

## 28. U. Kull: Zum physiologischen Verhalten der Sedoheptulose im Rahmen des Kohlenhydrathaushaltes einiger Crassulaceen

(Aus dem Botanischen Institut der Technischen Hochschule Stuttgart)

(Mit 6 Abbildungen im Text)

(Erweiterte Fassung des Vortrags auf der Botaniker-Tagung  
in Frankfurt/Main am 8. September 1966)

### 1. Einleitung

Die Crassulaceen sind physiologisch vor allem wegen ihres auffälligen Säurestoffwechsels untersucht worden (vgl. WOLF 1960, RANSON und THOMAS 1960). Über das Verhalten der Kohlenhydrate in diesen Arten ist viel weniger bekannt; auch wurden die vorliegenden Ergebnisse zumeist im Hinblick auf den Säurestoffwechsel erzielt. Obwohl die von LA FORGE und HUDSON (1917) in *Sedum spectabile* erstmals gefundene und nach diesem Vorkommen benannte Sedoheptulose in Crassulaceen allgemein verbreitet ist (Übersicht vgl. HEGNAUER 1964, KULL 1965), liegen über das physiologische Verhalten dieses oft in sehr großen Mengen auftretenden Zuckers nur wenige Angaben vor. BENNET-CLARK (1933) fand enge Beziehungen zwischen Malat- und Sedoheptulosegehalt. Seine Befunde wurden jedoch bereits von WOLF (1937, 1938) widerlegt. Bei eigenen Untersuchungen zum physiologischen Verhalten der Sedoheptulose (KULL 1965) waren die Crassulaceen nur am Rande mitbetrachtet worden. Dabei konnten die Ergebnisse von NORDAL et al. (1956) bestätigt werden, wonach der Zucker im Rahmen des Kohlenhydratstoffwechsels der Crassulaceen eine gewisse Sonderstellung einnimmt.

Es schien daher von Interesse, das bisher nicht bekannte jahresperiodische Verhalten der Kohlenhydrate und in Zusammenhang damit die Temperaturabhängigkeit ihrer Speicherung zu untersuchen. Weiterhin wurden die Veränderungen der Kohlenhydratmengen im Tagesgang und bei Dauerverdunkelung (Hungern der Pflanzen) einer genaueren Nachprüfung unterzogen.

### 2. Material und Methoden

Die Versuche wurden durchgeführt mit jüngeren Pflanzen eines Klons von *Bryophyllum tubiflorum* Harv. aus dem Gewächshaus sowie mit jüngeren Rosetten von *Sempervivum tectorum* L., die aus einem einheitlichen, SE-exponierten Bestand des Botanischen Gartens stammten. Für die Temperaturversuche dienten eingetopfte Rosetten desselben Bestandes. Zur Untersuchung der Jahresperiodik wurde in monatlichen Abständen jeweils um 11 Uhr geerntet, um Störungen durch tagesperiodische Gehaltsschwankungen möglichst auszuschalten.

Die Ernte des Materials, die papierchromatographische Untersuchung auf Zucker und die Bestimmung der Stärke erfolgten nach früher beschriebenen Me-

thoden (JEREMIAS 1958, 1965, KULL 1965). Alle Prozentangaben sind auf das Trockengewicht bezogen.

### 3. Ergebnisse

Die Jahresperiodik der Kohlenhydrate wurde bei *Sempervivum tectorum* untersucht. Diese Art besitzt das ganze Jahr über grüne Rosetten. Als lösliche Zucker sind stets Glucose, Fructose, Sedoheptulose und Saccharose zu finden, während der kälteren Jahreszeit außerdem die bisher bei Crassulaceen als Speicherkohlenhydrate nicht nachgewiesenen Raffinosezucker Raffinose, Stachyose und — in Spuren — Verbascose. Der Jahresgang der Zucker und der Stärke ist in Abbildung 1 dargestellt.

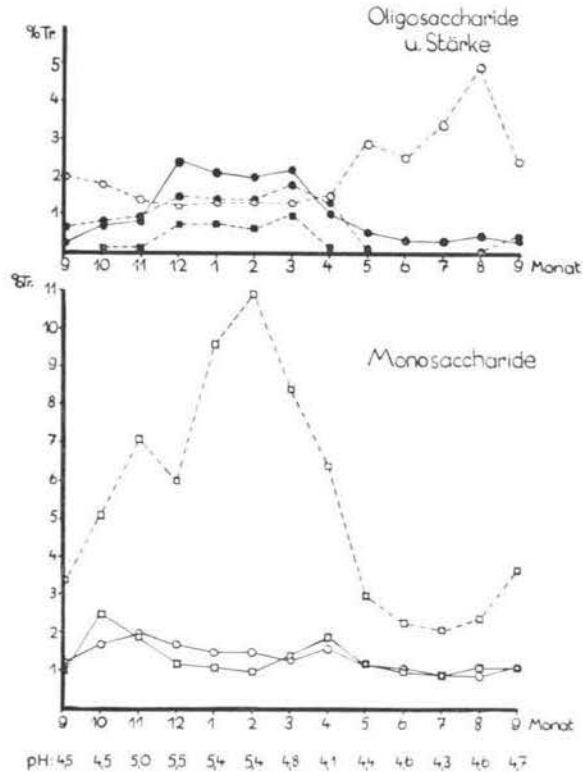


Abb. 1. Jahresgang des Kohlenhydratgehaltes in Blättern von *Sempervivum tectorum*.  
 ○—○ = Glucose; —□ = Fructose; □-----□ = Sedoheptulose;  
 ●—● = Saccharose; ●-----● = Raffinose; ■-----■ = Stachyose;  
 ○-----○ = Stärke.

Sedoheptulose ist ganzjährig vorherrschender Zucker und zeigt eine ausgeprägte Periodik mit winterlichem Maximum (Februar 10,9%) und sommerlichem Minimum (Juli 2,1%). Eine Unregelmäßigkeit ist nur im Spätherbst in Form eines Mengenrückganges von November zu Dezember festzustellen. Er fällt mit einem erheblichen Gehaltsanstieg der Oligosaccharide zusammen. Die Fructose besitzt Maxima im Herbst und im Frühjahr, zeigt aber sonst keine deutlichen Schwankungen, so daß der Gehalt im Hochwinter von demjenigen

im Sommer nicht nennenswert verschieden ist. Die Glucosemenge ist während des Winters geringfügig erhöht, weist aber im übrigen kaum Veränderungen auf. Saccharose zeigt die bekannte starke Zunahme während der kälteren Jahreszeit (vgl. JEREMIAS 1964). Im Sommer sind nur unbedeutende Mengen (unter 0,5 %) vorhanden, im Winter dagegen über 2 %. Infolgedessen steht Saccharose vom Dezember bis März mengenmäßig an zweiter Stelle der Speicherkohlenhydrate (nach der Sedoheptulose, aber vor der Stärke). Bei den Raffinosezuckern treten die üblichen Gehaltsschwankungen auf (vgl. JEREMIAS 1964, dort weitere Literatur). Raffinose wird ab September gefunden, erreicht ihr Maximum (1,8 %) im März und verschwindet im Mai. Die Stachyose, deren Menge stets unter 1 % bleibt, erscheint im Oktober und ist bis zum April nachzuweisen. Verbasose ist in Spuren von Dezember bis März zu finden. Der maximale Gehalt an Raffinosezuckern wird im März erreicht. Die Stärkemenge zeigt, wie zu erwarten, eine ausgeprägte Jahresperiodik mit einem sommerlichen Maximum und winterlichen Minimum. Sie ist daher während der Sommermonate das vorherrschende Speicherkohlenhydrat. Während der übrigen Zeit des Jahres tritt Sedoheptulose an diese Stelle, so daß man ein auffälliges gegensätzliches Speicherungsverhalten dieser beiden Kohlenhydrate beobachtet.

Der pH-Wert des Blattpreßsaftes (zur Methode vgl. Literatur bei KULL 1965) zeigt einen deutlichen winterlichen Anstieg und von April an wieder Abnahme bis zum Sommer. Der Unterschied beträgt etwa eine pH-Stufe. Nach einigen stichprobenhaften Untersuchungen des Säuregehaltes durch Chromatographie und Planimetrieren der Flecken (zur Methode vgl. BRYANT und OVERELL 1951, SCHWEPPE 1959) scheint im Winter aber die Gesamtsäuremenge gegenüber dem Sommer erhöht zu sein.

Die außerordentlich starken jahresperiodischen Gehaltsschwankungen der Sedoheptulose waren Anlaß zu Untersuchungen, inwieweit solche Mengenveränderungen künstlich durch Temperaturveränderung hervorgerufen werden können. Mit eingetopften Pflanzen von *Sempervivum* wurde daher Ende Juli ein „Kälteversuch“ und im Januar ein „Wärmeversuch“ unternommen (vgl. JEREMIAS 1964, KULL 1965). Außerdem wurde mit Pflanzen von *Bryophyllum* im August ein Kälteversuch durchgeführt.

Beim Kälteversuch mit *Sempervivum* wurden die Pflanzen fünf und sieben Tage lang bei einer täglichen Beleuchtung von 12 Stunden und konstanter Temperatur von + 4 °C gehalten. Die Versuchsdauer war wegen des trägen Sedoheptulosestoffwechsels der Crassulaceen (vgl. z. B. NORDAL et al. 1956) länger als in früheren Untersuchungen. Parallel zu diesem Versuch wurden einige Pflanzen fünf Tage unter denselben Klimabedingungen, aber völlig verdunkelt gehalten, um Hinweise zu finden, inwieweit de-novo-Photosynthese an der Zuckervermehrung bei Temperaturabnahme beteiligt ist (vgl. LEVITT 1956, p. 81 f.). Die Ergebnisse sind in Abbildung 2a dargestellt.

Bei den Zuckern beobachtet man eine deutliche Zunahme, so daß am siebenten Tag die Mono- und die Oligosaccharidmengen mehr als verdoppelt sind. Der Glucosegehalt steigt bis zum siebenten Tag auf das Dreifache. Die Fructosemenge nimmt ebenfalls erheblich zu. Die Sedoheptulose zeigt einen stetigen Mengenanstieg, so daß sich ihr Gehalt bis zum siebenten Tag verdoppelt hat. Die Saccharosemenge bleibt zunächst nahezu unverändert, steigt aber gegen Versuchsende erheblich an. Raffinose ist nach fünf Tagen nachweisbar und vermehrt sich dann wesentlich. Stachyose ist nach sieben Tagen in Spuren zu erkennen. Die Stärke nimmt in der Versuchszeit auf etwa ein Drittel der Ausgangsmenge ab.

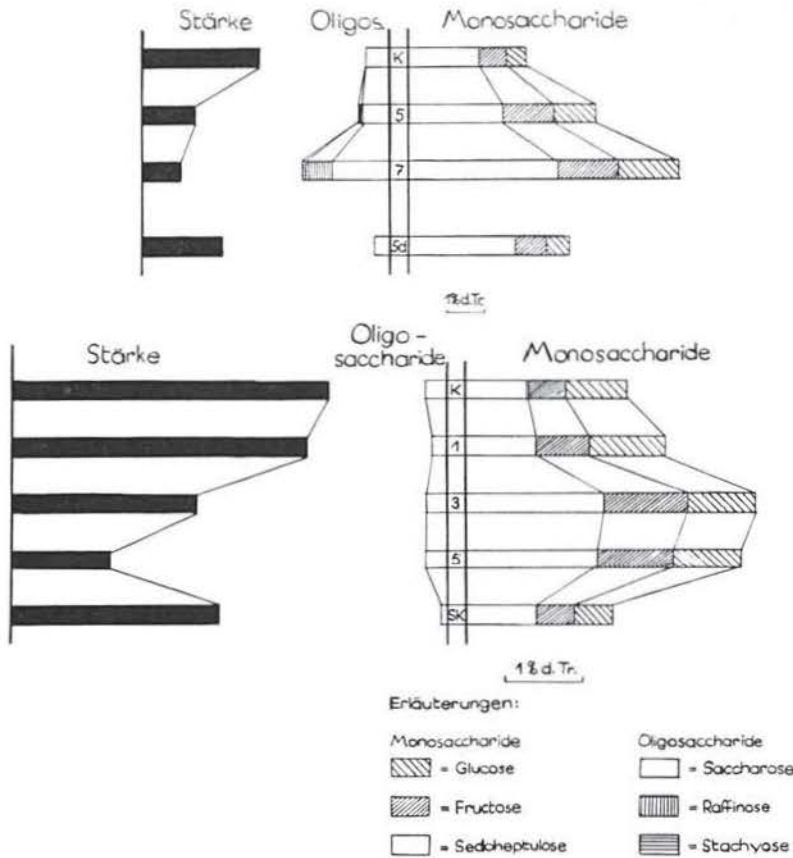


Abb. 2. Verhalten der Kohlenhydrate in Blättern bei Kältebehandlung ( $+4^{\circ}\text{C}$ , Beleuchtung 12 Stunden) im Sommer: a) bei *Sempervivum tectorum* (K: Kontrolle; 5, 7: fünf bzw. sieben Tage Versuchsdauer; 5 d: fünf Tage bei gleicher Temperatur ohne Beleuchtung); b) bei *Bryophyllum tubiflorum* (K: Kontrolle; 1, 3, 5: ein bis fünf Tage Versuchsdauer; SK: Schlussskontrolle).

Beim Vergleich der hell- mit den dunkelgehaltenen Pflanzen des fünften Versuchstages fällt zunächst das unterschiedliche Verhalten der Stärke auf. Bei Dunkelheit bleibt die Stärkemenge um 0,6% höher. Dagegen ist der Anstieg des Gesamtzuckergehaltes geringer als bei den beleuchteten Pflanzen, wie aus der Tabelle hervorgeht:

Tabelle  
Absolute Veränderungen der Zucker- und Stärkegehalte von *Sempervivum tectorum* bei Kältebehandlung ( $+4^{\circ}\text{C}$ ) (in Monosaccharideinheiten)

	Kontrolle	5 Tage dunkel	5 Tage hell	7 Tage hell
lösliche Zucker	3,7 %	+ 0,9 %	+ 2,1 %	+ 5,5 %
Stärke	3,4 %	- 1,1 %	- 1,8 %	- 2,3 %
Summe		- 0,2 %	+ 0,3 %	+ 3,2 %

Deutlich ist zu erkennen, daß bei den beleuchteten Pflanzen über die Stärke-Zucker-Transformation hinaus Zucker angehäuft werden. Es ist anzunehmen, daß sie einem Nettogewinn der Photosynthese entstammen. Bei den verdunkelten Pflanzen ist dies nicht möglich, hier kann nur eine Umwandlung von Stärke in lösliche Verbindungen (Zucker und Säuren) stattfinden. Diese erfolgte im durchgeführten Versuch bei Dunkelheit langsamer als bei Belichtung der Pflanzen. Ob hier eine — wie auch immer geartete — Wirkung des Lichts auf die beteiligten Stoffwechselfvorgänge anzunehmen ist, muß offenbleiben. Das Mengenverhältnis der einzelnen Monosaccharide zeigt zwischen beleuchteten und unbeleuchteten Pflanzen ebenfalls Unterschiede. Der Gehalt an Sedoheptulose ist bei den letzteren etwas höher, derjenige an Glucose und Fructose dagegen wesentlich geringer.

Der Kälteversuch mit *Bryophyllum* wurde in gleicher Weise durchgeführt. Ernten erfolgten nach ein, drei und fünf Tagen der Kälteeinwirkung (bei gleichzeitiger Beleuchtung). Der Versuch blieb auf fünf Tage beschränkt, da zu erwarten stand, daß diese Art eine langdauernde Kältebehandlung weniger gut überstehen würde. Jedoch waren an Pflanzen, die nach dem fünftägigen Aufenthalt bei + 4 °C weitere fünf Tage unter normalen Bedingungen gehalten wurden, Schäden nicht zu erkennen. Diese Pflanzen werden im folgenden als „Schlußkontrolle“ bezeichnet.

Die Zunahme der Zuckergehalte (vgl. Abb. 2b) ist in diesem Kälteversuch quantitativ geringer, aber ebenfalls deutlich. Von der Drei- zur Fünf-Tage-Ernte ist ein geringer und nicht signifikanter Rückgang der Zuckermengen festzustellen. Die Sedoheptulosemenge nimmt auf über das Doppelte, diejenige der Fructose auf etwa das Doppelte zu. Die Saccharose zeigt interessanterweise keine wesentliche Mengenänderung. Der in den Kontrollpflanzen außerordentlich hohe Stärkegehalt nimmt im Laufe des Versuchs stark ab. Diese Abnahme ist mengenmäßig viel ausgeprägter als die Zunahme der Zucker. In der Schlußkontrolle ist der Zuckergehalt wieder demjenigen der Anfangskontrolle vergleichbar. Die Stärkemenge ist dagegen wesentlich geringer, was aber bei ihren nicht immer regelmäßigen tagesperiodischen Schwankungen verständlich erscheint.

Die Pflanzen für den Wärmeversuch mit *Sempervivum* wurden im Januar ein bis sechs Tage in einem Raum bei 17 bis 22 °C am Fenster gehalten. Die Ergebnisse der Kohlenhydratbestimmungen sind in Abbildung 3 dargestellt. Die Oligosaccharidmengen zeigen von Versuchsbeginn ab eine deutliche Abnahme, die allerdings bei der Saccharose weniger regelmäßig verläuft als bei den Raffinosezuckern. Die Menge der Monosaccharide weist zunächst (nach einem Tag) einen Anstieg auf, bedingt durch eine erhebliche Zunahme des Sedoheptulosegehaltes, welche die gleichzeitige Verringerung von Fructose- und Glucosegehalt überkompensiert. Ähnliches konnte früher schon bei *Saxifraga decipiens* beobachtet werden (KULL 1965). Im weiteren Versuchsverlauf fällt dann die Monosaccharidmenge, vor allem infolge der Abnahme des Sedoheptulosegehaltes, ziemlich gleichmäßig ab. Die Stärke zeigt eine langsame Mengenzunahme (bis Versuchsende um 0,6%), die aber bei einer Abnahme der Gesamtzuckermenge um 7,7% kaum ins Gewicht fällt.

Das tagesperiodische Verhalten der Kohlenhydrate wurde an Blättern (Phyllodien) jüngerer Pflanzen (etwa 12 cm hoch) von *Bryophyllum* Ende Mai in jeweils vierstündigem Abstand untersucht. Vorhanden waren stets Glucose, Fructose, Sedoheptulose und Saccharose; in einigen Ernten waren auch

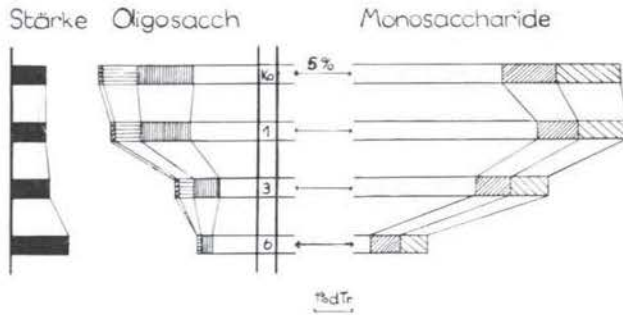


Abb. 3. Verhalten der Kohlenhydrate in Blättern von *Sempervivum tectorum* bei Wärmebehandlung (+ 20 °C, natürliche Lichtverhältnisse) im Januar. (Erläuterungen vgl. Abbildung 2. — Die Strecke des Pfeils vertritt 5% des Trockengewichts.)

Xylose und Raffinose in Spuren nachweisbar, wurden aber nicht quantitativ gemessen. Bereits bei früheren Untersuchungen war festgestellt worden, daß in der genannten Art die Sedoheptulose keine deutlichen diurnalen Schwankungen aufweist (KULL 1965). Die neuen Versuche bestätigen dies (vgl. Abb. 4). Einige stichprobenartige Untersuchungen an *Sedum spectabile* ergaben, daß auch in dieser Art bei einem erheblich höheren Absolutgehalt an Sedoheptulose deutliche tagesperiodische Schwankungen nicht auftreten. Auch Fructose zeigt bei *Bryophyllum* keine wesentlichen Gehaltsveränderungen. Demgegenüber werden Glucose und Saccharose tagsüber erheblich angereichert, ebenso die Stärke. Die Maximalwerte werden am Nachmittag erreicht. Die Gehalte an Glucose und Saccharose nehmen dann ziemlich gleichmäßig, diejenigen der Stärke etwas

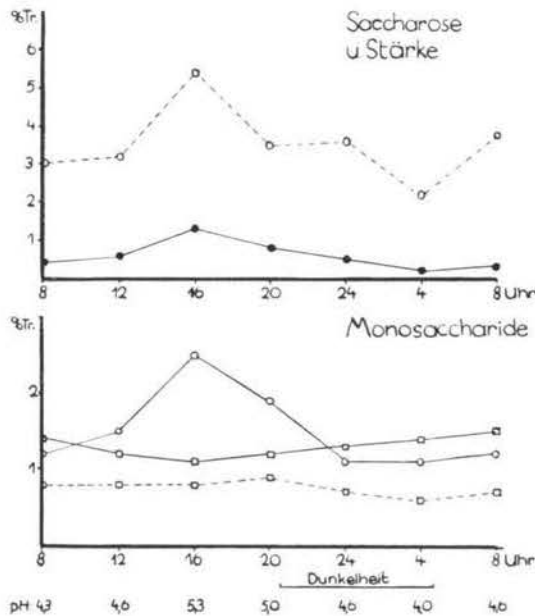


Abb. 4. Tagesgang des Kohlenhydratgehaltes in Blättern von *Bryophyllum tubiflorum* (Ende Mai; — Erläuterung 1).

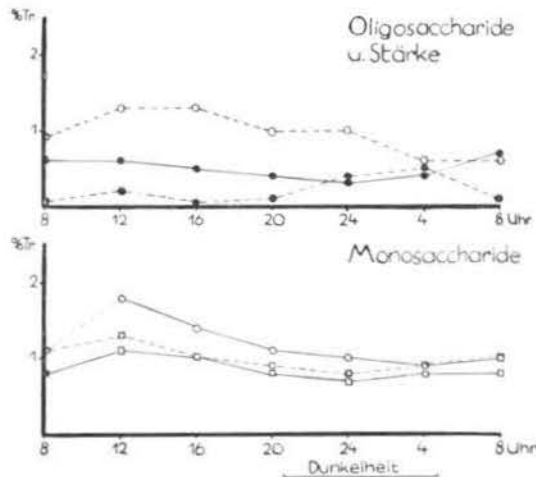


Abb. 5. Tagesgang des Kohlenhydratgehaltes in Stengeln von *Bryophyllum tubiflorum* (Ende Mai; — Erläuterungen vgl. Abbildung 1).

weniger regelmäßig bis in die frühen Morgenstunden ab. Das Verhalten der Kohlenhydrate ist in diesem Fall ganz anders als in den früher untersuchten Blättern von *Coleus blumei*, wo unter den Monosacchariden vor allem Sedoheptulose und Fructose deutliche Tagesperiodik aufweisen (KULL 1965).

Anhaltspunkte für die Veränderungen des Säuregehaltes ergeben sich aus den pH-Messungen. Sie zeigen das bekannte Verhalten (vgl. WOLF 1960).

Die Stengel derselben *Bryophyllum*-Pflanzen wurden ebenfalls untersucht. Sie weisen nur relativ geringe tagesperiodische Gehaltsveränderungen der Kohlenhydrate auf (vgl. Abb. 5). Die Stengel enthalten Glucose, Fructose, Sedoheptulose, Saccharose, Raffinose (in geringen Mengen) sowie 0,6 bis 1,3% Stärke. Unter den Zuckern zeigt vor allem die Glucose auffällige Mengenveränderungen. Das Maximum liegt in der Mittagszeit, das Minimum in den frühen Morgenstunden. Dagegen wird die nur im Stengel in meßbaren Mengen auftretende Raffinose nachts vermehrt bis zu einem frühmorgendlichen Maximum. Tagsüber sind nur geringe Mengen vorhanden. Es ist denkbar, daß dieses Verhalten mit einem intensiveren nächtlichen Transport zusammenhängt.

Diese interessante Tagesperiodik der Raffinose gab zu einer Prüfung einiger Arten auf ihre Transportzucker (nach der Methode von MEYER-MEVIVUS 1959) Anlaß. Allerdings erscheinen die Ergebnisse nicht ganz sicher, da aus den Sprossen der Crassulaceen reichlich Flüssigkeit austritt, die nicht ausschließlich dem Phloem zu entstammen braucht. Nachgewiesen wurden bei *Bryophyllum tubiflorum*: Fructose, Glucose und Sedoheptulose, daneben in untergeordneten Mengen Saccharose und Raffinose; bei *Bryophyllum calycinum* (in Blattstielen und Stengeln): Fructose, Glucose, Sedoheptulose, wenig Saccharose, reichlich Raffinose und in Spuren Stachyose. Bei dieser Art enthalten die Blattspalten Raffinose nur in Spuren. Bei *Sedum spectabile* waren Fructose, Glucose, Sedoheptulose sowie wenig Saccharose und Raffinose zu finden. Wenn auch aus dem oben genannten Grund eine exakte Aussage nicht möglich ist, so darf doch auf Grund der Mengenverhältnisse als wahrscheinlich angenommen werden, daß in erster Linie Monosaccharide — und unter diesen Sedoheptulose in erheblichem Aus-

maß — transportiert werden. Einen Transport von Sedoheptulose hatten bei *Sedum* schon TOLBERT und ZILL (1954) nachgewiesen. Außerdem sind vermutlich auch die in den Stengeln auftretenden Raffinosezucker als Transportzucker anzusehen.

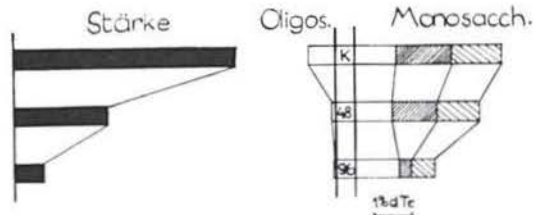


Abb. 6. Verhalten der Kohlenhydrate in Blättern von *Bryophyllum tubiflorum* bei Dauerverdunkelung (48 und 96 Stunden) der Pflanzen (Erläuterungen vgl. Abbildung 2).

Um den Einfluß des durch Ausschaltung der Photosynthese auftretenden Hungereffektes auf die Abnahme der Speicherkohlenhydrate zu untersuchen, wurden *Bryophyllum*-Pflanzen Ende September bei konstanter Temperatur (18 bis 21 °C) dunkel gehalten. Nach 48 und 96 Stunden erfolgte je eine Ernte von Blättern etwa gleicher Insertion. Wie zu erwarten stand, nehmen die Zucker- und Stärkegehalte stark ab (vgl. Abb. 6). Nach 48 Stunden ist nur noch knapp die Hälfte, nach 96 Stunden weniger als ein Siebtel der anfänglichen Stärkemenge vorhanden. Die Saccharose zeigt eine entsprechende Gehaltsabnahme, so daß sie nach 96 Stunden nur noch in Spuren nachzuweisen ist. Bei den Monosacchariden setzt die Mengenverringerung langsamer ein. Am deutlichsten ist sie bei der Fructose ausgeprägt, wogegen der Glucosegehalt nach 96 Stunden erst auf etwa die Hälfte abgenommen hat. Dies ist früheren Befunden an *Coleus* (KULL 1965) vergleichbar. Die Sedoheptulosemenge bleibt merkwürdigerweise konstant (Kontrolle 1,1%; nach 96 Stunden: 1,2%). Ähnliche Ergebnisse wurden schon von NORDAL et al. (1956) an *Sedum* erhalten. Auch die Befunde von WOLF (1938) stehen — insoweit sie sich mit den unsrigen vergleichen lassen — damit in Einklang.

#### 4. Diskussion

Die Versuchsergebnisse zeigen, daß die Speicherung der Sedoheptulose bei Crassulaceen deutliche jahresperiodische Schwankungen aufweist, die weitgehend temperaturbedingt sein dürften. Das Sedoheptulosemaximum im Winter ist bei *Sempervivum* ausgeprägter, als für *Saxifraga decipiens* früher (KULL 1965) gefunden wurde. Bei dieser Art sind dagegen die Raffinosezucker am winterlichen Zuckermaximum prozentual stärker beteiligt als in *Sempervivum*, wo sie nur in verhältnismäßig geringer Menge auftreten. Die führende Stellung der Sedoheptulose beim winterlichen Zuckermaximum darf als Hinweis darauf angesehen werden, daß ihr bei winterharten Crassulaceen eine besondere Bedeutung bei der Erhöhung der Frostresistenz zukommen könnte, wobei in erster Linie an eine Schutzfunktion (im Sinne von HEBER 1963; vgl. HEBER und SANTARIUS 1964) zu denken wäre (vgl. hierzu auch KULL 1965, p. 272), daneben aber auch an die osmotische Wirkung hoher Zuckerkonzentration. Bei manchen Crassulaceen mit hohen Sedoheptulosegehalten im Sommer (z. B. *Sedum spectabile*) wäre außerdem eine Teilnahme bei der Erhöhung der Hitzeresistenz möglich, die infolge der starken Erwärmung der Pflanzen bei Sonneneinstrahlung (vgl. HUBER



1932) notwendig sein dürfte. Eine relativ hohe Hitzeresistenz ist für verschiedene Crassulaceen bekannt (SAPPER 1935).

Das jahresperiodische Verhalten und noch deutlicher die Temperaturversuche beweisen, daß die Sedoheptulose auch bei Crassulaceen erhebliche und im letzteren Falle rasche Mengenveränderungen erfahren kann, also keineswegs stets nur „träge“ am Stoffwechsel teilnimmt. Sogar bei *Bryophyllum* kann durch Temperaturherabsetzung eine Zunahme der Sedoheptulosegehalte in relativ kurzer Zeit erreicht werden. Die Befunde von VICKERY (1954a), wonach in isolierten *Bryophyllum*-Blättern im Dunkeln bei 24 °C eine Zunahme der Sedoheptulosemenge, bei 6 °C dagegen eine erhebliche Abnahme erfolgen soll, sind mit diesen Ergebnissen nicht zu vereinbaren. VICKERY findet aber in *Bryophyllum calycinum* noch ein weiteres „unvergärbare Kohlenhydrat“ in größerer Menge, dessen Gehaltsveränderungen mit dem von uns gefundenen Verhalten der Sedoheptulose übereinstimmen. Das Fehlen von tagesperiodischen Schwankungen des „unvergärbaren Kohlenhydrates“ (VICKERY 1954b) deutet ebenfalls darauf hin, daß es sich um Sedoheptulose handeln könnte. Auch ergab eine Nachprüfung der löslichen Zucker von *Bryophyllum calycinum* keinen Hinweis auf das Vorliegen eines weiteren unvergärbaren Kohlenhydrats. Insbesondere konnte ein denkbare Auftreten von Zuckeralkoholen ausgeschlossen werden.

Die in Übereinstimmung mit früheren Autoren (WOLF 1937, WOOD 1952) getroffene Feststellung eines während des Tages nur wenig schwankenden Sedoheptulosegehaltes in Zusammenhang mit dem Nachweis des Zuckers als Transportkohlenhydrat zwingt zu dem Schluß, daß eine Neubildung stattfindet, die dem Ausmaß des Abtransports weitgehend entspricht. Aus dem von allen anderen Zuckern abweichenden Verhalten bei Dauerverdunkelung der Pflanzen folgt andererseits, daß die Sedoheptulose nicht als rasch verwertbare Kohlenhydratreserve fungiert. Als solche kann sie hingegen bei *Coleus blumei* angesehen werden (KULL 1965). Die vor allem aus Markierungsversuchen bekannte Sonderstellung dieses Zuckers bei Crassulaceen (NORDAL et al. 1956) kommt hierin deutlich zum Ausdruck. Infolge des Fehlens von tagesperiodischen Gehaltsschwankungen kann die Sedoheptulose, wie schon WOLF (1937, 1938) nachgewiesen hat, an der Säureanhäufung der Crassulaceen nicht in größerem Umfang beteiligt sein und hat weniger enge Beziehungen zum diurnalen Säurerhythmus als Stärke und die anderen Zucker. Dieser Befund widerspricht den Angaben von BENNET-CLARK (1933) und BRUINSMA (1958), die eine nächtliche Säureproduktion nicht nur aus Stärke, sondern außerdem aus Sedoheptulose annehmen.

Die fehlenden tagesperiodischen Mengenveränderungen können als Hinweis darauf angesehen werden, daß Sedoheptulose nicht etwa engere Beziehungen zur Photosynthese hat als andere Zucker, was mit der Hypothese in Einklang steht, daß dieses Kohlenhydrat aus dem oxydativen Pentosephosphatzyklus (PPC) und nicht aus dem Photosynthesesyklus gebildet wird (vgl. KULL 1965). Auf Grund von Untersuchungen von GARNIER-DARDART (1965) ist anzunehmen, daß bei Crassulaceen der oxydative PPC auch in den Chloroplasten ablaufen kann. Die besondere Bedeutung gerade dieses Stoffwechselweges bei den Crassulaceen ist nachgewiesen (BELOZEROVA 1964, GARNIER 1964). Somit braucht unsere Schlußfolgerung mit den früheren Befunden von DARDART (1958) und GARNIER-DARDART (1959) nicht in Widerspruch zu stehen. Ein Auftreten von Sedoheptulose als Speicherkohlenhydrat ist bei der wesentlichen Beteiligung von Reaktionen des oxydativen PPC am charakteristischen Crassulaceen-Stoffwechsel (BRADBEER et al. 1958, BRANDON 1963) verständlich. Allerdings ist gerade in

diesem Zusammenhang ihre träge Beteiligung am Stoffwechsel verwunderlich. Die Ursache ihrer Anhäufung kann nach NORDAL et al. (1956) auf eine geringe Aktivität der Sedoheptulokinase zurückgeführt werden. Dies trägt ihrer langsamen Teilnahme am Kohlenhydratumsatz Rechnung. Im Rahmen unserer Untersuchungen ist das Fehlen von Gehaltsschwankungen im Hungerversuch besonders bemerkenswert. Nur bei den Temperaturversuchen (besonders Wärmeversuch) erfolgten die Mengenänderungen der Sedoheptulose deutlich rascher, als die genannten Autoren bei verschiedenen Untersuchungen an *Sedum*-Arten feststellen konnten. Diese relativ raschen Gehaltsschwankungen allein auf Transportvorgänge zurückzuführen, ist aber — zumindest bei *Sempervivum* — nicht möglich.

### Zusammenfassung

1. Sedoheptulose weist in *Sempervivum tectorum* deutliche jahresperiodische Gehaltsveränderungen auf. Sie ist am winterlichen Zuckermaximum führend beteiligt. Der Gehalt an Oligosacchariden zeigt ebenfalls ein Maximum im Winter. Dagegen erreicht die Menge der Stärke im Sommer die höchsten Werte.

2. Durch Temperaturerniedrigung im Sommer kann bei *Sempervivum* und *Bryophyllum* eine Zunahme der Mengen an Sedoheptulose und anderen Zuckern erreicht werden. An dieser Zunahme ist der Photosynthesegewinn während der Kältebehandlung beteiligt. Temperaturerhöhung im Winter führt zu einer Abnahme der Zuckergehalte. Die Stärke verhält sich jeweils umgekehrt.

3. In Phylloiden von *Bryophyllum tubiflorum* treten nennenswerte tagesperiodische Veränderungen der Sedoheptulosegehalte nicht auf.

4. Es ist wahrscheinlich, daß die Sedoheptulose — und ebenso die in den Stengeln gefundenen Raffinosezucker — bei *Bryophyllum* als Transportkohlenhydrate fungieren.

5. Bei Verdunkelung von *Bryophyllum*-Pflanzen beteiligt sich die Sedoheptulose an der fortlaufenden Abnahme des Kohlenhydratgehaltes nicht.

6. Die Befunde werden in Zusammenhang mit der physiologischen Bedeutung und den möglichen Bildungswegen der Sedoheptulose diskutiert.

Herrn Prof. Dr. A. ARNOLD sowie Herrn Priv.-Doz. Dr. K. JEREMIAS danke ich herzlich für Anregungen, die sich aus verschiedenen Diskussionen ergaben. Für die Untersuchungen auf Zuckeralkohole danke ich Herrn S. SEYBOLD. Der Deutschen Forschungsgemeinschaft sowie der Vereinigung von Freunden der TH Stuttgart bin ich für Sachbeihilfen zu Dank verpflichtet.

### Literatur

- BELOZEROVA, L. S., 1964: Effect of sodium fluoride on photosynthesis, respiration, and conversion of organic acids in plants in the light. Vestn. Leningr. Univ., Ser. Biol. 19, 116—121. Zit. nach C.A. 62, 6807a, 1965.
- BENNET-CLARK, T. A., 1933: The role of organic acids in plant metabolism. II. New Phytologist 32, 128—161.
- BRADBEER, J. W., S. L. RANSON, and M. STILLER, 1958: Malate synthesis in Crassulacean leaves. I. The distribution of  $C^{14}$  in malate of leaves exposed to  $C^{14}O_2$  in the dark. Plant Physiol. 33, 66—70.
- BRANDON, P. C., 1963: Enzymological studies on pathways of Crassulacean acid metabolism. Proc. Kon. ned. Akad. Wetensch. C 66, 406—417.

- BRUINSMA, J., 1958: Studies on the crassulacean acid metabolism. *Acta Bot. Neerl.* 7, 531—590.
- BRYANT, F., and B. T. OVERELL, 1951: Displacement chromatography on ion-exchange columns of the carboxylic acids in plant tissue extracts. *Nature (London)* 176, 361.
- DARDART, J., 1958: 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.
- GARNIER, J., 1964: Activité de la glucose-6-phosphate deshydrogenase dans les feuilles de Crassulacees. *Bull. Soc. Franc. Physiol. végét.* 10, 181—185.
- GARNIER-DARDART, J., 1959: Sur l'incorporation de  $^{14}\text{CO}_2$  dans les glucides phosphorylés et les glucides libres de *Bryophyllum daigremontianum* Berger en photosynthèse, après pré-illumination. *C. R. Acad. Sci.* 248, 1386—1389.
- , 1965: Activités enzymatiques des chloroplastes isolés de feuilles de *Bryophyllum daigremontianum* Berger: oxydation des hexoses, formation et dégradation d'acide malique. *Physiol. végét.* 3, 215—227.
- HEBER, U., 1963: Biochemical and physiological aspects of plant frost resistance. *Abstr. Intern. Symp. Cytoecology, Leningrad 1963.* Acad. Sci. USSR Press, Moscow 1963.
- HEBER, U. W., and K. A. SANTARIUS, 1964: Loss of adenosine triphosphate synthesis caused by freezing and its relationship to frost hardiness problems. *Plant Physiol.* 39, 712—719.
- HEGNAUER, R., 1964: *Chemotaxonomie der Pflanzen*, Bd. 3. Birkhäuser-Verlag, Basel und Stuttgart.
- HUBER, B., 1932: Einige Grundfragen des Wärmehaushaltes der Pflanzen. I. Die Ursache der hohen Sukkulenten-Temperaturen. *Ber. Dtsch. Bot. Ges.* 50, (68)—(76).
- JEREMIAS, K., 1958: Über den Jahresgang einiger Zucker in den Blättern von *Hedera helix* L. *Planta (Berlin)* 52, 195—205.
- , 1964: Über die jahresperiodisch bedingten Veränderungen der Ablagerungsform der Kohlenhydrate in vegetativen Pflanzenteilen unter besonderer Berücksichtigung der Zucker der Raffinose-Gruppe. *Bot. Studien* 15, Jena.
- , 1965: Der Einfluß des Welkens auf den Zucker- und Stärkegehalt isolierter Blätter von *Teucrium chamaedrys* und *Brunella grandiflora*. *Planta (Berlin)* 65, 73—82.
- KULL, U., 1965: Über das Vorkommen und das physiologische Verhalten der Seduheptulose im Rahmen des Kohlenhydrathaushaltes vegetativer Pflanzenteile. *Beitr. Biol. Pflanzen* 41, 231—300.
- LA FORGE, F. B., and C. S. HUDSON, 1917: Sedoheptose, a new sugar from *Sedum spectabile*. *I. J. biol. Chem.* 30, 61—77.
- LEVITT, J., 1956: *The hardiness of plants.* Agronomy VI, Acad. Press, New York.
- MEYER-MEVIUS, U., 1959: Vorkommen und Transport von Kohlenhydraten und Stickstoffverbindungen in den pflanzlichen Leitungsbahnen. *Flora (Jena)* 147, 553 bis 594.
- NORDAL, A., A. A. BENSON, and M. CALVIN, 1956: Photosynthesis of sedoheptulose- $\text{C}^{14}$ . *Arch. Biochem. Biophys.* 62, 435—445.
- RANSON, S. L., and M. THOMAS, 1960: Crassulacean acid metabolism. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 11, 81—110.
- SAPPER, I., 1935: Versuche zur Hitzeresistenz der Pflanzen. *Planta (Berlin)* 23, 518—556.
- SCHWEPPE, H., 1959: Organische Säuren. In: LINSKENS, H. F., *Papierchromatographie in der Botanik*, 2. Aufl., 110—134. Berlin—Göttingen—Heidelberg, Springer-Verlag.
- TOLBERT, N. E., and L. P. ZILL, 1954: Isolation of carbon-14-labeled sedoheptulose and other products from *Sedum spectabile*. *Plant Physiol.* 29, 288—292.
- VICKERY, H. B., 1954a: The effect of temperature on the behavior of malic acid and starch in leaves of *Bryophyllum calycinum* cultured in darkness. *Plant Physiol.* 29, 385—392.
- , 1954b: The effect of abnormally prolonged alternating periods of light and darkness upon the composition of *Bryophyllum calycinum* leaves. *Plant Physiol.* 29, 520—526.

- WOLF, J., 1937: Beiträge zur Kenntnis des Säurestoffwechsels sukkulenter Crassulaceen. II. Untersuchungen über Beziehungen zwischen Sedoheptose und Äpfelsäure. *Planta* (Berlin) 26, 516—522.
- —, 1938: Beiträge zur Kenntnis des Säurestoffwechsels sukkulenter Crassulaceen. III. Stoffliche Zusammenhänge zwischen gärfähigen Kohlehydraten und organischen Säuren. *Planta* (Berlin) 28, 60—86.
- —, 1960: Der diurnale Säurerhythmus. In: W. RUHLAND et al. (ed.), *Handb. Pflanzenphysiol.*, Bd. XII, 2, 809—889. Springer-Verlag, Berlin—Göttingen—Heidelberg.
- WOOD, W. M. L., 1952: Organic acid metabolism of *Sedum praealtum*. *J. exp. Bot.* 3, 336—355.