

Zum Stoffwechsel der aufblühenden und welkenden Korolle der Prunkwinde *Ipomoea purpurea* : I. Beziehungen zwischen Gestaltwandel, Stofftransport, Atmung und Invertaseaktivität

Autor(en): **Winkenbach, Felix**

Objektyp: **Article**

Zeitschrift: **Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse**

Band (Jahr): **80 (1970)**

PDF erstellt am: **03.07.2024**

Persistenter Link: <https://doi.org/10.5169/seals-56312>

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Inhalten der Zeitschriften. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern.

Die auf der Plattform e-periodica veröffentlichten Dokumente stehen für nicht-kommerzielle Zwecke in Lehre und Forschung sowie für die private Nutzung frei zur Verfügung. Einzelne Dateien oder Ausdrucke aus diesem Angebot können zusammen mit diesen Nutzungsbedingungen und den korrekten Herkunftsbezeichnungen weitergegeben werden.

Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Die systematische Speicherung von Teilen des elektronischen Angebots auf anderen Servern bedarf ebenfalls des schriftlichen Einverständnisses der Rechteinhaber.

Haftungsausschluss

Alle Angaben erfolgen ohne Gewähr für Vollständigkeit oder Richtigkeit. Es wird keine Haftung übernommen für Schäden durch die Verwendung von Informationen aus diesem Online-Angebot oder durch das Fehlen von Informationen. Dies gilt auch für Inhalte Dritter, die über dieses Angebot zugänglich sind.

Zum Stoffwechsel der aufblühenden und welkenden Korolle der Prunkwinde *Ipomoea purpurea*

I. Beziehungen zwischen Gestaltwandel, Stofftransport, Atmung und Invertaseaktivität

Von *Felix Winkenbach*

(Institut für Allgemeine Botanik der Eidgenössischen Technischen Hochschule,
Zürich)

Manuskript eingegangen am 12. Januar 1970

A. Einleitung und Problemstellung

“The flower is an organ of great interest from many points of view, and it is remarkable that so little work has been done on its metabolism. This neglect cannot be attributed to any lack of interesting results, for the few investigations recorded in this field show that the flower is the seat of intense metabolic activity.” (McKee, 1958)

Schumacher (1932) beobachtete in Blütenblättern verschiedener Arten während des Blühens und Welkens eine starke Abnahme der Proteine. Rasch welkende Blüten, wie jene der Winden, zogen in kurzer Zeit einen grossen Teil des Gesamtstickstoffs in die Pflanze zurück. Combes (1935) entdeckte zudem bei der Entwicklung des Perigons von Feuerlilien nach einer starken Zufuhr von Zuckern und Mineralstoffen einen schnellen Rückzug dieser Stoffe in die Pflanze.

Neuere Vorstellungen über den Stofftransport und das lytische System in Pflanzen verlockten dazu, metabolische Vorgänge in Blütenblättern genauer zu untersuchen. *Ipomoea purpurea*, eine Art, die täglich viele kurzblühende und rasch welkende Blüten entfaltet, war dazu geeignet.

Zunächst wurde der Wechsel von Gestalt und Farbe der Korolle, sodann die beträchtlichen Stoffverschiebungen, die mit dem Aufblühen und Welken einhergehen, untersucht. Schliesslich wurde im Zusammenhang mit dem Transport der Assimilate insbesondere die Änderung der Invertaseaktivität und der Atmung abgeklärt.

B. Material und Methoden

1. Objekt und Kultur

Ipomoea purpurea (*rubro coerulea praecox*) wurde in neutrale Gartenerde gesät und im Warmhaus oder im Freiland kultiviert (Lieferant: Samen Mauser, Zürich). Im Winter wurde während 14 Stunden künstlich belichtet.

2. Sammeln, Homogenisation und Extraktion der Korollen

Methode I: Von jedem Blühstadium wurden 15 möglichst gleichwertige Blüten ausgewählt und sogleich auf 0° abgekühlt.

Davon wurden 5 sofort zerkleinert und in heissem 80% Äthanol abgetötet. Die Zucker wurden mit 80% Äthanol und die Stärke mit 52% Perchlorsäure nach Glegg (1956) extrahiert.

10 zerkleinerte Korollen wurden bei 0 °C mit 10 ml 0,025 M Carbonatpuffer pH 6,5 homogenisiert (Sorvall Omni-Mixer, Stufe 7, 3 Min.) und durch ein feines Planktonnetz gepresst. Der Rückstand wurde mit 3 g Quarzsand (0,1–0,8 mm \varnothing) und 5 ml Carbonatpuffer mit dem Pistill in der Reibschale zerrieben und kurz zentrifugiert (1 Min., 500 g). Der Überstand wurde mit dem Filtrat vereinigt und das Sediment nach Resuspension nochmals zentrifugiert (10 Min., 2000 g). Die vereinigten Extrakte wurden auf 25 ml Endvolumen ergänzt und für Enzym- und Stoffbestimmungen verwendet.

Aliquote der Extrakte wurden zweimal mit verdünnter eiskalter Perchlorsäure extrahiert (Endkonzentration 0,2 N) und zentrifugiert (5 Min., 2000 g). Die vereinigten Überstände ergaben die säurelösliche Fraktion. Das Sediment wurde zweimal mit 0,2 N Perchlorsäure gewaschen. Mit Chloroform-Methanol (2:1) wurden die Lipide extrahiert. Die Nukleinsäuren wurden in 0,5 N Perchlorsäure (20 Min., 90 °C) hydrolysiert. Aus dem Sediment wurden mit 1 N NaOH bei Zimmertemperatur während einiger Stunden die Proteine extrahiert. Ohne vorangehende Lipidextraktion wurden höhere Proteinwerte erhalten. Es wurde deshalb der Proteinwert mit und ohne vorangehende Lipidextraktion bestimmt und der Mittelwert errechnet.

Methode II: Von jedem Blühstadium wurden 10 mittlere Korollen gesammelt, 5 dienten zur Stoffbestimmung und 5 zur Bestimmung des Frisch- und Trockengewichtes (105 °C, 24 Stunden). Die zerkleinerten Korollen wurden zweimal in der Reibschale mit dem Pistill in 3–10 ml 0,2 N Perchlorsäure homogenisiert und zentrifugiert (10 Min., 2000 g). Die vereinigten Überstände ergaben die säurelösliche Fraktion. Das Sediment wurde zweimal mit 0,2 N Perchlorsäure gewaschen. Daraus wurden mit 1,6 N Perchlorsäure (18 Stunden, Zimmertemperatur) die RNS und zweimal über Nacht bei 37 °C die DNS extrahiert (Wollgiehn, 1961). Aus dem Rückstand wurden mit 1 N Natronlauge (4 Min., 100 °C) die Eiweiße extrahiert.

3. Stoffbestimmungen

Der RNS-Gehalt wurde nach fraktionierter Hydrolyse spektrophotometrisch bei 260 nm und der DNS-Gehalt mit Diphenylamin nach Burton (1956) bestimmt. Nach heisser Hydrolyse wurde der RNS-Gehalt mit Orcinol nach Mejbaum (1939) bestimmt. Die Bestimmung der Proteine erfolgte nach Lowry et al. (1951). Das säurelösliche α -Amino-N wurde mit Ninhydrin nach Ya Pin Lee et al. (1966) bestimmt und als ninhydrinpositive Verbindungen bezeichnet. Phosphat: Proben des Extraktes oder der säurelöslichen Fraktion wurden mit 70 % Perchlorsäure im Thermoblock bei 90–200 °C verdaut; in den klaren Proben wurde der Phosphatgehalt nach Fiske und SubbaRow (1925) bestimmt. Die Bestimmung der Stärke und der äthanollöslichen Zucker erfolgte mit Anthron (Glegg, 1956). Die reduzierenden Zucker wurden mit Dinitrosalicylsäure bestimmt (Sumner, 1925).

4. Invertase

Proben von Korollenextrakten wurden in 2,5 % Saccharose und 0,1 M Citratpuffer pH 5,5 bei 37 °C inkubiert und die reduzierenden Zucker mit Dinitrosalicylsäure bestimmt (Sumner, 1925).

5. Strukturgebundene Enzymaktivität

Zerkleinerte Korollen wurden in der Reibschale mit Quarzsand (0,1–0,8 mm \varnothing) und mit Homogenisationsmedium (0,5 M Sorbit, 0,05 M Tris-Puffer pH 7,5, 0,001 M EDTA) versetzt und mit dem Pistill homogenisiert. Das Homogenat wurde vorzentrifugiert (5 Min., 500 g) und der Ultrazentrifugation unterworfen (weitere Angaben im Text).

6. Pressäfte, Gehalt an Kationen und gelösten Teilchen

15 zerkleinerte Korollentrichter wurden in der Reibschale mit dem Pistill homogenisiert, durch ein feines Planktonnetz gepresst und durch einen Papierfilter filtriert. Im Filtrat wurde mit einem Osmometer (Knauer) kryoskopisch der osmotische Wert bestimmt. Der Gehalt an Kalium und Natrium wurde mit einem Flammenspektrophotometer (Instrumentation Laboratory, Boston) und der Gehalt an Magnesium und Calcium mit einem Atomic Absorption Spectrophotometer (Perkin-Elmer) gemessen.

Aus dem Frisch- und Trockengewicht (21 Stunden, 105 °C) von 6 Korollentrichtern wurde der Wassergehalt errechnet. Das Produkt aus Wassergehalt und Konzentration der gelösten Teilchen bzw. der Kationen ergab den Gehalt je Korollentrichter.

7. Papierchromatographie

Anthocyan: Es wurde die Rundfiltermethode benützt und als Lösungsmittel n-Butanol-Eisessig-Wasser (4:1:5) verwendet (Bayer, 1959).

Zucker: Die mit 80% Äthanol extrahierten Zucker wurden bis zur Trockene eingedampft und in Pyridin aufgenommen. Als Trenngemisch diente ebenfalls n-Butanol-Eisessig-Wasser (4:1:5) (Partridge, 1951) und als Sprühreagens Anilin-Oxalsäure (Partridge et al., 1948).

8. Atmung

Respiratorischer Quotient (RQ): Stücklein des Korollentrichters (300 mg) wurden in 0,05 M Phosphatpuffer pH 6,5 in Warburgkölbchen inkubiert und die O₂-Aufnahme sowie die CO₂-Abgabe gemessen.

CO₂-Abgabe von Blüten: Die untersuchte Blütenknospe befand sich an einem abgeschnittenen, 50–100 cm langen Zweig, der mehrere Blütenknospen und Blätter enthielt und in Brunnenwasser eingestellt war. Sie wurde in eine Plexiglasküvette eingeschlossen. Diese war mit einem Infrarotabsorptionsspektrometer (URAS) (Messbereich ca. 250–350 ppm CO₂) verbunden, und eine Aquariumpumpe besorgte die regelmässige Umwälzung der Luft im geschlossenen System. In einem Versuch betrug das Systemvolumen 1,1 l, die Luft war feucht und die Temperatur nicht konstant. In einem weiteren Versuch wurde die Luft mit Kupfersulfat trocken, die Temperatur in einem thermostatierten Wasserbad bei 22,5–23 °C konstant gehalten. Ungefähr jede Stunde wurde die Kohlensäure an Chloralkali absorbiert, damit die Konzentration des CO₂ im Messbereich des URAS blieb.

9. Histologie

Das Anthocyan wurde anhand von Frischschnitten lokalisiert. Für histologische Beobachtungen wurden Korollenstücklein mit Formol (70%)-Eisessig (5%)-Äthanol (5%)-Wasser (20%) fixiert, in Paraffin eingebettet und die Mikrotomschnitte mit Fastgreen-Safranin gefärbt.

C. Ergebnisse

1. Entwicklung der Korolle

a) *Morphologie*: Während des vegetativen Wachstums von *Ipomoea* bilden sich neben dem Haupttrieb kurze Seitentriebe mit Blütenknospenanlagen, die sich ungefähr zwei Monate nach der Aussaat weiter entwickeln (Tafel I, Abb. 1 A, B).

Die Knospen entfalten sich am Morgen und blühen einen Tag. Im Verlauf der vorangehenden Nacht lockert sich die Spirale des anfänglich kompakt gewundenen Korollentrichters, und seine Farbe wechselt von Weinrot über Violett zu Blau. Es wird deutlich, dass sich die Oberfläche der Knospe in die Korollenröhre und fünf sich verjüngende Leisten gliedert. Diese Leisten sind am Rand durch schmale Rippen verstärkt (Tafel I, Abb. 1 C). Zwischen fünf und sechs Uhr morgens sind die Leisten entspiralisiert. Sie wölben sich nach aussen und entrollen in etwa einer Stunde den Trichter. In der folgenden halben Stunde entfalten die Leisten den Trichter (Tafel I, Abb. 1 B), ähnlich wie die Stäbe eines Schirms die Fläche aufspannen. Der Entfaltung folgt eine Straffung des Trichtergewebes, und ungefähr ab sieben Uhr lockt die vollkommen entfaltete Korolle Insekten an (Tafel I, Abb. 1 C).

Die Blühdauer variiert zwischen sechs und elf Stunden. An warmen Tagen setzt das Welken schon um Mittag, an kühlen Tagen erst am Abend ein. Als erstes Anzeichen des Welkens verfärben sich die Epidermiszellen, die den Leisten gegenüberliegen, von Blau zu Weinrot (= Bildung von Verblühstreifen). Bald darauf beginnt der Trichter sich vom Rand her einzurollen (Tafel I, Abb. 1 D, E). Während des Einrollens wechselt seine Farbe von Blau über Violett zu Weinrot-Rosa. Nach zirka

Tafel I

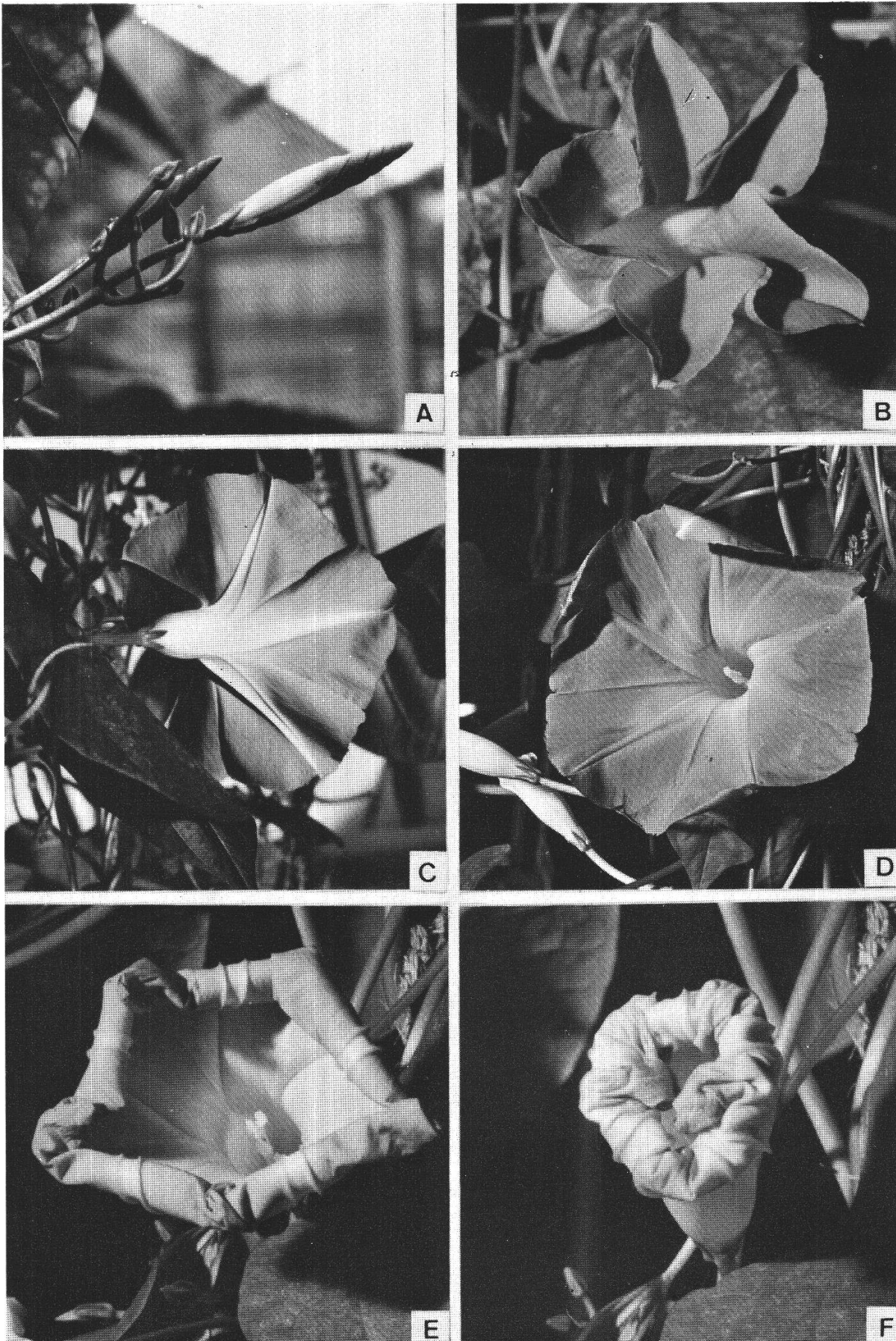


Abbildung 1 A-F

Der Gestaltwandel der Korolle im Laufe der Entwicklung

Leere Seite
Blank page
Page vide

sechs Stunden ist der Trichter eingerollt (Tafel I, Abb. 1 F). Auch die Röhre beginnt zu welken, und in der zweiten Nacht nach dem Blühen oder später fällt die welke Korolle ab.

Offensichtlich spielen beim Entfalten und Einrollen die Leisten mit ihren Rippen eine wesentliche Rolle: Beim Entfalten wölben sie sich zuerst nach aussen, und beim Welken verursachen sie die Einrollbewegung (Tafel I, Abb. 1 B, D).

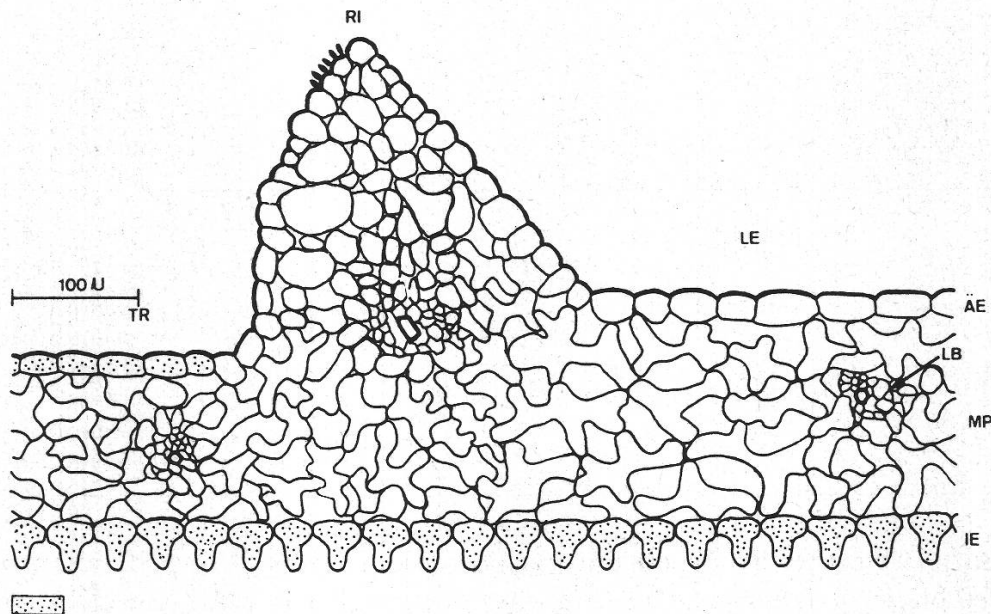


Abbildung 2

Querschnitt durch eine Rippe (RI) mit angrenzender Trichterfläche (TR) und Leiste (LE). Äussere Epidermis (ÄE), ein dünnwandiges Plattenepithel; innere Epidermis (IE) aus Papillen. In der Rippe und im Mesophyll (MP) bikollaterale Leitbündel mit Schraubentracheiden (LB). Getüpfelt: Anthocyanhaltige Zellen

Auf dem Querschnitt durch die Rippe (Abb. 2) fallen die gelappten Mesophyllzellen mit den weiten Interzellularräumen auf, welche die Korolle wie ein vielfältig verstreutes Gerüst stützen. Von diesen Zellen unterscheiden sich die spindelförmigen Rippenzellen, die parallel zur Längsachse der Rippe verlaufen. Die äusseren Rippenzellen haben ein enges Lumen und kleine Interzellularen, gegen innen sind die Zellen und Interzellularen grösser und gehen in die gelappten Mesophyllzellen über.

Der polare Bau der Rippen erklärt weitgehend ihre Funktion beim Einrollen des Trichters. Die kleinen spindelförmigen Zellen mit den engen Interzellularen sind weniger dehnbar als das lockere Gerüst der Mesophyllzellen. Wenn beim Welken in den randnahen Zellen der Turgor sinkt, schrumpfen die innern Zellen stärker als die äusseren: Die Leisten wölben sich in dieser Zone nach innen. Sinkt der Turgor graduell vom Trichterrand gegen die Röhre, resultiert die Einrollbewegung.

Es stellt sich die Frage, wie die Änderung der Blütenfarbe und der Gestalt mit den physiologischen Vorgängen in der Korolle zusammenhängt. Über die Farbbildung bei Blüten sind verschiedene Ansichten verbreitet, und es schien notwendig, darüber Versuche anzustellen. Im Zusammenhang mit der Gestaltänderung der

Korolle wurde der Gehalt an protoplasmatischen Stoffen – vor allem Mikromoleküle – bestimmt.

b) *Farbänderung*: Bei *Ipomoea* ist das Anthocyan ausschliesslich in den Vakuolen der Epidermiszellen des Trichters lokalisiert. In Papierchromatogrammen ist ein Anthocyan nachweisbar, dessen Rf in n-Butanol-Eisessig-Wasser 0,24 beträgt (Malvin als Referenz: Rf = 0,47). In Pressäften reagiert das Anthocyan nicht mit dreiwertigen Eisensalzen und dialysiert gegen dest. Wasser (Dialysierschlauch Visking Typ 8/32). Folglich sind Komplexbindung und kolloidale Bindung des Anthocyan unwahrscheinlich.

Tabelle 1
pH des Pressaftes und Farbe des Trichters in verschiedenen Entwicklungsstadien

Stadium	Zeitpunkt	pH	Farbe des Trichters
Knospe	10.00 – 1 Tag	6,2	weinrot
Knospe	23.30 – 1 Tag	6,5	weinrot-violett
blühend	10.00 Blühtag	6,8	blau
blühend	13.00 Blühtag	7,05	blau
welk	23.30 Blühtag	5,75	weinrot-rosa
welk	10.00 + 1 Tag	5,6	weinrot-rosa

Pressäfte weinroter Knospen und welker Trichter sind schwach sauer, während Pressäfte blauer Trichter neutral sind oder nur wenig von pH 7 abweichen (Tab. 1). Pressäfte blauer Blüten haben violette Farbe. Bei neutralem pH enthalten diese Pressäfte in Citratpuffer eine starke Blaukomponente, während sie in Phosphat- oder Veronalacetatpuffer eine deutliche Rotkomponente enthalten. Bei sauren pH-Werten, welche die Farbe der Knospe und des welken Trichters imitieren, unterscheiden sich die drei Puffer nicht in der Farbbildung (Tab. 2).

Tabelle 2
Farbe und Absorptionsmaximum des Pressaftes in Citratpuffer, Phosphatpuffer und Veronalacetatpuffer

pH	Stadium	Absorptionsmaximum (λ)	Farbe des Pressaftes
5,6	welk	547 nm	weinrot-rosa
6,3	Knospe	552 nm	weinrot
7,0	blühend	575 nm ¹	violett

¹ In Citratpuffer $\lambda = 592$ nm, Pressaft blau-violett

Der Wechsel der Blütenfarbe scheint daher hauptsächlich durch die Änderung des pH in den Vakuolen bedingt zu sein, das heisst, das Anthocyan spielt die Rolle eines pH-Indikators im Zellsaft der Epidermiszellen. Die chemische Natur der Vakuoleninhaltsstoffe dürfte eine zusätzliche Rolle spielen, zum Beispiel verstärkt das dreiwertige Citrat bei neutralem pH die Blaufärbung.

c) *Stoffliche Veränderungen*: Diese können zunächst durch die Gehalte an Stoffen in verschiedenen Entwicklungsstadien ausgedrückt werden (Abb. 3 A, B).

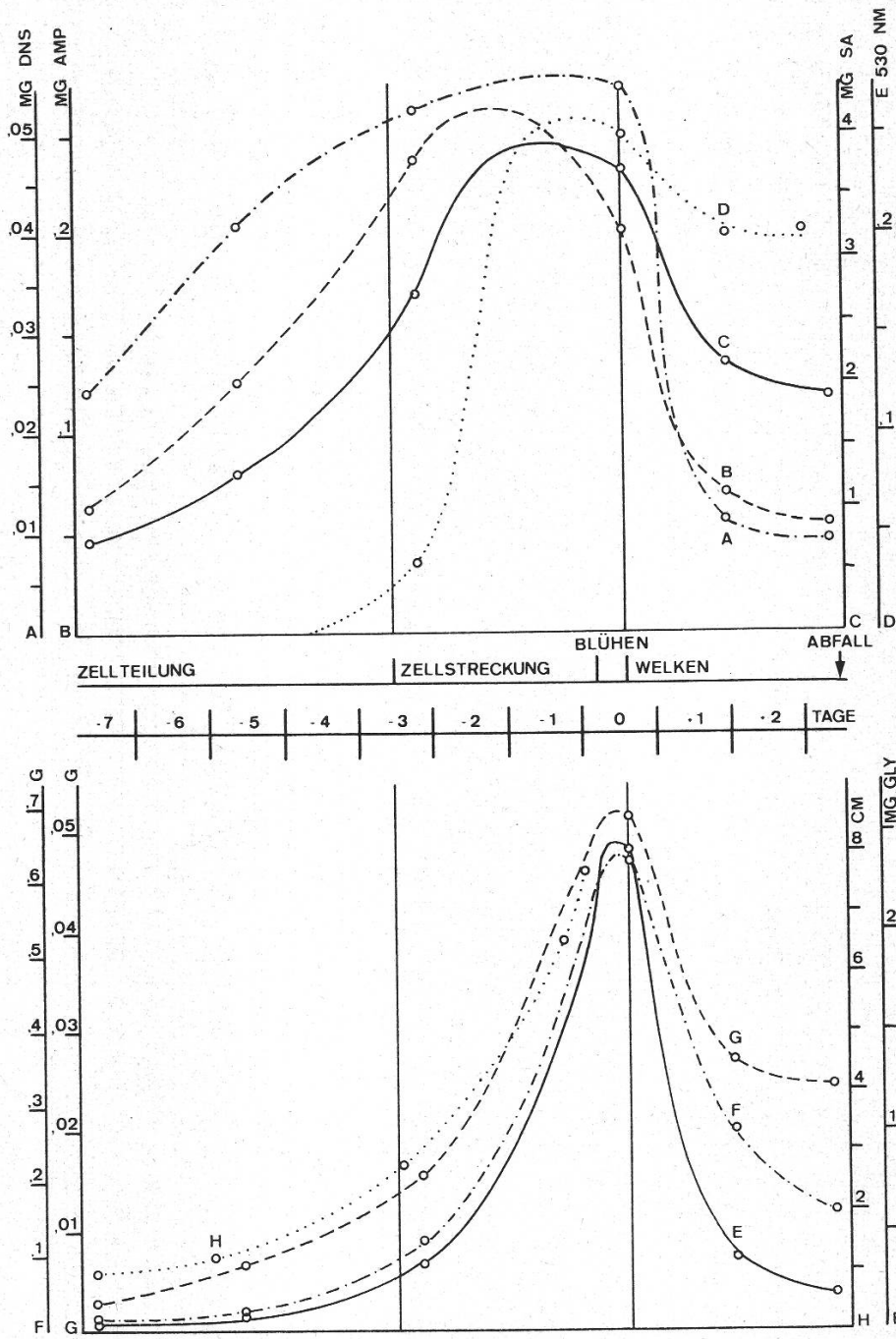


Abbildung 3

Gehalt an Stoffen je Korolle im Laufe der Entwicklung. (A) DNS (mg Hering-DNS), (B) RNS (mg Adenosinmonophosphat), (C) Protein (mg Serumalbumin), (D) Anthocyan (Extinktionseinheiten), (E) ninhydrinpositive Verbindungen (mg Glycin), (F) Frischgewicht (Gramm), (G) Trockengewicht (Gramm) und (H) Knospenlänge (Zentimeter) (Methode II)

Das Wachstum der Knospen lässt sich in die Zellteilungs- und Zellstreckungsphase gliedern. Die Zellteilungsphase ist charakterisiert durch die Zunahme der

Desoxyribonukleinsäure (DNS) und das geringe Längenwachstum. Sie dauert bis zum dritten Tag vor dem Blühen. Auch die Ribonukleinsäuren (RNS) und die Proteine werden hauptsächlich in dieser Phase gebildet. Die Zellstreckungsphase (2 bis 3 Tage) ist charakterisiert durch das beschleunigte Längenwachstum und den konstanten Gehalt an DNS. Das Trockengewicht, das Frischgewicht und die ninhydrinpositiven Verbindungen nehmen hauptsächlich in dieser Phase zu. Der Gehalt an Proteinen nimmt anfänglich stark zu und bleibt nachher konstant. Die RNS nimmt zu Beginn leicht zu und in der späten Streckungsphase deutlich ab. Der Hauptteil des Anthocyans wird in dieser Phase synthetisiert.

Während der Blühphase bleibt der Stoffgehalt im grossen und ganzen konstant; nur die RNS nimmt stark ab.

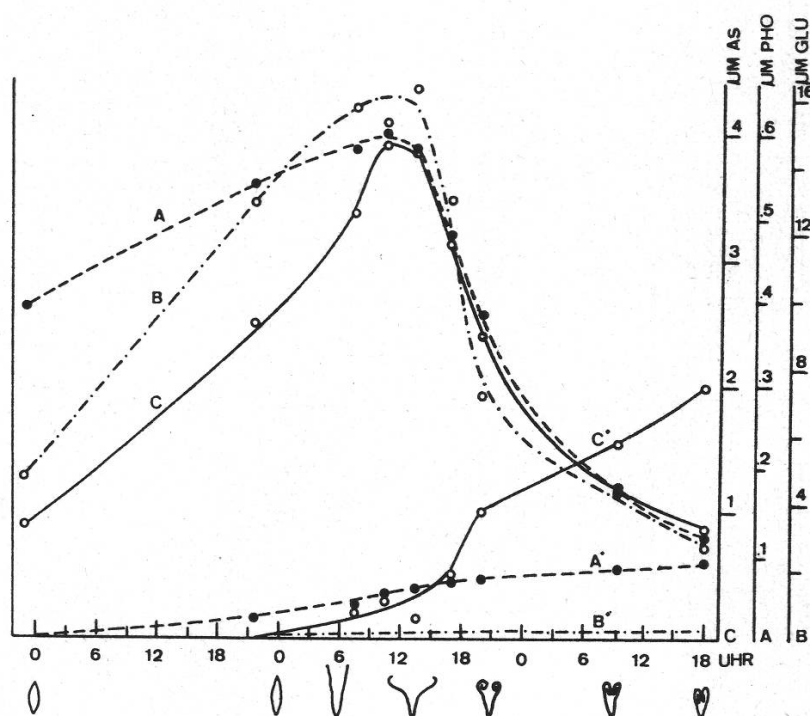


Abbildung 4

(A) Säurelösliche Phosphatverbindungen (μM Phosphat) und (C) ninhydrinpositive Verbindungen (μM Glycin) sowie (B) äthanollösliche Zucker (μM Glukose) je $\frac{1}{10}$ Korolle. Im Vergleich dazu durch Abnahme der RNS, der Stärke und des Proteins löslich gewordene (A') Phosphatverbindungen (μM Adenosinmonophosphat), (B') Zucker (μM Glukose) und (C') Aminosäuren (μM Aminosäuren, MG = 120 gerechnet) (Methode I; vgl. Abb. 1a, Winkenbach, 1970)

Die Abnahme des Gehalts an RNS, Stärke und Proteinen während des Aufblühens und Welkens wurde in freigesetzte Mikromoleküle umgerechnet und ebenfalls in Abbildung 4 dargestellt. Die Abnahme der RNS und der Stärke verläuft über den untersuchten Zeitabschnitt gleichförmig. In der Nacht vor dem Blühen überwiegt die Lyse die Proteinsynthese leicht, während des Welkens stark. Im Vergleich mit den in der Blühphase vorhandenen Mikromolekülen sind die während des Welkens aus hydrolysierten Makromolekülen freigesetzten Mengen gering: ungefähr 1% der Zucker, 15% der Phosphate und 50% der Aminosäuren. Die Zunahme an Mikromolekülen in der Streckungsphase ist fast ausschliesslich auf Transport in die

Korolle zurückzuführen. Beim Welken überschneiden sich der Abtransport der Mikromoleküle und das Überhandnehmen der Lyse von Makromolekülen, so dass die Abnahme durch Abtransport und Atmung grösser ist, als in Abbildung 4 zum Ausdruck kommt.

Im Gegensatz zu den organischen Mikromolekülen ist der Gehalt an Kationen nur vom Transport abhängig. In Presssäften von entfalteteten Korollentrichtern sind vor allem K^+ (ca. 90% der Kationen) und Mg^{++} (ca. 5% der Kationen) angereichert, Ca^{++} und Na^+ sind nur in geringer Menge vorhanden (Tab. 3). Die Zunahme der Kationen in der späten Streckungsphase ist mit jener der löslichen Phosphatverbindungen (Abb. 4) vergleichbar. Ihre Abnahme während des Welkens verläuft ähnlich wie jene der organischen Mikromoleküle: Kalium wird in 25 Stunden zu 65% und Magnesium zu 55% in die Pflanze zurückgezogen. Auch die Änderung des Gehalts an gelösten Teilchen demonstriert die Stoffverschiebungen. In der Streckungsphase steigt der Gehalt von 75% auf 100% an und fällt während des Welkens in 25 Stunden auf 25% (Tab. 3).

Tabelle 3

Wassergehalt je Korollentrichter, Gehalt an gelösten Teilchen und Kationen sowie osmotischer Wert des Pressaftes im Laufe der Entwicklung. Die Pressäfte wurden aus 15 Trichtern gewonnen, weitere Details siehe Material und Methoden

Zustand der Blüten	Knospe	blühend ¹	welk
Zeitpunkt	15.30	14.30	15.30
Wassergehalt in mg	305	455	260
Gelöste Teilchen in μ Osmol	122	168	39
K^+ -Ionen in μ Mol	30	33	11,5
Na^+ -Ionen in μ Mol	0,45	0,75	0,40
Mg^{2+} -Ionen in μ Mol	2,15	1,90	0,85
Ca^{2+} -Ionen in μ Mol	0,45	0,45	0,30
Osmotischer Wert in mOsmol/kg Lösungsmittel	400	370	150

¹ Schwache Verblühstreifen

Zusammenfassend sei den Messungen eine Schätzung angefügt, welche über die Bedeutung der Mikromoleküle beim Aufbau des osmotischen Wertes in der Blühphase Aufschluss gibt. Ungefähr 80% der löslichen Zucker sind reduzierend und reagieren mit Dinitrosalicylsäure. Angenommen, die löslichen Phosphatverbindungen und die ninhydrinpositiven Verbindungen seien im Mittel Dimere. Unter diesen Voraussetzungen betragen die löslichen Zucker zirka 55%, die Kationen zirka 22%, die ninhydrinpositiven Verbindungen zirka 8%, die löslichen Phosphatverbindungen zirka 1% und weitere Verbindungen zirka 14% der gelösten Teilchen. Die Zucker sind folglich für den Aufbau des Turgors (Streckungswachstum!) die wichtigsten Verbindungen. Auf Papierchromatogrammen von Korollenextrakten treten hauptsächlich Glukose und Fruktose in Erscheinung. Da die Zucker im Phloem als Saccharose transportiert werden (Wanner, 1953; Ziegler, 1956), dürfte daher die Invertase beim Streckungswachstum eine wichtige Funktion ausüben.

d) *Invertase*: Ihr pH-Optimum liegt bei pH 5,5 und ihr Aktivitätsbereich zwischen pH 3 und 8. Während des Streckungswachstums nehmen die Invertase, das Frischgewicht und der Zuckergehalt in ähnlichem Masse zu (Abb. 5). Streckungswachstum bedeutet hauptsächlich Volumenzunahme als Resultat der Akkumulation von Mikromolekülen (red. Zucker) und Wasseraufnahme. Diese Korrelation lässt vermuten, dass auf dem Weg vom Phloem ins Korollenparenchym die Invertase Saccharose spaltet.

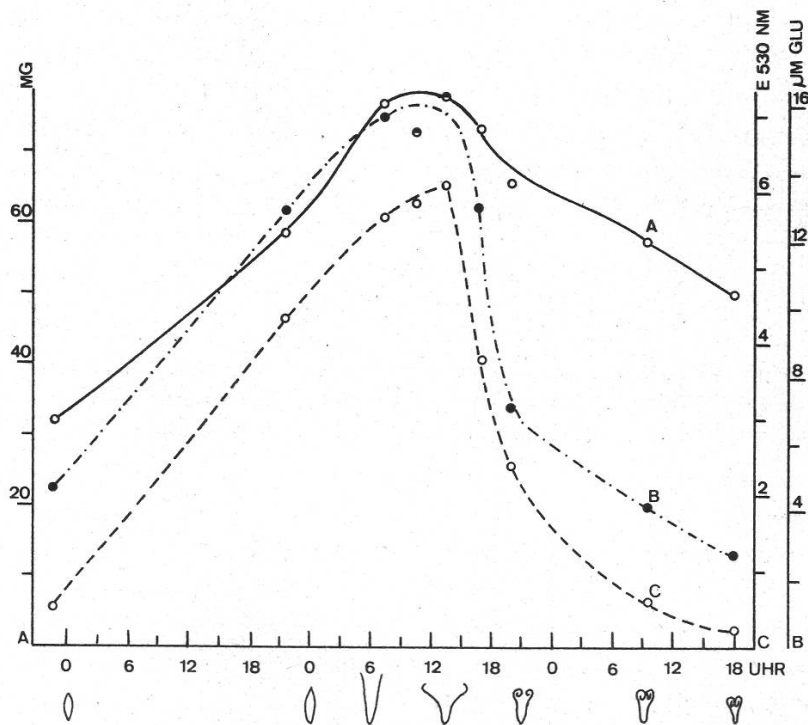


Abbildung 5

Frischgewicht (A) und Gehalt an äthanollöslichen Zuckern (B) (μ M Glukose) je $1/10$ Korolle sowie Aktivität der Invertase je $1/25$ Korolle und 30 Min. (Methode I)

Beim Welken nehmen Zucker und Invertaseaktivität gleichermassen ab. Falls die gemessene Aktivitätsabnahme ein Mass für die Inaktivierung der Invertase in vivo darstellt, kann daraus geschlossen werden, dass die Invertase beim Abtransport der Zucker aus der Korolle ausser Funktion gesetzt wird. Es ist denkbar, dass die Invertase entweder proteolytisch oder durch Synthese eines Hemmfaktors inaktiviert wird.

Die folgenden Befunde weisen auf die Synthese eines Inhibitors der Invertase beim Welken der Korolle hin. Werden Extrakte sich öffnender und sich einrollender Korollen gemeinsam inkubiert, resultiert eine geringere Invertaseaktivität als die Summe der separat inkubierten Extrakte (Tab. 4). Bei gemeinsamer Inkubation scheinen überschüssige Inhibitormoleküle aus welkenden Korollen Invertasemoleküle aus jüngeren Korollen zu inaktivieren. Zwischen der Invertaseaktivität und der Konzentration von Extrakten aus Knospen besteht eine lineare Beziehung, die in Extrakten aus welken Korollen aufgehoben ist (Abb. 6). In Extrakten welker Korollen scheint ein Inhibitor diese Beziehung zu beeinflussen.

Tabelle 4

Invertaseaktivität von Korollenextrakten verschiedener Stadien separat und gemeinsam inkubiert. (A) Entfaltungsstadium (6.00 Uhr), (B) Verblühstreifenstadium (13.30 Uhr) und (C) eingerollte Korolle (23.00 Uhr)

	Separat inkubiert		Gemeinsam inkubiert	
	E 530 nm	%	E 530 nm	%
(A) + (B)	1,08	100	0,93	86
(A) + (C)	0,83	100	0,57	68

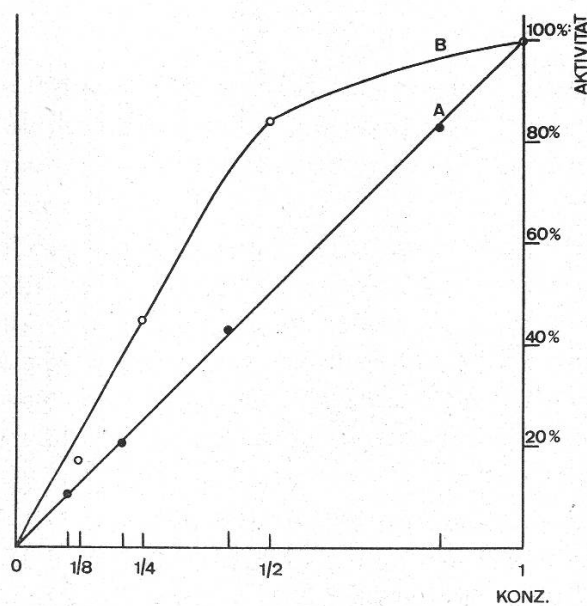


Abbildung 6

Abhängigkeit der Invertaseaktivität von der Konzentration von Extrakten mit (B) und ohne (A) Inhibitor. (A) Extrakt aus Knospen zirka 16 Stunden vor der Entfaltung, (B) Extrakt aus welken Korollen zirka 28 Stunden nach Einrollungsbeginn. Konzentration 1 = 2,5 ml Extrakt je Korolle

Der Inhibitor scheint ein Makromolekül zu sein, denn Dialyse eines Extraktes welker Korollen (14 Stunden) bewirkt keine signifikante Veränderung der geringen Invertaseaktivität. Wahrscheinlich ist der Inhibitor ein Protein und wird beim Welken de novo gebildet. Bei Hemmung der Eiweissynthese kann nämlich die Abnahme der Invertase in alternden Korollenscheiben während $12\frac{1}{2}$ Stunden verhindert werden, während in der Kontrolle die Aktivität der Invertase im gleichen Zeitraum um die Hälfte abnimmt. Die spätere Abnahme der Invertaseaktivität bei gehemmter Eiweissynthese kann auf Zerstörung des Enzyms beruhen.

Zur Beurteilung der Funktion der Invertase ist die Kenntnis ihrer Lokalisation bedeutungsvoll. Zur Abklärung der extrazellulären Lokalisation wurden gewaschene Stücklein von Korollen (wenige mm^2 Oberfläche) verwendet. Diese spalteten angebotene Saccharose ungefähr gleich stark wie ein Homogenat unter entsprechenden

Tabelle 5

Aktivität der Invertase in alternden Korollenscheiben mit und ohne Hemmung der Proteinsynthese. Aus frisch entfalteten Korollen isolierte Scheiben wurden auf Cycloheximidlösung (Hemmstoff der Proteinsynthese) und auf Wasser (Kontrolle) inkubiert. Aktivität in willkürlichen Einheiten je Korollenscheibe und Zeiteinheit (siehe Winkenbach, 1970)

Inkubationszeit in Stunden	Invertaseaktivität	
	Cycloheximid	Kontrolle
0	0,94	1,04
6	0,93	0,92
12,5	0,91	0,53
25,5	0,56	0,05

Bedingungen. Nur geringe Mengen Invertase wurden während der Dauer des Versuchs ins Medium sezerniert. Die Invertase scheint extrazellulär in freier Form vorzuliegen, denn in Zellwandpräparaten konnte sie nur in Spuren nachgewiesen werden.

In Homogenaten sich entfaltender und einrollender Korollen sedimentieren nur 1,5–2% der Invertaseaktivität (30 Min., 150 000 g). Der Inhibitor der Invertase scheint ebenfalls nicht strukturgebunden zu sein, denn die Aktivität im Überstand wird durch Zugabe einer Probe des Sediments nicht gehemmt. Die geringe sedimentierbare Aktivität ist folglich nicht darauf zurückzuführen, dass im Sediment Inhibitor angereichert ist. Das Sediment scheint eher mit löslicher Invertase aus dem Überstand verunreinigt zu sein.

Der Ferntransport in den Siebröhren aus Blättern und Blüten scheint energieabhängige Sekretionsvorgänge zu umfassen (Ziegler, 1956; Lüttge, 1969, S. 109 ff.); der schnelle Rückzug von Mikromolekülen aus welkenden Korollen dürfte sich daher in einer erhöhten Atmung äussern.

e) *Atmung*: Aus der Bestimmung des respiratorischen Quotienten (R_Q) lassen sich Rückschlüsse über die Natur des Gasaustausches der Korollen ziehen. Mit der Warburgmethode wurde in Gewebestücklein des Korollentrichters (Blühphase, 9.00 Uhr) ein R_Q von 0,85, in der Einrollphase (7 Stunden nach Einrollbeginn) ein R_Q von 0,77 bestimmt. Gärung während des Alterns ist folglich ausgeschlossen.

Die CO_2 -Abgabe von Blüten beim Entfalten und im Verlaufe des Blühens und Welkens ist in Abbildung 7 dargestellt. Da Staubblätter und Stempel nur zirka 5% des Frischgewichts der Korolle betragen, wurde ihre CO_2 -Abgabe mit zur CO_2 -Abgabe der Korolle gerechnet und weiter nicht berücksichtigt. Blütenknospen an abgeschnittenen Zweigen entfalteten sich nicht so vollkommen wie an intakten Pflanzen. Beim Einrollen war hingegen kein Unterschied festzustellen.

Während der Entfaltung ist die Atmung maximal und sinkt während des Blühens ab, bis sich Verblühstreifen bilden. Noch vor der einsetzenden Einrollbewegung steigt die Atmung wieder an und erreicht während des Einrollens ein weiteres Maximum. Mit dem Ausklingen der Einrollbewegung nimmt die Atmungsintensität ab, bis die Kronröhre stark welk ist. Die CO_2 -Abgabe beträgt nun noch längere Zeit

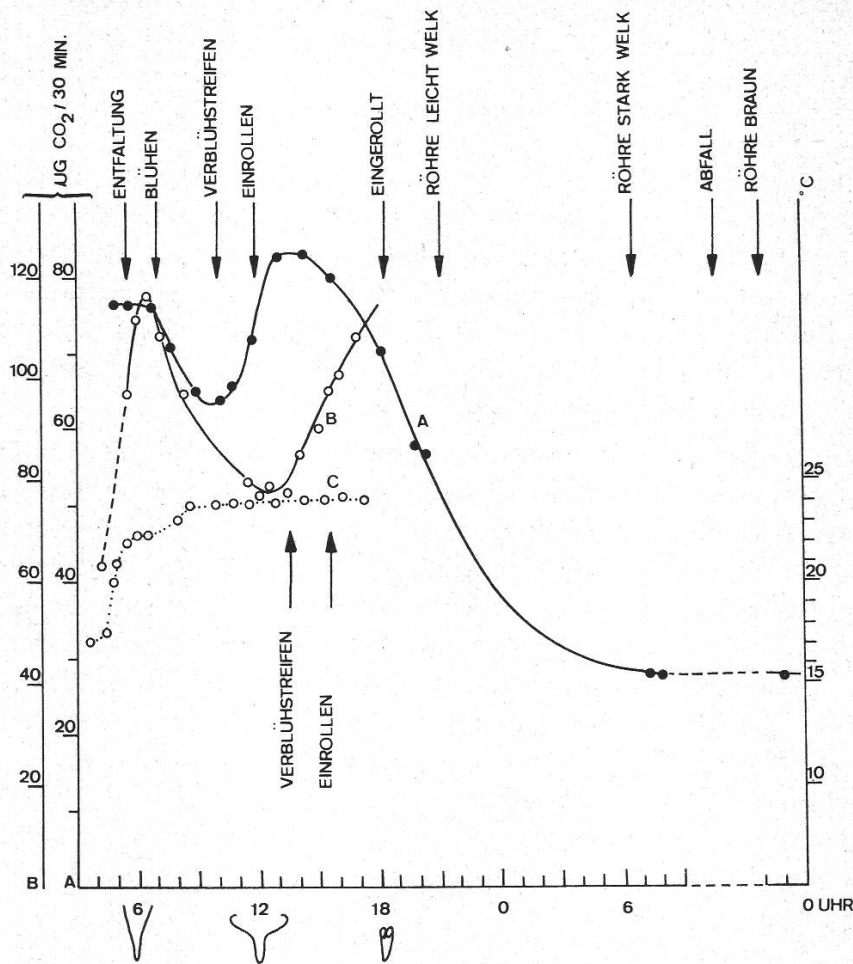


Abbildung 7

(A) CO_2 -Abgabe einer Blüte in trockenem Luftstrom bei konstanter Temperatur (23°C); (B) CO_2 -Abgabe einer Blüte in feuchter Luft bei veränderlicher Temperatur (C)

40% des Wertes der offenen Korolle bei der Bildung von Verblühstreifen. Auch nach dem Abfallen der Korolle atmet diese unverändert weiter.

Ein Vergleich der Atmungsmessungen mit den Bestimmungen organischer Mikromoleküle in Korollen zeigt, dass der intensivste Abtransport beim Welken mit dem Atmungsmaximum zusammenfällt. Es darf wohl geschlossen werden, dass für den Abtransport der Stoffe aus der Korolle Atmungsenergie gebraucht wird. In welken Korollentrichtern sind am Morgen nach dem Einrollen hauptsächlich die plasma- und mitochondrienreichen Zellen des Phloems intakt (vgl. Winkenbach, 1970). Diese dürften beim Rückzug der Assimilate hauptsächlich aktiv sein.

Beim Welken von Korollen und beim Altern von Korollenscheiben wird auch für die Synthese einiger Hydrolasen Atmungsenergie gebraucht. Der Unterschied im Eiweißgehalt mit und ohne Hemmung der Eiweißsynthese ist sehr gering, und es scheint, dass sich die Eiweißsynthese beim Welken auf wenige Proteine erstreckt und relativ wenig Energie benötigt (vgl. Winkenbach, 1970).

D. Diskussion

1. Farbänderungen

Seit Willstätter et al. (1913) ist die Meinung verbreitet, dass in blauen Blüten bei alkalischem pH die Alkalisalze der Anthocyane vorliegen, in roten Blüten dagegen die bei saurem pH beständigen Oxoniumsalze. Bayer et al. (1966, Literaturübersicht) wiesen mit der Entdeckung der Komplexbildung von Schwermetallen und der kolloiden Bindung pektinähnlicher Stoffe mit Anthocyanen in blauen Blüten die Gültigkeit dieser Lehrmeinung in engere Grenzen (siehe auch Drawert, 1955). Ausserdem weisen viele blaue Blüten saure Pressäfte auf.

In *Ipomoea*-Korollen scheint der Wechsel der Blütenfarbe hauptsächlich durch die Änderung des pH in den Vakuolen der Epidermiszellen bedingt zu sein. Die violette Farbe von Pressäften blauer Trichter kann davon herrühren, dass die Zellen im Phloem und Mesophyll sich zum Teil anders verhalten als die Epidermiszellen. Ein wesentlicher Unterschied wurde im Elektronenmikroskop beobachtet: Schon in der Streckungsphase sind ein Teil der Phloem- und Mesophyllzellen in Auflösung begriffen, während die Epidermiszellen und die Mehrzahl der übrigen Zellen sich während des Welkens auflösen (Winkenbach, 1970). Falls der Zellsaft autolysierender Zellen sauer wird (Tab. 1), könnten die frühzeitig sich auflösenden Zellen bewirken, dass Pressäfte blauer Blüten nie so alkalisch sind (ca. pH 7,5), dass sie blaue Farbe aufweisen. Es ist auch möglich, dass der Zellsaft in den Mesophyll- und Phloemzellen immer leicht sauer ist.

2. Stoffrückzug und Atmung beim Welken

Das sparsame Haushalten mit den Assimilaten scheint täglich eine verschwenderisch hohe Anzahl von Blüten zu ermöglichen. Dies äussert sich zunächst darin, dass beim Welken die Zahl der gelösten Teilchen in kürzester Zeit auf einen Viertel und das Trockengewicht auf die Hälfte abnimmt, ferner in der Abnahme an ninhydrinpositiven Verbindungen (78%), an säurelöslichen Phosphaten (80%) und an Zuckern (83%).

Die Mobilisation der Makromoleküle ist unterschiedlich. Absolut gesehen, ist die Abnahme der Proteine grösser (ca. 20 μ M Aminosäuren je Korolle) als jene der Nucleinsäuren (ca. 1 μ M Phosphate je Korolle). Im Verhältnis zum Höchstwert nehmen die Nucleinsäuren stärker ab (ca. 80%) als die Proteine (ca. 50%). Wenn man berücksichtigt, dass in der Blühphase zirka 40% der Aminosäuren in Proteinen und nur zirka 7% der Phosphatverbindungen in den Nucleinsäuren und den andern nichtsäurelöslichen Verbindungen enthalten sind, ist man erstaunt, wie weitgehend die Nucleinsäuren in transportfähige Bausteine zerlegt werden. Die Ergebnisse von Schumacher und Combes (1932 bzw. 1935) können durch die Feststellung ergänzt werden, dass mit den Bausteinen der Nucleinsäuren, insbesondere den Phosphaten, haushälterischer umgegangen wird als mit den Bausteinen der Proteine. Dieser Unterschied könnte damit zusammenhängen, dass die Aktivität der Nucleasen beim Welken sprunghaft zunimmt, während sich die Proteaseaktivität wenig verändert (Winkenbach, 1970).

In Pflanzen ist das K^+ eines der leicht beweglichen und in grosser Menge vorhandenen Ionen (Fischer, 1967): In der kurzlebigen Korolle von *Ipomoea* ist es mit einem

Anteil von zirka 90% das häufigste Kation, und beim Welken wird es in einem Tag zu zwei Drittel zurückgezogen. Mg^{++} wird beim Welken zu über 50% in die Pflanze zurückgeführt. *Ipomoea* scheint ökonomischer mit seinen Stoffen hauszuhalten als Baumwolle, wo die Rückwanderung aus der ephemeren Korolle, bezogen auf die Höchstwerte, nur 56% N, 45% P, 24% K^+ , 12% Mg^{++} und 6% Ca^{++} beträgt (Phillips et al., 1936).

Beim Abtransport von Stoffen aus den Korollen von *Ipomoea* scheinen vor allem die plasma- und mitochondrienreichen Zellen des Phloems verstärkt aktiv zu sein und die Atmungserhöhung in der welkenden Korolle zu bewirken. Das lange Überleben dieser Zellen (Winkenbach, 1970) und die Feststellung von Turkina et al., dass isolierte, mit Saccharose gefütterte Leitbündel stärker atmen als entsprechende Kontrollen, weisen darauf hin (Kursanow und Turkina, 1952; Turkina et al., 1954; vgl. auch Lüttge, 1969, S. 111 ff.). Ziegler (1956) schloss aus seinen Versuchen, dass die Geleitzellen, ähnlich wie die Nektarienzellen, Drüsenfunktion besitzen und unter Energieaufwand Stoffe in die Siebröhren sezernieren.

Der Rückzug von Stoffen aus welkenden Blütenblättern ist seinem Wesen nach vergleichbar mit dem Rückzug aus vergilbenden Laubblättern im Herbst (Fischer, 1967). Beim Vergilben von Blättern stellte Eberhardt (1955) eine den vorliegenden Ergebnissen vergleichbare Zunahme der Atmungsintensität um 60% fest. Kurz vor der vollständigen Vergilbung sank die Atmung wieder auf den ursprünglichen Wert zurück. Eberhardt vermutete in diesem Zusammenhang erhöhte Stoffsynthese; ein Zusammenhang zwischen der erhöhten Atmung und dem Stofftransport erscheint jedoch wahrscheinlicher. Neben der aktiven Sekretion von Assimilaten dürfte die Synthese von Enzymen, die bei der Stoffverschiebung mitwirken, und auch die Synthese der Transportform von Mikromolekülen Energie benötigen.

3. Zuckertransport und Invertaseaktivität

Bei der *Ipomoea*-Korolle konnte eine Korrelation zwischen Streckungswachstum, Akkumulation von Zuckern und Invertaseaktivität festgestellt werden. Ähnliche Zusammenhänge beobachteten Hellebust et al. (1962) in Maiswurzeln und Seitz et al. (1968) im Hypokotyl der Linse. Seitz et al. konnten mit Gibberellin die Invertaseaktivität und damit das Streckungswachstum des Hypokotyls steigern. Hemmstoffe der Eiweiss- oder RNS-Synthese (z. B. Cycloheximid oder Actinomycin D) hemmten die Zunahme der Invertaseaktivität und das Wachstum.

Beim Abtransport von Zuckern aus der welkenden *Ipomoea*-Korolle wird die Invertase inaktiviert. Seitz et al. (1968) interpretierten die Abnahme der Invertaseaktivität in ausgewachsenen Hypokotylen der Linse als proteolytische Zerstörung des Enzyms. Pressey (1966, 1968) isolierte aus den Speicherorganen der Kartoffel, der Süsskartoffel und verschiedener Rüben Inhibitorproteine der Invertase. Bei *Ipomoea* dürfte vor allem ein solcher Hemmstoff die Invertase während des Welkens inaktivieren, denn Cycloheximid verhindert über längere Zeit die Abnahme der Invertaseaktivität, und Extrakte welker Korollen vermögen die Invertaseaktivität junger Korollen zu hemmen.

Die Funktion der Invertase kann erst verstanden werden, wenn ihr Wirkungsort bekannt ist. Putmann et al. (1954) wiesen nach, dass markierte, in Blattscheiben von *Canna* infiltrierte Saccharose hydrolysiert und resynthetisiert wird. Sie postulieren

ten, dass eine Schranke die Orte der Hydrolyse und der Synthese trennt. Die Befunde von Brown et al. (1950) an Maiswurzeln, Dormer et al. (1949) an Tomatenwurzeln und Göring (1966 a, b, c) an Organen verschiedener Objekte sprechen für eine Lokalisation der Invertase ausserhalb der Permeabilitätsschranke.

Eine ausschliesslich extrazelluläre Lokalisation der Invertase scheint bei *Ipomoea*-Korollen vorzuliegen. Hellebust et al. (1962) stellten in Übereinstimmung mit den vorliegenden Ergebnissen fest, dass intakte Wurzelsegmente von Mais und entsprechende Homogenate gleiche Invertaseaktivität besitzen. Ferner konnten Seitz et al. (1968) mit der Ultrazentrifugation keine strukturgebundene Invertase nachweisen.

Im Lichte dieser Ergebnisse kann die Beziehung zwischen Invertaseaktivität und Zuckertransport bei *Ipomoea*-Korollen wie folgt interpretiert werden: Die beim Streckungswachstum im Phloem herangeführte Saccharose wird durch die Invertase im Apoplast¹ gespalten, wobei offenbleibt, ob der Transport des Zuckers im Symplast² (vgl. Lüttge, 1969) oder im Apoplast erfolgt. Die Spaltprodukte Glukose und Fruktose werden in den Zellen in der Folge akkumuliert; der Transport erfolgt metabolisch entweder am Plasmalemma oder am Tonoplast (Glasziou, 1961; Sacher, 1966), und die Akkumulation trägt massgebend zum Turgor bei. Der Abtransport des Zuckers beim Welken bedeutet Neusynthese von Saccharose, und die Inaktivierung der Invertase scheint zu verhindern, dass diese Transportform auf dem Weg zu den Siebröhren nicht im Apoplast erneut gespalten wird.

Zusammenfassung

Die entfaltete Korolle von *Ipomoea* wird durch fünf polar gebaute Rippen gestützt, die bewirken, dass sich die welkende Korolle einrollt. In den Vakuolen der Epidermis ist ein Anthocyan lokalisiert, dessen Farbe sich parallel zum pH von Pressäften im Laufe des Aufblühens und Welkens ändert.

Während des Welkens der Korolle werden in 24 Stunden ungefähr drei Viertel der löslichen Phosphate, ninhydrinpositiven Verbindungen und Zucker in die Pflanze zurückgezogen. K^+ und Mg^{++} nehmen dabei um mehr als die Hälfte ab. Ungefähr 50% der Proteine und 80% der Nukleinsäuren werden mobilisiert.

Während des Streckungswachstums der Korolle nehmen der Zuckergehalt, die Invertaseaktivität und das Frischgewicht in ähnlichem Masse zu. Im Laufe des Welkens wird ein Inhibitor der Invertase gebildet.

Kurz vor dem Welken beginnt die Atmungsintensität anzusteigen und erreicht während des stärksten Stoffrückzuges ein Maximum.

Summary

The expanded corolla of *Ipomoea* is supported by five ribs whose polar anatomy causes the wilting corolla to roll up. The vacuoles of the epidermal cells contain an

¹ Apoplast = leblose Teile der Pflanze.

² Symplast = Gesamtheit aller durch Plasmodesmen miteinander verbundenen Protoplasten eines Gewebes (Münch, 1930).

anthocyanin. The colour changes during anthesis and senescence of the corolla can be correlated with changes in pH of the saps.

In the course of senescence of the corolla ca. $\frac{3}{4}$ of the soluble phosphates, ninhydrin positive compounds and sugars are exported into the plant within 24 hours. K^+ and Mg^{++} contents decrease by more than 50% during this process. Approximately one half of the proteins and 80% of the nucleic acids are mobilized in the senescing corolla.

The expansion of the corolla is characterized by a similar time course of increase of fresh weight, sugar content and invertase activity. The rapid decrease of invertase activity during senescence is due to the formation of an inhibitor.

Shortly before the commencement of senescence the respiratory activity of the corolla begins to increase and reaches a maximum at the time when the bulk of substances are exported.

Die Atmungsmessungen wurden an der EAFV Birmensdorf mit Hilfe von Herrn Dr. Theo Keller durchgeführt. Frau Ursula Spichiger-Keller, dipl. Pharm. ETH, bestimmte im Zentrallabor des Kantonsspitals Zürich die Kationen und osmotischen Werte. Fräulein Sonja Türler stellte mikroskopische Präparate von Korollen her. Ihnen allen danke ich herzlich für die tatkräftige Hilfe.

Literatur

- Bayer E. 1959. Über Anthocyankomplexe. II. Farbstoffe von Lupinenblüten. Chem. Berichte **92**, 1062–1071.
- A. Fink, K. Nether und K. Wegmann. 1966. Komplexbildung und Blütenfarben. Angew. Chemie **78**, 834–841.
- Brown R. und J. F. Sutcliffe. 1950. The effects of sugar and potassium on extension growth in the root. J. Exp. Botany **1**, 88–113.
- Burton K. 1956. A study on the conditions and mechanism of the diphenylamine reaction for the colorimetric estimation of deoxyribonucleic acid. Biochem. J. **62**, 315–323.
- Combes R. 1935. Etude biochimique de la fleur. La nutrition minérale de la corolle. Comptes rendus Acad. Sci. Paris **200**, 578–580.
- 1935. La nutrition glucidique de la corolle. Ebenda **200**, 1282–1284.
- 1935. La nutrition azotée de la fleur. Ebenda **200**, 1970–1972.
- Dormer K. J. und H. E. Street. 1949. The carbohydrate nutrition of tomato roots. Am. J. Botany **13**, 199–217.
- Drawert H. 1955. Der pH-Wert des Zellsaftes. Handb. Pflanzenphysiol., Bd. I, 627–630. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Eberhardt F. 1955. Der Atmungsverlauf alternder Blätter und reifender Früchte. Planta (Berl.) **45**, 57–67.
- Fischer H. 1967. Der Mineralstofftransport. Handb. Pflanzenphysiol., Bd. XIII, 200–264. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Fiske C. H. und Y. Subba Row. 1925. The colorimetric determination of phosphorus. Methods in Enzymology, Vol. III, 843–844. Acad. Press, New York 1957.
- Glasziou K. T. 1961. Accumulation and transformation of sugars in stalks of sugar-cane. Origin of glucose and fructose in the inner space. Plant Physiol. **36**, 175–179.
- Glegg K. M. 1956. The application of the anthrone reagent to the estimation of starch in cereals. J. Sci. Food and Agricult. **7**, 40–44.
- Göring H. 1966a. Der Membrantransport der Saccharose als ein progressiver Schritt in der Evolution der Pflanzen. Flora Abt. A **157**, 318–329.
- 1966b. Extrazelluläre Hydrolyse von Kohlenhydraten durch pflanzliche Gewebe. Biol. Zentralbl. **85**, 439–454.
- und I. Gerlach. 1966c. Das Wachstum kurzfristig isolierter pflanzlicher Gewebe in Abhängigkeit von der exogenen Kohlenstoffquelle. Z. Pflanzenphysiol. **55**, 429–444.

- Hellebust J.A. und D.F.Forward. 1962. The invertase of the corn radicle and its activity in successive stages of growth. *Canad. J. Botany* **40**, 113–126.
- Kursanow A.L. und M.W.Turkina. 1952. Die Atmung der Leitbündel. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR* **84**, 1073 ff.
- Lowry O.H., N.J.Rosebrough, A.L.Farr und R.J.Randall. 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J. biol. Chem.* **193**, 265–275.
- Lüttge U. 1969. Aktiver Transport (Kurzstreckentransport bei Pflanzen). *Protoplasmalogia*, Bd. VIII, 7b. Springer-Verlag, Wien, New York.
- McKee H.S. 1958. Protein metabolism in flowers. *Handb. Pflanzenphysiol.*, Bd. VIII, 554–563. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York.
- Mejbaum W. 1939. Über die Bestimmung kleiner Pentosemengen insbesondere in Derivaten der Adenylsäure. *Z. physiol. Chemie* **258**, 117–120.
- Münch E. 1930. Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Gustav Fischer, Jena.
- Partridge S.M. 1951. Partition chromatography and its application to carbohydrate studies. *Biochem. Soc. Symp.* **3**, 52 ff.
- und R.G.Westhall. 1948. Filter-paper partition chromatography of sugars. 1. General description and application to the qualitative analysis of sugars in apple juice, egg white and foetal blood of sheep. *Biochem. J.* **42**, 238–250.
- Phillis E. und T.G.Mason. 1936. Further studies on transport in the cotton plant. VI. Interchange between the tissues of the corolla. *Ann. of Botany* **50**, 679–697.
- Pressey R. 1966. Separation and properties of potato invertase and invertase inhibitor. *Arch. Biochem. Biophys.* **113**, 667–674.
- 1968. Invertase inhibitors from red beet, sugar beet, and sweet potato roots. *Plant Physiol.* **43**, 1430–1434.
- Putmann E.W. und W.Z.Hassid. 1954. Sugar transformation in leaves of *Canna indica*. I. Synthesis and inversion of sucrose. *J. biol. Chem.* **207**, 885–902.
- Sacher J.A. 1966. The regulation of sugar uptake and accumulation in bean pod tissue. *Plant Physiol.* **41**, 181–189.
- Schumacher W. 1932. Über Eiweissumsetzungen in Blütenblättern. *Jahrb. wiss. Bot.* **75**, 581–608.
- Seitz K. und A.Lang. 1968. Invertase activity and cell growth in lentil epicotyls. *Plant Physiol.* **43**, 1075–1082.
- Sumner J.B. 1925. The estimation of sugar in diabetic urine using dinitrosalicylic acid. *J. biol. Chem.* **62**, 287–290.
- Turkina M.W. und I.M.Dubinina. 1954. Einige Besonderheiten des Atmungssystems der Leitbündel. *Dokl. Akad. Nauk. SSSR* **95**, 199–202.
- Wanner H. 1953. Die Zusammensetzung des Siebröhrensaftes: Kohlehydrate. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **63**, 162–168.
- Willstätter R. und A.E.Everest. 1913. Untersuchungen über die Anthocyane. I. Über den Farbstoff der Kornblume. *Liebigs Ann. Chem.* **401**, 189–252.
- Winkenbach F. 1970. Zum Stoffwechsel der aufblühenden und welkenden Korolle der Prunkwinde *Ipomoea purpurea*. II. Funktion und de novo Synthese lysosomaler Enzyme beim Welken. *Ber. Schweiz. Bot. Ges.* **80**, 391–406.
- Wollgiehn R. 1961. Untersuchungen über den Einfluss des Kinetins auf den Nukleinsäure- und Proteinstoffwechsel isolierter Blätter. *Flora* **151**, 411–437.
- Ya Pin Lee und T.Takahashi. 1966. An improved colorimetric determination of amino acids with the use of ninhydrin. *Analyt. Biochem.* **14**, 71–77.
- Ziegler H. 1956. Untersuchungen über die Leitung und Sekretion der Assimilate. *Planta (Berl.)* **47**, 447–500.