bot.* 30, 28 bis 39 (1952).
- KURSANOV, A. L.: Transport of organic substances in the phloem. *Adv. Botan. Res.* 1, 209—278 (1963).
- LA FORGE, F. B.: D-Mannoketoheptose, a new sugar from the avocado. *J. biol. Chem.* 28, 511—522 (1917).
- and C. S. HUDSON: Sedoheptose, a new sugar from *Sedum spectabile* L. *J. biol. Chem.* 30, 61—77 (1917).
- LANGNER, W.: Über die Verteilung der Stärke in Laubblättern zu verschiedenen Tageszeiten. *Jb. wiss. Bot.* 67, 291—333 (1928).
- LENK, H. P.: Ein Diagramm zur Ermittlung der R_f -Werte bei der Mehrfach-Papierchromatographie. *Z. anal. Chem.* 184, 107—110 (1961).
- LEONARD, O. A.: Transformation of sugars in sugar beet and corn leaves and invertase activity. *Amer. J. Bot.* 25, 78—83 (1938).
- Carbohydrate transformations in leaf blades, with special reference to sucrose synthesis. *Amer. J. Bot.* 26, 475—484 (1939).
- LE ROUX, P.: Catabolisme du glucose dans le carpophore d'*Agaricus campestris*. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* 257, 1188—1190 (1963).
- LEVITT, J. *The hardiness of plants*. Agronomy VI, Acad. Press, New York 1956.
- LIDFORSS, B.: Zur Physiologie und Biologie der wintergrünen Flora. *Bot. Cbl.* 68, 33—44 (1896).

- Die wintergrüne Flora. Eine biologische Untersuchung. Acta Univ. Lundensis, N. S. afd. 2, 2, 1—78 (1907).
- LINSKENS, H. F.: Phenolische Verbindungen und Gerbstoffe. In: Papierchromatographie in der Botanik. Ed. H. F. LINSKENS 2. Auflage, Springer-Verlag Berlin-Göttingen-Heidelberg 1959, 330—337.
- LISIVCIN, D. I.: Über die Rolle der labilen Glukoside in den Pflanzen. (Russ.) Biokhimija 17, 320—328 (1952).
- LORD, R. C. and B. NOLIN: Vibrational spectra of ethylene oxide and ethylene oxide-d₄. J. Chem. Phys. 24, 656—658 (1956).
- LUNDEGÅRDH, H.: Einige Bedingungen der Bildung und Auflösung der Stärke. Jb. wiss. Bot. 53, 421—463 (1914).
- MACIEJEWSKA-POTAPCZYKOWA, W. and H. LUKASIAK: The influence of kinetin on the carbohydrate content of pea epicotyls. Acta Soc. bot. pol. 28, 95—110 (1959).
- MANGIAROTTI, G. and S. PONTREMOLI: Alteration of enzymic activities of rat liver diphosphatase by treatment with papain or urea. Biochem. Biophys. Res. Commun. 12, 305—309 (1963).
- MANSOUR, T. E., and J. M. MANSOUR: Effects of serotonin (5-hydroxy-tryptamine) and adenosine-3',5'-phosphate on phosphofructokinase from the liver fluke *Fasciola hepatica*. J. biol. Chem. 237, 629—634 (1962).
- Studies on heart phosphofructokinase: purification, inhibition, and activation. J. biol. Chem. 238, 2285—2292 (1963).
- MAXIMOW, N. A.: Kurzes Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Verlag Kultur und Fortschritt, Berlin 1951.
- MAC LENNAN, D. H., H. BEEVERS, and J. L. HARLEY: Compartmentation of acids in plant tissues. Biochem. J. 89, 316—327 (1963).
- MC CREADY, R. M., and W. Z. HASSID: Transformation of sugars in excised barley shoots. Plant Physiol. 16, 599—610 (1941).
- J. GUGGOLZ, V. SILVIEIRA, and H. S. OWENS: Determination of starch and amylose in vegetables. Analyt. Chem. 22, 1156—1158 (1950).
- MC KEE, H. S.: Nitrogen metabolism in leaves. In: Handbuch der Pflanzenphysiologie Ed. W. RUHLAND et. al., Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1958, 8, 516—553.
- MC RARY, W. L.: Nitrogen metabolism of the plant embryo. Bot. Gaz. 102, 89 bis 96 (1940).
- MEINL, G.: Über den Tagesgang der Assimilation und des Kohlenhydratgehaltes von Kartoffellättern. Z. Bot. 51, 388—398 (1963).
- MELOCHE, H. P. jr.: The metabolism of ribose-5-phosphate by cell-free extracts of *Lactarius torminosus*. Biochim. biophys. Acta 51, 586—588 (1961).
- MEYER-MEVIUS, U.: Vorkommen und Transport von Kohlenhydraten und Stickstoffverbindungen in den pflanzlichen Leitungsbahnen. Flora (Jena) 147, 553—594 (1959).
- MIKHILIN, D. M. and B. O. AKHUMBAEVA: Fructosanes of the koksaghyz roots. Biokhimija 21, 186—190 (1956).
- MITCHELL, J. W. and M. R. WHITEHEAD: Starch hydrolysis in bean leaves as affected by application of growth-regulating substances. Bot. Gaz. 102, 393—399 (1940).
- MOLISCH, H.: Über den Einfluß der Transpiration auf das Verschwinden der Stärke in den Blättern. Ber. dtsh. Bot. Ges. 39, 339—344 (1921).

- MOONEY, H. A. and W. D. BILLINGS: The annual carbohydrate cycle of alpine plants as related to growth. *Amer. J. Bot.* 47, 594—598 (1960).
- MOTHES, K.: Die Wirkung des Wassermangels auf den Eiweißumsatz der höheren Pflanzen. *Ber. dtsh. Bot. Ges.* 46, (59)—(67) (1928).
- Zur Kenntnis des N-Stoffwechsels höherer Pflanzen. 3. Beitrag (unter besonderer Berücksichtigung des Blattalters und des Wasserhaushaltes). *Planta (Berl.)* 12, 686—731 (1931).
- Zur Biosynthese der Säureamide Asparagin und Glutamin. *Planta (Berl.)* 30, 726—756 (1940).
- Der Einfluß des Wasserzustands auf Fermentprozesse und Stoffumsatz. In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Ed. W. RUHLAND et. al., Springer-Verlag Berlin-Göttingen-Heidelberg, 1956, 3, 656—664.
- Der Beitrag der Kinetinforschung zum Verständnis pflanzlicher Korrelationen. *Ber. dtsh. Bot. Ges.* 74, (24)—(41) (1961).
- L. ENGELBRECHT u. O. KULAJEWA: Über die Wirkung des Kinetins auf Stickstoffverteilung und Eiweiß-Synthese in isolierten Blättern. *Flora (Jena)* 147, 445—464 (1959).
- MUDRA, A.: Zur Physiologie der Kälteresistenz des Winterweizens. *Planta (Berl.)* 18, 435—478 (1933).
- MUKHERJEE, R. K. and C. DATTA: Effects of gibberellic acid on growth and fruitset in brinjal and tomato. *Science and Cult.* 28, 476—478 (1962).
- MÜLLER, H.: Untersuchungen über den Transpirationsanstieg bei welkenden Blättern von *Coleus*. *Angew. Bot.* 19, 369—427 (1937).
- MURAYAMA, N., M. YOSHIMO, M. OSHIMA, S. TSUKAHARA, and Y. KAWARAZAKI: Studies on the accumulation process of carbohydrates associated with growth of rice plant. *Bull. Nat. Inst. Agric. Sci. (Japan), Ser. B. Soils*, 4, 123—166 (1955).
- NANNI, G., J. BALDINI and A. NOVELLI: Influence of pH on mitochondria II. Regulation of biochemical activity. *Giorn. Biochim.* 12, 289—297 (1963), zit. nach *C. A.* 60, 8273 d (1964).
- NEISH, A. C.: The biosynthesis of cell wall carbohydrates. II. Formation of cellulose and xylan from labeled monosaccharides in wheat plants. *Canad. J. Biochem.* 33, 658—666 (1955).
- Biosynthetic pathways of aromatic compounds. *Ann. Rev. Plant Physiol* 11, 55—80 (1960).
- NELSON, R. T. and R. R. WOOD: Studies of chemical treatments on sugar beets including gibberellic acid, 2,4-D, and maleic hydrazide. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.* 10, 76—79 (1958).
- NETTER, H.: *Theoretische Biochemie. Physikalisch-chemische Grundlagen der Lebensvorgänge*. Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1959.
- NIGAM, V. N., H. G. SIE and W. H. FISHMAN: Distribution in nature of heptulosephosphate-forming systems. *Canad. J. Biochem.* 39, 1367—1372 (1961).
- NOGGLE, G. R.: Paper chromatography of some ketoheptoses. *Arch. Biochem. Biophys.* 43, 238—239 (1953).
- NORDAL, A.: Über Sedoheptose in norwegischen Crassulaceen. *Arch. Pharm.* 278, 289—298 (1940).
- Sjuverdige sukkerarter — ein ny og fundamental faktor i plante- og dyremetabolismen. *Tidsskr. Kjemi, Bergvesen, Met.* 16, 77—82 (1956).

- and R. KLEVSTRAND: Studies of the constituents of crassulacean plants I (Paper chromatographic investigation of the free sugars of some *Sedum*, *Sempervivum*, *Echeveria*, and *Crassula* species). *Acta chem. scand.* 5, 85 bis 88 (1951).
- — Studies of the constituents of the crassulacean plants II (Paper chromatographic investigation of the free sugars of some *Rochia*, *Kalanchoe*, *Cotyledon*, *Aeonium*, *Monanthes*, *Rosularia*, *Altamiranoa*, and *Echeveria* species.) *Acta chem. scand.* 5, 898—900 (1951).
- and D. OISETH: The occurrence of sedoheptulose in the dried root of *Primula elatior* (L.) HILL. *Acta chem. scand.* 5, 1289—1292 (1951).
- — On the occurrence of sedoheptulose in certain species and genera of the plant family *Saxifragaceae*. *Acta chem. scand.* 6, 446—447 (1952).
- and A. A. BENSON: Isolation of mannoheptulose and identification of its phosphate in avocado leaves. *J. Amer. Chem. Soc.* 76, 5054—5055 (1954).
- — and M. CALVIN: Phytosynthesis of sedoheptulose-C¹⁴. *Arch. Biochem. Biophys.* 62, 435—445 (1956).
- ONO, H.: Intracellular conditions which control the interchange of starch and sugar in plants. *Jap. J. Bot.* 15, 28—48 (1955).
- ORDIN, L. and J. BONNER: Effect of galactose on growth and metabolism of avena coleoptile sections. *Plant Physiol.* 32, 212—215 (1957).
- OTTING, W.: *Spektrale Zuordnungstafel der Infrarot-Absorptionsbanden*. Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg, 1963.
- PAECH, K.: Zur natürlichen Regulation des Eiweiß-Stoffwechsels in Pflanzen. *Planta* (Berl.) 22, 794—799 (1934).
- Allgemeine Maßnahmen und Bestimmungen bei der Aufarbeitung von Pflanzenmaterial. In: *Moderne Methoden der Pflanzenanalyse*. Ed. K. PAECH u. M. V. TRACEY, Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1956, I, 1 bis 25.
- PALEG, L. G.: Physiological effects of gibberellic acid. I On carbohydrate metabolism and amylase activity of barley endosperm. *Plant Physiol.* 35, 293 bis 299 (1960).
- PANALAKS, T., M. D. SMITH, and E. J. WALKER: The biosynthesis of asparagine in the etiolated soybean seedling. *Biochim. biophys. Acta* 78, 101—107 (1963)
- PARKER, J.: Seasonal variations in sugar of conifers with some observations on cold-resistance. *Forest. Sci.* 5, 56—63 (1959).
- Relationships among cold-hardiness, water-soluble protein, anthocyanins, and free sugars in *Hedera helix* L. *Plant Physiol.* 37, 809—813 (1962).
- Cold resistance in woody plants. *Bot. Rev.* 29, 123—201 (1963).
- PARTRIDGE, S. M.: Filterpaper partition chromatography of sugars. *Biochem. J.* 42, 238—241 (1948).
- Aniline hydrogen phthalate as a spraying reagent for chromatography of sugars. *Nature* (Lond.) 164, 443 (1949).
- PASSONNEAU, J. V. and O. H. LOWRY: P-Fructokinase and the control of the citric acid cycle. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 13, 372—379 (1963).
- PETRIE, A. H. K. and J. G. WOOD: Studies on the nitrogen metabolism of plants. III. On the effect of water content on the relationship between proteins and amino acids. *Ann. Bot. N. S.* 2, 887—898 (1938).

- PIERSON, R. H., A. N. FLETCHER, and E. S. CLAIR GANTZ: Catalog of infrared spectra for qualitative analysis of gases. *Analyt. Chem.* 28, 1218—1239 (1956).
- PLAISTED, P. H.: The presence of sedoheptulose in *Coleus blumei* BENTH. *Contr. Boyce-Thompson-Inst.* 21, 35—36 (1961).
- PORTER, V. S., N. P. DENNING, R. C. WRIGHT, and E. M. SCOTT: Effects of freezing on particulate enzymes of rat liver. *J. biol. Chem.* 205, 883—891 (1953).
- POTINECKE, J.: Über die Veränderungen der Ablagerungsform der Kohlenhydrate und die Aciditätsänderungen im welkenden Laubblatt von *Vitis vinifera*. Staatsexamensarbeit, Bot. Inst. T. H. Stuttgart 1964, unveröffentlicht.
- POVLOTSKAYA, K. L., Y. V. RAKITIN, and I. V. KHOVANSKAYA: Participation of heteroauxins in the translocation of sugars in plants. *Fiziol. Rastenij* 9, 303—308 (1962).
- PRANDINI, B. D. e J. A. LOPES DO ROSARIO: Formazione di sedoheptuloso non fosforilato con meccanismo transaldolasico fra fruttosio-6-fosfato e D-eritrosio. *Boll. Soc. ital. biol. sperim.* 36, 1224—1226 (1960).
- PRATT, J. W., N. K. RICHTMYER, and C. S. HUDSON: The structure of sedoheptulosan. *J. Amer. Chem. Soc.* 73, 1876—1877 (1951).
- PROCHOROFF, N. N., R. KATTERMANN, and H. HOLZER: Formation of sedoheptulose-7-phosphate from enzymatically obtained „active glycolic aldehyd“ and ribose-5-phosphate with transketolase. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 9, 477—481 (1962).
- PRONER, M.: Sur la présence de l'heptose dans quelques espèces d'orpin (*Sedum* L.) *Bull. Sci. Pharmacol.* 43, 7—12 (1936).
- PUCHER, G. W., C. S. LEAVENWORTH, W. D. GINTER, and H. B. VICKERY: Studies in the metabolism of crassulacean plants: Changes in the composition of *Bryophyllum calycinum* during growth. *Plant Physiol.* 22, 1—19 (1947) (1).
- — — — — Studies in the metabolism of crassulacean plants: The diurnal variation in organic acid and starch content of *Bryophyllum calycinum*. *Plant Physiol.* 22, 360—376 (1947) (2).
- RACKER, E. and E. A. R. SCHROEDER: The reductive pentose phosphate cycle II. Specific C-1 phosphatases for fructose-1,6-diphosphate and sedoheptulose-1,7-diphosphate. *Arch. Biochem. Biophys.* 74, 326—344 (1958).
- — — — — Formation and utilization of octulose-8-phosphate by transaldolase and transketolase. *Arch. Biochem. Biophys.* 66, 241—243 (1957).
- REINUS, R. M.: Carbon and nitrogen metabolism in meadow plants of the Pamir mountains. *Tr. Bot. Inst. Akad. Nauk. Tadzhiksk. SSR* 18, 202—233 (1962), *zit. nach: B. A.* 45, 25903 (1964).
- RENDIG, V. V. and E. A. McCOMB: Pentoses as precursors of heptuloses in plants. *Arch. Biochem. Biophys.* 99, 409—413 (1962).
- — — — — Steric specificity in synthesis of heptuloses by plants. *Plant Physiol.* 39, 793—798 (1964).
- RICHTMYER, N. K. and J. W. PRATT: Sedoheptulose — Its rotation, reducing power, equilibrium with sedoheptulosan in acid solution, and crystalline hexaacetate, also crystalline 2,7-anhydro- β -D-altro heptulofuranose. *J. Amer. Chem. Soc.* 78, 4717—4721 (1956).
- SAKAI, A.: Mechanism of the protective action of sugars against frost injury in plant cells. *Nature (Lond.)* 193, 89—90 (1962).

- SAPPER, I.: Versuche zur Hitzeresistenz der Pflanzen. *Planta* (Berl.) 23, 518 bis 556 (1935).
- SATO, R., M. EBATA, and T. KOJIMA: Adaptive utilization of sedoheptulose by bacteria. *J. Biochem.* (Tokyo) 41, 307—316 (1954).
- SATYANARAYANA, M. N.: Some probable new sources of fructosans. *Curr. Sci.* 31, 507—508 (1962).
- SAYED, M. D. and J. L. BEAL: A study of the influence of gibberellic acid on the morphology, histology, and biosynthesis of the glycosides of first-year's growth of *Digitalis purpurea* L. *J. Amer. Pharm. Ass., Sci. Ed.* 48, 38—43 (1959) (1).
- — A study of the influence of gibberellic acid on the growth of *Fagopyrum esculentum* MOENCH and the biosynthesis of rutin. *J. Amer. Pharm. Ass., Sci. Ed.* 48, 43—45 (1959) (2).
- SCHAEUNEMANN, H.: Zur Frage der Zucker- und Stärkespeicherung in Blättern phanerogamer Pflanzen. Staatsexamensarbeit, Bot. Inst. T. H. Stuttgart, 1962, unveröffentlicht.
- SCHROEDER, H. u. F. HERRMANN: Über die Kohlenhydrate und den Kohlenhydratstoffwechsel der Laubblätter. I: Die Zunahme des Saccharosegehalts beim Welken. *Biochem. Z.* 235, 407—424 (1931).
- u. T. HORN: Das gegenseitige Mengenverhältnis der Kohlenhydrate im Laubblatt in seiner Abhängigkeit vom Wassergehalt. *Biochem. Z.* 130, 165—198 (1922).
- SCHULZ, E.: Über Reservestoffe in immergrünen Blättern unter besonderer Berücksichtigung des Gerbstoffes. *Flora* (Jena) 71, 223—241 u. 248—258 (1888).
- SCHWIMMER, S. and A. BEVENUE: Reagent for differentiation of 1,4- and 1,6-linked glucosaccharides. *Science* 123, 543—544 (1956).
- SCOTT, K. I., I. DALY, and H. H. SMITH: Effects of indoleacetic acid and kinetin on activities of enzymes of the hexose monophosphate shunt in tissue cultures of *Nicotiana*. *Plant Physiol.* 39, 709—711 (1964).
- SEPTON, H. H. and N. K. RICHTMYER: The isolation of a second octulose and of a heptose from the avocado: D-glycero-L-galacto-octulose and D-glycero-D-galacto-heptose. *J. Org. Chem.* 28, 1691—1694 (1963) (1).
- — Isolation of D-erythro-L-glucosonolose from the avocado. *J. Org. Chem.* 28, 2388—2390 (1963) (2).
- SIMONIS, W.: Untersuchungen zum Dürreffekt. I Morphologische Struktur, Wasserhaushalt, Atmung und Photosynthese feucht und trocken gezogener Pflanzen. *Planta* (Berl.) 40, 313—332 (1952).
- SIMPSON, G. M. and J. M. NAYLOR: Dormancy studies in seed of *Avena fatua*. III A relationship between maltase, amylases and gibberellin. *Canad. J. Bot.* 40, 1659—1673 (1962).
- SMALL, J.: Estimation of pH values (Living tissues and saps). In: *Moderne Methoden der Pflanzenanalyse*. Ed. K. PAECH u. M. V. TRACEY, Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1956, I, 375—392.
- SOLYMOSY, F. and G. L. FARKAS: Simultaneous activation of pentose phosphate shunt enzymes in a virus-infected local lesion host plant. *Nature* (Lond.) 195, 835 (1962).
- SOMFALVY, E. and K. SOMFALVY-AUSCH: The effect of gibberellic acid on the root and sugar yield of sugar beet. *Kiserl. Közlem. A.* 53, 55—61 (1960).

- SRINIVASAN, P. R., D. B. SPRINSON, E. B. KALAN, and B. D. DAVIS: The enzymatic conversion of sedoheptulose-1,7-diphosphate to shikimic acid. *J. biol. Chem.* 223, 913—920 (1956).
- SSUBOTINA, N. V.: Effect of wilting in carbohydrate conversion. *Fiziol. Rastenij* 8, 218—221 (1961).
- Effect of wilting on the transformation of nitrogenous substances in leaves. *Fiziol. Rastenij* 9, 86—90 (1962).
- STANGE, L.: Kohlenhydrate. In: *Papierchromatographie in der Botanik*. Ed. H. F. LINSKENS, 2. Auflage, Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg. 1959, 81 bis 110.
- STEWART, L. C., N. K. RICHTMYER, and C. S. HUDSON: The oxydation of volemitol by *Acetobacter suboxydans* and by *Acetobacter xylinum*. *J. Amer. Chem. Soc.* 71, 3532—3534 (1949).
- STOCKER, O.: Die Dürre-resistenz. In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Ed. W. RUHLAND et. al., Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg. 1956, 3, 696 bis 741.
- STOUT, M.: Some effects of gibberellic acid on the physiology of sugar beets. *J. Amer. Soc. Sugar Beet Technol.* 10, 305—310 (1959).
- STOWE, B. B. and T. YAMAHI: The history and physiological action of the gibberellins. *Ann. Rev. Plant. Physiol.* 8, 181—216 (1957).
- STUTZ, R. E. and R. H. BURRIS: Photosynthesis and metabolism of organic acids in higher plants. *Plant Physiol.* 26, 226—243 (1951).
- TABONE, J. et G. JACOBELLI: Intervention des auxines dans les phénomènes de transglucosidation liés à l'uridine diphosphate glucose. *C. R. Acad. Sci. (Paris)* 254, 1533—1534 (1962).
- THAKUR, C. and N. S. NEGI: Effect of gibberellic acid on growth, sucrose, and nitrogen content in sugarcane plant. *Science and Cult. (Calcutta)* 24, 522 bis 523 (1959).
- THIMANN, K. V., J. CRAIGIE, G. KROTKOV, and L. COWIE: Utilization of uniformly labeled C¹⁴-galactose by etiolated *avena coleoptiles*. *Amer. J. Bot.* 45, 295—297 (1958).
- TISCHLER, G.: Über die Beziehungen der Anthocyanbildung zur Winterhärte der Pflanzen. *Beih. Bot. Cbl., Abt. I* 18, 452—471 (1905).
- TOBIN, M. C.: The infrared spectrum of propylene oxide. *Spectrochim. Acta (Lond.)* 16, 1108—1110 (1960).
- TOLBERT, N. E., C. W. NYSTROM, and P. C. KERR: Sedoheptulose in *Coleus*. *Plant Physiol.* 32, 269—274 (1957).
- and L. M. ROHRBAUGH: Effect of carbon dioxide partial pressure on photosynthetic products in *Sedum* leaves. *Fed. Proc.* 15, 371 (1956).
- and L. P. ZILL: Metabolism of sedoheptulose-C¹⁴ in plant leaves. *Arch. Biochem. Biophys.* 50, 392—398 (1954).
- TORSSELL, K., I. H. MCCLENDON, and G. F. SOMERS: Chemistry of arylboric acids VIII. The relationship between physicochemical properties and activity in plants. *Acta chem. scand.* 12, 1373—1385 (1958).
- TRUNOVA, T. I.: Importance of various sugars in raising the cold resistance in coleoptiles of winter grains. *Fiziol. Rastenij* 10, 588—594 (1963).
- TSCHEKNOV, V. u. K. BAZYRINA: Die Ableitung der Assimilate aus dem Blatt. *Planta (Berl.)* 11, 473—484 (1930).

- TUMANOV, I. I. and T. I. TRUNOVA: The first phase of frost hardening in the dark of winter plants on sugar solutions. *Fiziol. Rastenij* 10, 176—188 (1963).
- UDVARDY, J., M. HORVATH, K. KISBAN, L. DEZSI, and G. L. FARKAS: Alternation of enzyme activities in detached leaves and their counteraction by kinetin. *Experientia* 20, 214—215 (1964).
- UEDA, H. and T. SASAKI: Sugars of crassulaceous plants. *Yakugaku Zasshi* 77, 815—816 (1957), zit. nach: *C. A.* 51, 15893 c (1957).
- UJEJSKI, L. and E. R. WAYGOOD: New color reactions of sedoheptulosan and its determination in mixtures of ribose and fructose. *Canad. J. Chem.* 32, 14 bis 18 (1954).
- ÜLLRICH, H.: Zur Physiologie von Frostresistenz und Frosthärtung. *Angew. Bot.* 36, 258—272 (1962).
- u. U. HEBER: Über das Denaturieren pflanzlicher Eiweiße durch Ausfrieren und seine Verhinderung. Ein Beitrag zur Klärung der Frostresistenz bei Pflanzen. *Planta (Berl.)* 51, 399—413 (1958).
- — Ursachen der Frostresistenz bei Winterweizen IV. Das Verhalten von Fermenten und Fermentsystemen gegenüber tiefen Temperaturen. *Planta (Berl.)* 57, 370—390 (1961).
- URSPRUNG, G. A.: Über die Stärkebildung im Spektrum. *Ber. dtsh. Bot. Ges.* 35, 44—69 (1917).
- VASSILJEV, I. M.: Untersuchungen über die Dynamik der Kohlehydrate bei dem Weizen. I. Einfluß der Wasserversorgung auf die Umwandlung der Kohlehydrate. *Archiv f. Pflanzenbau* 7, 126—146 (1931).
- VENEKAMP, I. H.: The metabolism of amides and amino acids in etiolated seedlings of *Lupinus luteus* L. *Acta Bot. Neerl.* 4, 487—550 (1955).
- VERNON, L. P. and S. ARONOFF: Metabolism of soybean leaves. IV. Translocation from soybean leaves. *Arch. Biochem. Biophys.* 36, 383—398 (1952).
- VERSTRAETEN, L. M. I.: Infrared spectra of some 2-ketoses. *Anal. Chem.* 36, 1040—1044 (1964).
- VICKERY, H. B.: The behavior of the organic acids and starch of *Bryophyllum* leaves during culture in continuous light. *J. biol. Chem.* 205, 369—381 (1953).
- The effect of abnormally prolonged alternating periods of light and darkness upon the composition of *Bryophyllum calycinum* leaves. *Plant Physiol.* 29, 520—526 (1954).
- VINUELA, E., M. L. SALAS, and A. SOLS: End-product inhibition of yeast phosphofructokinase by ATP. *Biochem. Biophys. Res. Commun.* 12, 140—145 (1963).
- VIRTANEN, A. I.: Neue Amino- und Ketosäuren in grünen Pflanzen und die Biosynthese der Aminosäuren. *Angew. Chem.* 67, 381—388 (1955).
- VISWANATHAN, P. N., L. M. SRIVASTAVA, and P. S. KRISHNAN: Diurnal variations in some enzymes of carbohydrate metabolism in tapioca leaves. *Plant Physiol.* 37, 283—287 (1962).
- WANG, D.: A study of the distribution of carbon-14 labeled compounds in stem rust infected wheat leaves. *Canad. J. Bot.* 38, 635—642 (1960).
- WANNER, H.: Die Speicherung von Kohlenhydraten im Blatt. In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Ed. W. RUHLAND et. al., Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg 1958, 6, 841—854.

- WARD, G. M.: Sucrose synthesis in the seedling wheat leaf. *Canad. J. Bot.* 38, 581—596 (1960).
- WARNER, T.: Zur Aufnahme von Zucker aus hypotonischen Lösungen durch *Helodea*. *Planta (Berl.)* 15, 739—751 (1932).
- WASSINK, E. C.: Starch conversion in leaves of *Helianthus tuberosus* and *H. annuus*: Preliminary observations. *Acta bot. Neerl.* 2, 327—348 (1953).
- WEENINK, R. O.: Reaction of sulphoquinovose from red-clover lipids with anthrone. *Nature (Lond.)* 197, 62—63 (1963).
- WILLIAMS, K. T. and A. BEVENUE: Use of ion-exchange resins for the removal of non sugar reducing substances in the analysis of fresh leafy plant materials for sugars. *J. Ass. Off. Agr. Chem.* 34, 817—821 (1951).
- E. F. POTTER, and A. BEVENUE: A study, by paper chromatography, of the occurrence of nonfermentable sugars in plant materials. *J. Ass. Off. Agr. Chem.* 35, 483—486 (1952).
- WILSON, C. C.: Diurnal fluctuations of growth in length of tomato stem. *Plant Physiol.* 23, 156—157 (1948).
- WITTWER, S. H., M. BUKOVAC, and B. GRIGSBY: Gibberellin and higher plants. VI. Effects on the composition of Kentucky blue-grass (*Poa pratensis*) grown under field conditions in early spring. *Mich. State Univ. Agr. Exp. Stat. Quart. Bull.* 40, 203—206 (1957).
- and R. R. DEDOLPH: Some effects of kinetin on the growth and flowering of intact green plants. *Amer. J. Bot.* 50, 330—336 (1963).
- WOLF, J.: Beiträge zur Kenntnis des Säurestoffwechsels succulenter Crassulaceen. *Planta (Berl.)* 15, 572—644 (1931).
- Beiträge zur Kenntnis des Säurestoffwechsels sukkulenter Crassulaceen II. Untersuchungen über Beziehungen zwischen Sedoheptose und Äpfelsäure. *Planta (Berl.)* 26, 516—522 (1937).
- Einleitung und Übersicht. In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Ed. W. RUHLAND et al., Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg, 1960, 12, LXIII—CCLXXX (1960) (1).
- Der diurnale Säurerhythmus. In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie*. Ed. W. RUHLAND et al., Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg, 1960, 12, 809—889 (1960) (2).
- WOOD, W. M. L.: Organic acid metabolism of *Sedum praealtum*. *J. exp. Bot.* 3, 336—355 (1952).
- WOODHAMS, D. H. and T. T. KOZLOWSKI: Effects of soil moisture stress on carbohydrate development and growth in plants. *Amer. J. Bot.* 41, 316—320 (1954).
- YAMADA, S.: Isolation of crystalline sedoheptulose. *Fukushima J. Med. Sci.* 6, 253—255 (1959).
- YARWOOD, C. E.: Detached leaf culture. *Bot. Rev.* 12, 1—56 (1946).
- YEMM, E. W.: Respiration of barley plants. II. Carbohydrate concentration and carbon dioxide production in starving leaves. *Proc. Roy. Soc. London, B*, 117, 504—525 (1935).
- Respiration of barley plants. III. Protein catabolism in starving leaves. *Proc. Roy. Soc. London, B*, 123, 243—273 (1937).
- ZELLNER, J.: Zur Chemie der höheren Pilze. X. Über *Armillaria mellea* VAHL., *Lactarius piperatus* L., *Pholiota squarrosa* MÜLL. und *Polyporus betulinus* FR. *Monatsh. f. Chem.* 34, 321—336 (1913).

— Zur Chemie der höheren Pilze. XI. Über *Lactarius scrobiculatus* SCOP., *Hydnum ferrugineum* FR., *Hydnum imbricatum* L. und *Polyporus applanatus* WALLR. Monatsh. f. Chem. 36, 611—632 (1915).

ZILL, L. P. and N. E. TOLBERT: The action of acid on 2,7-anhydro- β -altroheptulopyranose. J. Amer. Chem. Soc. 76, 2929—2933 (1954).

ZIMMERMANN, M. H.: Translocation of organic substances in trees. I. The nature of the sugars in the sieve tube exudate of trees. Plant Physiol. 32, 288—291 (1957).

Anschrift des Verfassers: Dr. U. Kull, Botanisches Institut der Technischen Hochschule, 7 Stuttgart-Ost, Cannstatter Str. 212.