Acta Œcologica
Œcol. Plant., 1982, Vol. 3 (17), n° 3, p. 231-248.

Die Jahresperiodik der Fettspeicherung und ihre Beziehungen zum Kohlenhydrathaushalt bei immergrünen mediterranen Holzpflanzen

S. Diamantoglou
Institute of General Botany, Univ. of Athens, Athens 621, Griechenland

U. Kull
Biologisches Institut der Universität,
Ulmer Strasse 227, D-7000 Stuttgart 60, BRD

ABSTRACT

The contents of total lipids of barks and leaves from *Quercus coccifera*, *Pinus halepensis* and *Schinus molle* are—in accordance with our earlier findings concerning mediterranean shrub species—high during the winter and low during the summer months. The amount of lipids in leaves and barks of *Quercus* as well as in leaves of *Schinus* increases already towards the end of the summer-drought period. During winter, the fraction of linoleic and linolenic acids of the total saponifiable lipids increases, most probably due to low temperature. This is in accordance with the results of our previous investigations on sclerophyllous shrubs, such as *Ceratonia siliqua* und *Pistacia lentiscus*. Summarizing the data from all species, we find an accumulation of sugars during the period of climatic stress in summer and an accumulation of lipids mainly during periods of relatively high metabolic activity and little growth intensity in winter. There is no accumulation of soluble sugars during winter in the mediterranean species. The leaves of the sclerophyllous species show a rather high lipid content throughout the year; this could be advantageous for CO_2-recycling during the summer-drought. Based on the calculation of energy values of storage products one can conclude that lipids in the sclerophyllous species *Ceratonia*, *Pistacia* and *Quercus* contain the main portion of the total energy. Minimal values of stored energy are found during the summer-drought period.

KEY-WORDS: *Mediterranean sclerophyllous species - Lipid storage - Carbohydrate storage - Climatic stress.*

RÉSUMÉ

En accord avec des résultats antérieurs concernant des arbustes méditerranéens, nous avons trouvé une teneur élevée en lipides totaux dans l'écorce et les feuilles de *Quercus coccifera*, *Pinus halepensis* et *Schinus mollis* en hiver et une teneur faible pendant les mois d'été. Dans l'écorce et les feuilles de *Quercus* et les feuilles de *Schinus*, la teneur en lipides augmente vers la fin de la période sèche estivale. Durant l'hiver, la fraction acide linoléique et linolénique des lipides saponifiables totaux augmente, en raison probablement des basses températures. Ceci est en accord avec des résultats antérieurs sur des arbustes sclérophylles, tels *Ceratonia siliqua* et *Pistacia lentiscus*. En considérant les données sur toutes les espèces, nous avons trouvé une accumulation de sucres durant la période de stress climatiques estivale et une accumulation de lipides notamment durant les périodes de haute activité métabolique et faible intensité de croissance, en hiver. Il n'y a pas d'accumulation de sucres solubles en hiver dans les espèces méditerranéennes. Les feuilles des espèces sclérophylles montrent une teneur assez élevée en lipides durant l'année; ceci peut constituer un avantage pour le recyclage du CO_2 pendant la sécheresse d'été. Les calculs de la valeur énergétique des substances de stockage

chez les espèces sclérophylles *Ceratonia*, *Pistacia* et *Quercus* montrent que les lipides constituent la partie la plus importante de l'énergie totale. Les valeurs minimales d'énergie stockée se rencontrent en été.

MOTS-CLÉS : *Sclérophyllie - Méditerranée - Lipides - Glucides - Stress climatique.*

1. — EINLEITUNG

Die jahresperiodischen Veränderungen der Speicherung von Reservestoffen sind bei den Arten der mediterranen Hartlaubvegetation bisher nur unzureichend bekannt. Bei den Untersuchungen über Fettgehalte (CATALANO & SCICANCALEPORE, 1975; DONAIRE & LOPEZ-GORGÉ, 1978) sind die Daten so unvollständig, dass kaum Aussagen über die jahreszeitliche Speicherdynamik möglich sind. Auch für die Jahresperiodik der Kohlenhydrate gab es kaum Arbeiten, welche die Veränderungen über ein ganzes Jahr hinweg verfolgen und ausserdem zwischen löslichen Zuckern und Stärke differenzieren. Da im eumediterranen Raum die Menge und monatliche Verteilung der Niederschläge von Jahr zu Jahr erheblich schwankt, ist es erforderlich, alle Reservestoffgehalte bei einer Art innerhalb des gleichen Jahresganges zu messen. Nur dann lässt sich die Jahresperiodik der Speicherung klar erkennen.

Als typische Mediterranpflanzen wurden für die Untersuchungen zunächst Hartlaubarten ausgewählt, die in der griechischen Phrygana häufig vorkommen : *Ceratonia siliqua*, *Quercus coccifera* und *Pistacia lentiscus*. Als charakteristischer mediterraner Nadelbaum wurde *Pinus halepensis* herangezogen. Weiteres Versuchsobjekt war *Schinus molle*, ein im Mittelmeergebiet häufig gepflanzter immergrüner Baum, der wie *Pistacia* zu den *Anacardiaceae* gehört. Untersucht wurden jeweils Blätter und Rinden von Zweigen bzw. kleineren Ästen. Die Jahresperiodik des Kohlenhydrathaushaltes dieser Versuchspflanzen ist bereits beschrieben worden (DIAMANTOGLOU & MELETIOU-CHRISTOU, 1978, 1979 *a*; DIAMANTOGLOU, 1980). Ausser in den Blättern von *Ceratonia* war jeweils ein sommerliches Zuckermaximum zu erkennen; im Bereich des Kohlenhydratstoffwechsels tritt also die Reaktion der Pflanzen auf die sommerliche Dürre besonders auffällig hervor. Die Jahresperiodik der Fettspeicherung wurde bisher bei *Ceratonia* (DIAMANTOGLOU & MELETIOU-CHRISTOU, 1977) und *Pistacia* (DIAMANTOGLOU & MELETIOU-CHRISTOU, 1979 *b*) untersucht. Dabei wurde in den Rinden und bei *Ceratonia* auch in Blättern ein Fettmaximum im Winter gefunden. Um allgemeinere Aussagen über die Lipidspeicherung mediterraner Arten machen und auch Beziehungen zum Kohlenhydrathaushalt aufzeigen zu können, wurde die Speicherdynamik der Lipide von *Quercus coccifera*, *Pinus halepensis* und *Schinus molle* nun ebenfalls untersucht. Auf der Grundlage dieser Daten wird dann versucht, eine erste Übersicht über die jahreszeitliche Dynamik der Fett- und Kohlenhydratspeicherung mediterraner Immergrüner zu geben. Hierzu werden die Ergebnisse der erwähnten Arbeiten von DIAMANTOGLOU herangezogen; diese werden im Folgenden nicht mehr in jedem Fall zitiert. Weiterhin wurde wie bei den früheren Untersuchungen die Fettsäurezusammensetzung des verseifbaren Anteils des Rohfetts festgestellt, um Aufschluss über Veränderungen in der Zusammensetzung der Lipide zu erhalten. In *Pinus halepensis* und *Schinus molle* fanden wir eine Vielzahl von Fettsäuren, über deren Jahresperiodik an anderer Stelle berichtet wird (DIAMANTOGLOU & KULL, 1981). Die Ergebnisse der Fettsäurebestimmungen bei *Quercus coccifera* sind in der vorliegenden Arbeit dargestellt. Diese Art zeigt ebenso wie *Ceratonia* und *Pistacia* ein einfaches Fettsäuremuster.

2. — MATERIAL UND METHODIK

2.1. Versuchspflanzen

2.1.1. Quercus coccifera

Das Material von *Quercus coccifera* L. wurde einem Strauch von etwa 0,8 m Höhe entnommen, der im offenen Versuchsgelände in der Nähe des Instituts für Allgemeine Botanik der Universität Athen wächst. Es handelt sich um eine natürliche Phrygana auf einem westgeneigten Hang am Fuss des Hymettos (ca. 200 m *NN*). Der braunrote Boden (Terra rossa) hat eine Mächtigkeit von 0,15-0,3 m, einen pH-Wert von 7,5-7,9 und ist ausserordentlich steinig. Der Untergrund ist ein stark zerklüfteter Kalk (Untere Kalke im Liegenden der Athener Schiefer, Niedermayer, 1972), in dessen Klüfte die Wurzeln der grösseren Hartlaubsträucher weit vordringen. Vom gleichen Standort stammen die früher untersuchten Pflanzen von *Ceratonia siliqua* und *Pistacia lentiscus*. Ein in der Nähe gelegenes Phrygana-Areal wurde von Margaris (1976) ökologisch beschrieben.

2.1.2. Pinus halepensis *und* Schinus molle

Das Material von *Pinus halepensis* Mill. und *Schinus molle* L. stammte jeweils von einem etwa 50 jährigen Baum. Beide stehen in einem offenen Gelände nahe dem Institut in Athen und wurden nicht künstlich bewässert. Die Bodenmächtigkeit betrug hier ca. 0,8 m; der Untergrund besteht aus schwach metamorphen Athener Schiefern (Niedermayer, 1972), die relativ leicht verwittern. Der Boden ist sandführend und weniger steinig als im Versuchsgelände. Über den Verlauf der Wurzeln kann nichts gesagt werden.

2.1.3. *Klimadaten und Phänologie*

Die Temperatur- und Niederschlagsverhältnisse im Untersuchungszeitraum sind in Abb. 1 dargestellt. Der Winter war im Untersuchungsjahr 1975/1976 besonders mild; Frost trat an den beiden Standorten nicht auf. Die Dauer der Sommertrockenheit betrug ca. 5 Monate. Beim Vergleichsobjekt *Pistacia* erfolgte die Untersuchung ab Ende 1975, so dass die trockene Zeit in den Sommer 1976 fiel; dieser hatte nur eine 3 1/2 monatige Dürreperiode. Die nach dem Verfahren von Mitrakos (1980) berechneten Stressindices sind : *YDS* (yearly drought stress) : 468; *SDS* (summer drought stress) : 232; *YCS* (yearly cold stress) : 91,2; *WCS* (winter cold stress) : 78,4. Sie stimmen mit den Werten von Athen-City, die Mitrakos (1980) angibt, weitgehend überein. Das nach Mitrakos (1980) berechnete Stress-Diagramm zeigt die Abb. 5.

Sichtbares Wachstum erfolgte bei *Quercus coccifera* ab Anfang März und dauerte bis etwa Mitte Juni. Die Blüten waren Ende März angelegt; die spärlichen Früchte im November ausgereift. Bei *Pinus halepensis* war ein Wachstum ab Februar zu erkennen und dauerte ebensfalls bis in den Juni hinein an. Die Blütezeit war im März. Bei *Schinus* erfolgte das Wachstum hauptsächlich in der gleichen Zeit, jedoch war auch von Oktober bis Dezember ein Sprosswachstum zu beobachten. Auch beim Vergleichsobjekt *Ceratonia* fand ein geringes Wachstum im Oktober/November statt. Die Blüten wurden bei *Schinus* im Juni angelegt, die Früchte reiften im September/Oktober und verblieben bis zum Frühjahr am Baum. Das Wachstum der untersuchten Arten ist also, ausser bei *Schinus* und *Ceratonia*, auf eine relativ kurze Zeit des Jahres beschränkt; dies stimmt mit den Angaben von Mooney *et al.* (1973) für Pflanzen der kalifornischen Hartlaubvegetation überein.

2.2. Methodik

2.2.1. *Ernte des Materials*

Das Pflanzenmaterial wurde in der Mitte jeden Monats zur selben Tageszeit (10 Uhr) geerntet, um tagesperiodische Schwankungen möglichst gering zu halten. Eine Ernte am späteren Vormittag ist nach Kimura (1969) besonders günstig. Die abgeschälte nichtgrüne Rinde (ca. 2-5 jähriger Zweige) und die adulten Blätter wurden in Plastikbeuteln 10 min lang in kochendes Wasser gehalten und anschliessend bei 60° C in einem Ventilatortrockenschrank getrocknet. Bei *Quercus*

und *Pinus* wurden jeweils einjährige Blätter bzw. Nadeln geerntet. Bei den Enrten ab März 1976 waren sowohl einjährige (1975 gebildete) wie zweijährige Blätter enthalten.

2.2.2. *Fettextraktion, Gaschromatographie*

Die Extraktion der Lipide erfolgte nach dem Verfahren von BLIGH und DYER (1959) mit Chloroform-Methanol. Nach der Entfernung des Lösungsmittels im Vakuum wurde der Rohfettgehalt gravimetrisch bestimmt (Standardabweichung bei den eingesetzten Mengen an Pflanzentrockenmaterial $s = 1{,}2$ mg).

Die Fettsäuremethylester wurden durch Umestern hergestellt wie bei KULL & JEREMIAS (1972) beschrieben. Die gaschromatographische Trennung dieser Methylester erfolgte mit einem Gerät Perkin-Elmer *F* 11 auf einer 2 m — Säule mit 20 % *DEGS* auf Chromosorb *W*; Säulentemperatur 180° C. Jede Probe wurde dreimal chromatographiert. Als innerer Standard für die quantitative Bestimmung diente Methylpentadekanoat. Unterschiede bei den Fettsäuren sind mit 95 % Wahrscheinlichkeit signifikant, wenn sie mindestens 1,5 % betragen.

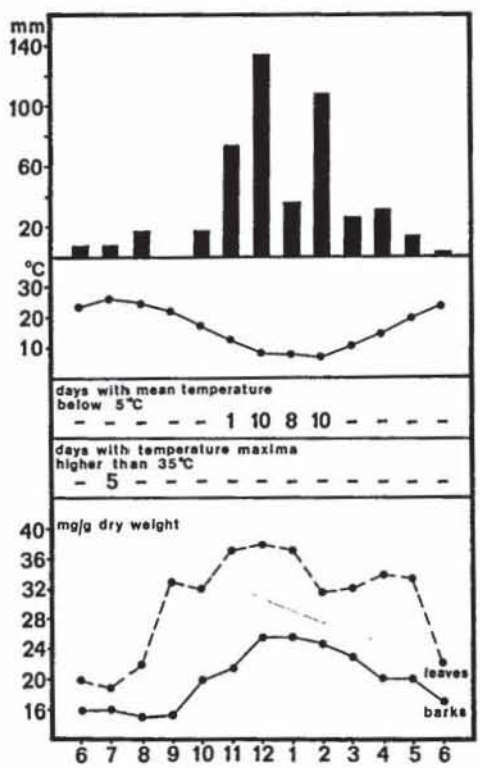

ABB. 1. — Klimadaten und Jahresgang des Rohfettgehalte in Blättern und Rinden von *Quercus coccifera*. Von oben nach unten : monatliche Niederschläge, Monatsmittel der Temperaturen, Rohfettgehalte.

FIG. 1. — Climatic data and seasonal variability of total lipid content in leaves and barks of *Quercus coccifera*. From top to bottom: monthly rainfall, monthly mean temperatures, total lipid content.

3. — ERGEBNISSE UND DISKUSSION

3.1. Jahresperiodik der Rohfettgehalte

3.1.1. Quercus, Pinus, Schinus

Die Jahresgänge der Rohfettgehalte in Rindern und Blättern von *Quercus coccifera*, *Pinus halepensis* und *Schinus molle* sind in Abb. 1-3 dargestellt. *Pinus* und *Schinus* haben geringe Fettgehalte und auch die jahreszeitlichen Schwankungen sind weniger deutlich als bei *Quercus*. In allen drei Arten ist der Lipidgehalt in den Blättern höher als in den Rinden. In den Rinden zeigt der Fettgehalt bei *Quercus* und *Pinus* im Winter ein Maximum und nimmt während der Wachstumsphase ab.

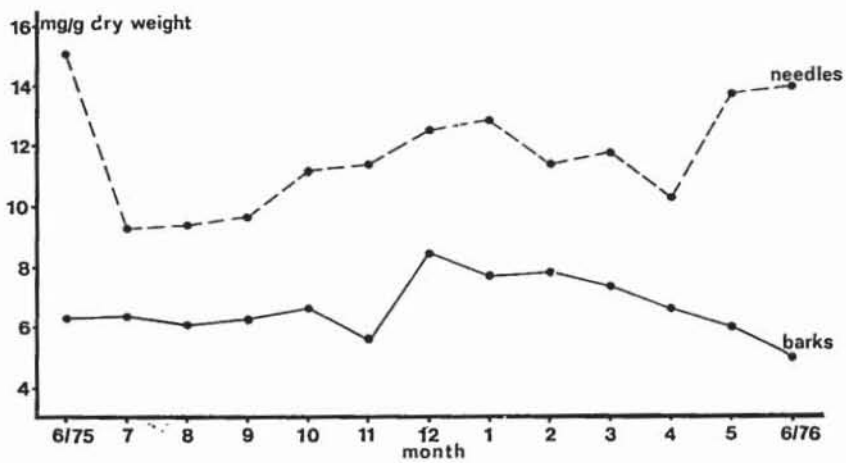

Abb. 2. — Jahresgang der Rohfettgehalte in Nadeln und Rinden von *Pinus halepensis*.

Fig. 2. — Seasonal variability of total lipid content in needles and barks of *Pinus halepensis*.

In den Rinden von *Schinus* sind die Mengenveränderungen eher unregelmässig; die Abnahme in der Hauptwachstumszeit ist aber auch zu erkennen. Auch in den Blättern aller drei Arten ist der Lipidgehalt im Winter erhöht und nimmt während des Wachstums ab. Bei *Schinus* und *Quercus* nimmt die Fettmenge schon während der Sommertrockenheit in den Blättern wieder deutlich zu; bei *Schinus* dann auch besonders stark im Spätherbst nach der Fruchtreife. Die Lipidabnahme der *Quercus*-Blätter während der Wachstumsphase verläuft ungleichmässig; zunächst ist vor Beginn des Treibens (Januar/Februar) eine Mobilisierung festzustellen; eine zweite auffällige Abnahme erfolgt gegen Ende der Wachstumsperiode und steht vielleicht im Zusammenhang mit dem Fruchtwachstum. In den Nadeln von *Pinus* finden wir die höchsten Fettgehalte gegen Ende der Wachstumszeit, die geringsten Mengen aber kurze Zeit später im Sommer. Allerdings ist die Rohfettmenge hier gering, so dass diese Abnahme keinem sehr grossen Energieverbrauch entspricht.

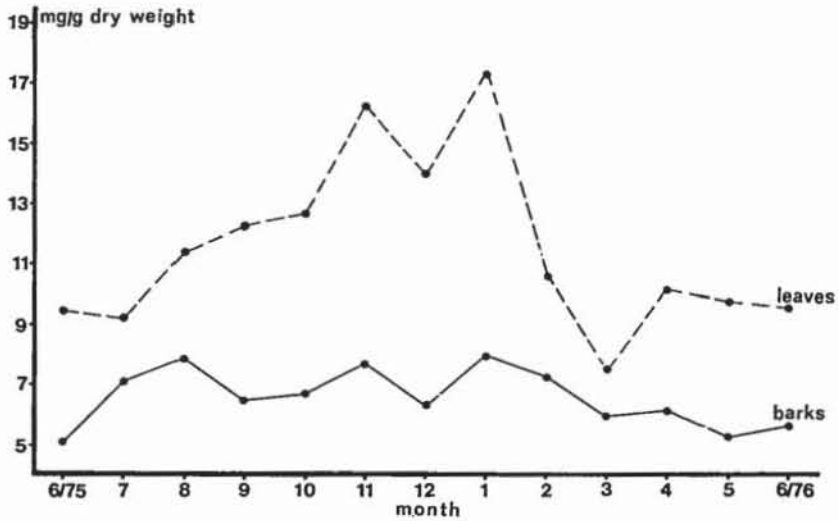

ABB. 3. — Jahresgang der Rohfettgehalte in Blättern und Rinden von *Schinus molle*.

FIG. 3. — Seasonal variability of total lipid content in leaves and barks of *Schinus molle*.

3.1.2. *Vergleich mit* Ceratonia *und* Pistacia

Bei den früher untersuchten Sklerophyllen *Ceratonia siliqua* und *Pistacia lentiscus* sind die Lipidgehalte und deren jahresperiodische Schwankungen grösser. Auch bei diesen Arten sind die Mengen in den Blättern höher als in den Rinden, Mit Ausnahme der Blätter von *Pistacia* sind aber stets die Abnahme während der Wachstumsphase und ein hoher Gehalt in den Wintermonaten festzustellen. Wenn man aus den Fettsäuregehalten von *Olea*-Blättern, die DONAIRE & LOPEZ-GORGÉ (1978) angeben, auf den Fettgehalt umrechnet, erhält man für diese Art entsprechende Mengenveränderungen. In den Blättern ist bei allen Arten ausser *Schinus* neben dem hohen Lipidgehalt im Winter stets ein zweites Maximum im Frühjahr oder Frühsommer zu beobachten.

3.2. JAHRESPERIODIK DER FETTSÄUREZUSAMMENSETZUNG

3.2.1. Quercus coccifera

Über den Jahresverlauf der Fettsäurezusammensetzung des verseifbaren Anteils des Rohfetts aus Rinden und Blättern von *Quercus coccifera* unterrichten die Tabellen I und II. Besonderheiten im Fettsäuremuster treten nicht auf. Ungesättigte Fettsäuren mit 16 C-Atomen waren in Rinde und Blättern stets nur zu weniger als 1 % nachweisbar und sind daher nicht in die Tabellen aufgenommen.

In den Rinden ist während der Wintermonate und bis weit in die Wachstumszeit hinein der Gehalt an Linolsäure und daneben an Linolensäure erhöht; die Anteile von Palmitin- und Arachinsäure sind verringert. Die Ölsäure ist zu Beginn der Wachstumsphase deutlich verringert. In den Blättern sind stets mehrere kurzkettige Fett-

TABELLE I

Fettsäurezusammensetzung der verseifbaren Lipide der Rinde von Quercus coccifera *im Jahresverlauf (Angaben in % der Gesamtfettsäuren).*

TABLE I

Fatty acid composition of saponifiable lipids from barks of Quercus coccifera *(% of total fatty acids).*

	Month												
Fatty acid	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6
14 : 0	2,8	1,7	2,2	2,0	3,8	2,8	2,3	3,1	2,8	5,2	4,0	1,6	1,8
16 : 0	30,1	32,6	31,9	32,3	24,4	25,2	24,5	20,5	25,9	23,1	24,6	27,2	28,9
18 : 0	8,4	6,0	5,2	4,1	6,1	5,1	4,2	6,3	5,3	8,4	9,4	9,8	10,1
18 : 1	16,8	19,8	19,1	17,3	15,1	16,0	14,8	15,2	10,9	10,8	11,2	14,3	16,0
18 : 2	30,6	28,2	29,2	33,0	41,2	40,1	43,4	42,4	42,3	40,5	37,7	34,0	31,1
18 : 3	7,7	7,9	8,2	9,4	9,4	10,8	10,8	12,5	12,8	12,0	10,3	11,1	8,9
20 : 0	3,6	3,8	4,2	1,9	tr.	tr.	tr.	tr.	tr.	tr.	2,8	2,0	3,2

tr. = trace (< 1 %).

TABELLE II

Fettsäurezusammensetzung der verseifbaren Lipide der Blätter von Quercus coccifera *im Jahresverlauf (Angaben in % der Gesamtfettsäuren).*

TABLE II

Fatty acid composition of saponifiable lipids from leaves of Quercus coccifera *(% of total fatty acids).*

	Month												
Fatty acid	6	7	8	9	10	11	12	1	2	3	4	5	6
<14 : 0	2,9	2,0	1,3	1,9	2,1	2,5	2,0	4,5	4,8	5,2	2,3	3,0	3,1
14 : 0	2,7	3,4	3,4	5,1	5,0	4,9	3,2	2,3	1,8	2,2	1,8	2,5	2,4
16 : 0	23,4	24,2	25,9	23,7	24,2	18,5	15,7	16,5	16,3	16,9	18,9	22,4	24,2
18 : 0	4,6	5,9	5,9	5,0	4,1	3,4	3,6	2,2	2,2	3,8	3,9	4,6	5,0
18 : 1	7,4	8,8	9,2	7,8	7,0	5,1	3,1	3,7	4,3	5,6	4,9	5,6	6,9
18 : 2	13,8	12,6	11,5	12,3	13,3	15,4	18,3	15,5	15,6	15,0	15,6	13,8	14,0
18 : 3	45,6	43,1	42,8	44,2	44,3	50,2	54,1	53,3	55,0	51,3	52,6	48,1	44,4

säuren (mit weniger als 14 C-Atomen) nachzuweisen, sie sind in der Tabelle in einem Wert zusammengefasst. Während des Winters und der Wachstumszeit sind die Anteile von Linolen- und Linolsäure erhöht, wobei der Linolensäuregehalt bis über 55 % ansteigt. Ähnlich hohe Werte erreicht von den fünf untersuchten Arten nur noch *Ceratonia*. Während der sommerlichen Trockenzeit ist der Linolensäuregehalt verringert; die Anteile an Palmitin- und Ölsäure sind hingegen erhöht.

3.2.2. *Temperaturversuch*

Die Zunahme der Anteile mehrfach ungesättigter Fettsäuren in der kühlen Jahreszeit dürfte vor allem temperaturbedingt sein. Für Hartlaubpflanzen lieferte einen Hinweis darauf der Temperaturversuch mit *Ceratonia*-Zweigen von DIAMANTOGLOU & MELTIOU-CHRISTOU (1977). Allerdings erlaubten die Versuchsbedingungen keine eindeutige Schlussfolgerung. Daher wurde nun mit eingetopften zwei jährigen *Quercus coccifera* — Pflnazen ein Abkühlungsversuch durchgeführt. Die etwa 20-25 cm grossen Pflanzen wurden im August 14 Tage im beleuchteten Kühlschrank (Lichtperiode 14 Std.) bei 4° C gehalten. Die Kontrollpflanzen standen im Freien. Die Pflanzen wurden vor und während dem Versuch wöchentlich gegossen; sie standen also nicht unter Dürrestress. Das Ergebnis der Fettsäurebestimmungen zeigt Tabelle III. Einer deutlichen Zunahme des Linolensäureanteils bei niedriger Temperatur steht eine Abnahme der Palmitinsäure gegenüber. Der Temperatureinfluss ist also eindeutig zu erkennen. Die Einflüsse von Temperatur und Wasserversorgung auf die Lipidgehalte und Fettsäurezusammensetzung sollen durch weitere Versuche genauer geklärt werden.

TABELLE III

Fettsäurezusammensetzung der verseifbaren Lipide der Blätter von zweijährigen Quercus coccifera-*Pflanzen bei 14-tägiger Abkühlung auf 4° C im August.*

TABLE III

Fatty acid composition of saponifiable lipids from leaves of two year old Quercus coccifera *after cooling to 4° C during 14 days in August.*

	Total lipids (mg/g dry weight)	Fatty acids						
		<14 : 0	14 : 0	16 : 0	18 : 0	18 : 1	18 : 2	18 : 3
Control	24,2	1,2	3,0	26,8	4,7	11,8	10,6	41,9
14 days held at 4° C	22,4	1,2	2,1	18,6	3,0	10,8	12,7	51,6

3.2.3. *Vergleiche mit den anderen Arten*

Die Rinden aller untersuchten Arten weisen im Winter erhöhte Anteile von Linolensäure und mit Ausnahme von *Schinus* auch von Linolsäure auf. Hingegen hat Palmitinsäure ausser bei *Pistacia* während des Sommers die höchsten Anteile. Noch deutlicher ist das entsprechende Verhalten der genannten Fettsäuren in den

Blättern zu erkennen. Ähnliche Befunde von *Olea*-Blättern stammen von DONAIRE & LOPEZ-GORGÉ (1978).

Da die Fettsäure-Muster bei den einzelnen Arten aber doch beträchtliche Unterschiede aufweisen und da auch Unregelmässigkeiten bei einzelnen Fettsäuren nicht selten sind, verwendet man vorteilhaft zum weitergehenden Vergleich der jahresperiodischen Veränderungen der Fettsäurezusammensetzung den molaren Quotienten der wichtigsten mehrfach ungesättigten Fettsäuren zu den hauptanteiligen gesättigten Fettsäuren. Die Jahresgänge dieser molaren Quotienten (MQ) sind in Abb. 4 dargestellt.

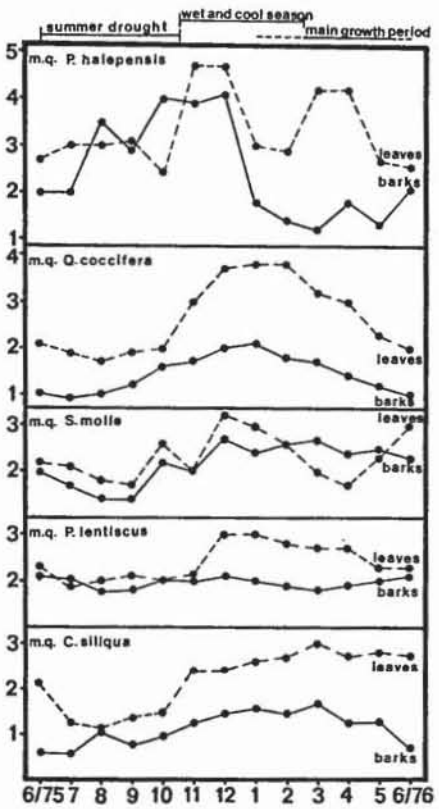

ABB. 4. — Jahresgang der molaren Fettsäure-Quotienten des Rohfetts (mehrfach ungesättigte/gesättigte Fettsäuren) in Blättern und Rinden mediterraner Holzpflanzen. Zur Berechnung wurden die Gehalte an Linol ($C_{18:2}$)-, Linolen ($C_{18:3}$)-, Palmitin ($C_{16:0}$)- und Stearin ($C_{18:0}$)-säure herangezogen; bei *Pinus* und *Schinus* wurde ferner $C_{20:3}$, in Rinden von *Schinus* auch $C_{20:4}$ berücksichtigt.

FIG. 4. — Seasonal variability of the molar quotient of fatty acids (ratio multiple unsaturated/saturated *f. a.*) of total lipids from leaves and barks of mediterranean shrubs. The molar quotient was calculated from the amounts of linoleic, linolenic, palmitic and stearic acids; contents of $C_{20:3}$ in *Pinus* and *Schinus* as well as contents of $C_{20:4}$ in barks of *Schinus* were both also taken into account.

Die höchsten MQ-Werte, somit die höchsten Anteile mehrfach ungesättigter Fettsäuren, treten bei allen Arten im Winter oder Frühjahr auf. Die geringsten Werte findet man im Sommer nach Ende der Wachstumsperiode. Die Unterschiede zwischen Minimal- und Maximalwerten sind in den Blättern grösser als in Rinden. In den Rinden von *Pistacia* treten gar keine Schwankungen auf. Der Anstieg der MQ-Werte setzt im Herbst, aber zum Teil schon vor Ende der Sommertrockenheit, ein.

Die grössten Unregelmässigkeiten im Jahresgang der molaren Quotienten tretem bei *Pinus* und *Schinus* auf. Dies sind die beiden Arten mit dem komplexesten Fettsäuremuster (DIAMANTOGLOU & KULL, 1981). Die Unregelmässigkeiten sind nicht erstaunlich, da bei der Berechnung der MQ-Werte Fettsäuren aller Lipide des Pflanzenmaterials gleichmässig berücksichtigt werden, also keine Trennung zwischen Reserve- und Membranlipiden möglich ist, und ferner *Pinus* und *Schinus* Harze enthalten, in denen Fettsäuren vorkommen können. Bemerkenswerterweise ist bei den Arten mit sehr hohem Fettgehalt *(Ceratonia, Pistacia)* und somit einem Dominieren der Reservelipide über funktionelle Lipide eine sehr gleichmässige Veränderung der MQ-Werte zu beobachten.

Die Sommerdürre hat keinen Einfluss auf das qualitative Fettsäuremuster. Dies steht in Einklang mit Befunden von KULL & BRECKLE (1975) bei afghanischen Steppenpflanzen. Hingegen zeigen die molaren Quotienten, dass das Mengenverhältnis generell zugunsten der gesättigten Fettsäuren verschoben ist. Da der Anstieg der MQ-Werte aber schon während der trockenen Zeit einsetzt und ziemlich gut mit dem Jahresgang der mittleren Temperatur negativ korreliert, vermuten wir, dass die Veränderung der Fettsäurezusammensetzung vor allem ein Temperatureffekt ist. Dies stimmt mit dem davon unabhängigen Ergebnis des Abkühlungsversuchs überein. Die Amplitude der MQ-Werte zwischen Sommer und Winter zeigt keinerlei Beziehungen zur maximal möglichen Frosthärte der jeweiligen Arten, die bei LARCHER (1970) angegeben ist. So hat *Pistacia lentiscus* die höchste Kälteresistenz, aber die geringsten Schwankungen des MQ-Wertes, während bei *Ceratonia* und *Quercus coccifera* die Frosthärte deutlich geringer ist, die Veränderungen der molaren Quotienten aber sehr ausgeprägt sind.

3.3. SPEICHERUNGSDYNAMIK DER LIPIDE UND KOHLENHYDRATE

Mit Hilfe der Daten, die aus den vorangegangenen Arbeiten und aus dieser Untersuchung über 5 immergüne Arten des Mittelmeergebietes vorliegen, versuchen wir, eine Übersicht über die Fett- und Kohlenhydratspeicherung im Jahresgang zu geben und die Ergebnisse mit entsprechenden Befunden von immergrünen Arten Mitteleuropas zu vergleichen. Die jahreszeitlich einwirkenden Stressfaktoren Trockenheit und Kälte sind als Stress-Diagramm nach MITRAKOS (1980) in Abb. 5 angegeben.

Nicht alle hier erfassten Substanzen sind tatsächlich Reservestoffe. So enthält die Fraktion des Rohfetts auch Membranlipide. Die Zucker sind zum Teil als osmotisch wirksame Vakuoleninhaltsstoffe und ausserdem auch vielleicht im Cytoplasma von Bedeutung (vgl. GÖRING, 1970). Die Vermehrung der löslichen Zucker während der Sommerdürre steht mit osmotischen Anpassungsmechanismen in Verbindung (osmotic adjustment; TURNER & JONES, 1980; LARCHER *et al.*, 1981). Somit sind die Zucker erst nach Ende der trockenen Jahreszeit verfügbare Speicherstoffe. Natürlich lässt sich der Anteil der funktionellen Lipide und Kohlenhydrate an der jeweiligen Gesamtmenge kaum abschätzen. Auch bei den Lipiden schwankt er jahreszeitlich beträchtlich (z. B. TSCHAGER *et al.*, 1982). Diese Ungenauigkeit muss bei den folgenden

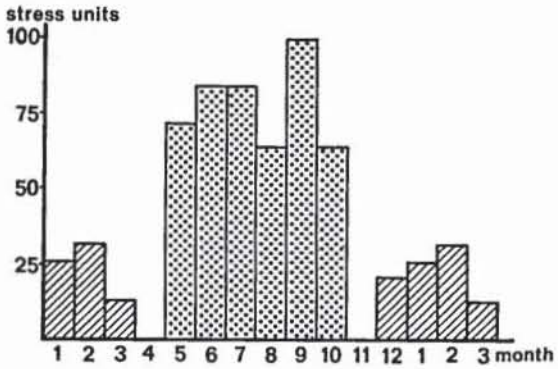

ABB. 5. — Stress-Diagramm (nach MITRAKOS) für den Standort der untersuchten Arten (Athen-Kaisariani). Schraffiert : monatliche Kältestress-Werte. Punktiert : monatliche Dürrestress-Werte.

FIG. 5. — Stress-diagram (according to MITRAKOS) of the location of shrubs investigated (Athens-Kaisariani). Hatched columns: monthly cold stress values. Dotted columns: monthly drought stress values.

Überlegungen in Kauf genommen werden. In Abb. 6 sind die Jahresgänge der Gehalte an Lipiden, löslichen Zuckern und Stärke für Blätter und Rinde im relativen Verlauf dargestellt.

Die maximalen Fettgehalte liegen in der Regel im Winter (Ausnahmen : Blätter von *Pinus* und *Pistacia*); die Fettminima während des Sommers fehlen nur in Rinden von *Ceratonia* und bei *Schinus*. Mit Ausnahme der *Ceratonia*-Blätter sind die Zuckergehalte im Sommer und Frühherbst besonders hoch und im Winter gering. Bei den Stärkegehalten erkennt man bei den meisten Arten in den Blättern ein Maximum zu Ende des Winters oder während der frühjährlichen Wachstumsphase. Dies stimmt auch mit Befunden von THOMASER (unveröff., zit. nach LARCHER, 1980, p. 180) an *Olea* überein. In den Rinden von *Ceratonia* und *Quercus* werden die höchsten Gehalte ebenfalls im Frühjahr erreicht, bei den drei anderen Arten jedoch im Sommer/Frühherbst, also zugleich mit besonders hohen Zuckergehalten. In den Blättern von *Schinus* und *Pinus* deutet das Verhalten der Kohlenhydrate auf eine direkte Umwandlung von Stärke in Zucker während der Sommermonate hin. Eine Beteiligung des Stärkestoffwechsels am osmotic adjustment ist also sehr wahrscheinlich. Die Zunahme des Fettgehalts setzt im Herbst bei *Ceratonia*, *Schinus* und *Quercus* bereits während der trockenen Jahreszeit, bei den anderen Arten erst danach ein.

Zum Vergleich mit immergrünen Holzpflanzen Mitteleuropas, die nicht an extremen Standorten wachsen, ziehen wir Befunde an *Picea abies* (JEREMIAS, 1969 *a*; DIAMANTOGLOU, 1974; SENSER *et al.*, 1975), *Pinus nigra* (DIAMANTOGLOU, 1974), *Taxus baccata* (HÖLLWARTH, 1977; DISTELBARTH & KULL, unveröff.) und *Thuja occidentalis* (DISTELBARTH & KULL, unveröff.) heran. Der auffälligste Unterschied zu den mediterranen Arten zeigt sich in der Zuckerspeicherung. Bei allen mitteleuropäischen Arten liegen die maximalen Zuckergehalte in Blättern und Rinden im Winter und die Minima in den Sommermonaten (weitere Daten hierzu bei JEREMIAS, 1969 *b*). Die höchsten Stärkegehalte der Blätter treten wie bei den mediterranen

Arten während der Hauptwachstumsphase (Spätfrühjahr/Frühsommer) auf. Die höchsten Fettgehalte findet man in den Nadelblättern in der Regel im Spätherbst, und es erfolgt schon während der Wintermonate eine starke Abnahme. In den Rinden liegt das Fettgehaltsmaximum zum Teil wie bei den mediterranen Arten im Hochwinter und die geringsten Mengen findet man zumeist während der Wachstumszeit.

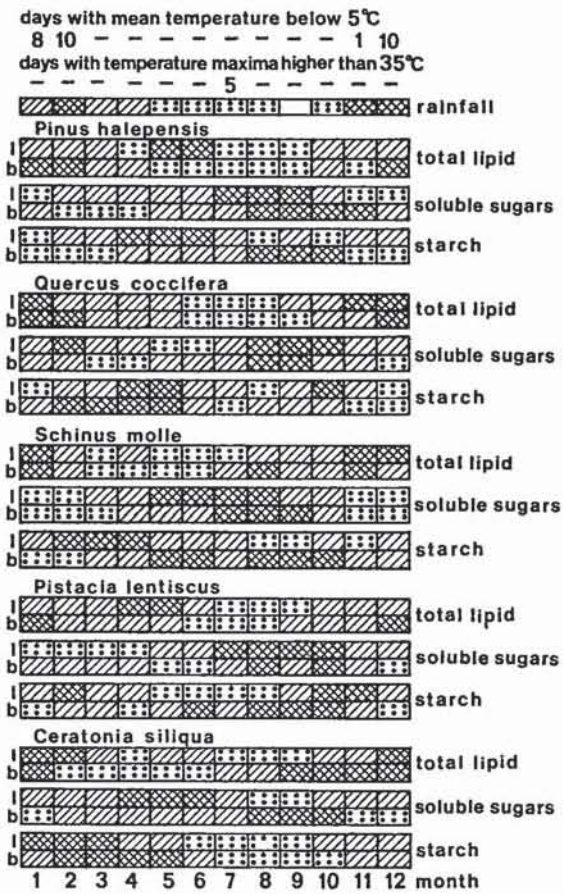

Abb. 6. — Jahreszeitliches Speicherungsverhalten von Rohfett, löslichen Zuckern und Stärke in Blättern (*l.*) und Rinden (*b.*) mediterraner Holzpflanzen. Punktiert : Werte bis zu 15% über dem jeweiligen Jahresminimum; gekreuzt schraffiert : Werte ab 85 % des jeweiligen Jahresmaximums; einfach schraffiert : Werte dazwischen. Monatliche Niederschläge : gekreuzt schraffiert > 50 mm; schraffiert : 20-50 mm; punktiert : 5-20 mm; weiss : < 5 mm.

Fig. 6. — Seasonal storage variability of total lipid, soluble sugars and starch in leaves (*l.*) and barks (*b.*) of mediterranean shrubs. Dotted: contents lower than 15 % above the minimal value; cross-hatched: contents higher than 85 % of the maximal value. Monthly rainfall: cross-hatched: > 50 mm, hatched: 20-50 mm, dotted: 5-20 mm, white: < 5 mm.

Für diese Befunde erscheint die folgende Erklärung plausibel :

1. Hohe Zuckergehalte treten auf, wenn sich der osmotische Effekt der Zucker und darüber hinaus vielleicht spezifische Membranschutzeffekte (vgl. HEBER & SANTARIUS, 1973) infolge der Stress-Situation vorteilhaft auswirken (TSCHAGER *et al.*, 1982). Dies ist bei den Mediterranpflanzen während der Sommerdürre der Fall (LARCHER *et al.*, 1981), bei den mitteleuropäischen Arten während der Winterkälte. Im Winter ist der Wasserhaushalt der mediterranen Arten stabil (LARCHER, 1972) und eine Zuckerakkumulation offenbar nicht erforderlich.

2. Stärke als Reservestoff hat folgende Vorteile : sie ist rasch mobilisierbar, nicht osmotisch wirksam, es kann keine Hemmung der Assimilationsleistung durch einen « feedback »-Effekt erfolgen (vgl. CLAUSSEN & BILLER, 1977; POTTER & BREEN, 1980) und sie kann leicht zu allen erforderlichen anderen Stoffen metabolisiert werden. Der Nachteil der Stärkespeicherung liegt darin, dass bei niedrigen Temperaturen ein temperaturabhängiges Stärke-Zucker-Gleichgewicht in den Geweben besteht, wobei der Wiederaufbau von Stärke jeweils Energie erfordert. Während der Hauptwachstumsphase, wenn niedrige Temperaturen nur noch gelegentlich auftreten, fällt dieser Nachteil nicht ins Gewicht und die Stärkespeicherung wird bevorzugt. Unter mitteleuropäischen Klimaverhältnissen dürfte bei den episodischen Frösten während der Wachstumsphase die Möglichkeit einer Umwandlung zu Zucker sogar sehr vorteilhaft sein. Die besonders hohen Stärkegehalte in den Rinden mehrerer mediterraner Arten während der Sommerdürre gleichzeitig mit den Zuckermaxima lassen vermuten, dass in diesen Rindengeweben physiologisch optimale Zuckergehalte erreicht sind und weitere Assimilationsüberschüsse als Stärke deponiert werden. In den Rinden von *Ceratonia* scheint an die Stelle der Stärke- die Fettspeicherung zu treten.

3. Die Anhäufung von Fett als Reservestoff ist temperaturunabhängig (vgl. LARCHER *et al.*, 1973) und raumsparend. Die Temperaturunabhängigkeit erlaubt eine unveränderte Speicherung ohne Energieaufwand bis zum Zeitpunkt des Verbrauches. Ob die Raumersparnis für vegetative Pflanzenteile von Bedeutung ist, erscheint zweifelhaft. Zwar könnte man daran denken, dass die Verkleinerung der Blattfläche bei Sklerophyllen zu einer Bevorzugung der Fettspeicherung führen könnte, aber die höchsten Fettgehalte fanden wir gerade in den grossflächigen *Ceratonia*-Blättern. Der Nachteil der Fettspeicherung liegt darin, dass Fett in vegetativen Pflanzenteilen nicht mehr zu Kohlenhydraten umgesetzt wird, so dass es zwar Energie, nicht aber Zuckerbausteine, z. B. für Zellwände wachsender Gewebe, liefern kann.

Möglicherweise ist dies aber für die sehr fettreichen Blätter der Sklerophyllen während der Dürreperiode sogar vorteilhaft. Nach OSMOND *et al.* (1980) soll nämlich eine Verringerung des CO_2-Recycling, die bei Dürre auftreten kann, zu einer Schädigung des Photosyntheseapparates führen. In den Sklerophyllen wird dies nach OSMOND *et al.* durch Aufrechterhaltung der Photorespiration weitgehend verhindert. Fettabbau könnte in der Dürrezeit den CO_2-Umsatz zusätzlich verstärken und auf dem Umweg über erneute Photosynthese (bei geschlossenen Stomata) können dann auch Kohlenhydrate aus dem Fett entstehen. Nach den Standortsbeobachtungen von MITRAKOS (1980) ist von den drei untersuchten Sklerophyllen *Ceratonia* die dürreresistenteste Art, dann folgt *Pistacia* und schliesslich *Quercus coccifera*. Interessanterweise zeigt der Fettgehalt der Blätter die gleiche Reihenfolge. Die Zunahme des potentiellen osmotischen Drucks während der trockenen Jahreszeit bleibt hingegen bei den fettreichen *Ceratonia*-Blättern unbedeutend, erreicht bei *Quercus* etwa 5 bar, bei *Pinus*

und *Schinus* — beide mit geringen Fettgehalten — über 10 bar. Nur bei *Pistacia* erfolgt bei hohen Fettgehalten der Blätter eine Zunahme von mehr als 10 bar. Nun steigt der Zuckergehalt bei Dürre häufig an, wie schon verschiedentlich in der Literatur beschrieben ist (ältere Literatur bei PARKER, 1969; weiterhin z. B. KULL & BRECKLE, 1971 für *Pistacia cabulica* und *Cercis griffithii*, ADJAMASSOU & VIEIRA DA SILVA, 1978 für die Ölpalme, RAJ & CHINOY, 1980 für Gerste). Die Zunahme der Zuckergehalte der Blätter liegt für alle hier untersuchten Arten ausser *Ceratonia* in der gleichen Grössenordnung (1,5 ± 0,3 % der Trockenmasse); dasselbe gilt für die Abnahme der Stärkemengen. Die unterschiedlichen Anstiege der potentiellen osmotischen Drucke lassen sich also nicht auf eine verschieden starke Zuckerakkumulation zurückführen. Wenn die fettreichen Blätter von *Ceratonia* und *Quercus* eine besonders geringe Amplitude des potentiellen osmotischen Drucks aufweisen, so scheinen sie weder einer ausgeprägten Osmoregulation zu bedürfen, noch erfolgt eine nennenswerte passive Zunahme infolge Dürrebelastung. Auch diese Überlegung führt also zu der Annahme, dass diese Arten besonders dürreresistent sind.

Im mediterranen Winter ist die Assimilationsrate der Immergrünen zwar etwas reduziert, aber bei Fehlen von Frösten — wie in unserem Untersuchungsjahr — nie sehr stark eingeschränkt (BRUNO, 1936; LARCHER, 1961). Der erhebliche Stoffgewinn in dieser Zeit wird unter den Bedingungen der grösseren Temperaturschwankungen im Bereich unterhalb von 10° C und des fehlenden Wachstums offenbar vorteilhaft als Fett gespeichert. Allerdings können bei episodischen Frösten dann auch nur beschränkte Stärkemengen zu löslichen Kohlenhydraten umgesetzt werden. Jedoch ist dies für die Kälteresistenz offenbar nicht von Bedeutung. *Ceratonia*-Blätter enthalten im Winter relativ viel Stärke, die Blätter von *Pistacia*, *Quercus* und *Pinus* hingegen weniger. Nach LARCHER (1970) ist aber von den genannten Arten *Ceratonia* die frostempfindlichste.

In Experimenten mit isolierten Blättern von *Quercus coccifera*, die im Dezember und Januar einem Wasserstress bei 15° C ausgesetzt wurden, erfolgte keine Vermehrung der löslichen Zucker (SPYROPOULOS & LAMBIRIS, 1979). Das Fehlen des erwarteten Effektes ist wohl damit zu erklären, dass die isolierten Blätter um diese Zeit ziemlich wenig Stärke enthalten und das reichlich vorhandene Fett nicht zu Kohlenhydraten umgesetzt werden kann. Ausserdem ist bei rasch einsetzendem strakem osmotischen Stress die osmotische Anpassung oft gering (TURNER & JONES, 1980, dort weitere Lit.).

3.4. ENERGIEVERHÄLTNISSE

Bei der Darstellung der Speicherungsdynamik der Reservestoffe in Abb. 6 wurde von den relativen Gehalten ausgegangen. Es ist nun auch interessant, die Energieinhalte zu vergleichen (Abb. 7). Sie wurden aus den prozentualen Mengenanteilen auf kJ/g Trockenmasse umgerechnet. Dabei wurden folgende Berechnungsfaktoren verwendet :

$$1 \text{ g Fett} = 38{,}94 \text{ kJ}; \qquad 1 \text{ g Kohlenhydrat} = 17{,}17 \text{ kJ}.$$

Für Fett und Zucker sind Werte von weniger als 0,25 kJ/g ohne Signatur dargestellt, um den nicht als Reservestoffe anzusehenden Mindestgehalten (vgl. 3.3.) Rechnung zu tragen.

Bei *Ceratonia*, *Pistacia* und *Quercus*, also den typischen Sklerophyllen, liegt die Hauptmenge der Energie der Speicherstoffe im Fett vor. Dementsprechend verhält sich die Reservestoff-Energie insgesamt weitgehend wie die Rohfettgehalte.

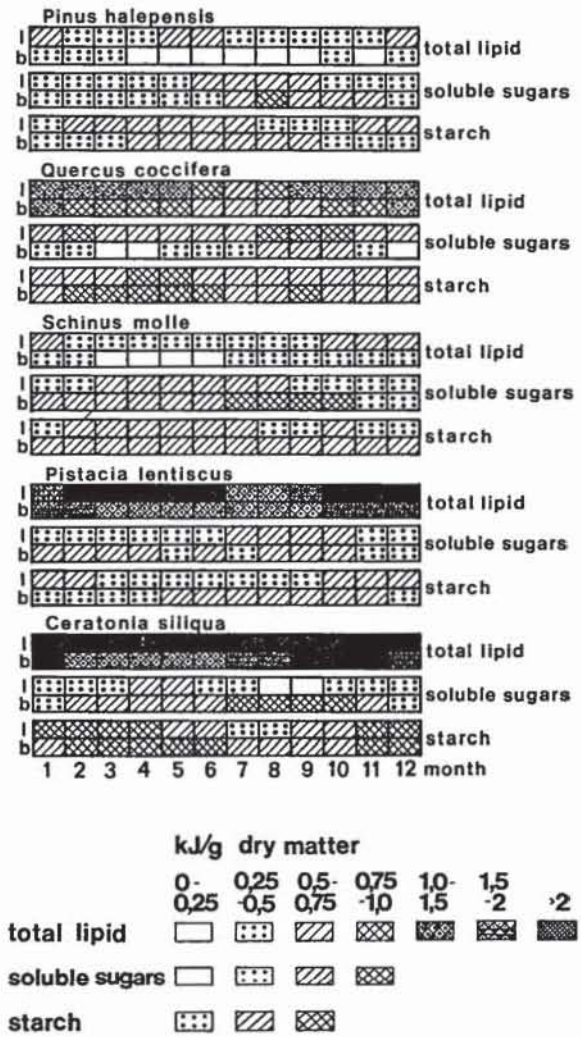

ABB. 7. — Berechnete Energieinhalte der Speicherstoffe (Rohfett, lösliche Zucker, Stärke) in Blättern (*l.*) und Rinden (*b.*) mediterraner Holzpflanzen, angegeben als kJ/g Trockenmasse.

FIG. 7. — Energy content (calculated) of storage substances (total lipid, soluble sugars, starch) in leaves and barks of mediterranean shrubs; measured in kJ/g dry matter.

Ausgeprägte Energie-Minima treten in den Rinden bei *Pistacia* im Frühjahr und bei *Quercus* gegen Ende der Wachstumsperiode auf. Allerdings erfolgt bei den besonders fettreichen Arten *Ceratonia* und *Pistacia* nie eine weitgehende Entleerung des Fettspeichers. In Analogie zu den Befunden am fettreichen alpinen Zwergstrauch *Loiseleuria* (TSCHAGER *et al.*, 1982) darf man daher auch ohne genauere Untersuchung

annehmen, dass diesem Fett als Nahrungsgrundlage für heterotrophe und saprovore Organismen des Phrygana-Ökosystems eine beträchtliche ökologische Bedeutung zukommt.

Infolge der bevorzugten Fettspeicherung spielt der Energieinhalt der Kohlenhydrate bei *Ceratonia* nur eine sehr geringe Rolle. Bei *Pistacia* und *Quercus* ist eine Abnahme der in Kohlenhydraten enthaltenen Energie während der Wachstumsphase erkennbar. Der Wachstumsschub von *Ceratonia* im Oktober/November ist im Energiehaushalt der Reservestoffe nicht zu erkennen. Bei *Schinus* entspricht den etwas unregelmässigen Wachstumsphasen ein im Jahresverlauf ziemlich ausgeglichener Energiehaushalt vor allem der Rinden.

In den Blättern aller Arten finden wir die geringsten Energieinhalte aller Reservestoffe zusammen in der Zeit zwischen Juli und Oktober, also während der Sommerdürre. Die Rinden verhalten sich allerdings ganz anders; sie weisen in diesem Zeitraum besonders hohe Energiegehalte auf. Nun ist aber die Blattmasse erheblich grösser als die Gesamtmenge an Rinde. Bei den untersuchten Sträuchern wurden an beblätterten Ästen folgende Werte für das Verhältnis Rindenmasse zu Blattmasse gefunden (jeweils Mittel aus 3 Messungen) : *Ceratonia* 0,085 $\pm$ 0,01; *Pistacia* 0,204 $\pm$ 0,04; *Quercus* 0,350 $\pm$ 0,025. Durch die hier nicht berücksichtigten unbeblätterten Stämmchen und Aststücke wird der Anteil der Rindenmasse grösser, aber selbst bei einer Verdoppelung der Verhältniswerte würde die Energieabnahme in den Blättern durch die Zunahme in den Rinden bei weitem nicht aufgewogen. Auch die Holzmasse ist nicht so gross, dass bei den geringen Reservestoffgehalten je *g* Trockenmasse im Holz die Energieabnahme in den Blättern allein durch die Verlagerung von Stoffen erklärt werden könnte. Eine Verringerung der Assimilationsleistung während der Sommermonate ist also sehr wahrscheinlich. Allerdings nimmt in den Blättern von *Ceratonia* und *Quercus* der Energiegehalt schon vor Ende der trockenen Zeit wieder deutlich zu. Man muss daher annehmen, dass in dieser Zeit ohne nennenswertes Wachstum auch Assimilationsüberschüsse entstehen können, die als Reservestoffe gespeichert werden. Bei den untersuchten Arten erfolgt sicher eine Dürreadaption der Photosynthese (LARCHER *et al.*, 1981, dort weitere Lit.). Wie stark die Stoffproduktion durch die Dürre eingeschränkt wird, lässt sich aus unseren Daten nicht erkennen. Die höchsten Energieinhalte der Reservestoffe der Blätter findet man teils im Winter, teils während der Wachstumsphase. Offenbar ist die Assimilationsleistung in diesem Zeitraum hoch genug, weil eine Anpassung an die niedrigeren Durchschnittstemperaturen erfolgt (LARCHER, 1961; MOONEY, 1980). Allerdings muss diese Anpassung für die Stoffproduktion nicht immer von Vorteil sein, wie LANGE *et al.* (1978) an Wüstenpflanzen des Negev zeigten. MOONEY *et al.* (1975) stellten bei einer kalifornischen Hartlaubart fest, dass die Temperatur keinen grossen Einfluss auf den Kohlenstoff-Gewinn der Pflanzen hat.

Soweit aus den Energieinhalten der Reservestoffe Hinweise zu erhalten sind, trifft dies auch für die von uns untersuchten Sklerophyllen zu. Um zu erkennen, wie die Optimierung der Stoffproduktion bei den Hartlaubarten unter den mediterranen Klimabedingungen erfolgt, müssten ausser vollständigenen Bilanzen der Reservestoffe unter Einbeziehung der anderen Pflanzenteile auch die Transportvorgänge erfasst und der Kohlenstofferwerb durch Gaswechselmessungen bestimmt werden.

DANK

Herrn Prof. Dr. W. LARCHER, Innsbruck, danken wir herzlich für wertvolle Hinweise.

LITERATUR

ADJAHOSSOU F. & VIEIRA DA SILVA J., 1978. — Soluble glucide and starch contents and resistance to drought in the oil palm. *Oleagineux*, **33**, 603-604.

BLIGH E. G. & DYER W. J., 1959. — A rapid method of total lipid extraction and purification. *Canad. J. Biochem. Physiol.*, **37**, 911-917.

BRUNO F., 1936. — Studio sulla fotosintesi clorofilliana delle piante sempreverdi nel clima del mediterraneo. *Lav. R. Ist. Bot. Palermo*, **7**, 1-154.

CATALANO M. & SCIANCALEPORE V., 1975. — I lipidi totali della drupa e degli organi fotosintetizzanti dell' olivo. Ricerche preliminari. *Riv. Ital. Sost. Grasse*, **52**, 114-116.

CLAUSSEN W. & BILLER E., 1977. — The significance of sucrose and starch contents of the leaves for the regulation of net photosynthetic rates. *Z. Pflanzenphysiol.*, **81**, 189-198.

DIAMANTOGLOU S., 1974. — Über das physiologische Verhalten von Cycliten in vegetativen Teilen höherer Pflanzen. *Biochem. Physiol. Pflanzen*, **166**, 511-523.

DIAMANTOGLOU S., 1980. — Kohlenhydratgehalte und osmotische Verhältnisse bei Blättern und Rinden von *Pinus halepensis* Mill. und *Schinus molle* L. im Jahresgang. *Ber. dtsch. bot. Ges.*, **93**, 449-457.

DIAMANTOGLOU S. & MELETIOU-CHRISTOU M. S., 1977. — Das jahresperiodische Verhalten des Rohfetts und der Fettsäuren in Rinden und Blättern von *Ceratonia siliqua* L. *Z. Pflanzenphysiol.*, **85**, 95-101.

DIAMANTOGLOU S. & MELETIOU-CHRISTOU M. S., 1978. — Kohlenhydratgehalte und osmotische Verhältnisse bei Blättern und Rinden von *Ceratonia siliqua* und *Quercus coccifera* im Jahresgang. *Flora*, **167**, 472-479.

DIAMANTOGLOU S. & MELETIOU-CHRISTOU M. S., 1979 *a*. — Das jahresperiodische Verhalten des Rohfetts und der Fettsäuren in Rinden und Blättern von *Pistacia lentiscus*, *Pistacia terebinthus* und *Pistacia vera*. *Z. Pflanzenphysiol.*, **93**, 219-228.

DIAMANTOGLOU S. & MELETIOU-CHRISTOU M. S., 1979 *b*. — Kohlenhydratgehalte und osmotische Verhältnisse bei Blättern und Rinden von *Pistacia lentiscus*, *Pistacia terebinthus* und *Pistacia vera* im Jahresgang. *Flora*, **169**, 168-176.

DIAMANTOGLOU S. & KULL U., 1981. — Das jahresperiodische Verhalten der Fettsäuren in Rinden und Blättern von *Pinus halepensis* Mill. und *Schinus molle* L. *Z. Pflanzenphysiol.*, **103**, 157-164.

DONAIRE J. P. & LOPEZ-GORGÉ J., 1978. — Lipid biosynthesis in leaf and fruit of olive. *J. exp. Bot.*, **29**, 49-54.

GÖRING H., 1970. — Zur Regulation des Zuckerspiegels in pflanzlichen Geweben. *Biol. Zentralbl.*, **89**, 343-358.

HEBER U. & SANTARIUS K. A., 1973. — Cell death by cold and heat and resistance to extreme temperatures. Mechanisms of hardening and dehardening. *In:* PRECHT H., CHRISTOPHERSEN J., HENSEL H. & LARCHER W. *Temperature and Life*. Springer, Berlin, 232-263.

HÖLLWARTH M., 1977. — Zum Verhalten einiger Kohlenhydrate aus Nadeln von *Taxus baccata* L. an städtischen Standorten unterschiedlicher Immissionsbelastung. *Angew. Bot.*, **51**, 277-285.

JEREMIAS K., 1969 *a*. — Speicherungsphysiologische Untersuchungen bei *Picea abies* und *Sequoiadendron giganteum*. *Mitt. Ver. Forstl. Standortkunde. Forstpflanzenzüchtung*, **19**, 58-66.

JEREMIAS K., 1969 *b*. — Zur winterlichen Zuckeranhäufung in vegetativen Pflanzenteilen. *Ber. dtsch. bot. Ges.*, **82**, 87-97.

KIMURA M., 1969. — Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare. VII. Analysis of production processes of young *Abies* stand based on the carbohydrate economy. *Bot. Mag. (Tokyo)*, **82**, 6-19.

KULL U. & BRECKLE S. W., 1972. — Osmotische Verhältnisse und Zuckergehalte im Jahresgang bei Bäumen Ost-Afghanistans. II. *Cercis griffithii* und *Pistacia cabulica*. *Flora*, **161**, 586-603.

KULL U. & JEREMIAS K., 1972. — Die Fettsäurezusammensetzung der verseifbaren Lipide aus Rinden von *Populus balsamifera* im Jahresgang. *Z. Pflanzenphysiol.*, **68**, 55-62.

LANGE O. H., SCHULZE E. D., EVENARI M., KAPPEN L. & BUSCHBOM U., 1978. — The temperature-related photosynthetic capacity of plants under desert conditions. III. Ecological significance of the seasonal changes of the photosynthetic response to temperature. *Œcologia*, **34**, 89-100.

LARCHER W., 1961. — Jahresgang des Assimilations- und Respirationsvermögens von *Olea europaea* L. ssp. *sativa* Hoff et Link., *Quercus ilex* L. und *Quercus pubescens* Willd. aus dem nördlichen Gardaseegebiet. *Planta*, **56**, 545-606.

LARCHER W., 1970. — Kälteresistenz und Überwinterungsvermögen mediterraner Holzpflanzen. *Œcol. plant.*, **5**, 267-286.

LARCHER W., 1972. — Der Wasserhaushalt immergrüner Pflanzen im Winter. *Ber. dtsch. bot. Ges.*, **85**, 315-327.

LARCHER W., 1980. — *Ökologie der Pflanzen*. 3. Auflage. Ulmer, Stuttgart (UTB).

LARCHER W., SCHMIDT L. & TSCHAGER A., 1973. — Starke Fettspeicherung und hoher Kaloriengehalt bei *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. *Œcol. plant.*, **8**, 377-383.

LARCHER W., DE MORAES J. A. P. V. & BAUER H., 1981. — Adaptive responses of leaf water potential, CO_2-gas exchange and water use efficiency of *Olea europaea* during drying und rewatering. *In:* MARGARIS N. S. & MOONEY H. A. (eds.). *Components of productivity of mediterranean regions, basic and applied aspects*. Junk, The Hague.

MARGARIS N. S., 1976. — Structure and dynamics in a phryganic (East Mediterranean) ecosystem. *J. Biogeography*, **3**, 249-259.

MITRAKOS K., 1980. — A theory for Mediterranean plant life. *Acta Œcologica (Œcol. Plant.)*, **1** (15), 245-252.

MOONEY H. A., 1980. — Seasonality and gradients in the study of stress adaptation. *In:* TURNER N. C. & KRAMER P. J. (eds.). *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. J. Wiley, New York, 279-294.

MOONEY H. A., PARSONS D. J. & KUMMEROW J., 1973. — Plant development in mediterranean climates. *In:* LIETH H. (ed.). *Phenology and seasonality modeling*. Springer, Berlin, 255-267.

MOONEY H. A., HARRISON A. T. & MORROW P. A., 1975. — Environmental limitations of photosynthesis on a California evergreen shrub. *Œcologia*, **19**, 292-301.

NIEDERMAYER J., 1972. — Die geologische Karte von Athen 1 : 10 000. *Ellenike Geologike Etairia, Athenai*.

OSMOND C. B., WINTER K. & POWLES S. B., 1980. — Adaptive significance of carbon dioxide cycling during photosynthesis in waterstressed plants. *In:* TURNER N. C. & KRAMER P. J. (eds.). *Adaption of plants to water and high temperature stress*. J. Wiley, New York, 139-154.

PARKER J., 1969. — Further studies of drought resistance in woody plants. *Bot. Review*, **35**, 317-371.

POTTER J. R. & BREEN P. J., 1980. — Maintenance of high photosynthetic rates during the accumulation of high leaf starch leverls in sunflower and soybean. *Plant Physiol.*, **66**, 528-531.

RAJ K. P. S. & CHINOY J. J., 1980. — Effect of drought on sugar content of barley grown under two photoperiods. *Agrochimica*, **24**, 108-112.

SENSER M., SCHÖTZ F. & BECK E., 1975. — Seasonal changes in structure and function of spruce chloroplasts. *Planta*, **126**, 1-10.

SPYROPOULOS C. G. & LAMBIRIS M. P., 1979. — Influence of temperature on the effects of water stress on *Quercus* species. *Ann. Bot.*, **44**, 215-220.

TSCHAGER A., HILSCHER H., FRANZ S., KULL U. & LARCHER W., 1982. — Jahreszeitliche Dynamik der Fettspeicherung von *Loiseleuria procumbens* und anderen Ericaceen der alpinen Zwergstrauchheide. *Acta Œcologica (Œcol. Plant.)*, **3** (17), 119-134.

TURNER N. C. & JONES M. M., 1980. — Turgor maintenance by osmotic adjustment: a review and evaluation. *In:* TURNER N. C. & KRAMER P. J. (eds.). *Adaption of plants to water and high temperature stress*. J. Wiley, New York, 87-103.