

Markierung von Kohlenhydraten in Blättern Sedoheptulose führender Arten nach Fütterung mit ^{14}C -Glukose

U. KULL und G. HENTSCHEL

Eingegangen am 2. September 1968

Labelling pattern of carbohydrates in leaves of sedoheptulose-containing species after feeding ^{14}C -glucose

Summary

Isolated leaves of *Coleus blumei* and *Impatiens sultani* were fed U- ^{14}C -D-glucose through petioles in the light and in the dark. After separation by two-dimensional paper chromatography the labelling patterns (expressed as percentage of total labelling of chromatograms) of soluble carbohydrates were determined. The total activity of the soluble carbohydrates was always higher in the light, but the incorporation of ^{14}C into sedoheptulose was higher in the dark. The activity of sucrose is markedly higher in the light. By feeding isolated leaves ^{14}C -glucose after feeding of 10^{-2}M boric acid, the incorporation of ^{14}C into sedoheptulose was diminished. Our studies indicate that free sedoheptulose is formed from sedoheptulose-phosphate originating in the oxidative pentose-phosphate pathway.

Zusammenfassung

1. Isolierte Blätter von *Coleus blumei* und *Impatiens sultani* werden am Licht und bei Dunkelheit mit U- ^{14}C -D-Glukose gefüttert. Die prozentuale Markierungsintensität der löslichen Kohlenhydrate wird nach chromatographischer Trennung festgestellt.
2. Während die Gesamtaktivität bei den belichteten Blättern stets höher liegt, ist die Markierung der Sedoheptulose bei Dunkelheit stärker; diejenige der Saccharose ist am Licht intensiver.
3. Nach vorheriger Fütterung der Blätter mit 10^{-2}M Borsäure ist der Einbau von C^{14} in die Sedoheptulose verringert.
4. Diese Ergebnisse lassen den Schluß auf Bildung von freier Sedoheptulose aus dem Sedoheptulosephosphat des oxidativen Pentosephosphatzyklus zu.

Einleitung

Frühere Untersuchungen zum physiologischen Verhalten der Sedoheptulose, die vor allem mit *Coleus* durchgeführt worden waren, hatten verschiedene indirekte Hinweise auf die Herkunft dieses Zuckers erbracht. Danach sollte die freie Sedoheptulose aus dem im Rahmen des oxidativen PPC*) gebildeten Sedoheptulosephosphat entstehen (KULL 1965). Auch eine Anzahl von Literaturangaben über Vorkommen und Verhalten der Heptulose ließen den Schluß auf eine Bildung im oxidativen PPC zu (z. B. WOLF 1960, FABIAN 1961, MELOCHE 1961). Denkbar ist aber auch eine Bildung im

*) Abkürzung: PPC = Pentosephosphat-Zyklus

Rahmen des Photosynthesezyklus (reduktiver PPC), bei welchem Sedoheptulosephosphat als Intermediärverbindung ebenfalls auftritt. Um nun direkte experimentelle Hinweise auf die Herkunft zu erhalten, haben wir Fütterungsversuche mit U-¹⁴C-Glucose unternommen. Als Versuchsmaterial diente in erster Linie *Coleus blumei*, daneben *Impatiens sultanii*. Eine parallele Durchführung der Versuche im Licht und bei Dunkelheit unter sonst gleichartigen Bedingungen sollte je nach Herkunft der Sedoheptulose zu Unterschieden in der Markierungsintensität führen, da der Photosynthesezyklus natürlich nur bei Belichtung ablaufen kann, wohingegen der oxidative PPC entweder vom Licht unabhängig oder sogar durch dieses gehemmt ist. Bei einer Entstehung der Heptulose im Rahmen der Photosynthese-Vorgänge steht somit eine im Vergleich zu den anderen Zuckern stärkere Markierung am Licht zu erwarten, während bei Bildung aus dem oxidativen PPC die Markierung entweder von den Lichtverhältnissen unabhängig oder sogar bei Dunkelheit stärker sein sollte.

Material und Methoden

Material: Für die Fütterungsversuche wurden isolierte Blätter gleichaltriger Pflanzen von *Coleus blumei* BENTH. aus demselben Klon, der schon früher von uns verwendet worden war, benützt. Außerdem wurden Versuche mit Blättern eines Klons von *Impatiens sultanii* Hook. gemacht, nachdem sich bei anderen Untersuchungen zum Kohlenhydrathaushalt dieser Art (KULL, unveröff.) gezeigt hatte, daß ihre Blätter stets geringe Mengen an Sedoheptulose (0,05–0,4 % d. Tr.-gew.) aufwiesen. Da als Speicherzucker darüber hinaus nur Fructose, Glucose und Saccharose auftraten, schien *Impatiens* als zweites Versuchsobjekt geeignet. Mit Pflanzen eines Klons von *Bryophyllum tubiflorum* HARV. durchgeführte Versuche lieferten infolge zu geringer Glucose-Aufnahme keine brauchbaren Ergebnisse und wurden daher nicht weitergeführt.

Die Pflanzen wurden unter gleichartigen Verhältnissen im Gewächshaus angezogen und 2–3 Tage vor dem jeweiligen Versuch zur Gewöhnung in den Versuchsraum verbracht.

Fütterung: Für einen Versuch wurden jeweils Blätter gleicher Insertion und Größe von einer größeren Pflanze mit den Stielen entnommen und auf die beiden Parallelexperimente hälftig verteilt. Versuchsbeginn war jeweils um 8³⁰, bei Versuchen mit *Coleus* z. T. auch um 15⁰⁰. Die Blätter wurden mit den Stielen in die markierte Lösung eingestellt; alle Versuche fanden in normaler Atmosphäre statt (vgl. VAN SCHERPENBERG et al. 1965). Die angewandten 1⁰/oigen Glucose-Lösungen wiesen spezifische Aktivitäten von 2 bzw. 4 μ Ci/ml auf. Die Zeit der Glucose-Aufnahme betrug in der Regel 1 Stunde. Beim «Hell»-Versuch betrug die Lichtintensität (Glühlampe 250 W) ca. 7000 Lux. Die Lampe war durch eine Glasplatte abgeschirmt; jedoch ließ sich eine Temperaturerhöhung bis zu ca. 5° C gegenüber dem gleichzeitigen «Dunkel»-Versuch nicht vermeiden. Letzterer wurde im selben Raum in einem größeren, lichtdicht schließenden Kasten ausgeführt. – Die U-¹⁴C-Glucose wurde bezogen von Radiochem. Centre, Amersham.

Aufarbeitung und Chromatographie: Nach Beendigung der Fütterung wurden die Blattstiele abgeschnitten, die Blätter zur Entfernung äußerlich hochgewandelter Glucose-Lösung in dest. Wasser geschwenkt und sorgfältig abgetrocknet. Die Abtötung erfolgte z. T. durch Eintauchen in heißes 80⁰/oiges Äthanol, z. T. durch sofortiges Einfrieren bei –20° C. Unterschiede bei Anwendung der beiden Methoden waren nicht festzustellen.

Nach Extraktion und Aufbringen eines aliquoten Teils (Bezugsgröße: Blattfrischgewicht) des äthanolischen Extraktes erfolgte zweidimensionale papierchromatographische Trennung mit den bei KANDLER (1964) und VAN SCHERPENBERG et al. (1965) angegebenen Verfahren und Lauf-

mitteln, wobei in der Regel die Kombination Phenol-Wasser/Butanol-Pyridin-Wasser bevorzugt wurde, da sie zur Trennung der Zucker besonders geeignet ist.

Autoradiographie und Messung der Markierungsintensität: Zur Autoradiographie diente Gevaert-Röntgenfilm; die Expositionszeit betrug 5–29 Tage. Die durch Autoradiographie lokalisierten Substanzflecken auf den Chromatogrammen wurden durch Aufsetzen des Zählrohrs ausgezählt. Die Angaben «in % der Gesamtaktivität des Chromatogramms» beziehen sich auf die Aktivität aller auf dem Autoradiogramm erkennbaren Flecken. Alle Werte sind gegen Papierblindwerte korrigiert, jedoch nicht bezüglich Papier- und Selbstabsorption.

Die Identifizierung der einzelnen Flecke gelang durch Besprühen der Chromatogramme mit Orcin-Trichloressigsäure (KLEVSTRAND u. NORDAL 1950), Anilinphthalat und ammoniakalischer Silbernitrat-Lösung (vgl. STANGE 1959) und durch Vergleich der Autoradiogramme mit den bei KANDLER (1964) und SENSER u. KANDLER (1967a) zu findenden Angaben und Abbildungen.

Markierung der Stärke: Die bei Versuchen mit *Coleus* durchgeführte Bestimmung der relativen Markierungsintensität der Stärke erfolgte aus dem Extraktionsrückstand. Dieser wurde zunächst zweimal mit 60%igem Äthanol extrahiert, um evtl. noch vorhandene Spuren löslicher aktiver Verbindungen zu entfernen, dann getrocknet und pulverisiert. Durch Behandlung mit Perchlorsäure nach MCCREADY et al. (1950) wurde die Stärke gelöst und der Säureüberschuß durch Zusatz von K_2SO_4 weitgehend gefällt. Nach Filtration wurde mit H_2SO_4 vollständig hydrolysiert, dann mit $Ba(OH)_2$ neutralisiert. Von der auf ein bestimmtes Volumen gebrachten Lösung wurde ein Aliquot chromatographiert und ein Autoradiogramm angefertigt. Infolge der schwachen Markierung war eine Expositionszeit von 4 Wochen erforderlich.

Ergebnisse

Bei der gewählten relativ kurzen Reaktionszeit der ^{14}C -Glucose liegt weitaus der größte Teil der Aktivität in Kohlenhydraten, vor allem freien Zuckern und Zuckerphosphaten, vor. Daneben wurde, besonders bei *Coleus*, eine Markierung ninhydrinpositiver Stoffe (nicht näher identifiziert) und von Phenolkörpern (vermutlich Glucosiden) festgestellt. Die stärkste Markierung wies bei allen Versuchen naturgemäß die Glucose selbst auf. Sie befindet sich vermutlich zu erheblichen Teilen außerhalb der Protoplasten. Außerdem ist anzunehmen, daß ein nennenswerter Anteil unverändert im Vakuum gespeichert wird und damit einem nur langsam umgesetzten Pool angehört (vgl. LUŠTINEC et al. 1964). Die absolute Gesamtaktivität des Alkohollöslichen (bezogen auf Blattfrischgewicht) war stets bei den Hell-Versuchen merklich höher als bei den parallelen Dunkelversuchen. Dies wird nach Abzug der Markierung der Glucose, die im Stoffwechsel ja nicht aktiv umgesetzt wurde, noch deutlicher. Entsprechende Befunde liegen auch von anderen Objekten vor (z. B. BIANCHETTI 1963, TAVANT 1967). Von den für diesen Effekt verantwortlichen Faktoren ist neben der durch stärkere Transpiration verstärkten Aufnahme (vgl. unter Methoden) einmal die sicher bei Dunkelheit höhere $^{14}CO_2$ -Abgabe zu nennen. Vor allem aber zeigt die am Licht höhere Aktivität der anderen Zucker, daß der Umsatz der aufgenommenen Glucose am Licht größer ist, was seine Ursache in vermehrt zur Verfügung stehender Energie haben dürfte (vgl. dazu KANDLER u. TANNER 1966). Infolgedessen kann natürlich auch die Gesamtaufnahme in die Zellen verstärkt sein. Auch der Einbau von Aktivität in die nicht identifizierten Zuckerphosphate und andere Verbindungen ist am Licht stets stärker als bei Dunkelheit (vgl. die Tabellen).

a) Versuche mit Blättern von *Coleus*:

Neben Glucose waren bei *Coleus* Saccharose und Sedoheptulose deutlich markiert. Wesentlich geringere Aktivitäten wiesen Fructose, Raffinose und die nicht in allen Fällen beobachtete Maltose auf. Weitere sehr schwache Flecke ($< 1\%$ der Gesamtaktivität) könnten Stachyose und Galactinol zuzuschreiben sein, jedoch wurden sie nur auf Grund der in etwa zutreffenden R_f -Werte und der Abb. bei SENSER u. KANDLER (1967 a, b) identifiziert. Bei der Berechnung der prozentualen Verteilung der Aktivitäten wurden sie zu «Sonstige» gezählt. Die Ausführung der Versuche zu verschiedenen Tageszeiten führte nicht zu signifikanten Veränderungen der prozentualen Markierungsintensitäten. Ein typisches Versuchsergebnis ist in Tabelle 1 dargestellt. Angegeben ist die Verteilung der Aktivität des Chromatogramms und zum andern in % der Aktivität der Zucker ohne Glucose.

Sedoheptulose zeigt bei Dunkelheit erheblich stärkere Aktivität, während Saccharose am Licht stärkere Markierung aufweist. Auch Fructose und Raffinose besitzen bei Belichtung höhere Aktivität. Der Einbau von Markierung in Stärke innerhalb einer Stunde war sehr gering (vgl. dazu z. B. VITTORIO et al. 1954), am Licht aber etwa ein- einhalbmal so hoch wie bei Dunkelheit.

Tabelle 1
Prozentuale Verteilung von ^{14}C in den Kohlenhydraten isolierter Blätter von *Coleus* nach einstündiger Fütterung von ^{14}C -Glucose bei Licht und Dunkelheit.

| | Hell | | Dunkel | |
|-----------------------|--|---|--|---|
| | % der Gesamtaktivität des Chromatogramms | % der Aktivität der Zucker (ohne Glucose) | % der Gesamtaktivität des Chromatogramms | % der Aktivität der Zucker (ohne Glucose) |
| Glucose | 38,5 | | 50,7 | |
| Fructose | 2,8 | 8,5 | 1,1 | 3,4 |
| Sedoheptulose | 15,5 | 47,3 | 25,3 | 79,7 |
| Saccharose | 11,4 | 34,4 | 4,1 | 13,0 |
| Raffinose | 2,4 | 7,2 | 0,4 | 1,3 |
| Maltose | 0,9 | 2,6 | 0,8 | 2,6 |
| Sonstige Verbindungen | 28,5 | | 17,6 | |

Es ist bekannt, daß ungünstige Umwelteinflüsse verschiedener Art, insbesondere Wassermangel (Dürre, Welken) auf die Aktivität der Glucose-6-phosphat-dehydrogenase und damit auf den oxidativen PPC Einfluß nehmen (vgl. AP REES und BEEVERS 1960; FARKAS et al. 1963; ABRAROV und PETINOV 1964; zur Ursache der Stresswirkung auf den oxidativen PPC vgl. LABORIT 1964). Daher wurden isolierte, 15 Stunden bei Dunkelheit gewelkte Blätter von *Coleus* eine Stunde lang wie beschrieben mit aktiver Glucose gefüttert. Die Gesamtaktivität der Chromatogramme (nach Abzug der Glucose) war in diesem Versuch bei Licht nahezu doppelt so hoch wie bei Dunkelheit. Dies steht mit von KANDLER und TANNER (1966) an verarmten *Chlorella*-Zellen gemachten Beobachtungen in Einklang. Prinzipielle Unterschiede bezüglich der Verteilung

lung der Markierung auf die einzelnen Zucker im Vergleich zu den oben dargestellten Befunden ergeben sich nicht (vgl. Tabelle 2).

Tabelle 2
Prozentuale Verteilung von ^{14}C in den Kohlenhydraten isolierter und gewerkter Blätter von *Coleus* nach einstündiger Fütterung von ^{14}C -Glucose bei Licht und Dunkelheit.

| | Hell % der Aktivität der Zucker (ohne Glucose) | Dunkel % der Aktivität der Zucker (ohne Glucose) |
|---------------|---|---|
| Fructose | 16,5 | 7,4 |
| Sedoheptulose | 21,4 | 58,7 |
| Saccharose | 54,1 | 30,8 |
| Raffinose | 6,1 | 2,0 |
| Maltose | 1,9 | 1,1 |

Bei einem weiteren Versuch wurde erst nach einstündiger Aufnahme markierter Glucose am Licht in «Hell» und «Dunkel» getrennt und eine Stunde unter diesen verschiedenen Bedingungen nur inaktive Glucose zugeführt. Es ergab sich, daß auch hier der Gesamtgehalt an ^{14}C bei den Hell-Pflanzen höher lag (um ca. 15 %). Dies dürfte durch eine bei Dunkelheit intensivere Abgabe von $^{14}\text{CO}_2$ verursacht sein. Die Markierung der einzelnen Zucker zeigte dasselbe Verhalten wie oben beschrieben.

b) Versuche mit Blättern von *Impatiens*:

Deutliche Markierung wiesen in allen Fällen Fructose, Saccharose, Sedoheptulose und Phosphatester auf. Zwei weitere Flecke geringer Intensität wurden nicht identifiziert. Ein Vergleich zwischen Hell- und Dunkelexperiment ergibt ein ähnliches Bild wie bei *Coleus* (vgl. Tabelle 3). Fructose ist bei *Impatiens* stets wesentlich stärker als bei *Coleus* markiert. Daraus wird erkennbar, daß die durch Aktivitätsverhältnisse von Enzymen bedingte Speicherfähigkeit für die einzelnen Zucker deutlich artabhängig ist, wie dies schon 1941 von McCREADY und HASSID gezeigt worden war (vgl. BABENKO

Tabelle 3
Prozentuale Verteilung von ^{14}C in den Kohlenhydraten isolierter Blätter von *Impatiens* nach einstündiger Fütterung von ^{14}C -Glucose bei Licht und Dunkelheit.

| | Hell | | Dunkel | |
|-----------------------|--|---|--|---|
| | % der Gesamtaktivität des Chromatogramms | % der Aktivität der Zucker (ohne Glucose) | % der Gesamtaktivität des Chromatogramms | % der Aktivität der Zucker (ohne Glucose) |
| Glucose | 34,0 | | 40,7 | |
| Fructose | 16,1 | 41,1 | 20,2 | 50,1 |
| Sedoheptulose | 3,0 | 7,1 | 6,4 | 15,9 |
| Saccharose | 20,2 | 51,8 | 13,7 | 34,0 |
| Sonstige Verbindungen | 26,7 | | 19,0 | |

1967). Sedoheptulose weist schwächere Markierung als bei *Coleus* auf; jedoch ist der ^{14}C -Einbau bei Dunkelheit auch hier prozentual höher.

c) Versuch mit Blättern von *Coleus* nach Borsäure-Fütterung:

LEE und ARONOFF (1967) haben gezeigt, daß durch Borat die 6-Phosphogluconsäuredehydrogenase gehemmt wird ($3 \cdot 10^{-4}\text{M H}_3\text{BO}_3$ zu 60%). Dieses Enzym ist bekanntlich beim Hexosemonophosphatabbau und damit im oxidativen PPC wirksam. Es war daher von Interesse, zu prüfen, inwieweit vorherige Borsäuregaben den Einbau von ^{14}C aus Glucose in die Sedoheptulose beeinflussen. Isolierte Blätter von *Coleus* wurden daher zunächst am Licht eine Stunde lang mit 10^{-2}M -Borsäure gefüttert, während die Kontrollen Leitungswasser erhielten. Danach erfolgte entsprechend den anderen Versuchsreihen die Fütterung mit markierter Glucose. Die Ergebnisse sind in Tabelle 4 zusammengefaßt. Sie sind im Zusammenhang mit den unter a) geschilderten Befunden leicht zu erklären. Die Gesamtaktivität der Chromatogramme ist bei den mit Borsäure behandelten Blättern in beiden Fällen etwas geringer. Sedoheptulose zeigt bei den Kontrollen jeweils stärkere Markierung als bei den B-Blättern; ebenso ist die Markierung bei Dunkelheit höher als am Licht. Bei der Saccharose ist vor allem die im Dunkelversuch bei Boratgabe stark erhöhte Aktivität bemerkenswert.

Tabelle 4

Prozentuale Verteilung von ^{14}C in den Kohlenhydraten isolierter Blätter von *Coleus* nach vorangegangener Borsäure-Fütterung und einstündiger Fütterung von ^{14}C -Glucose bei Licht und Dunkelheit.

(a = % der Gesamtaktivität des Chromatogramms, b = % der Aktivität der Zucker (ohne Glucose))

| | Hell | | | | Dunkel | | | |
|-----------------------|-----------|------|------------|------|-----------|------|------------|------|
| | mit Borat | | ohne Borat | | mit Borat | | ohne Borat | |
| | a | b | a | b | a | b | a | b |
| Glucose | 43,4 | | 40,2 | | 37,6 | | 49,9 | |
| Fructose | 1,0 | 9,3 | 3,2 | 10,9 | 3,7 | 9,8 | 1,0 | 3,0 |
| Sedoheptulose | 3,2 | 28,4 | 17,0 | 57,8 | 13,9 | 37,4 | 24,6 | 74,9 |
| Saccharose | 5,8 | 51,5 | 7,4 | 25,1 | 19,2 | 51,6 | 7,0 | 21,1 |
| Raffinose | 1,2 | 10,8 | 1,8 | 6,2 | 0,5 | 1,2 | 0,4 | 1,0 |
| Sonstige Verbindungen | 45,4 | | 30,4 | | 25,1 | | 17,1 | |

Diskussion

Die Ergebnisse unserer Versuche sprechen für eine Herkunft freier Sedoheptulose aus dem Heptulosephosphat des oxidativen PPC. Auch für die geringen, bei *Impatiens* gespeicherten Sedoheptulose-Mengen trifft dies nach unseren Untersuchungen zu. Die Ergebnisse des Versuchs mit Borsäure-Fütterung unterstützen diesen Schluß. Wird nämlich die Umsetzung von Glucose-6-phosphat zu Pentosephosphat durch Borat gehemmt, so nimmt die Markierung der Sedoheptulose ab. Es ist natürlich nicht bekannt, welches Ausmaß die Hemmung bei der angewandten Borat-Konzentra-

tion erreichte. Außerdem besteht die Möglichkeit zur Umgehung des oxidativen Teils des PPC bei der Sedoheptulosebildung, da aus Fructose-6-phosphat durch Wirkung von Transketolase und Transaldolase Sedoheptulosephosphat gebildet werden kann. Ob daneben am Licht Sedoheptulose auch aus Heptulosephosphat des Photosyntheszyklus gebildet wird, ist durch unsere Versuche nicht festzustellen. Hinweise auf eine solche Möglichkeit geben die Untersuchungen von BEAN et al. (1963). Die Markierung der Saccharose ist bei Belichtung stets erheblich höher als bei Dunkelheit. Eine verstärkte Synthese dieses Zuckers am Licht ist aus verschiedenen Arbeiten bekannt (z. B. BOMSEL 1960, TAVANT 1967). Die nach Boratfütterung verstärkte Markierung der Saccharose bei Dunkelheit könnte vielleicht durch eine infolge Hemmung der Sedoheptulose-Bildung verstärkte Synthese erklärt werden.

Auf Grund von zunächst an tierischem Material (NEWBURGH und CHELDELIN 1956), später auch an Pilzen (McKINSEY 1964) gewonnenen Befunden wird angenommen, daß der oxidative PPC im Cytoplasma abläuft (vgl. BEEVERS 1961, DAVIES et al. 1964). Neue Untersuchungen von HEBER et al. (1967) brachten jedoch Hinweise auf eine zumindest vorwiegende Lokalisation dieses Stoffwechselweges in Chloroplasten, da die Umsetzung von Ribose-5-phosphat zu Glycerinaldehyd-phosphat und Sedoheptulose-monophosphat fast ausschließlich in diesen Organellen erfolgen soll. Wenn daher die Bildung freier Sedoheptulose im Rahmen des oxidativen PPC ebenfalls im Chloroplasten abläuft, so lassen unsere Ergebnisse den Schluß zu, daß entweder innerhalb der Chloroplasten eine Pool-Trennung zwischen reduktivem und oxidativem PPC besteht, oder – und dies ist wahrscheinlicher –, daß die Umsetzung exogener Glucose, die als Phosphatester in den Chloroplasten eintritt, bei Licht und Dunkelheit erheblich verschieden ist. Letzteres ist möglich, da bei Dunkelheit infolge des NADPH-Mangels im Chloroplast ein erhöhter Glucose-Umsatz über den oxidativen PPC denkbar erscheint.

Für verschiedene Diskussionen danken wir Herrn Prof. Dr. A. ARNOLD, Herrn Prof. Dr. O. KANDLER, München, möchten wir für zahlreiche wertvolle Hinweise (von welchen einige auch Ausgangspunkt der vorliegenden Untersuchungen waren) unseren verbindlichsten Dank sagen. Für verschiedene experimentelle Hinweise haben wir ferner Herrn Doz. Dr. O. MÜLLER, Leiter des Isotopenlabors der Abteilung Chemie-Geologie-Biologie an der Universität Stuttgart, zu danken.

Literatur

- ABRAROV, N. A., u. N. S. PETINOV: Dokl. Akad. Nauk SSSR 158, 1209 (1964), zit. nach Ber. wiss. Biol. 238, 284 (1965).
 BABENKO, V. I.: Dokl. Akad. Nauk. SSSR 177, 1232 (1967), zit. nach Chem. Abstr. 68, 47058 (1968).
 BEAN, R. C., G. P. PORTER and B. K. BARR: Plant Physiol. 38, 280 (1963).
 BEEVERS, H.: Respiratory metabolism in plants. Row-Peterson Biol. Monographs, Evanston Ill. (1961).
 BIANCHETTI, R.: Giorn. Bot. ital. 70, 329 (1963).
 BOMSEL, J. L.: C. R. Acad. Sci. (Paris) 251, 971 (1960).
 DAVIES, D. D., J. GIOVANELLI and T. AP REES: Plant Biochemistry; Bot. Monographs, Vol. 3, Blackwell, Oxford (1964).
 FABIAN, G.: Bull. Soc. Chim. biol. 43, 801 (1961).
 FARKAS, G. L., L. LOVREKOVICH and Z. KLEMENT: Naturwissensch. 50, 22 (1963).

- HEBER, U., U. W. HALLIER u. M. A. HUDSON: *Z. Naturforschg.* 22b, 1200 (1967).
KANDLER, O.: *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 77, (62) (1964).
KANDLER, O., u. W. TANNER: *Ber. Deutsch. Bot. Ges.* 79, (48) (1966).
KLEVSTRAND, R., and A. NORDAL: *Acta chem. scand.* 4, 1320 (1950).
KULL, U.: *Beitr. Biol. Pflanzen* 41, 231 (1965).
LABORIT, H.: *Presse méd.* 72, 441 (1964).
LEE, S., and S. ARONOFF: *Science* 158, 798 (1967).
LUŠTINEC, J., V. HADAČOVA-POKORNA, M. KAMINEK, J. EDELMAN and E. PETRŮ: *Biol. plantarum* 6, 209 (1964).
MCCREADY, R. M., and W. Z. HASSID: *Plant Physiol.* 16, 599 (1941).
MCCREADY, R. M., J. GUGGOLZ, V. SILVEIRA and H. S. OWENS: *Analyt. Chem.* 22, 1156 (1950).
MCKINSEY, R. D.: *Amer. J. Bot.* 51, 585 (1964).
MELOCHE jr., H. P.: *Biochim. biophys. Acta* 51, 586 (1961).
NEWBURGH, R. W., and V. H. CHELDELIN: *J. biol. Chem.* 218, 89 (1956).
ap REES, T., and H. BEEVERS: *Plant Physiol.* 35, 839 (1960).
VAN SCHERPENBERG, H., W. GREBNER und O. KANDLER: *Beitr. Biochem. Physiol. Naturst.* (MOTHES-Festschrift), VEB G. Fischer-Verlag, Jena, 387 (1965).
SENER, M., u. O. KANDLER: *Z. Pflanzenphysiol.* 57, 376 (1967a).
– *Phytochemistry* 6, 1533 (1967b).
STANGE, L.: in H. F. LINSKENS, *Papierchromatographie in der Botanik*, 2. Aufl., Springer-Verlag, Berlin-Göttingen-Heidelberg, 81 (1959).
TAVANT, H.: *Physiol. végét.* 5, 57 (1967).
VITTORIO, P. V., G. KROTKOV and G. B. REED: *Canad. J. Bot.* 32, 369 (1954).
WOLF, J.: *Handb. Pflanzenphysiol.* XII, 809 (1960).

Dr. ULRICH KULL, Botanisches Institut der Universität (TH), 7000 Stuttgart-Ost, Cannstatter Straße 212.