

Aus dem Laboratorium für Rebenforschung, Staatsgut Balatonboglár, Ungarn

Änderung des Stärke- und Zuckergehaltes der Rebe während der Ruheperiode.

von

J. EIFERT, M. PÁNCZÉL und A. EIFERT

Einleitung

Der Kohlenhydratgehalt der Rebe und seine qualitative und quantitative Veränderung sind wichtige Fragen der vegetativen Rebenvermehrung, da sie bei der Pfropfbren- und Stecklingsherstellung als Reservestoffe eine wichtige Rolle spielen. Unsere Absicht war es daher, diese Änderungen kennenzulernen und festzustellen, ob die von anderen Verfassern beschriebenen Veränderungen auch unter unseren klimatischen Verhältnissen, an unseren *Vitis*-Sorten und nach Überwinterung auf dem Stock oder im Einschlag in gleicher Weise auftreten.

Die Kohlenhydratreservestoffe, die die Holzpflanzen für intensive Stoffwechselvorgänge zu mobilisieren pflegen, sind in den Geweben der lebenden Rinde und im Holzgewebe, hauptsächlich in den Parenchym- und Markstrahlzellen, aufgespeichert. Die wichtigsten Kohlenhydrate sind Saccharose, Stärke und Hemicellulose [WOLF (15)].

Über die jahresperiodischen Änderungen des Stärkegehaltes haben wir schon aus der Zeit der Jahrhundertwende zuverlässige Angaben, die von SWARBRICK (12) zusammengefaßt sind. Bereits damals hatten mehrere Autoren festgestellt, daß der Stärkegehalt im Herbst, zur Zeit des Laubfalles, und im Frühjahr je ein Maximum aufweist, während er im Winter und nach Entfaltung des neuen Laubes in minimalen Mengen auftritt.

Während RUSSON (zit. 12) die jahresperiodischen Schwankungen des Stärkegehaltes auf „autonom“ gesteuerte Vorgänge zurückführt, sind sie von PFEFFER (zit. 12) durch Temperatureinflüsse bedingt, wobei die Stärkehydrolyse von einem bestimmten, von Art zu Art verschiedenen Temperaturgrenzwert abhängt. Für Grapefruit wurde dieser beispielsweise von SHAPLES und BURKHARDT (8) mit $+13^{\circ}\text{C}$ bestimmt.

Die jahresperiodischen Veränderungen im Stärke- und Zuckergehalt von Reben wurden in Kalifornien, Bulgarien und Israel von WINKLER und WILLIAMS (14), STOEV (11), BERNSTEIN und KLEIN (3) untersucht. Diese Autoren bestätigen, daß ein Stärkemaximum im Herbst und Frühjahr zu beobachten ist, wobei STOEV (11) letzteres nicht immer deutlich feststellen konnte. Er sieht im Anstieg des Stärkegehaltes einen Effekt höherer Lufttemperatur. WINKLER und WILLIAMS (14) haben außer Stärke noch Hemicellulose, Saccharose und reduzierenden Zucker festgestellt, während STOEV (11) im November größere Men-

gen an Maltose nachweist, jedoch gleichzeitig keine Monosaccharide feststellen konnte.

Eine allgemeine Zusammenfassung des Kohlenhydratstoffwechsels der Wurzel und Triebe des Weinstockes findet man in der Abhandlung von EIFERT (4).

Material und Methoden

Vorliegende Untersuchungen wurden in den Jahren 1957/58 und 1958/59 an den Unterlagsreben *Riparia portalis* und *V. berlandieri* x *V. riparia* Teleki 5 C durchgeführt. Das Material stammte aus dem in Kakasdomb liegenden Schnittgarten des Staatsgutes zu Balatonboglár.

Im ersten Untersuchungsjahr wurde das 10. und 25. Internodium vom 1. August 1957 bis zum 15. Mai 1958 zunächst in monatlichen, sodann (im Frühjahr) in Abständen von 10 — 20 Tagen, im zweiten Jahr das 20. Internodium vom 15. Januar bis zum 15. Juni 1959 in Abständen von 15 Tagen, untersucht. Erst im zweiten Versuchsjahr wurde eine Variation der Überwinterungsart vorgenommen, und zwar derart, daß die Triebe auf dem Mutterstock überwinterten oder am 15. Januar (*R. portalis*) bzw. am 1. Februar (Teleki 5 C) abgeschnitten und in einer „Eisgrube“ bei +4° C aufbewahrt wurden.

Aus den meteorologischen Beobachtungen der Versuchsstation haben wir die Pentadenwerte der mittleren Tagestemperaturen und die Minimal-Maximalwerte zusammengestellt. Wir registrierten den Zeitpunkt der Verfärbung von Trieben und Blättern, den Laubfall im Herbst, die Knospenschwellung und den Knospenaustrieb im Frühjahr.

Die Internodien wurden auf 60 — 65° bis zur Gewichtskonstanz getrocknet, je Probe 10 Internodien 10 verschiedener Reben in einer Schlagmühle gemahlen. Das Mahlgut, welches das Mark-, Holz- und Rindengewebe einjähriger Triebe enthielt, bewahrten wir gut verschlossen auf. Der Stärke- und Zuckergehalt wurde nach der Methode PÁNCZÉL und EIFERT (6) mit Anthron-Reagens photometrisch bestimmt. Zucker wurde mit Äthanol, Stärke mit Perchlorsäure aus dem in der BLOCH-ROSETTI-Kolloid-Mühle zerquetschten Material extrahiert.

Die theoretische Streuung ($\pm \sigma$) des Mittelwertes dieser Methode beträgt für Stärke $\pm 0,18$, für Zucker $\pm 0,17$ Gewichtsprozent. Der Gehalt an Kohlenhydrat, der auf abs. Trockengewicht bezogen ist, wird in Glukose-Prozent angegeben.

Ergebnisse

A. Versuchsjahr 1957/58

Die während der Ruheperiode 1957/58 durchgeführten Untersuchungen bestätigen das Auftreten eines größeren Stärkemaximums im Herbst (1. Oktober) und eines kleineren im Frühjahr (1. April), wie aus Abb. 1 hervorgeht. Das vor der Laubverfärbung erscheinende Stärkemaximum wurde unter anderen klimatischen Bedingungen und an anderen Sorten auch von WINKLER und WILLIAMS (14), STOEV (11) und BERNSTEIN und KLEIN (3) beobachtet. Auf das sehr ausgeprägte Maximum im Herbst folgt ein allmähliches, bis zum 1. Januar

anhaltendes Absinken des Stärkegehaltes. Von nun an setzt wieder ein allmählicher Anstieg bis zum 1. April ein. Das zweite, kleinere Maximum des Stärkegehaltes wurde von WOLF (15) als für Holzpflanzen charakteristisch befunden und von WINKLER und WILLIAMS (14) auch bei Reben festgestellt. Während

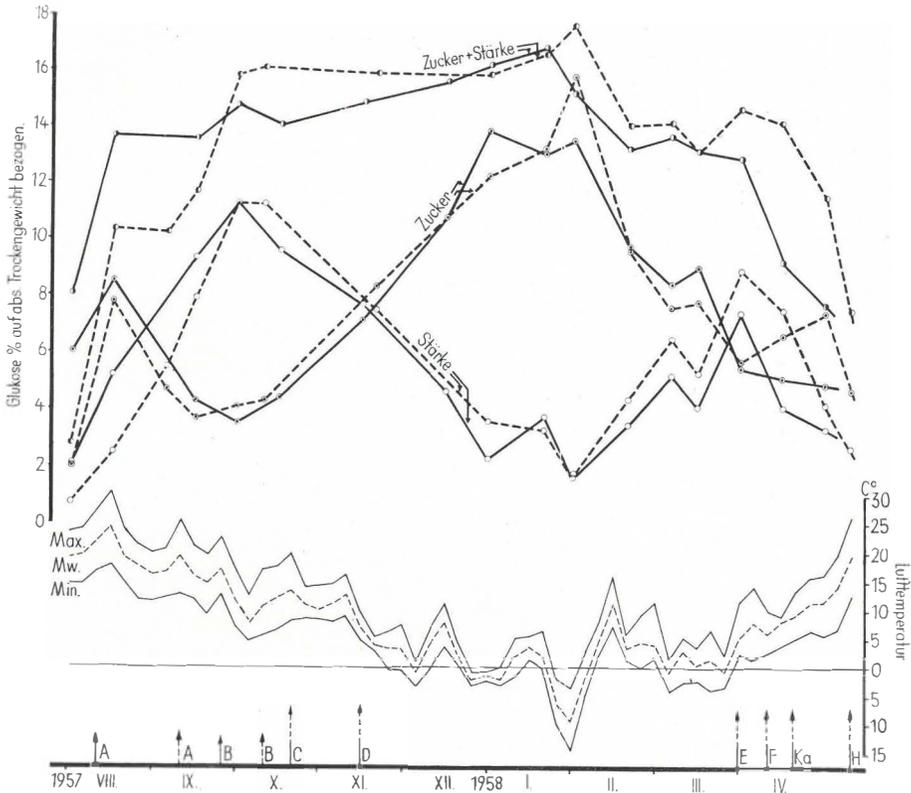


Abb. 1: Änderungen des Zucker-, Stärke- und Gesamtkohlenhydratgehaltes von Rebtrieben während der Winterruhe (1957/58)

— Kurven des 10. und - - - Kurven des 25. Internodiums sowie Pentadenmittelwerte der Lufttemperatur — A: Beginn der Holzverfärbung — B: Braunwerden der Rebtriebe — C: Beginn der Laubverfärbung — D: Beendigung des Laubfalles — E: Beginn der intensiven Wasseraufnahme — F: Knospenanschwellen — Ka: Knospenaustrieb — H: 10 cm lange Triebe

das Frühjahrsmaximum bereits am 1. Februar, vor dem Austrieb der Knospen, auftritt [BERNSTEIN und KLEIN (3)], haben wir es — ebenfalls vor dem Knospenaustrieb und während einer intensiven Wasseraufnahme der Rebe — erst am 1. April beobachten können.

Während des Knospenanschwellens (10. April) und Knospenaustriebes (20. April) verminderte sich der Gehalt an Stärke sehr rasch. Besonders auffällig war diese Erscheinung im 25. Internodium.

Der Zuckergehalt zeigt zwei Maxima: Ein kleineres im Spätsommer und ein größeres im Winter. Der Kurvenverlauf ist dem des Stärke-

gehalten entgegengesetzt. Bis zum 1. Januar verlaufen beide gradlinig, nachher weisen sie einige Schwankungen auf.

Die Gesamtmenge an Zucker und Stärke ist im Spätsommer durch eine intensive Kohlenhydrateinlagerung charakterisiert, welche gewöhnlich mit der Herbstverfärbung der Reben abschließt. Somit ist im 10. Internodium die Einlagerung schon am 10. August beendet, dagegen im 25. Internodium erst am 10. September. Bis zur Laubfärbung ändert sich der Gesamtkohlenhydratgehalt nicht wesentlich und erhöht sich dann allmählich bis zum 20. Januar. Jetzt ungefähr erreicht die Kurve ihren Gipfel und sinkt dann plötzlich (20. Februar) etwas unter die Herbstwerte, um dann auf diesem Niveau bis zum Beginn der Vegetation (Knospenanschwellen) zu verbleiben. Zwischen dem 10. und 25. Internodium ist nur vom 1. bis zum 15. April ein kleiner Unterschied festzustellen, wobei im Vergleich zum 10. Internodium im 25. eine Zunahme zu beobachten ist (Abb. 1), die durch eine intensive Wasseraufnahme und einer damit verbundenen apikalen Zuckertranslokation bedingt ist. Gleichzeitig erfolgt im 10. Internodium eine Kohlenhydratverminderung.

Nach WINKLER und WILLIAMS (14) beträgt der durch Respiration verursachte Kohlenhydratverlust in der Winterruhe monatlich ungefähr 0,5 %. Trotzdem haben wir keine Verminderung, sondern eine ständige Erhöhung des Kohlenhydratgehaltes feststellen können. Über eine ähnliche Steigerung berichten auch SIMINOVITCH und Mitarb. (10) bei *Robinia* und SAAKJAN (7) bei der Rebe. AFRIKJAN und Mitarb. (1) haben nachgewiesen, daß dieses Wintermaximum der Gesamtkohlenhydrate nicht nur mit dem Minimum des Stärkegehaltes, sondern auch mit dem der Hemicellulose zusammenfällt und durch die Anhäufung von Hemicellulose-Hydrolysaten hervorgerufen wird. Die Umwandlung von Hemicellulose in Zucker ist reversibel und temperaturabhängig (Hemicellulose \rightleftharpoons Zucker-Interkonversion). Auf diese Weise könnte also auch die Hemicellulose aktiv am Kohlenhydrathaushalt der Rebe teilnehmen. Zwar haben WINKLER und WILLIAMS (13) schon früher das Vorhandensein der Hemicellulose in Reben nachgewiesen, haben ihr aber für den Kohlenhydratstoffwechsel der Winterruhe keine Bedeutung beigemessen, da sie eine Änderung des Kohlenhydratgehaltes im Winter nicht feststellen konnten. Wir halten es nicht für ausgeschlossen, daß die Hydrolyse der Hemicellulose nur unter -5°C erfolgt und somit in einem milden Winter gänzlich ausbleibt.

Verfolgen wir den Verlauf des Kohlenhydratgehaltes, so ist im Spätsommer zunächst ein Zucker- und Stärkeanstieg zu beobachten. Später erfolgte eine Stärkesynthese auf Kosten der Zuckerreserven (Abb. 1), d. h., daß die Abnahme an Zucker durch äquivalente Stärkemengen ausgeglichen wird. Diese Erscheinung wird in der Literatur als „Zucker-Stärke-Umwandlung“ (Zucker-Stärke-Interkonversion) bezeichnet [WINKLER und WILLIAMS (14), SIMINOVITCH und Mitarb. (10)].

Die Diagramme lassen klar erkennen, daß bei Vegetationsende eine Zucker \rightarrow Stärke-, während der Laubverfärbung eine Stärke \rightarrow Zucker- und mit zunehmender Austriebsbereitschaft im Frühjahr wieder eine Zucker \rightarrow Stärke-Umwandlung zu beobachten ist.

Die nach dem 1. Januar auftretenden kleineren Umwandlungen (20. Januar, 1. Februar, 5. und 15. März) sind wahrscheinlich den Temperaturschwankungen zuzuschreiben: wärmere Temperatur löst eine Zucker \rightarrow Stärke-, kältere aber

eine Stärke→Zucker-Umwandlung aus. Weil die Stärke-Zucker-Umwandlung vor dem 1. Januar irreversibel, ihre Richtung von den Temperaturschwankungen unabhängig ist, können wir die Ruheperiode auf Grund dieser biochemischen Befunde in zwei grundsätzlich verschiedene Phasen einteilen. Die erste, endogene oder Tiefruhe, dauert bis Januar. Sie wird abgelöst von einer „erzwungenen“ Nachruhe. In dieser zweiten Phase hängt die Richtung der Zucker-Stärke-Umwandlung von den Temperaturschwankungen ab; sie ist also reversibel. In dieser Phase kann ferner das Austreiben der Knospen durch eine genügend hohe Temperatursumme zu jeder Zeit ausgelöst werden [KONDO (5) ALLEWELDT (2)].

B. Versuchsjahr 1958/59

Ein Jahr später, 1958/59, haben wir das Auftreten des Frühjahrsmaximums der Stärke in den Reben an zwei Unterlagsorten *R. portalis* und *V. berlandieri* x *V. riparia* Teleki 5 C unter zwei verschiedenen Überwinterungsbedingungen verfolgt.

Das Stärkemaximum tritt bei gleicher Art der Überwinterung unabhängig von der Sorte zur gleichen Zeit ein. Bei einer Aufbewahrung des Rebholzes in einer Eisgrube (+4° C) ist das Maximum früher zu beobachten (15. März, Abb. 3a und b) als bei den im Freien auf dem Stock überwinterten Reben (1. April, Abb. 2a und b). Obwohl der Zeitpunkt des Stärkemaximums offenbar nicht von der Sorte abhängt, ist der Beginn der Stärkeeinlagerung und die „Energieakkumulation“ sortentypisch. In der früher austreibenden Sorte *R. portalis* beginnt die Zucker-Stärke-Umwandlung am 1. Februar (Abb. 2a und 3a) und in der späteren Sorte 5 C am 15. Februar (Abb. 2b und 3b). Das Einsetzen der Stärkeeinlagerung wird durch die Überwinterungsart nicht beeinflusst.

Im vorhergehendem Jahr wiesen die Kurven des Stärke- und Zuckergehaltes bis zum Frühjahrsmaximum der Stärke Schwankungen auf (Abb. 1), dagegen 1959 weder bei der einen noch bei der anderen Sorte. Nach SIMINOVITCH und Mitarb. (10) ist die Richtung der Zucker → Stärke-Umwandlung bei *Robinia* von Temperaturgrenzwerten abhängig. Bei Temperaturen über 0° C setzt eine Stärkebildung, bei Temperaturen unter 0° C eine Zuckerbildung ein. Unsere über zwei Jahre durchgeführten Untersuchungen bestätigen diese Vorstellung. Denn nach dem 1. Januar 1958 lagen die Pentadentemperaturen zweimal beträchtlich unter 0°, was eine Stärke→Zucker-Umwandlung zur Folge hatte, während sie 1959, nach dem Stärkeminimum im Februar, stets über 0° waren (Abb. 2a und b). Ein ähnliches Ergebnis wurde schon im Vorjahr bei der Untersuchung des 25. Internodiums erhalten und auf eine apikale Zuckertranslokation zurückgeführt (Abb. 1). Hier nun dürfte es sich aber um eine Verschiebung des Verhältnisses von Akkumulation : Verbrauch handeln, und zwar zu Gunsten der Akkumulation, da die niedrigen Temperaturwerte zwischen dem 15. und 25. April die Knospenentfaltung und das Wachstum der Triebe sehr verzögern.

Das Auftreten des Stärkemaximums im Frühjahr spricht für eine Vorbereitung der Rebe für die energieverbrauchenden Vorgänge des Frühjahrswachstums. Der Verlauf dieser dynamischen Periode, seine Intensität und die Änderungen des Zucker : Stärke-Verhältnisses hängt in erster Linie von den günstigen und ungünstigen Klimabedingungen des Frühjahrs ab. Diese Fest-

stellung kann aus dem Verhalten der in der Eisgrube überwinterten Reben ersehen werden. Sie verbrauchten ihre Kohlenhydratreserven anfangs langsamer (vom 15. März bis 15. Mai), später schneller (vgl. Abb. 3a und b).

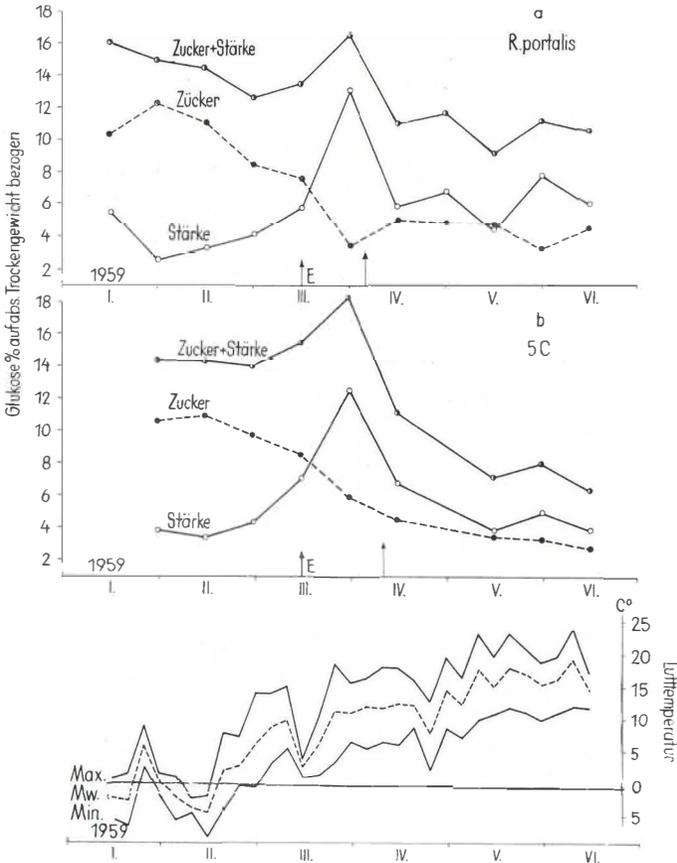


Abb. 2: Änderungen des Zucker-, Stärke- und Gesamtkohlenhydratgehaltes von auf dem Stock überwinterten Trieben der Sorten *R. portalis* und 5 C (1959)

Ka: Knospenaustrieb — E: Beginn der intensiven Wasseraufnahme

Da bei +4° C kein Knospentrieb erfolgt, ergibt sich der gesteigerte Kohlenhydratverbrauch vermutlich aus der endogenen Erhöhung der Respiration. Wenn aber die Reben auf dem Stock überwintern, nimmt der Stärkegehalt infolge energieverbrauchender Vorgänge (Knospenaustrieb usw.) sehr plötzlich ab, während der Zuckergehalt auch hier eine kaum merkliche quantitative Veränderung erfährt.

Die Intensität der energieverbrauchenden Vorgänge wird am besten aus der Verminderung des Gesamtkohlenhydratgehaltes charakterisiert. So ist festzustellen, daß die Abnahme des Gesamtkohlenhydratgehaltes hauptsächlich durch den Verbrauch von Stärke bedingt ist (Abb. 2a und b und 3a und b). Aus

dieser Beobachtung ziehen wir die Schlußfolgerung, daß das Substrat der Atmung eher die Stärke als der Zucker ist, worauf schon SIMINOVITCH und Mitarb. (10) wiesen.

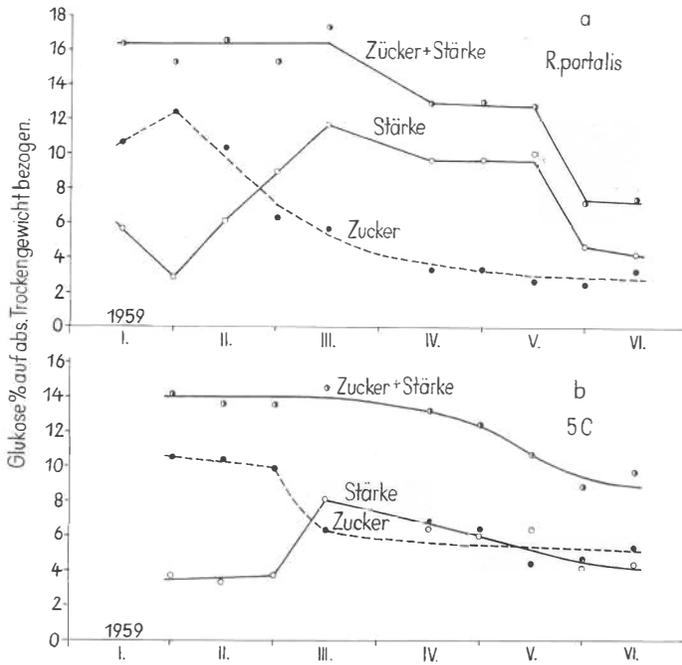


Abb. 3: Änderungen des Zucker-, Stärke- und Gesamtkohlenhydratgehaltes von in der Eisgrube bei + 4° C überwinterten Trieben der Sorte *R. portalis* und 5 C (1959)

Auf Grund der hier dargelegten Befunde verläuft die Stärke \rightleftharpoons Zucker-Umwandlung unter unseren klimatischen Bedingungen bei zwei wichtigen Unterlagssorten sehr ähnlich und in gleicher Weise, wie sie von anderen Autoren für verschiedene Holzpflanzen und auch für einige Rebensorten unter anderen klimatischen Bedingungen beschrieben wurden. Auch sind die wichtigsten Vorgänge der Zucker \rightleftharpoons Stärke-Umwandlung bei den unter natürlichen Bedingungen überwinterten als auch bei den von klimatischen Einwirkungen und von der Wurzeltätigkeit unabhängigen Trieben während der Ruheperiode zu beobachten. Diese Feststellung darf als ein Beweis für einen vornehmlich endogenen Charakter dieser Vorgänge gelten. Sie werden vermutlich durch die Aktivitätsänderungen der miteinander streng koordinierten Enzymsysteme reguliert. Es scheint, daß Außenfaktoren ihre Wirkung nur bei bestimmter innerer potentieller Bereitschaft ausüben können.

Wir haben dem Frühjahrmaximum der Stärke und den darauf folgenden kohlenhydratverbrauchenden Vorgängen besondere Aufmerksamkeit gewidmet, da sie für die Kohlenhydratökonomie der Rebe während der Lagerung

und für die spätere weinbauliche Verwendung der Rebtriebe eine sehr wichtige Rolle spielen. Mit diesen Problemen werden sich unsere weiteren, in Kürze zur Veröffentlichung kommenden Untersuchungen befassen.

Zusammenfassung

Die Veränderungen des Stärke- und Zuckergehaltes wurden von im Freiland und von in einer Eisgrube bei $+4^{\circ}\text{C}$ überwinterten Reben in den Jahren 1957/58 und 1959 untersucht. Hierbei wurde während der Winterruhe 1957/58 das 10. und 25. Internodium der Sorte *Riparia portalis* und 1959 das 20. Internodium von *R. portalis* und Teleki 5 C (*V. berlandieri* x *V. riparia*) analysiert. Nur im 2. Versuchsjahr wurde eine Variation der Überwinterungsart der Rebtriebe durchgeführt.

1. Die aus der Literatur bekannte Stärke \rightleftharpoons Zucker-Umwandlung, die durch ein Stärkemaximum im Herbst und im Frühjahr charakterisiert ist, ließ sich unter unseren klimatischen Bedingungen bestätigen.
2. Die Veränderung des Gesamtkohlenhydratgehaltes der Reben läßt erkennen, daß eine zeitweilige Hemicellulose \rightleftharpoons Zucker-Umwandlung erfolgt.
3. Das Stärkemaximum im Frühjahr tritt bei beiden Sorten und auch nach Überwinterung im Einschlag auf. Doch wird der Zeitpunkt von der Art der Überwinterung und der Beginn der Zucker \rightleftharpoons Stärke-Umwandlung von der Sorte bestimmt.
4. Bei den im Freiland überwinterten Reben setzt gleichzeitig mit einer intensiven Wasseraufnahme eine apikale Zuckertranslokation ein und danach eine sehr rasche Abnahme des Gesamtkohlenhydratgehaltes (Abb. 2a und b). Dieser Vorgang der Translokation trat bei den in einer Eisgrube lagernden Reben nicht auf. Auch war bei diesen die nach Erreichen eines Maximums einsetzende Abnahme sehr zögernd.
5. Ein Vergleich beider Versuchsjahre führt zu der Feststellung, daß die Ruheperiode der Rebe auf Grund des Kohlenhydratstoffwechsels in zwei Phasen aufzugliedern ist: In der ersten, der endogenen Ruhephase, ist die Richtung der Stärke \rightleftharpoons Zucker-Umwandlung temperaturunabhängig und irreversibel. In der zweiten, der „erzwungenen“ Nachruhe aber, also nach dem Stärkeminimum und dem Zuckermaximum, bestimmen Temperaturgrenzwerte die Richtung der nun reversiblen Zucker \rightleftharpoons Stärke-Umwandlung ($0^{\circ} < \text{Zucker} \rightarrow \text{Stärke}$; $-3^{\circ} > \text{Stärke} \rightarrow \text{Zucker}$).
6. Die rasche Abnahme der Gesamtkohlenhydrate während der energieverbrauchenden Vorgänge im Frühjahr ist auf eine Verringerung des Stärkegehaltes zurückzuführen, während der Zuckergehalt kaum verändert wird. Daraus ergibt sich, daß die Stärke das Substrat der Atmung ist.
7. Da über zwei Jahre, bei zwei Unterlagssorten und unter zwei verschiedenen Überwinterungsbedingungen die Kohlenhydratänderungen analog verliefen, ziehen wir die Schlußfolgerung, daß diese Vorgänge einen endogenen Charakter haben.

Literaturverzeichnis

1. AFRIKJAN, B. L., S. A. MARUTJAN, R. G. SAAKJAN: Die Erscheinungsformen der Reservkohlenhydrate der Weinrebe. Dokl. Akad. Nauk. SSSR 96, 1195 — 1196 (1954) [Russisch].
2. ALLEWELDT, G.: Untersuchungen über den Austrieb der Winterknospen von Reben. Vitis 2, 134 — 152 (1960).
3. BERNSTEIN, Z. and S. KLEIN: Starch and sugars in canes of summer-pruned *Vitis vinifera* plants. J. Expt. Bot. 8, 87 — 95 (1957).
4. EIFERT, J.: Die Stoffwechselforgänge der Rebe. In MATHÉ, I.: Die Kulturflora Ungarns IV, 1: Die Rebe (Im Druck, ungarisch).
5. KONDO, I. N.: Ruhezustand der Rebenknospen. Dokl. Akad. Nauk. SSSR. 102, 633 — 636 (1955) [Russisch].
6. PÁNCZEL, M. und J. EIFERT: Die Bestimmung des Zucker- und Stärkegehaltes der Weinrebe mittels Anthronreagens. Mitt. Klosterneuburg, Ser. A. 10, 102 — 110 (1960).
7. SAAKJAN, P. R.: zit. nach B. L. Afrikjan und Mitarb. (1).
8. SHARPLES, G. C. and L. BURKHARDT: Seasonal changes in carbohydrates in the March grapefruit tree in Arizona. Proc. Amer. Soc. Horticult. Sci. 63, 74 — 80 (1954).
9. SIMINOVITCH, D. and D. R. BRIGGS: Studies on the chemistry of the living bark of the black locust in relation to its frost hardiness. VIII. A possible direct effect of starch on the susceptibility of plants to freezing injury. Plant. Physiol. 29, 331 — 337 (1954).
10. — — , C. M. WILSON and D. R. BRIGGS: Studies on the chemistry of the living bark of the black locust in relation to its frost hardiness. V. Seasonal transformations and variations in the carbohydrates: starch sucrose interconversions. Plant. Physiol. 28, 383 — 400 (1953).
11. STOEV, K. D.: Physiologische Grundlagen der Umwandlung der Reservkohlenhydrate der Weinrebe. Ann. Sofija, Univ. Agr. Fakul. 26, 545 — 621 (1948) [Bulgarisch].
12. SWARBRICK, T.: Studies in the physiology of fruit trees. I. The seasonal starch content and cambial activity in one - to five - year old apple branches. J. Pomol. Horticult. Sci. 6, 137 — 156 (1927).
13. WINKLER, A. J. and W. O. WILLIAMS: Carbohydrate metabolism of *Vitis vinifera*: hemicellulose. Plant. Physiol. 13, 381 — 390 (1938).
14. — — and — — : Starch and sugars of *Vitis vinifera*. Plant. Physiol. 20, 412 — 432 (1945).
15. WOLF, J.: Kohlenhydratstoffwechsel massiger Speicherorgane nach Abschluß der Speicherung. In RUHLAND, W.: Handb. Pflanzenphysiol. VI., 894, Springer-Verlag Heidelberg (1958).

eingegangen am 12. 1. 1961