

Jahreszeitliche Dynamik der Fettspeicherung von *Loiseleuria procumbens* und anderen Ericaceen der alpinen Zwergstrauchheide

A. Tschager¹⁾, H. Hilscher¹⁾, S. Franz²⁾,
U. Kull²⁾ und W. Larcher¹⁾ *

¹⁾ Institut für Botanik der Universität,
Sternwartestrasse 15, A-6020 Innsbruck, Austria

²⁾ Biologisches Institut der Universität,
Ulmer Strasse 227, D-7000 Stuttgart 60, BRD

ZUSAMMENFASSUNG

Das Ausmass der Fettspeicherung und die Zusammensetzung der Fette in Blättern, oberirdischen Sprossachsen, unterirdischen Pflanzenteilen und reproduktiven Organen von *Loiseleuria procumbens* aus der alpinen Zwergstrauchheide in 2 000 m MH wurde zu phänologisch bezeichnenden Terminen histochemisch und nach Extraktion gravimetrisch sowie dünnschicht- und gaschromatographisch bestimmt. An *Arctostaphylos uva-ursi*, *Vaccinium gaultherioides*, *V. myrtillus*, *V. vitis idaea*, *Calluna vulgaris* und *Empetrum hermaphroditum* erfolgten gravimetrische Bestimmungen des Fettgehalts jeweils im Sommer und im Winter, histochemische Untersuchungen zu verschiedenen Jahreszeiten.

Loiseleuria procumbens speichert in reifen Blättern bis 13 % der Trockensubstanz Fett, in Sprossachsen 6-12 %. Dementsprechend hoch ist der Energiegehalt der TS (22 bis 25 kJ.g⁻¹ TS). Unter den übrigen Ericaceen ist besonders *Arctostaphylos uva-ursi* fettreich (6-8 %). Das Maximum der Fettspeicherung fällt bei *Loiseleuria procumbens* in den Hochsommer, das Minimum in die Zeit der Blüte und des Neuaustriebs. Während der Mobilisierungs- und Hauptwachstumsphase sinkt der Respiratorische Quotient unter 1, was auf eine Metabolisierung der Speicherfette hinweist. Das Sommermaximum kommt v. a. durch die Vermehrung von Phospholipiden und Triglyceriden zustande, die Glykolipide zeigen ein Maximum zur Zeit des Neutriebs und in den unterirdischen Organen auch im Winter. Der Anteil ungesättigter Fettsäuren bei Glyko- und Phospholipiden ist in den Blättern im Sommer, in den unterirdischen Teilen im Winter erhöht. Die übrigen Ericaceen, die im Gegensatz zu *Loiseleuria procumbens* unter Schneeschutz überwintern, speichern im Winter mehr Fett als in der Vegetationszeit.

Die physiologische und ökologische Bedeutung der erheblichen Akkumulation von Fetten durch *Loiseleuria* und andere Ericaceen der alpinen Zwergstrauchheide ist noch nicht klar. Zwar konnte gezeigt werden, dass Fett während intensiver Wachstumsphasen und auch nach Dunkelstellen im Winter mobilisiert wird, doch weist der hohe Fettgehalt vergilbender Blätter darauf hin, dass Fett möglicherweise auch das Ergebnis einer Verschiebung im Gesamtstoffwechsel der auf kältebelastete und stickstoffarme Standorte spezialisierten Pflanzen sein könnte.

RÉSUMÉ

Nous avons déterminé la quantité et la composition des lipides accumulés dans les feuilles, les axes des pousses aériennes, les parties souterraines et les organes reproducteurs de *Loiseleuria procumbens* dans la lande à sous-arbrisseaux de la zone alpine à 2 000 m d'altitude. Les déterminations

* To whom reprint requests should be addressed.

tions ont été effectuées à des époques phénologiques bien caractérisées, par la méthode histochimique et, après extraction, par gravimétrie et chromatographie en couche mince et en phase gazeuse. *Arctostaphylos uva-ursi*, *Vaccinium gaultherioides*, *V. myrtillus*, *V. vitis idaea*, *Calluna vulgaris* et *Empetrum hermaphroditum* ont fait l'objet de déterminations gravimétriques de la teneur en lipides en été et en hiver, ainsi que d'examen histochimiques en diverses saisons.

Loiseleuria procumbens accumule dans ses feuilles à maturité des lipides en quantités allant jusqu'à 13 % de leur poids sec et de 6 à 12 % dans les axes des pousses. La valeur énergétique de la matière sèche est, par suite, élevée (de 22 à 25 kJ.g⁻¹ MS). Parmi les autres Éricacées *Arctostaphylos uva-ursi* est particulièrement riche en lipides. L'accumulation de ces corps est, pour *Loiseleuria procumbens*, maximale au fort de l'été, minimale à l'époque de la floraison et de l'émission des jeunes pousses. Pendant la phase de mobilisation et de croissance principale, le quotient respiratoire descend au-dessous de 1, ce qui indique une métabolisation des lipides de réserve. Le maximum estival est dû à l'accroissement des phospholipides et des triglycérides, les glycolipides ont leur maximum à l'époque des nouvelles pousses et aussi en hiver, en ce qui concerne les organes souterrains. Le pourcentage d'acides gras non saturés des glyco- et phospholipides est plus élevé en été pour les feuilles, en hiver pour les parties souterraines. Les autres Éricacées qui, à la différence de *Loiseleuria procumbens*, hivernent sous la couverture nivale, accumulent davantage de corps gras en hiver que pendant la période de végétation.

Nous ignorons encore la signification physiologique et écologique de l'accumulation importante de lipides par *Loiseleuria* et d'autres Éricacées de la lande à sous-arbrisseaux de la zone alpine. On a pu, en effet, démontrer que les lipides sont mobilisés pendant la phase de croissance intensive et aux endroits obscurs en hiver, mais la teneur élevée en corps gras de feuilles jaunissantes montre que les corps gras pourraient être le résultat d'une modification du métabolisme global des plantes propres aux stations exposées au froid et pauvres en azote.

MOTS-CLÉS : Ericaceae - Ligneux bas alpins - Lipides - Glucides - Respiration - Valeur énergétique.

SUMMARY

The extent of fat storage and the composition of lipids in the leaves, the propagative organs, the above-ground stems and the below-ground parts of *Loiseleuria procumbens* from an alpine dwarf shrub heath at 2,000 m altitude were assayed histochemically, determined gravimetrically, and analyzed by thin layer and gas chromatography throughout the year at different phenological stages. For *Arctostaphylos uva-ursi*, *Calluna vulgaris*, *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium gaultherioides*, *V. myrtillus* and *V. vitis idaea* the contents of total lipids were determined in summer and in winter, and histochemical assays were made at the various seasons. *Loiseleuria procumbens* contains up to 130 mg crude fat per g dry matter in mature leaves and 60-120 mg.g⁻¹ in the stems. As a consequence the energy content of dry matter of *Loiseleuria* is remarkably high and amounts to 22-25 kJ.g⁻¹. Among the other ericads *Arctostaphylos uva-ursi* is noteworthy for its high lipid content (60-80 mg.g⁻¹ d. m.).

In *Loiseleuria procumbens* the lipid accumulation was highest in late summer, and lowest in spring during flowering and shooting, when lipids are metabolized. This is indicated by a decrease of the respiratory quotient to below 1. The summer peak values are mainly due to an augmentation of phospholipids and triglycerides. The content of glycolipids was highest in the above-ground parts during the shoot growth phase, and in the below-ground parts during summer and again in winter. The other ericads, which in contrast to *Loiseleuria* remain under snow cover throughout the entire winter, contain higher quantities of lipids in the winter period and less during the growing season.

The physiological and ecological significance of the storage of such considerable amounts of lipids in alpine ericads is not yet clear. Even if part of the lipids is mobilized during phases of intensive extension growth and also during artificial darkness lasting two weeks, the role as a deposit for metabolic consumption seems to be of minor importance. The high density of fat droplets in senescent leaves of Ericaceae suggests that accumulation of lipids represents a specific physiological feature of this plant group. Low temperatures in alpine environments and low nitrogen availability on raw humus soils may further enhance lipid biosynthesis.

KEY-WORDS: Ericaceae - Alpine dwarf shrubs - Lipids - Carbohydrates - Respiration - Energy content.

EINLEITUNG

An *Loiseleuria procumbens* aus der alpinen Zwergstrauchheide war in einer stichprobenhaften Untersuchung ein hoher Fettgehalt aller Teile dieser Pflanze und ein auffällig niedriger respiratorischer Quotient zur Zeit des Austriebs aufgefallen (LARCHER *et al.*, 1973a). Ausgehend von diesen Beobachtungen erschien es aufschlussreich, den jahreszeitlichen Ablauf der Speicherung und der Mobilisierung von Fett in den einzelnen Organen dieser Pflanzenart zu verfolgen. Dabei sollte aufgeklärt werden, ob das Fett von der Pflanze tatsächlich als Energiespeicher verwertet wird und wie weitgehend die Fettspeicherung und -mobilisierung mit dem Wachstumsablauf und den Witterungsbedingungen in Zusammenhang zu bringen ist. Um einen Einblick in jahreszeitliche Veränderungen der Lipidzusammensetzung zu gewinnen, wurde zusätzlich der verseifbare Anteil des Rohfettextrakts analysiert.

Die Messungen erfolgten im Rahmen des IBP-Projektes « Zwergstrauchheide Patscherkofel » am ehemaligen Institut für Allgemeine Botanik der Universität Innsbruck in Zusammenarbeit mit dem Biologischen Institut der Universität Stuttgart. Sie begannen im August 1973 mit monatlichen histochemischen Untersuchungen auf Fett- und Stärkespeicherung in den oberirdischen und unterirdischen Organen durch H. HILSCHER. In der Zeit von Mai 1974 bis Dezember 1975 erfolgten quantitative Bestimmungen des Rohfettgehaltes und Atmungsmessungen von A. TSCHAGER und von Juni 1975 bis Juni 1976 quantitative und qualitative Fettanalysen durch U. KULL und S. FRANZ. Jahresgänge des kalorimetrisch bestimmten Energiegehalts von *Loiseleuria procumbens* lagen bereits aus den Jahren 1970 und 1971 von L. SCHMIDT vor. Der Verlauf der Kohlenhydratspeicherung wurde in den Jahren 1973 und 1974 von E. NÖTZEL untersucht.

MATERIAL UND METHODEN

MATERIAL

Loiseleuria procumbens (L.) Desv. ist ein bestandbildender immergrüner Spalierstrauch auf windausgesetzten Stellen der alpinen Stufe in den Zentralalpen. Das Material für die Untersuchungen wurde einer dichten, sehr homogen aufgebauten Loiseleuriaheide in 2 000 m MH auf dem Patscherkofel bei Innsbruck entnommen, die auch für die übrigen Messungen im Rahmen des IBP-Projektes « Zwergstrauchheide Patscherkofel » als Probefläche diente. Genauere Angaben über Standortverhältnisse, floristische Zusammensetzung und Produktionsökologie dieser *Loiseleuria*-Heide sind bei LARCHER *et al.* (1973 b), LARCHER (1977), CERNUSCA (1976), SCHMIDT (1977) und GRABHERR (1980) zu finden.

Einige Vergleichsuntersuchungen erfolgten an anderen immergrünen Ericaceenzwergsträuchern, nämlich *Vaccinium vitis idaea* L., *Arctostaphylos uva ursi* (L.) Spreng, *Calluna vulgaris* (L.) Hull und *Empetrum hermaphroditum* Hagerup (diese Art konnte nur in der schneefreien Zeit entnommen werden) sowie an den sommergrünen Arten *Vaccinium myrtillus* L. und *Vaccinium gaultherioides* Bigelow aus der näheren Umgebung der IBP-Probefläche 2 000 m MH. Teilweise wurden Proben auch am Oberrand der Zwergstrauchheide im Gipfelbereich des Patscherkofel (ca. 2 200 m MH) sowie in der Bergwaldstufe (Igls, ca. 900 m MH) entnommen.

METHODEN

Entnahme und Verarbeitung des Materials. — Das Pflanzenmaterial wurde stets am Vormittag zwischen 9,00 und 11,00 Uhr am Standort entnommen. Nach KIMURA (1969) ist dies der geeignetste Zeitpunkt, weil dann der Stoffverbrauch durch die nächtliche Atmung ausgeglichen ist und eine Assimilatableitung aus den oberirdischen Teilen der Pflanze noch nicht ins Gewicht fällt. Die Proben wurden nach dem Ausgraben sofort zu Tal befördert und innerhalb von zwei bis drei Stunden nach der Entnahme entweder für die histochemischen Untersuchungen und die Atmungsmessungen

verwendet oder in diesjährigen Zuwachs, ältere Blätter mit grünen Achsen, oberirdische, verkorkte Achsen und unterirdische Sprosssteile samt Wurzeln zerteilt und bei 80° C (IBP-Norm) bis zur Gewichtskonstanz getrocknet. Die Pflanzenproben, die für die *qualitative* Fettanalyse vorgesehen waren, wurden an der Entnahmestelle sofort in Plastikbeuteln in kochendem Wasser abgetötet und anschliessend im Innsbrucker Institut bei 80° C getrocknet. Dieses Stabilisierungsverfahren hatte sich bei Vorversuchen mit Blättern verschiedener Laub- und Nadelbäume als besonders günstig erwiesen, wenn eine sofortige Einfriermöglichkeit nicht bestand. Anschliessend wurde dieses Material zur Analyse nach Stuttgart gesandt.

Histochemischer Nachweis und Bemessung der Fett- und Stärkespeicherung. — Jeweils mindestens 5 Querschnitte von je 3-4 Blättern, oberirdischen Achsen und unterirdischen Sprossen von mindestens drei Pflanzen wurden am Entnahmetag zum Nachweis von Fett mit Sudan Rot IV und Sudan Schwarz B, zum Nachweis von Stärke mit JKJ-Lösung behandelt. Nach JENSEN (1962) färben sich mit Sudan Rot IV Fette, Öle, Wachse und freie Fettsäuren; Sudan Schwarz B färbt zusätzlich alle feinverteilten Lipide sowie Phospholipide. In der Regel war das Ergebnis der Fettreaktion mit Sudan Rot IV und Sudan Schwarz B gleichwertig, in Ausnahmefällen wurden jene Befunde herangezogen, die den grösseren Fettgehalt anzeigten. Innerhalb der einzelnen Organe wurde das Ausmass der Speicherung in den verschiedenen Geweben zunächst getrennt befundet. Für die Darstellung der jahreszeitlichen Dynamik des Speicherungsvermögens wurden aber nur jene Gewebe herangezogen, die durch ihr Volumen eine grosse Rolle für die Speicherung spielen. Die Mittelung erfolgte numerisch über grobe und daher leicht abschätzbare Stufen: 0 = keine Speicherung, 0,5 = Speicherung in Spuren, 1 = spärliche Speicherung, 2 = reichliche Speicherung, 3 = dichte Füllung der Zellen mit Speicherstoffen. Da die histochemischen Untersuchungen nur eine erste Vorstellung über das jahresperiodische Speicherungsverhalten der Zwergsträucher auf verschiedenen Standorten und eine visuelle Begleitinformation zu den chemischen Analysen geben sollte, war dieses grobe Stufenschema völlig ausreichend.

Quantitative Rohfettbestimmung. — Der Rohfettgehalt von Blättern, Sprossachsen, Blüten und Früchten wurde gravimetrisch bestimmt. Das bei 80° C getrocknete Pflanzenmaterial wurde in einer Analysenmühle fein gemahlen und anschliessend in Anlehnung an HADLEY & BLISS (1964) zur Entfernung ätherischer Öle 1 h bei 130° C erhitzt. Die Extraktion erfolgte in einer Soxhlet-Apparatur mit Petroläther (Siedebereich 40-60° C) zweistufig in einer Gesamtdauer von 12 Stunden; nach 6 Stunden Extraktion waren durchschnittlich 90 % des enthaltenen Fettes ausgezogen. Mit Petroläther werden polare Lipide nicht quantitativ extrahiert. Phosphatide und Fettanteile der Lipoproteide bleiben ganz oder teilweise zurück (WINTER, 1963). Jede Extraktion wurde an wenigstens 4 Parallelen ausgeführt; die Abweichung der Einzelwerte vom jeweiligen Mittelwert betrug höchstens 0.27 %.

Qualitative Bestimmungen. — Für die qualitativen Bestimmungen erfolgte die Extraktion des Rohfettes nach der Methode von BLIGH & DYER (1959) mit kaltem Chloroform/Methanol (2/1, v/v). Nach einer mehrfachen Nachreinigung mit 1 %-iger NaCl-Lösung, die notwendig war, um anschliessend eine gute DC-Trennung zu erreichen, erfolgte die gravimetrische Rohfettbestimmung unter Stickstoff. Durch die Nachreinigung ergaben sich etwa die gleichen Rohfettgehalte wie bei der Extraktion mit Petroläther in der Soxhlet-Apparatur. Die dünnschichtchromatographische Trennung in Phospho-, Glyko- und Neutrallipide erfolgte nach POHL *et al.* (1970). Für die quantitative Phospholipidbestimmung diente das Verfahren von AMENTA (1964); als Standard diente L- α -Lecithin. Die quantitative Bestimmung der Glykolipide erfolgte nach AMENTA (1964) und BAILEY (1962). Die Verseifung des Rohfettes und die Herstellung der Fettsäure-Methylester für die Gaschromatographie ist bei KULL & JEREMIAS (1972) beschrieben. Die Fettsäuren der Phospho- und Glykolipide wurden nach Umesterung mit Natriummethylat (WIEDMAIER & KULL, 1978) bestimmt. Die Gaschromatographie erfolgte mit einem Varian Aerograph 2700; Säule 20' \times 1/8" Stahl, 10 % EGSS-X auf Chrom 60-80 W/AW-DMCS mit Temperaturprogramm (172-220° C, 2°/min); Detektor: FID, 280° C; Injektortemperatur 210° C; Trägergas: Stickstoff (30 ml/min). Die quantitative Auswertung erfolgte mit dem Chromatographie-Datensystem CDS 111 (Fa. Varian). Jede Probe wurde mindestens dreimal chromatographiert und die erhaltenen Flächenwerte der Peaks gemittelt. Gehaltsunterschiede bei den einzelnen Fettsäuren des Rohfettes sind signifikant, wenn sie über 1,5 % liegen (vgl. WIEDMAIER & KULL, 1978). Bei den Fettsäuren der Phospho-

und Glykolipide ist die Messgenauigkeit geringer; die Differenzen müssen hier über 5-6 % betragen.

Ergänzende chemische Analysen. — Lösliche Kohlenhydrate wurden mit Ethanol extrahiert und nach der Methode von NELSON (1944) colorimetrisch bestimmt. Der Gehalt an Rohprotein wurde über die Bestimmung des Stickstoffgehalts nach der Kjeldahl-Methode unter Annahme eines Faktors von 6,25 berechnet.

Bestimmung des Energiegehalts der Trockensubstanz. — Die Bestimmung des Energiegehalts erfolgte an Material, das bei 80° C getrocknet, pulverisiert und dann tablettiert wurde, in einem adiabatischen Kalorimeter (Jahnke und Kunkel, Staufen). Die Energiegehalte beziehen sich auf die Gesamttrockensubstanz mit einem Aschengehalt von durchschnittlich 22 mg.g⁻¹ bei Blättern und 15 mg.g⁻¹ bei Achsen.

Atmungsmessung und Feststellung des respiratorischen Quotienten (RQ). — Die Messung der Atmungsaktivität und die Feststellung des respiratorischen Quotienten R_{CO_2}/R_{O_2} erfolgte mit einer Warburg-Apparatur (Braun, Melsungen) bei 10, 20 und 30° C. Die Untersuchungen wurden an Pflanzenmaterial durchgeführt, das innerhalb von 2-3 Stunden vom Patscherkofel in das Innsbrucker Laboratorium gelangte. Eine Vergleichsuntersuchung in einem Behelfslaboratorium auf dem Patscherkofel ergab, dass sich die Atmungswerte und der RQ durch den Transport nicht veränderten. Alle Messungen wurden an 0,5 bis 1 g Pflanzenmaterial (Frischgewicht) mit 6 Parallelen ausgeführt, die durchschnittliche Streuung der Atmungswerte betrug ± 8 % vom Mittelwert.

ERGEBNISSE

ROHFETTGEHALT VERSCHIEDENER ORGANE VON ERICACEEN DER ALPINEN ZWERG- STRAUCHHEIDE

Ericaceen zeichnen sich durch eine Neigung zur Fettspeicherung aus (STANLEY, 1931). Fettgehaltsbestimmungen von EIKELAND (1922), BLISS (1962) und HADLEY & BLISS (1964) an verschiedenen Ericaceenzwergsträuchern ergaben meist Werte von 3-7 % Rohfett in der Trockensubstanz, ausnahmsweise auch bis 13 % (*Empetrum nigrum*). Die untersuchten Ericaceen der alpinen Zwergstrauchheide speichern meist 3-6 % Rohfett, Blätter von *Arctostaphylos uva-ursi* bis zu 8 % (Tab. I). *Loiseleuria procumbens* übertrifft mit Rohfettgehalten von 5-12 % die übrigen Arten erheblich (Tab. II).

Die verschiedenen Organe und Gewebe der Ericaceen der alpinen Zwergstrauchheide enthalten unterschiedlich viel Fett, was sich auch auf den Energiegehalt auswirkt. In den Blättern nimmt die gespeicherte Menge mit dem Alter zu, sodass sich in vergilbten Blättern grosse Mengen grober Fetttropfen im Mesophyll ansammeln. Von den Sprossachsen sind die oberirdischen, verkorkten und mit mehrschichtigem Phelloderm ausgestatteten Achsenteile fettreicher als die unterirdischen Achsen mit dünnen, sprossbürtigen Wurzeln. Dieser Unterschied, der bei Bezug des Rohfettgehaltes auf die Trockensubstanz besonders stark zum Ausdruck kommt, bleibt auch bestehen, wenn der Rohfettgehalt auf den Proteingehalt bezogen wird, um den Gewichtseinfluss der in den dickeren unterirdischen Achsen in grösserer Menge vorhandenen toten Elemente des Holzkörpers auszuschalten. Unter den reproduktiven Organen sind erwartungsgemäss die reifen Früchte am fettreichsten. Die Fettkonzentration in den Blütenknospen entspricht etwa jener der Sprossspitzen, die Fettkonzentration in den entfalteten Blüten beträgt dagegen nur noch 60 % davon. Diese Abnahme ist teilweise durch den Verdünnungseffekt bei der Blütenentfaltung bedingt, zum Teil mag sie auch auf Fettabbau zurückzuführen sein. Dasselbe gilt für die jungen, heranwachsenden Früchte.

TABELLE I

Fett- und Energiegehalt der verschiedenen Pflanzenteile von *Loiseleuria procumbens* aus der Zwergstrauchheide in 2000 m MH. Energiegehalte nach SCHMIDT (1974), Proteinbestimmungen : NÖTZEL (1975).

TABLE I

Lipid and energy content of various parts of *Loiseleuria procumbens* from the dwarf shrub heath Patscherkofel (2000 m altitude). Determination of energy contents by SCHMIDT (1974), of protein by NÖTZEL (1975).

Plant part	Total lipids (mg.g ⁻¹ DM)			Ratio lipids/ proteins (mg.g ⁻¹)	Energy content (kJ.g ⁻¹ DM)		
	Min.	Mean	Max.		Min.	Mean	Max.
New shoots (June).....	32.8			0.33	22.4		
Mature new shoots (September).			88.2	1.55			23.7
Older leaves and green shoot axes.....	101.3	111.1	132.1	2.47	23.3	23.7	24.2
Senescent (discoloured) leaves..		134.3		4.25		23.8	
Above ground stems.....	91.7	105.9	118.6	3.16	24.2	24.6	25.2
Below ground stems and roots..	46.7	60.5	73.4	2.07	21.8	22.4	23.1
Flower buds.....		83.2		—		—	
Flowers.....		49.1		0.51		21.3	
Developing fruits.....		35.0		—		—	
Ripe fruits.....		126.3		4.36		22.9	

TABELLE II

Rohfettgehalt verschiedener *Ericaceen* der alpinen Zwergstrauchheide. Alle Angaben in mg.g⁻¹ TS.

TABLE II

Total lipid content (mg g⁻¹ dry matter) of alpine ericaceous dwarf shrubs.

Plant species	Deci- duous leaves	Evergreen leaves and assimilating shoots		Above ground stems		Below ground stems		Flowers	Fruits
		Summer	Winter	Summer	Winter	Summer	Winter		
<i>Vaccinium myrti- lus</i>	48.8			15.2	14.8	11.7	8.5	46.6	74.3
<i>Vaccinium gaul- therioides</i>	54.7			27.2	28.4	19.6	17.8	49.3	—
<i>Vaccinium vitis idaea</i>		59.6	44.4	26.2	27.1	19.4	15.1		
<i>Calluna vulgaris</i> .		38.3	41.6	36.8	41.5	23.0	22.5	33.4	—
<i>Empetrum herma- phroditum</i>		72.5	—	42.4	—	48.1	—	—	—
<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>		80.8	63.6	44.5	59.0	30.9	24.2	43.6	73.0

JAHRESABLAUF DER FETTSPEICHERUNG VON *Loiseleuria procumbens*

Im Bereich der Probenentnahmefläche auf dem Patscherkofel kommt *Loiseleuria procumbens* etwa eine Woche nach dem Abschmelzen der Winterschneedecke zum Blühen. Während der Beobachtungsjahre 1970 bis 1976 fiel der Blühbeginn in die zweite bis dritte Dekade Mai, die Vollblüte meist in die erste Dekade Juni. Bereits während der Blütezeit beginnt der Neutrieb auszuwachsen. Die Hauptwachstumsphase dauert durchschnittlich sechs Dekaden und ist anfangs August abgeschlossen. Zu dieser Zeit werden ältere, vergilbte Blätter abgeworfen. Im Untersuchungszeitraum lagen die absoluten Temperaturminima auf dem Patscherkofel nach dem Ausapern im April und Mai zwischen -10 und -16°C , das Mittel der absoluten Temperaturminima im Mai betrug $-6,9^{\circ}\text{C}$, im Juni $-3,9^{\circ}\text{C}$ und im Juli $-2,8^{\circ}\text{C}$. Fröste unter -10°C traten regelmässig ab Oktober auf. Das Mittel der absoluten Jahresminima war $-20,2^{\circ}\text{C}$, der kälteste Monat war Februar. Weitere Angaben über Phänologie und Klima sind LARCHER (1977) zu entnehmen.

Der Neutrieb enthält zunächst weniger als 4 % Fett, mit zunehmender Differenzierung und Ausreifung sammeln sich bis Ende Juli aber bereits 80 % der in den älteren Blättern enthaltenen Menge an (Abb. 1). Ausgereifte und mehrjährige Blätter speichern am meisten Fett nach Abschluss der Hauptwachstumsphase im Spätsommer und Frühherbst; zur Zeit der Blüte und des Austriebsbeginns ist der Fettgehalt am geringsten. Die oberirdischen Sprossachsen weisen einen ähnlichen Trend wie die Blätter auf, die unterirdischen Sprossachsen zeigen nur geringe, schwer interpretierbare Schwankungen.

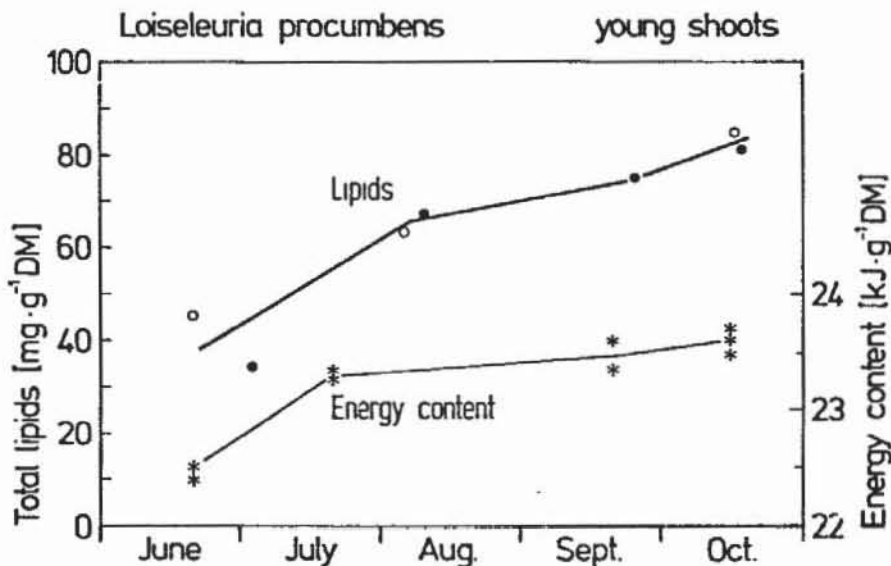


ABB. 1. — Fettanreicherung und Energiegehalt heranwachsender und reifender Sprosse des Neuaustriebs von *Loiseleuria procumbens*.

FIG. 1. — Lipid accumulation and energy content of growing and maturing shoots of *Loiseleuria procumbens*.

Jahreszeitliche Veränderungen der Fettsäurezusammensetzung sind vor allem in Blättern und in unterirdischen Pflanzenteilen ausgeprägt (Tab. III). In den Blättern ist daran die vor allem in Chloroplasten lokalisierte Linolensäure (C 18 : 3) führend beteiligt; sie weist nur in der Zeit aktiver Photosynthese hohe Gehalte auf. Dadurch ist der Anteil ungesättigter Fettsäuren in Blättern in dieser Zeit erheblich höher.

TABELLE III

Fettsäurezusammensetzung der verseifbaren Lipide von Loiseleuria procumbens im Jahresverlauf. Angaben in % der Gesamtfettsäuren.

TABLE III

Fatty acid composition of saponable lipids of Loiseleuria procumbens (% of total F. A.).

	June	July	Aug.	Sept.	Oct.	Dec.	March	May	June
Leaves and green shoot axes									
C 16 : 0	26.7	22.9	21.5	21.0	20.2	42.7	38.8	34.1	31.3
C 18 : 1	17.8	14.9	11.2	13.4	10.2	15.5	9.5	14.7	17.3
C 18 : 2	18.5	20.4	26.0	28.9	31.0	24.0	24.0	20.2	22.4
C 18 : 3	29.3	35.0	35.2	31.4	29.3	12.8	21.7	21.7	23.6
Total saturated F. A.	30.2	26.8	24.8	24.1	24.8	45.1	41.2	37.6	34.3
Total unsaturated F. A. ...	69.8	73.2	75.2	75.9	75.2	54.9	58.8	62.4	65.7
Above ground stems									
C 16 : 0	24.9	21.0	25.2	22.2	19.0	28.4	27.6	24.2	19.3
C 18 : 1	24.7	14.0	19.3	22.3	20.2	24.8	21.9	27.5	24.5
C 18 : 2	32.8	30.3	36.3	34.1	32.7	35.1	37.6	34.3	44.3
C 18 : 3	5.0	10.5	8.4	8.0	6.0	5.6	6.1	6.5	8.1
Total saturated F. A.	28.3	25.3	28.7	25.4	25.2	30.7	29.6	26.4	20.6
Total unsaturated F. A. ...	71.7	74.7	71.3	74.6	74.8	69.1	70.4	73.6	79.4
Below ground stems and roots									
C 16 : 0	25.9	19.3	35.4	29.1	28.6	32.8	34.0	23.2	19.5
C 18 : 1	19.6	8.2	12.6	12.7	15.0	15.3	16.9	17.8	16.6
C 18 : 2	34.6	36.4	29.6	36.8	22.2	37.1	35.4	47.3	53.1
Total saturated F. A.	28.7	27.5	39.0	32.5	36.7	35.0	36.3	25.0	25.3
Total unsaturated F. A. ...	71.3	72.5	61.0	67.5	63.3	65.0	63.7	75.0	74.7

In den unterirdischen Achsen ist der Anteil ungesättigter Fettsäuren in der Zeit besonders intensiven Stoffwechsels vom Blühen bis zum Ende der Hauptwachstumsphase erhöht. In allen Pflanzenteilen erreichen die Phospholipidgehalte im Hochsommer ein Maximum, in den oberirdischen und unterirdischen Achsen ausserdem ein weiteres Maximum im Spätwinter. Die Glykolipide zeigen in den assimilierenden Teilen ein deutliches Maximum zur Zeit des Neutriebes, in den unterirdischen Organen eine geringe Mengenzunahme im Hochwinter (Abb. 2).

Das molare Mengenverhältnis der wichtigsten ungesättigten und gesättigten Fettsäuren der Phospho- und Glykolipide zeigt die stärksten Veränderungen im Jahresverlauf in den unterirdischen Organen (Abb. 3). Vor allem die allmähliche Abnahme des Anteils ungesättigter Fettsäuren der Phospholipid-Fraktion während der Wintermonate ist sehr auffällig; sie ist ein Hinweis auf einen relativ aktiven Stoffwechsel auch in dieser Zeit. In den oberirdischen Teilen, die in tiefer Winterruhe

verharren, ändert sich der MQ kaum. Im Hochsommer ist der Anteil ungesättigter Fettsäuren bei Glyko- und Phospholipiden der Blätter erhöht. Dies dürfte mit dem Verlust der alten Blätter zusammenhängen.

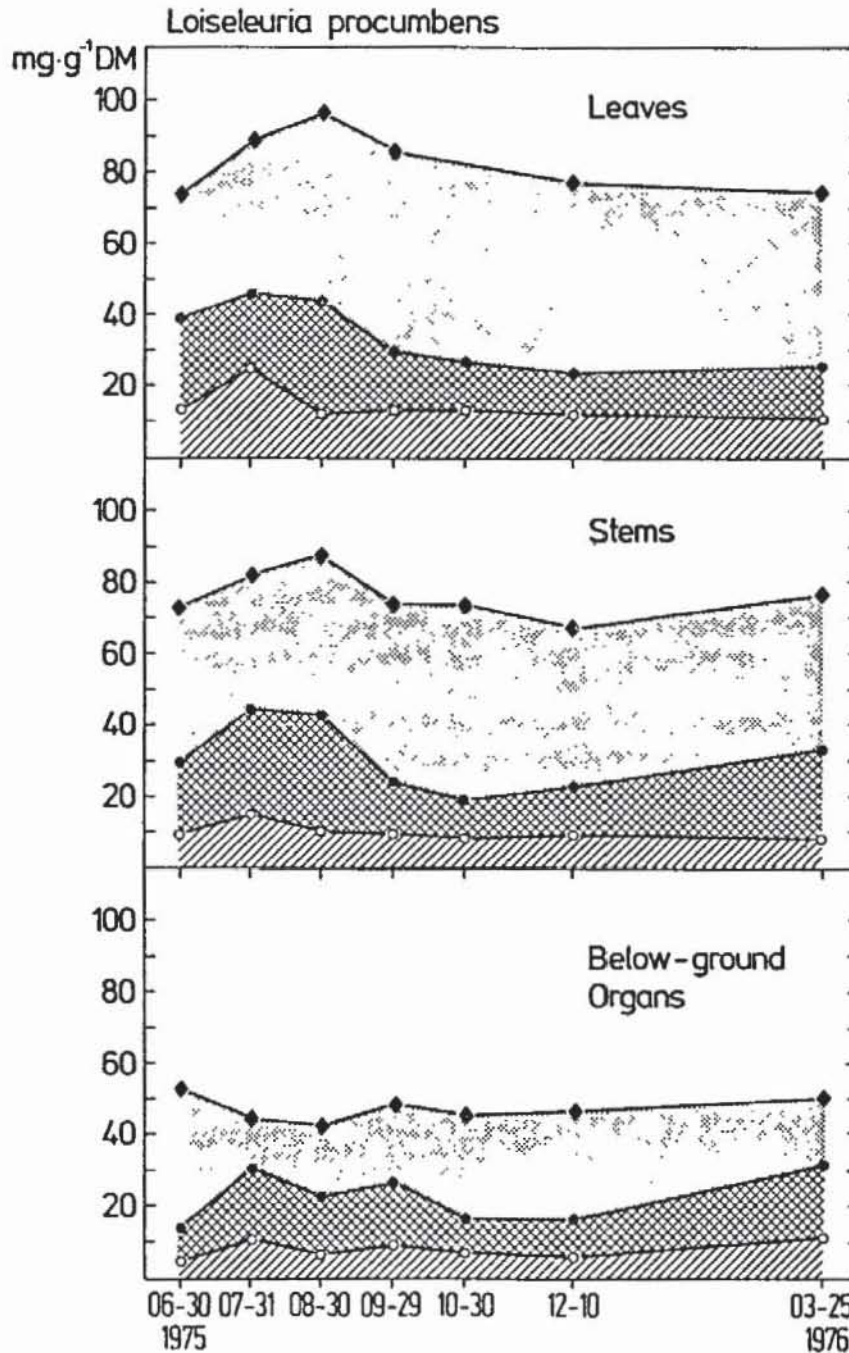


ABB. 2. — Jahreszeitliche Veränderlichkeit der Lipidzusammensetzung in Blättern, oberirdischen Achsen und unterirdischen Pflanzenteilen von *Loiseleuria procumbens*. Abszisse: Entnahmedaten. Einfach schraffiertes Feld: Glykolipide. Gekreuzt schraffiert: Phospholipide. Punktiertes Feld: Triglyceride und übrige lipophile Stoffe (Chloroplastenpigmente, Steroide).

FIG. 2. — Seasonal variability of the lipid composition in leaves, above ground stems and below ground parts of *Loiseleuria procumbens*. Abscissa: collection dates. Hatched area: glycolipids. Cross hatched area: phospholipids. Stippled area: triglycerides and other lipophilic substances.

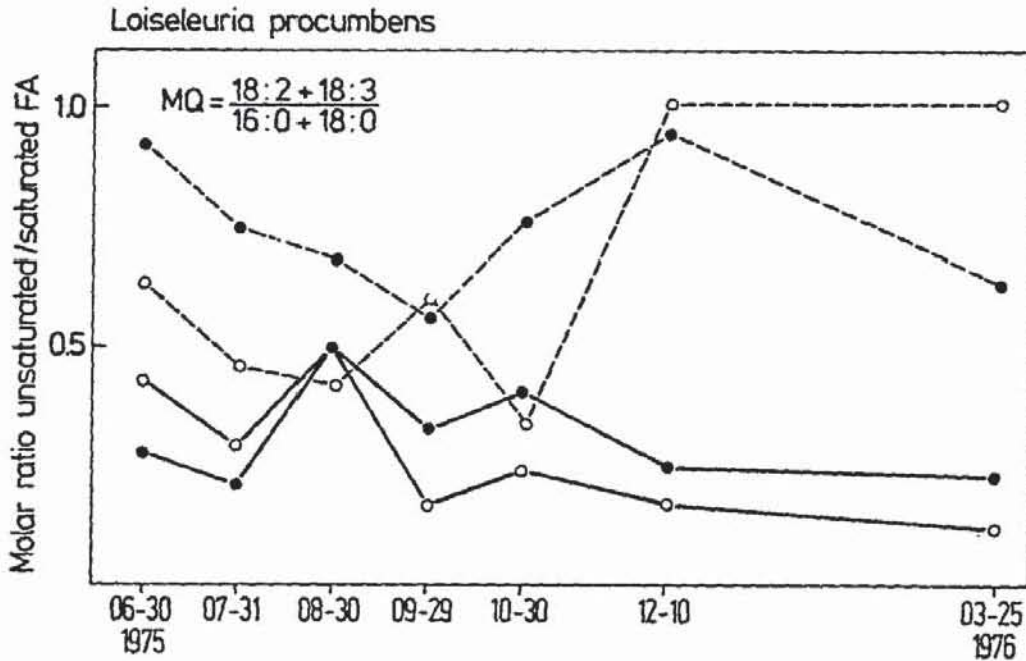


ABB. 3. — Jahreszeitliche Veränderlichkeit des molaren Fettsäurequotienten (ungesättigte/gesättigte FS) für Glykolipide (Kreise) und Phospholipide (Punkte) von Blättern (ausgezogene Linien) und unterirdischen Organen (strichlierte Linien) von *Loiseleuria procumbens*. Abszisse: Entnahmedaten.

FIG. 3. — Seasonal variability of the molar quotient of fatty acids (ratio unsaturated/saturated F. A.) for glycolipids (circles) and phospholipids (dots) of leaves (full lines) and below ground organs (dashed) of *Loiseleuria procumbens*. Abscissa: collection dates.

FETTSPEICHERUNG UND STOFFWECHSEL

Um zu erfahren, ob und wann *Loiseleuria procumbens* gespeicherte Fette für den Betriebs- und Baustoffwechsel verwertet, wurden parallel zu den Bestimmungen des Rohfettgehaltes auch Atmungsmessungen durchgeführt und der respiratorische Quotient berechnet. Die Ergebnisse an Blättern sind in der Abb. 4 dargestellt; oberirdische verkorkte Achsen verhalten sich im Prinzip ebenso, die unterirdischen Achsen zeigen nur sehr geringe jahreszeitliche Veränderlichkeit.

In den Blättern und den oberirdischen Achsen wird Fett vor allem während der Blütezeit und zu Beginn der Hauptwachstumsphase metabolisiert, was durch das Absinken des RQ auf Werte um 0,9 angezeigt wird. Zu dieser Zeit ist die Atmungsaktivität deutlich erhöht. Mit nachlassendem Wachstum im Spätsommer steigt der RQ wieder auf 1 und Fett wird in grösserer Menge gespeichert. Während der kalten Jahreszeit bleibt die Atmung allein schon temperaturbedingt sehr niedrig, sodass für die Energieversorgung während des Winters die gespeicherten Kohlenhydrate ausreichen dürften; tatsächlich bleibt der RQ nahe 1. Nur in ausgesprochenen Ernährungsnotständen, wie sie bei sehr lange andauernder Schneebedeckung in der Natur vorkommen und durch Dunkellagerung im Experiment erzeugt werden können, wird Fett in grösserem Ausmass abgebaut. In Blättern und oberirdischen Achsen von *Loiseleuria*-pflanzen, die im Winter zwei Wochen lang im Dunkeln bei 20° C gehalten wurden, sank der RQ unter 0,9 und der Rohfettgehalt nahm um etwa 8 % ab.

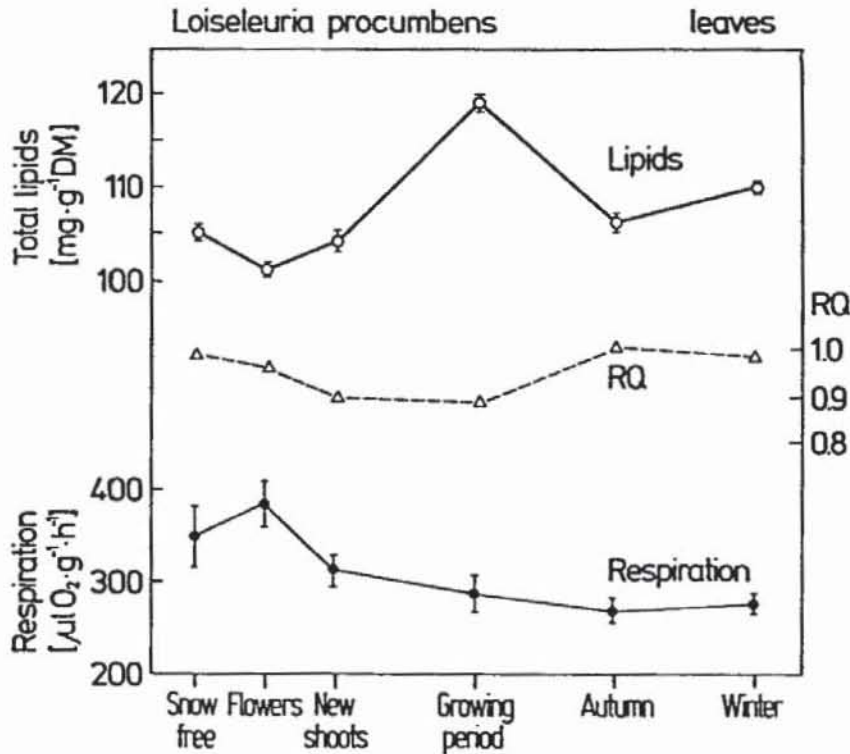


ABB. 4. — Jahreszeitlicher Verlauf des Rohfettgehalts, der Atmungsaktivität (bei 20° C) und des respiratorischen Quotienten RQ (bei 20° C) von mehrjährigen *Loiseleuria* blättern.

FIG. 4. — Seasonal variability of total lipid content, dark respiration (at 20° C) and the respiratory quotient RQ (at 20° C) of mature leaves of *Loiseleuria procumbens*.

DISKUSSION

FETTSPEICHERUNG UND KLIMATISCHE BEDINGUNGEN

Fett ist ein energiereicher Speicherstoff, dem besonders auf stressdominierten Standorten eine erhebliche existenzsichernde Bedeutung für ausdauernde Pflanzen zukommen könnte. Dies drückt sich darin aus, dass mit zunehmender Verschlechterung der klimatischen Bedingungen das Ausmass der Fettspeicherung bei Pflanzen derselben Art oder nahe verwandter Arten zunimmt (z. B. bei *Saxifraga*- und *Primula*-Arten mit unterschiedlicher Höhenverbreitung; ZACHHUBER & LARCHER, 1978). Auch an Ericaceenzwergsträuchern lässt sich aufgrund histochemischer Befunde ein stärkerer Trend zur Fettspeicherung mit zunehmender Meereshöhe nachweisen (Abb. 5).

Die im Laufe des Jahres auftretenden Schwankungen im Rohfettgehalt sind zunächst mit dem phänologischen Ablauf und ausserdem mit den Temperaturverhältnissen korrelierbar (Abb. 5 und 6). Ähnliches ist von GÄUMANN (1935) an *Fagus sylvatica*, von KIMURA (1969) an *Abies veitchii* und von DIAMANTOGLU & MELETIOU-CHRISTOU (1979) an *Pistacia*-Arten festgestellt worden.

Die Abhängigkeit der Fettspeicherung von Entwicklungsprozessen und von der Witterung wird besonders in der Zusammenschau mit den Speicherverhalten von Kohlenhydraten erkennbar (Abb. 6). Bei vergleichender Betrachtung von Fett-

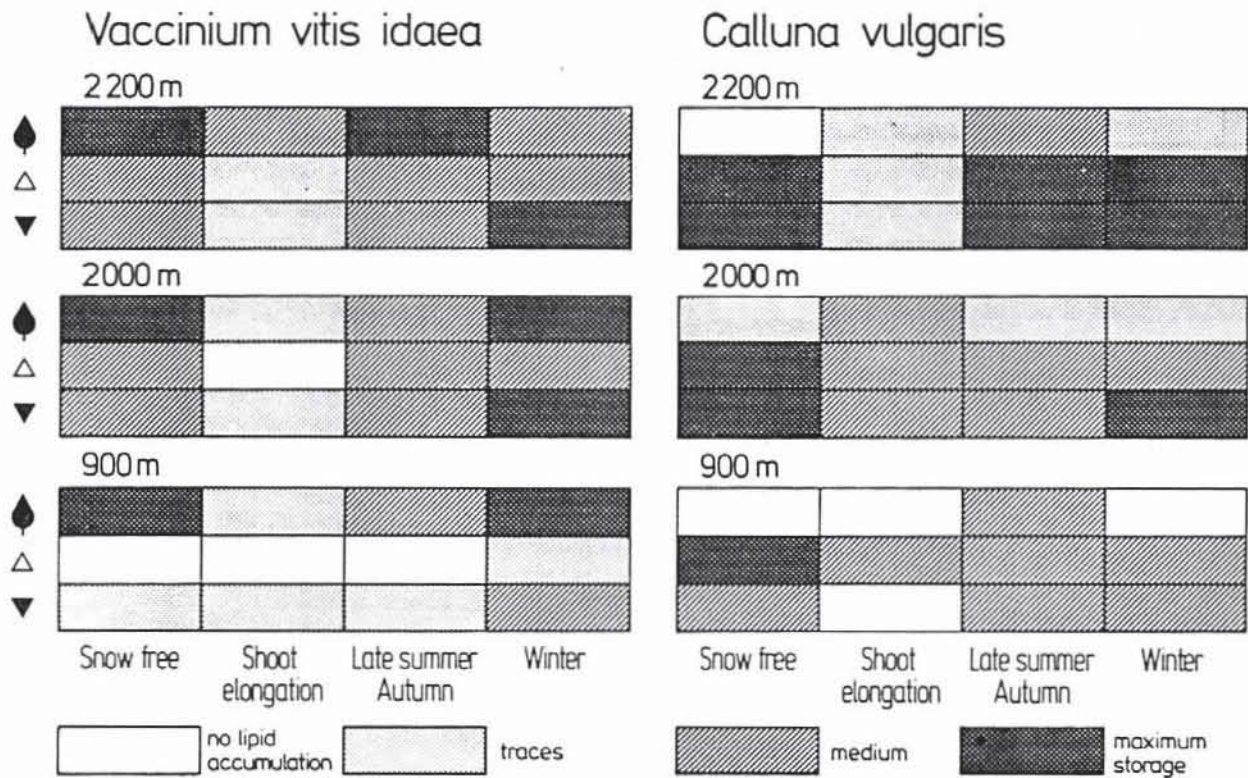


Abb. 5. — Ausmass der Fettspeicherung in Blättern (Blattsymbol), oberirdischen Sprossachsen (offenes Dreieck) und unterirdischen Teilen (schwarzes Dreieck) von *Vaccinium vitis idaea* und *Calluna vulgaris* in verschiedenen Höhenlagen. Im Gegensatz zu *Loiseleuria procumbens* sind diese beiden Ericaceenzwergsträucher im Winter regelmässig schneebedeckt. « Snow free » : Nach dem Ausapern.

FIG. 5. — Lipid content (estimates basing on histochemical assay) of leaves (leaf symbol), above ground stems (open triangle) and below ground parts (dark triangle) of *Vaccinium vitis idaea* and *Calluna vulgaris* at various altitudes. « Snow free » : after snow melting at the end of winter.

speicherung, Stärkespeicherung und der Höhe des Zuckerspiegels in den verschiedenen Teilen von *Loiseleuria procumbens* fällt die Mobilisierungsphase im April unmittelbar vor Beginn der Wachstumsaktivität auf, ferner die Assimilatverarmung im Juni zur Zeit des intensivsten Wachstums. Im Mai ist in allen Pflanzenteilen verhältnismässig reichlich Fett und Stärke nachzuweisen, was darauf schliessen lässt, dass die Pflanzen die Zeit nach der Schneeschmelze im Mai bereits ausgiebig für Assimilatbildung ausgenützt haben (vgl. auch GRABHERR, 1977).

Sehr auffällig macht sich in der Abb. 6 die Umwandlung von Speicherstoffen während der kältesten Zeit bemerkbar : schon im Oktober, vollends in den Wintermonaten November bis Februar schwindet die Stärke zugunsten löslicher Kohlenhydrate und auch der Fettgehalt nimmt zunächst wenig, im frostreichen Spätwinter hingegen besonders auf exponierten Standorten stark ab. Eine überdurchschnittlich hohe Konzentration an löslichen Kohlenhydraten weisen alle Teile von *Loiseleuria* im Zeitraum von November bis März auf, wenn an nahezu allen Tagen Frost vorkommt. Der Gehalt an löslichen Kohlenhydraten im Winter ist höher als bei einer Reihe anderer Ericaceen-Zwergsträucher (BANNISTER, 1980) und zeigt eine bemerkenswerte Konstanz (NÖTZEL, 1976).

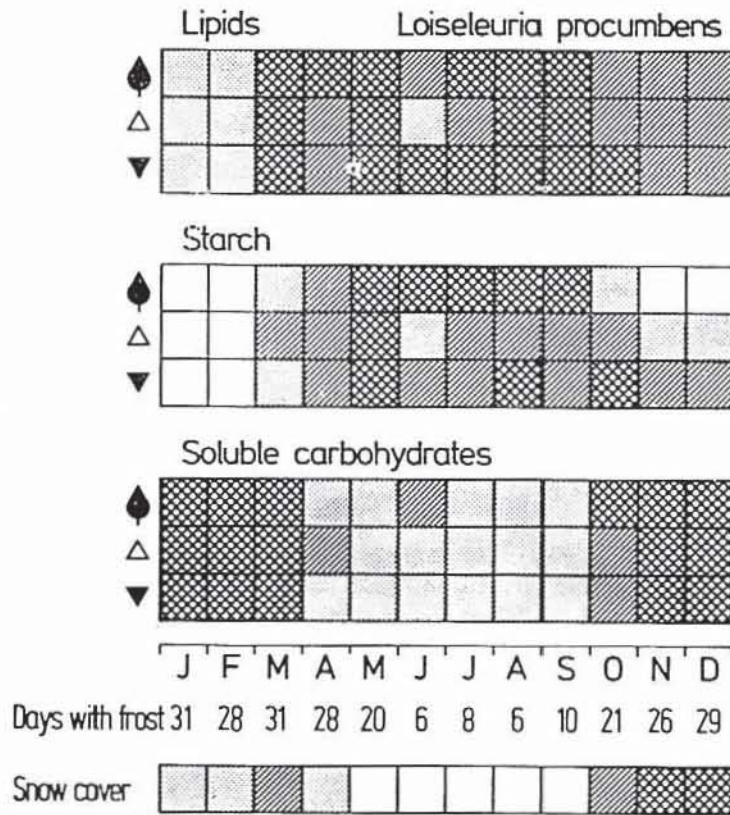


ABB. 6. — Jahreszeitliches Speicherungsverhalten von Blättern (Blattsymbol), oberirdischen Sprossachsen (offenes Dreieck) und unterirdischen Teilen (schwarzes Dreieck) von *Loiseleuria procumbens*. Fett und Stärke : gekreuzt schraffiert = reichliche Speicherung; einfach schraffiert = geringe Speicherung; punktiert = Spuren; weiss = leer. Lösliche Kohlenhydrate : (nach NÖTZEL, 1975): gekreuzt schraffiert = überdurchschnittliche Konzentration; einfach schraffiert = durchschnittliche Konzentration (Jahresdurchschnitt für Blätter 75 mg.g⁻¹ TS, für Achsenorgane 40 mg.g⁻¹ TS); punktiert = unterdurchschnittliche Konzentration. Schneedecke : gekreuzt schraffiert = höher als 30 cm; einfach schraffiert = Schneedecke geschlossen, aber niedriger als 30 cm; punktiert = lückenhafte Schneedecke; weiss = schneefrei. Phänologische Termine : Blühbeginn : 2.-3. Dekade Mai; Vollblüte : 1. Dekade Juni; Haupttriebperiode : 1. Dekade Juni-2. Dekade Juli; Abschluss des Sprosslängenwachstums : 1. Dekade August. Laubmauser : 3. Dekade Juli-1. Dekade August; Frucht reife : 3. Dekade August.

FIG. 6. — Seasonal storage trends in leaves (leaf symbol), above ground stems (open triangle) and below ground parts (black triangle) of *Loiseleuria procumbens*. Lipids and starch (histochemical assay): crossed hatched = strong reaction; hatched = low density reaction; stippled = traces; white = no reaction. Soluble carbohydrates (quantitative determinations by NÖTZEL, 1975): crossed hatched = concentrations above average level; hatched = average level (annual mean for leaves 75 mg.g⁻¹ dry matter, for stems 40 mg.g⁻¹ dry matter); stippled = concentrations below average level. Snow cover: crossed hatched = > 30 cm; hatched = permanent, but < 30 cm; stippled = incomplete snow cover; white = no snow cover. Phenological events: onset of flowering 2nd or 3rd decade of May; flowering period 1st decade of June; sprouting and extension growth 1st decade of June to 2nd decade of July; termination of extension growth 1st decade of August; shedding of senescent leaves 3rd decade of July to 1st decade of August; ripe fruits 3rd decade of August.

Vergleicht man die jahreszeitlichen Veränderungen im Speicherverhalten des alpinen Zwergstrauchs *Loiseleuria procumbens* auf klimatisch extremem Standort mit der Speicherdynamik von Coniferen in Tallagen Mitteleuropas (*Picea abies*:

JEREMIAS, 1969; *Taxus baccata*, *Thuja occidentalis*: KULL, unveröff.) und von mediterranen Sklerophyllen (DIAMANTOGLOU & KULL, 1982), so ergibt sich folgendes: Im Winter treten bei *Loiseleuria* und bei den Coniferen die höchsten Zuckergehalte auf. Für die mediterranen Arten gibt es keine typische Winterruhe; hier erfolgt in dieser Zeit vor allem eine Fettspeicherung. Im Sommer speichert *Loiseleuria* sowohl reichlich Fett als auch (in den Blättern) reichlich Stärke. Die Coniferen weisen ebenfalls während des Sommers ein Stärkemaximum und nach Ende des Wachstums (im Herbst) maximale Fettspeicherung auf (s. auch GLERUM & BALATINECZ, 1980). Die Sklerophyllen haben im Sommer während der Dürrezeit die höchsten Zuckergehalte; in den Rinden treten daneben z. T. auch grosse Stärkemengen auf. Diese Beobachtungen weisen darauf hin, dass in Phasen mit hoher Stoffwechselaktivität bei gleichzeitig herabgesetzter Wachstumsaktivität Fett gespeichert wird. Dies ist bei *Loiseleuria* im Spätsommer, bei Coniferen im Herbst, bei mediterranen Immergrünen im Winter der Fall. In Stresssituationen (Winterkälte bei *Loiseleuria* und den Coniferen, Sommerdürre bei den mediterranen Arten) steigt hingegen der Zuckerspiegel an. Die Anhäufung von Zucker scheint ausserdem an Zeiten verringerter Stoffwechselaktivität gebunden zu sein. Dies mag damit zusammenhängen, dass ein hoher Kohlenhydratspiegel die Atmungsrate erhöhen kann (PENNING DE VRIES *et al.*, 1979). Untersuchungen von COGGESHALL & HODGES (1980) haben gezeigt, dass vor allem die für Aufbauvorgänge erforderliche Atmung durch Kohlenhydrate stimuliert wird, wogegen zwischen Erhaltungsatmung und Verfügbarkeit von Kohlenhydraten keine eindeutige Korrelation besteht. Weniger klar liegen die Verhältnisse für die Stärke; doch lassen sich die Befunde vielleicht so deuten, dass in Zeiten, in denen eine rasche Mobilisierung oder Verlagerung der Reservestoffe erfolgt, aber eine Anreicherung osmotisch wirksamer Kohlenhydrate nicht begünstigt ist, bevorzugt Stärke gespeichert wird.

FETTSPEICHERUNG UND ENERGIEVORRAT IN DER ALPINEN ZWERGSTRAUCHHEIDE

Ausgehend von den vorliegenden Bestimmungen des Fettgehaltes der verschiedenen Pflanzenteile von *Loiseleuria procumbens* und den von SCHMIDT (1977) gewonnenen Daten zur Produktionsökologie der *Loiseleuria*heide auf dem Patscherkofel kann die in der Biomasse gespeicherte und die durch die jährliche Stoffproduktion neu gebildete Fettmenge grössenordnungsmässig berechnet werden. Demnach lagern in der *Loiseleuria*heide im Sommer rund $2,4 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$, im Winter $2 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ Fett. Wegen der grösseren Biomasse ist das Speichervermögen der unterirdischen Pflanzenteile trotz der geringeren Fettkonzentration so gross, dass 54 % des gesamten Fettvorrates des Bestandes dort gespeichert sind. Die mehrjährigen Blätter und grünen Achsen enthalten durchschnittlich 27 %, die oberirdischen verkorkten Achsen 14 % und die diesjährigen Triebe 4 % der im Bestand gespeicherten Fettmenge; das restliche 1 % entfällt auf Blüten und Früchte. Auch in der Streu lagern erhebliche Mengen von Fett. Bei einem Streuvorrat von $10,8 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$ (SCHMIDT, 1977) und einem durchschnittlichen Fettgehalt der Streu von 12,3 % ($134 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ TS in der obersten Schicht, $113 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ in der untersten Schicht) ergibt sich eine Fettmenge von $1,3 \text{ t} \cdot \text{ha}^{-1}$, die eine wesentliche Nahrungsgrundlage für die heterotrophen und insbesondere die saprovoren Organismen des Zwergstrauchheide-Ökosystems darstellt. Die hohe mikrobielle Aktivität in der Streu und im Boden unter *Loiseleuria*pflanzen, die SCHINNER (1982) nachgewiesen hat, könnte mit dem Energiereichtum und der guten Erschliessbarkeit der in der Streu enthaltenen Speicherfette zusammenhängen. Der Energievorrat in der gesamten Phytomasse der *Loiseleuria*heide ist mit rund

116 MJ.m⁻² so hoch wie jener von Pflanzenbeständen mit 1,3 bis 1,5 mal so viel Phytomasse (z. B. Buschland und lichte Wälder).

Der Fettumsatz während des Jahres lässt sich überschlagsweise aus der Differenz zwischen dem maximalen und dem minimalen Bestandesvorrat an Fett berechnen. Er beträgt für die oberirdischen Teile 0,47 t.ha⁻¹, für die unterirdischen Teile 0,59 t.ha⁻¹. In die während der Vegetationsperiode produzierte oberirdische Biomasse (3,17 t TS.ha⁻¹) werden 0,345 t.ha⁻¹ Fett eingelagert. Aus dem Vergleich zwischen dem Neuzuwachs und dem gesamten Fettumsatz ergibt sich, dass der Beitrag der älteren Pflanzenteile zur Auffüllung der Fettspeicher doppelt so hoch ist wie jener des Neuzuwachses. Dies steht mit Befunden an anderen Arten in Einklang. So wird in der Buche der weitaus grösste Anteil des Reservefettes im Stamm gespeichert, der Anteil in den Ästen, Zweigen und Knospen macht weniger als 1/5 des gesamten Fettes der Pflanze aus (GÄUMANN, 1935). Bei *Abies veitchii* enthalten nach KIMURA (1969) alte Organe im Winter fast das Eineinhalbfache an Reservekohlenhydraten gegenüber dem Neuzuwachs.

Der Umfang des Fettumsatzes weist auf eine intensive Einbeziehung dieses Speicherstoffes in den Betriebs- und Baustoffwechsel hin. Es ist aber auch nicht auszuschliessen, dass der hohe Fettgehalt der Ericaceen im Zusammenhang mit der niedrigen Mineralisierungsrate in Rohhumusböden (LARCHER, 1977; REHDER & SCHÄFER, 1978) stehen könnte. Von Algen ist bekannt, dass Stickstoffmangel zu Fettanreicherung führt. Die Frage nach der besonderen physiologischen und ökologischen Bedeutung der Fette bei alpinen Ericaceenzwergsträuchern sowie nach den Ursachen und dem Mechanismus verstärkter Fettspeicherung in Stresssituationen bleibt somit noch unbeantwortet.

LITERATUR

- AMENTA J. S., 1964. — A rapid chemical method for quantification of lipids separated by thin-layer chromatography. *J. Lipid Res.*, 5, 270-272.
- BAILEY R. W., 1962. — A method for measurement of lipid-bound sugar in plant tissue. *Anal. Biochem.*, 3, 178-182.
- BANNISTER P., 1980. — The non-structural carbohydrate contents of ericaceous dwarf shrubs from Scotland and Austria. *Acta Oecol. (Oecol. Plant.)*, 1 (15), 275-292.
- BLIGH E. G. & DYER W. D., 1959. — A rapid method of total lipid extraction and purification. *Can. J. Biochem. Physiol.*, 37, 911-917.
- BLISS L. C., 1962. — Caloric and lipid content in alpine tundra plants. *Ecology*, 43, 753-757.
- CERNUSCA A., 1976. — Bestandesstruktur, Bioklima und Energiehaushalt von alpinen Zwergstrauchbeständen. *Oecol. Plant.*, 11, 71-102.
- COGGESHALL B. M. & HODGES H. F., 1980. — The effect of carbohydrate concentration on the respiration rate of soybean. *Crop Sci.*, 20, 86-90.
- DIAMANTOGLOU S. & KULL U., 1982. — Seasonal trends in the storage of lipids by Mediterranean sclerophylls and relations to carbohydrate storage. *Acta Oecol. Oecol. Plant.*, 3 (17), 241-248.
- DIAMANTOGLOU S. & MELETIOU-CHRISTOU M. S., 1979. — Kohlenhydratgehalte und osmotische Verhältnisse bei Blättern und Rinden von *Pistacia lentiscus*, *Pistacia terebinthus* und *Pistacia vera* im Jahresgang. *Flora*, 169, 168-176.
- EIKELAND H. J., 1922. — Norske straaforanalyser. *Meld. Norges Landbrukshogskole*, 3-4.
- GÄUMANN E., 1935. — Der Stoffhaushalt der Buche (*Fagus sylvatica* L.) im Laufe eines Jahres. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.*, 44, 157-334.
- GLERUM C. & BALATINECZ J. J., 1980. — Formation and distribution of food reserves during autumn and their subsequent utilization in jack pine. *Can. J. Bot.*, 58, 40-54.

- GRABHERR G., 1977. — Der CO₂-Gaswechsel des immergrünen Zwergstrauches *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. in Abhängigkeit von Strahlung, Temperatur, Wasserstress und phänologischem Zustand. *Photosynthetica*, **11**, 302-310.
- GRABHERR G., 1980. — Variability and ecology of the alpine dwarf shrub community *Loiseleurio-Cetrarietum*. *Vegetatio*, **41**, 111-120.
- HADLEY E. B. & BLISS L. C., 1964. — Energy relationships of alpine plants on Mt. Washington, New Hampshire. *Ecol. Monogr.*, **34**, 331-357.
- JENSEN W. A., 1962. — *Botanical Histochemistry*. Freeman, S. Francisco and London.
- JEREMIAS K., 1969. — Speicherphysiologische Untersuchungen bei *Picea abies* und *Sequoiadendron giganteum*. *Mitt. Ver. Forstl. Standortskde. u. Forstpflanzenzüchtung*, **19**, 58-66.
- KIMURA M., 1969. — Ecological and physiological studies on the vegetation of Mt. Shimagare. VII. Analysis of production processes of a young *Abies* stand based on the carbohydrate economy. *Bot. Mag. Tokyo*, **82**, 6-19.
- KULL U. & JEREMIAS K., 1972. — Die Fettsäurezusammensetzung der verseifbaren Lipide aus Rinden von *Populus balsamifera* im Jahresgang. *Z. Pflanzenphysiol.*, **68**, 55-62.
- LARCHER W., 1977. — Ergebnisse des IBP-Projekts « Zwergstrauchheide Patscherkofel ». *Sitz. Ber. Österr. Akad. Wiss., Math.-Naturw. Kl., Abt. I*, **186**, 301-371.
- LARCHER W., SCHMIDT L. & TACHAGER A., 1973 a. — Starke Fettspeicherung und hoher Kaloriengehalt bei *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. *Æcol. Plant.*, **8**, 377-383.
- LARCHER W., CERNUSCA A. & SCHMIDT L., 1973 b. — Stoffproduktion und Energiebilanz in Zwergstrauchbeständen auf dem Patscherkofel bei Innsbruck. In: H. ELLENBERG (ed.), *Ökosystemforschung*. Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 175-194.
- NELSON N., 1944. — A photometric adaptation of the Somogyi method for the determination of glucose. *J. biol. Chem.*, **153**, 375-380.
- NÖTZEL E., 1975. — Kohlenhydrat- und Stickstoffgehalte vom *Loiseleuria procumbens* (L.) Desv. im Jahresverlauf. *Dissertation*, Innsbruck.
- PENNING DE VRIES F. W. T., WITLAGE J. M. & KREMER D., 1979. — Rates of respiration and of increase in structural dry matter in young wheat, ryegrass and maize plants in relation to temperature, to water stress and to their sugar content. *Ann. Bot.*, **44**, 595-609.
- POHL P., GLASL M. & WAGNER H., 1970. — Zur Analytik pflanzlicher Glyko- und Phospholipide und ihrer Fettsäuren. *J. Chromatogr.*, **49**, 488-492.
- REHDER H. & SCHÄFER A., 1978. — Nutrient turnover studies in alpine ecosystems. IV. Communities of the Central Alps and comparative survey. *Æcologia*, **34**, 309-327.
- SCHINNER F., 1982. — CO₂-Freisetzung, Enzymaktivitäten und Bakteriendichte von Böden unter Spaliersträuchern und Polsterpflanzen in der alpinen Stufe. *Acta Æcologica (Æcol. Plant.)*, **3** (17), 49-58.
- SCHMIDT L., 1974. — Stoffproduktion und Energiegehalt von alpinen Zwergstrauchgesellschaften. *Dissertation*, Innsbruck.
- SCHMIDT L., 1977. — Phytomassevorrat und Nettoprimärproduktivität alpiner Zwergstrauchbestände. *Æcol. Plant.*, **12**, 195-213.
- STANLEY O. B., 1931. — Fat deposits in certain Ericaceae. *Butler Univ. Bot. Studies*, **2**, 33-41.
- WIEDMAIER J. & KULL U., 1978. — Die Aufnahme von cAMP und seine Wirkungen auf den Kohlenhydrat- und Lipidstoffwechsel grüner Blätter. *Biochem. Physiol. Pflanzen*, **172**, 421-437.
- WINTER E., 1963. — Über ein neues Verfahren zur Bestimmung und Untersuchung von Fetten in Lebensmitteln. *Z. Lebensmittelunters. und-forschung*, **123**, 205-210.
- ZACHHUBER K. & LARCHER W., 1978. — Energy contents of different alpine species of *Saxifraga* and *Primula* depending on their altitudinal distribution. *Photosynthetica*, **12**, 436-439.