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

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 64 (1954)

Artikel: Über die Eignung der Zucker als Substrat der energieliefernden Vorgänge in der Hefezelle

Autor: Zürcher, Helene Erna

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-45152

Nutzungsbedingungen

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften auf E-Periodica. Sie besitzt keine Urheberrechte an den Zeitschriften und ist nicht verantwortlich für deren Inhalte. Die Rechte liegen in der Regel bei den Herausgebern beziehungsweise den externen Rechteinhabern. Das Veröffentlichen von Bildern in Print- und Online-Publikationen sowie auf Social Media-Kanälen oder Webseiten ist nur mit vorheriger Genehmigung der Rechteinhaber erlaubt. Mehr erfahren

Conditions d'utilisation

L'ETH Library est le fournisseur des revues numérisées. Elle ne détient aucun droit d'auteur sur les revues et n'est pas responsable de leur contenu. En règle générale, les droits sont détenus par les éditeurs ou les détenteurs de droits externes. La reproduction d'images dans des publications imprimées ou en ligne ainsi que sur des canaux de médias sociaux ou des sites web n'est autorisée qu'avec l'accord préalable des détenteurs des droits. En savoir plus

Terms of use

The ETH Library is the provider of the digitised journals. It does not own any copyrights to the journals and is not responsible for their content. The rights usually lie with the publishers or the external rights holders. Publishing images in print and online publications, as well as on social media channels or websites, is only permitted with the prior consent of the rights holders. Find out more

Download PDF: 08.08.2025

ETH-Bibliothek Zürich, E-Periodica, https://www.e-periodica.ch

Über die Eignung der Zucker als Substrat der energieliefernden Vorgänge in der Hefezelle

Von *Helene Erna Zürcher,* Basel

(Aus der Botanischen Anstalt der Universität Basel)

Eingegangen am 12. Januar 1954

Inhalt

	Seite
Einleitung	142
Methodisches	143
1. Das Versuchsobjekt	143
2. Vorbehandlung der Hefe	143
3. Bestimmung der Zellenzahl	144
4. Bestimmung des Zuckerverbrauchs	144
5. Versuchsanordnung	144
Experimentelle Ergebnisse	145
1. Die Atmungsgeschwindigkeit der Hefe bei Zugabe verschiedener Zucker	146
a) Die Atmungsgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Zuckerkonzentration	147
b) Beeinflussung der Atmung durch Stoffe, die der Hefe nicht als Atmungssubstrat dienen	149
c) Die Atmungsgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Temperatur	151
2. Die Gärungsgeschwindigkeit der Hefe bei Zugabe verschiedener Zucker	153
a) Die Abhängigkeit der Gärungsgeschwindigkeit von der Zuckerkonzentration	154
b) Die Gärungsgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Temperatur	157
3. Der Zeitfaktor bei der Messung der Atmungs- und Gärungsgeschwindigkeit	159
4. Zuckerverbrauch und Energiegewinn	161
a) Berechnung von Zuckerverbrauch und Energiegewinn	161
b) Zuckerverbrauch und Energiegewinn mit verschiedenen Zuckern	162
c) Energiegewinn bezogen auf den Zuckerverbrauch	168
5. Über die Eignung der verschiedenen Zucker zum Energiegewinn	168
Zusammenfassung der Ergebnisse	171
Zitierte Literatur	174
Anhang: Tabellen	175

Einleitung

Es gehört zu den wesentlichen Merkmalen des Lebens, daß alles Lebendige ununterbrochen Arbeit zu leisten hat. So muß jeder Organismus, jede Zelle immerfort Arbeit leisten, um sich am Leben zu erhalten, und bedarf also einer dauernden Zufuhr von Energie. Diese zum Lebensunterhalt wie auch zum Aufbau und Wachstum notwendige

Energie wird von den Organismen besonders aus Kohlenhydraten, vor allem aus Zuckern gewonnen.

Es ist schon lange bekannt, daß die Zelle die verschiedenen Zucker nicht in gleichem Maße für den Aufbau auszunützen vermag; Untersuchungen darüber finden sich erwähnt unter anderem bei Pfeffer (1881), Went (1901), Lafar (1907), Kostytschew (1926), Miller (1931), Stephenson (1949), Bonner (1950), Curtis and Clark (1950), Lilly and Barnett (1951). Auch die Geschwindigkeit, mit der die verschiedenen Zucker von der Zelle aufgenommen werden, fand man für manche Zucker groß, für andere sehr gering (siehe z. B. Höber, 1947; Rieder, 1951).

Dagegen fehlen systematisch gewonnene quantitative Angaben darüber, wie weit sich die einzelnen Zucker am *Energiehaushalt* der Zelle zu beteiligen vermögen. In der folgenden Arbeit wird daher über Versuche berichtet, die zur Lösung dieser Frage beitragen sollen.

Methodisches

1. Das Versuchsobjekt

Nachdem am hiesigen Institut ähnliche Probleme an Hefezellen untersucht worden waren (vgl. Geiger-Huber, 1934; Musfeld, 1942; Althaus, 1950; Rieder, 1951), war es gegeben, auch diese Arbeit mit Zellen der Bäckerhefe, *Saccharomyces cerevisiae* Hansen, durchzuführen. Auch zu meinen Untersuchungen bietet dieser Organismus wesentliche Vorteile:

1. Alle Lebensvorgänge sind bei der Hefe in einer einzigen Zelle vereinigt.
2. Die Hefezelle zeigt einen hohen Kohlenhydratstoffwechsel.
3. In Suspensionen steht die ganze Zelloberfläche in Kontakt mit dem einwirkenden Substrat.
4. Die Reaktion auf zugegebene Substanzen tritt sofort ein, so daß die Hefe für Versuche über kurze Zeit sehr geeignet ist.
5. Die gewöhnliche Bäckerhefe ist jederzeit frisch und rein in genügender Menge erhältlich.

2. Vorbehandlung der Hefe

Es erwies sich als wichtig, die zu Versuchen verwendeten Hefesuspensionen immer auf möglichst gleiche Weise herzustellen, da Unregelmäßigkeiten in der Vorbehandlung die Aktivität der Hefe beeinflussen.

Zu den Versuchen wurde jeweils ein größerer Brocken frischer Hefe sofort nach der Lieferung aus der Fabrik (Hefefabrik Rheinfelden) verwendet. Solche Hefe zeigte mit Methylenblau (Verdünnung 1 : 10 000) weniger als 1 % tote Zellen. 2 g aus der Mitte dieser Hefemenge wurden in zirka 20 cm³ destilliertem Wasser aufgeschüttelt und abzentrifugiert. Die auf diese Weise gewaschene Hefe wurde darnach in 250 cm³ destilliertem Wasser erneut aufgeschüttelt und unter einem Dunkelsturz bei Zimmertemperatur über Nacht stehen gelassen, um sie glycogenfrei zu machen. Die Prüfung mit Jod-jodkalium auf Glycogen fiel am folgenden Morgen stets negativ aus (siehe auch Althaus, 1950). Dies war notwendig für die photoelektrische Bestimmung von Suspensionsdichte und Zellenzahl.

Nährsalze oder Puffer wurden der Suspensionsflüssigkeit nicht zugesetzt; schädigende Einflüsse des destillierten Wassers zeigten sich keine. Auch Rieder (1951)

weist darauf hin, daß unter den gegebenen Bedingungen (nicht forciertes Auswaschen der Hefe, nicht ältere als dreitägige Suspension) destilliertes Wasser in keiner Weise Giftwirkung zeigte. Die Hefesuspensionen wurden nur am ersten Tag, in Ausnahmefällen noch am zweiten Tag nach der Zubereitung zu Versuchen verwendet. Sie waren also nie so alt, daß die Zellen ausgehungert gewesen wären, d. h. schon wesentlich körpereigenes Eiweiß abgebaut hätten.

3. Bestimmung der Zellenzahl

Damit die Ergebnisse der einzelnen Versuche vergleichbar werden, wurde jede verwendete Hefesuspension so weit verdünnt, daß sich im Reaktionsvolumen eines Versuchsgefäßes stets dieselbe Anzahl von Zellen befand.

Zur Bestimmung der Zellenzahl in Hefesuspensionen wurde die von Musfeld (1942) ausgearbeitete und von Rieder (1951) etwas abgeänderte Methode übernommen; ihre ausführliche Beschreibung findet sich in den erwähnten Arbeiten[1]. Im Prinzip handelt es sich um eine photometrische Messung der Suspensionsdichte, aus deren Lichtwert die Zellenzahl festzustellen ist. Der Lichtwert einer Anzahl sorgfältig hergestellter Verdünnungen von 8, 4, 2 und 1 Vol.‰ Suspensionsdichte wurde bestimmt und zahlreiche Proben aus einpromilligen Verdünnungen in der Thomakammer auf ihre Zellenzahl ausgezählt.

Lichtwert und Zellenzahl logarithmisch aufgetragen geben im Bereich von 0,5 bis 8‰ Suspensionsdichte ungefähr eine Gerade. Aus dieser Eichkurve läßt sich zu jedem Lichtwert die Zellenzahl ablesen, ebenso kann durch geeignetes Verdünnen eine Suspension mit gewünschter Zellenzahl hergestellt werden.

4. Bestimmung des Zuckerverbrauches

Der Zuckerverbrauch wurde durch manometrische Messung von Atmung und Gärung in der Warburg-Apparatur bestimmt. Diese vielerprobte Methode (siehe Warburg, 1926; Geiger-Huber, 1934 u. a.) gewährleistet für das gesamte Reaktionsvolumen gleiche Bedingungen und gleichmäßige Beteiligung der Versuchsorganismen an den Stoffwechselvorgängen.

Bei den Versuchen wurde glycogenfreie Hefe verwendet und die Bedingungen so gewählt (keine Nährsalze), daß die Hefezellen im Verlaufe der Versuche *weder sich vermehren noch wachsen konnten* (siehe Warburg, 1927; Geiger-Huber, 1934; Musfeld, 1942). Durch Messung von Atmung und Gärung erfaßt man somit diejenige Zuckermenge, welche der Zelle unmittelbar die Energie für die Lebensvorgänge liefert.

5. Versuchsanordnung

Das Reaktionsvolumen pro Versuchsgefäß betrug bei *allen* Messungen 3,0 cm^3 mit total zirka $134 \cdot 10^6$ Hefezellen (= 4 Vol.‰). Da der Größenaufbau der verwendeten Hefepopulation stets annähernd derselbe war, bedeutet dies auch, daß in jedem Versuchsgefäß eine gleich große Zelloberfläche mit dem Substrat reagierte.

Die Manometergefäße wurden auf folgende Weise gefüllt: 2,7 cm^3 Hefesuspension im «Hauptraum» + 0,3 cm^3 Zuckerlösung im «Anhang I».
Bei Zugabe von Zellgiften:
2,4 cm^3 Hefesuspension im «Hauptraum» + 0,3 cm^3 Zuckerlösung im «Anhang I» + 0,3 cm^3 Giftlösung im «Anhang II».

Sowohl die Konzentration der Zucker und Zellgifte wie auch die Suspensionsdichte der Hefe wurde stets so gewählt, daß erst nach Zusammengießen aller Reaktionsteilnehmer die gewünschten Verhältnisse im Versuchsgefäß herrschten.

---

[1] Um die Messung genauer zu machen, wurde die Spannung des elektrischen Stromes für die Photometerlampe stabilisiert.

Bei der oben angeführten Anordnung wurden die eingefüllten Zuckerlösungen von 0,3 cm^3 auf 3,0 cm^3, also auf $^1/_{10}$ verdünnt. Da die Zucker eine beschränkte Löslichkeit in Wasser haben, in der Untersuchung der Konzentrationsabhängigkeit aber doch der Einfluß möglichst hoher Zuckerkonzentrationen gemessen werden sollte, erwies sich für solche Fälle eine andere Versuchsanordnung als zweckmäßig. Die Zuckerlösungen wurden dann in der Weise zubereitet, daß nur eine Verdünnung auf die Hälfte notwendig war, um die gewünschte Konzentration im «Hauptraum» zu erhalten. Dies bedeutet, daß 1,5 cm^3 Hefesuspension + 1,5 cm^3 Zuckerlösung einpipettiert wurden und bei Versuchen mit Zellgiften 1,7 cm^3 Hefesuspension + 1,0 cm^3 Zuckerlösung + 0,3 cm^3 Giftlösung.

Die Hefesuspensionen wurden jeweils derart verdünnt, daß auch mit den verschieden großen einpipettierten Volumen (2,7 cm^3, 2,4 cm^3, 1,7 cm^3 und 1,5 cm^3) stets die gleiche Anzahl von Zellen in die Gefäße eingefüllt wurde.

Experimentelle Ergebnisse

Es ist schon mehrfach untersucht worden, wie die Pflanze verschiedene Zucker und andere organische Substanzen verwerten kann; meistens wurde aber gemessen, in welchem Grade diese Stoffe zum *Wachstum* der Organismen geeignet sind, dies in Versuchen, die sich über Tage und Wochen erstreckten (so z. B. Keller, 1950; Schelling, 1950, u. a.).

In dieser Arbeit soll jedoch nicht der Einfluß der Zucker auf das Wachstum von Hefezellen untersucht werden, sondern die Versuche sollen Aufschluß geben, wie weit die *Zucker als Energiequelle* geeignet sind. Als Maß für diese Eignung dient der Zuckerverbrauch nichtwachsender Hefe durch Atmung und Gärung während kurzer Zeit.

Es war dabei notwendig, den Einfluß der Zucker auf Atmung und Gärung der Hefe sowohl in Abhängigkeit von der *Zuckerkonzentration* als auch von der *Temperatur* zu messen. Ich bezog neben den gebräuchlichsten Zuckern auch Pentosen und ein Trisaccharid in die Untersuchung ein.

Es wurden mit den folgenden Zuckern Versuche angestellt [1]:

Pentosen	*Hexosen*	*Disaccharide*	*Trisaccharide*
d(+)Xylose	d(+)Glucose	Maltose	Raffinose
l(+)Arabinose	d(—)Fructose	Lactose·H_2O	
	d(+)Mannose	Saccharose	
	d(+)Galactose		

Saccharose wird von der Bäckerhefe schon vor der Aufnahme in Invertzucker gespalten und als solcher aufgenommen (Barfoed-Reaktion positiv). Daher wirkt eigentlich eine Saccharoselösung nicht mit der gegebenen, sondern mit doppelt so hoher Molarität auf die Hefezellen ein. Aus dieser Überlegung entschloß ich mich, die Konzentrations-

[1] Außer Glucose, Maltose und Lactose, die von Siegfried & Co., Zofingen, bezogen wurden, waren alles Präparate der Hoffmann-La Roche & Co. AG, Basel.

angaben von Saccharose als diejenigen des in Hexosen gespaltenen Moleküls wiederzugeben, d. h. $^1/_{18}$ mol Saccharose wird gleich $^1/_9$ mol Zucker gesetzt. Auf diese Weise ist es möglich, die Saccharose mit den andern verwendeten Zuckern zu vergleichen, da ja überall die Konzentionen in Molaritäten ausgedrückt werden. Ich bin mir bewußt, daß dies nur bedingt richtig ist. Nur diejenige Saccharose ist in Hexosen gespalten, die mit den Hefezellen in Berührung steht. Dies wird bei Versuchsanfang nur wenig und erst mit der Zeit in überwiegendem Maße der Fall sein.

Bei Maltose tritt keine Spaltung des Zuckers außerhalb der Zelle auf, die Barfoed-Reaktion bleibt negativ (siehe auch Althaus, 1950, S. 132).

Auch die Messungen mit Raffinose werden in den zugegebenen Molaritäten wiedergegeben, da mit dem Barfoed-Reagens keine eindeutigen Resultate erzielt werden konnten (siehe Rieder, 1950, S. 598).

Der Konzentrationsbereich, in welchem die Zucker zugegeben wurden, war je nach dem Zucker verschieden. Die niedrigste Konzentration war jeweils diejenige, die gerade noch eine Atmungssteigerung bewirkte; die höchste wurde meist durch die Löslichkeit des Zuckers in Wasser bestimmt.

1. Die Atmungsgeschwindigkeit der Hefe bei Zugabe verschiedener Zucker

Schon Meyerhof (1925) und Warburg (1927) zeigten, daß die Atmungsgeschwindigkeit der Hefen durch Zugabe von Zucker gefördert wird. Die Arbeit von Geiger-Huber (1934) gibt eine quantitative Untersuchung über die Abhängigkeit der Atmungsgeschwindigkeit von der Konzentration des Atmungsmaterials bei Bier-, Bäcker- und Lufthefen. Grundsätzlich zeigt sich für alle Hefen dieselbe Abhängigkeit von der Konzentration der zugegebenen Glucose, jedoch ist die Atmungsgeschwindigkeit bei den verschiedenen Hefen verschieden groß, ebenso die Konzentration, bei der die maximale Atmung erreicht ist.

Wohl ist schon länger bekannt, daß verschiedene Kohlenhydrate nicht dieselben Atmungssteigerungen bewirken, jedoch wird nicht eingehender dargelegt, in welcher Weise Unterschiede auftreten.

Es ist daher ein Ziel dieser Arbeit, den Einfluß verschiedener Zucker auf die Atmungsgeschwindigkeit zu prüfen.

Sämtliche Versuche wurden mit derselben Heferasse, käuflicher Bäckerhefe, durchgeführt. Trotzdem die Hefesuspensionen zu den Versuchen stets auf dieselbe Weise hergestellt wurden, ergaben sich auch bei konstantem Reaktionsvolumen mit immer derselben Anzahl glycogenfreier Zellen sehr unterschiedliche Werte der *Restatmung* [1]. Die Ursache

[1] Restatmung, nach Tamiya (1932) bedeutet die Atmung der «hungernden» Zellen, wie sie in meinen Versuchen während der Vorperiode, d. h. vor der Zuckerzugabe, gemessen wurde.

davon blieb unbekannt; vielleicht machen sich hier «Fabrikationsunterschiede» geltend. Wesentlich war jedoch, daß die großen Unterschiede in der Atmungsgeschwindigkeit während der Vorperiode nach *Zuckerzugabe* nicht mehr vorhanden waren; im Gegenteil, die Atmungsgeschwindigkeit stieg dann stets mit erstaunlicher Gleichmäßigkeit, entsprechend der gegebenen Zuckerkonzentration, an.

Bei jeder Versuchsserie wurde ein Kontrollversuch mit $^1/_{18}$ mol Glucose mitgeführt, der den mit Zuckern überhaupt zu erreichenden maximalen Atmungswert lieferte und diesen über längere Versuchsdauer konstant beibehielt (vgl. Geiger-Huber, 1934; Rieder, 1951). Auf diesen Kontrollwert konnten die Atmungswerte mit den übrigen Zuckern in verschiedenen Konzentrationen bezogen werden und dadurch eventuelle Differenzen, die von verschiedenen Hefeproben herrühren mochten, ausgeschaltet werden. Die auf den Kontrollwert von $^1/_{18}$ mol Glucose bezogenen Resultate gewisser Versuche erwiesen sich zudem in verschiedenen Darstellungen und Tabellen anschaulicher als die direkten Meßresultate.

a) Die Atmungsgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Zuckerkonzentration

Die Untersuchungen von Geiger-Huber (1934) zeigen die Atmungsgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Glucosekonzentration. Es ergibt sich zum Beispiel bei Bierhefe eine Kurve der Atmungsgeschwindigkeit, die man in drei Abschnitte unterteilen kann:

I.	$^1/_{10\,000}$—$^1/_{500}$ mol	Atmungsgeschwindigkeit proportional der Zuckerkonzentration
II.	$^1/_{100}$—$^1/_{0,25}$ mol	Atmungsgeschwindigkeit ∓ unabhängig von der Zuckerkonzentration (maximale Atmung)
III.	$^1/_{500}$—$^1/_{100}$ mol	Übergangsgebiet: eine Konzentrationserhöhung wirkt nur wenig atmungsbeschleunigend

Dies ließ sich in den Versuchen mit Bäckerhefe bei nur geringer Verschiebung in der Glucosekonzentration bestätigen. Auch hier vermag man die drei Teile der Kurve zu unterscheiden und deren Konzentrationsbereiche anzugeben.

Betrachtet man nun die Konzentrationsabhängigkeit der Atmungsgeschwindigkeit bei Zugabe *verschiedener* Zucker (Figur 1), so zeigt sich grundsätzlich immer wieder dasselbe: Ein Abschnitt, in welchem die Atmungsgeschwindigkeit proportional der Zuckerkonzentration steigt, etwas mehr oder weniger deutlich das Übergangsgebiet und schließlich die Region der maximalen Atmung, in welcher Konzentrationserhöhungen keine Zunahme der Atmungsgeschwindigkeit mehr

bewirken. Wird die Zuckerkonzentration noch weiter erhöht, so ergibt sich sogar eine Verringerung der Atmungsgeschwindigkeit.

Figur 1 zeigt im einzelnen folgendes:

Glucose, Saccharose, Fructose, Mannose: Diese vier Zucker sind wohl in einem zu erwähnen, denn ihr atmungsfördernder Einfluß ist annähernd derselbe. Mit zirka $^1/_{4608}$ mol Zucker läßt sich eine erste Atmungszunahme feststellen; diese steigt mit der Konzentrationserhöhung bis zirka $^1/_{288}$ mol an. Bei $^1/_{144}$ mol ist die maximale Atmung erreicht und bleibt von weiteren Konzentrationsänderungen unbeeinflußt. Erst bei $^{16}/_9$ mol ist ein beträchtlicher Rückgang der Atmungsgeschwindigkeit zu erkennen. Wahrscheinlich wird die Zelle bei so hohen Konzentrationen im Verlaufe des Versuches geschädigt. Nach Rieder (1951) finden sich schon bei einer Konzentration von $^4/_9$ mol Glucose plasmolysierte Zellen.

Etwas abweichend ist die Wirkung der *Mannose,* nachdem die maximale Atmung erreicht worden ist. Von zirka $^1/_{72}$ mol an nimmt die Atmungsgeschwindigkeit mit steigender Zuckerkonzentration ständig ab und zeigt bei $^4/_9$ mol nur noch zwei Drittel des maximalen Wertes.

Raffinose: Mit diesem Trisaccharid wird die Atmung erst durch eine Konzentration von $^1/_{576}$ mol beeinflußt und steigt bis $^1/_{36}$ mol proportional der erhöhten Konzentration an. Bei $^1/_{18}$ mol ist die maximale Atmung erreicht.

Galactose: Diese Hexose ist wirksam von $^1/_{288}$ mol und erlaubt der Zelle von $^1/_9$ mol an maximale Atmung.

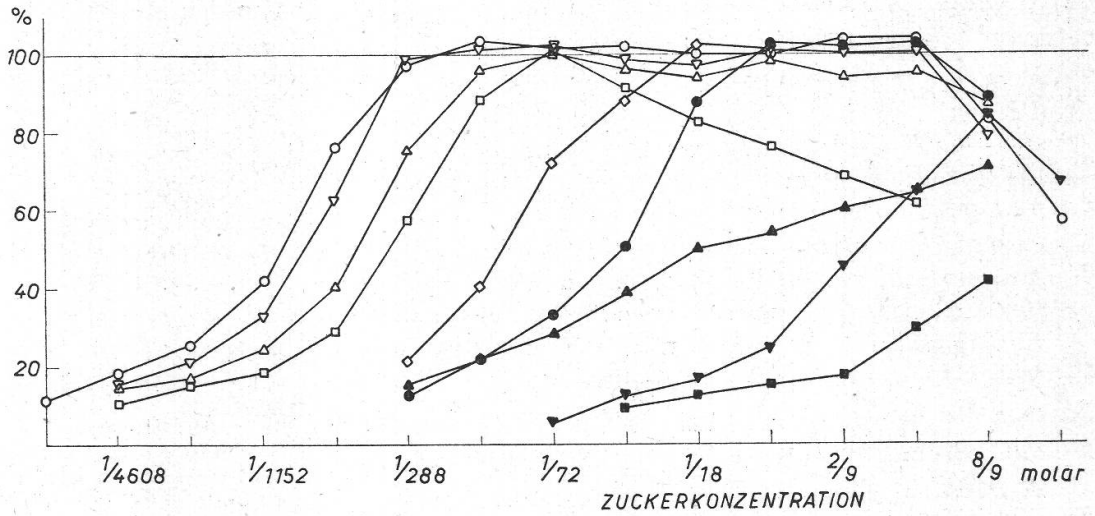
Maltose: Es war schwierig, die Abhängigkeit der Atmungsgeschwindigkeit von der Maltosekonzentration festzuhalten. Bei gleicher Versuchsanordnung wichen die einzelnen Messungen oft sehr voneinander ab. Diese Streuung der Meßwerte blieb trotz aller Sorgfalt beim Lösen und Verdünnen der Maltose bestehen. So ist die hier wiedergegebene Kurve nur als vager Mittelwert mit großer Streuung zu betrachten.

Atmungsfördernd wirkt Maltose von zirka $^1/_{288}$ mol an. Beträchtlich langsamer als bei den übrigen Zuckern wächst die Atmungsgeschwindigkeit mit zunehmender Konzentration und erreicht den maximalen Wert auch nicht mit $^8/_9$ mol, der höchsten noch löslichen Konzentration.

Xylose: Eine merkliche Förderung der Atmung tritt erst bei $^1/_9$ mol Xylose ein. Die Atmungsgeschwindigkeit nimmt bis $^8/_9$ mol Xylose zu, erreicht aber nicht den maximalen Wert. $^{16}/_9$ mol beeinträchtigt wie Glucose in derselben Konzentration die Atmungsgeschwindigkeit der Zelle.

Arabinose: Auch mit dieser Pentose tritt erst bei $^1/_9$ mol eine merkbare Steigerung der Atmungsgeschwindigkeit auf. Die Zunahme mit erhöhter Konzentration erfolgt nur langsam, und auch mit $^8/_9$ mol Arabinose kommt die Zelle auf kaum 50 % der maximal möglichen Atmungsgeschwindigkeit.

Lactose: Obwohl nach Rieder (1951) die Hefe keine Lactose aufzunehmen vermag (gemessen bei $^1/_{18}$ mol), kann damit dennoch eine Atmungssteigerung festgestellt werden. Es handelt sich dabei nur um sehr geringe, aber eindeutig meßbare Werte. Diese Erscheinung sei im folgenden Abschnitt eingehender behandelt.



Figur 1

Atmungsgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Zuckerkonzentration, wiedergegeben in % der maximalen Atmungsgeschwindigkeit ($^1/_{18}$ mol Glucose). – 4 ‰ Hefe – 40° C – 60 Minuten nach Zuckerzugabe

○——○ Glucose
▽——▽ Saccharose
△——△ Fructose
□——□ Mannose
◇——◇ Raffinose
●——● Galactose
▲——▲ Maltose
▼——▼ Xylose
■——■ Arabinose

Figur 1 zeigt also, daß allen untersuchten Zuckern gemeinsam ist, die Hefeatmung in Abhängigkeit von der Konzentration in gleicher Art zu beschleunigen. Es wird deutlich, wie sich die verschiedenen Zucker als Atmungssubstrat eignen. Um dieselbe Atmungsgeschwindigkeit zu erreichen, benötigt die Zelle von den einzelnen Zuckern verschieden hohe Konzentrationen in der Außenlösung. Es sei jedoch hervorgehoben, daß mit den meisten der untersuchten Zucker bei geeigneter Konzentration die Zelle die maximale Atmung erreicht.

b) Beeinflussung der Atmung durch Stoffe, die der Hefe nicht als Atmungssubstrat dienen

Es wurde vorhin festgestellt, daß auch Lactose, obwohl sie weder in meßbaren Mengen in die Zelle einzudringen vermag, noch an die Zelloberfläche adsorbiert wird (Wertheimer, 1934; Rieder, 1951), die Atmungsgeschwindigkeit steigert. Der Effekt tritt sofort nach Lactosezugabe auf und klingt dann langsam wieder ab, d. h. die Atmungsgeschwindigkeit läßt sich nach einiger Zeit von der Restatmung, der Kontrolle ohne Lactose, nicht mehr unterscheiden.

Wird nun Lactose dennoch aufgenommen und veratmet, oder kann diese vermehrte Atmung der Hefe allein durch Veränderungen des Milieus bedingt und eigentlich osmotischer Natur sein?

Es wurde versucht, diese Frage auf folgende Weise zu erhellen: Handelt es sich bei dieser Atmungssteigerung durch Lactose um einen rein osmotisch bedingten Effekt, so müßte dieser auch mit andern, sowohl organischen, bestimmt nicht als Kohlenstoffquellen dienenden, als auch mit anorganischen Stoffen auftreten. Eventuell entspräche einer bestimmten Molarität eines solchen Stoffes, unabhängig von dessen Beschaffenheit, auch eine bestimmte Atmungssteigerung.

Dies wurde mit folgenden Substanzen geprüft:

1. Lactose.
2. d(—)Mannit: Dieser sechswertige Alkohol wird nach Rieder (1951) zwar nicht aufgenommen, aber doch an die Zelle adsorbiert.
3. Phosphatpuffer: Wie Geiger-Huber (1930) festgestellt hat, bleibt die Atmung von p*H* 5—8 von Veränderungen in der Wasserstoffionenkonzentration unbeeinflußt. In meinen Messungen wurde das p*H* des Phosphatpuffers demjenigen der Hefesuspension angeglichen (etwas über p*H* 5).
4. Natriumchlorid: Von diesem Salz darf angenommen werden, daß es in keiner Weise als Nährstoff dienen kann.

Die Versuche ergeben, daß mit den aufgezählten Stoffen einheitlich eine bescheidene Atmungszunahme bewirkt werden kann (Tabelle 1).

Wenn sich auch in den Meßwerten ein Gang mit der Konzentration vermuten läßt, so ist es jedoch nicht gelungen, eine eindeutige Konzentrationsabhängigkeit festzuhalten. Das Ausmaß dieser Atmungssteigerung ist auch bei optimalen Temperaturen so gering, daß die kleinen Unterschiede, wie sie mit Veränderung der Konzentration auftreten, in die Streuung der Methode fallen.

Es ist sehr wohl denkbar, daß diese Erscheinung osmotisch bedingt ist. Man mag einwenden, daß Mannit und Lactose möglicherweise in geringem Maße der Hefe als Kohlenstoffquelle dienen können. Dies gilt jedoch nicht von Phosphatpuffer, noch weniger von Natriumchlorid. Da sie in ungefähr derselben Molarität wie Mannit und Lactose eine Atmungssteigerung verursachen, die in Geschwindigkeit und zeitlicher Dauer identisch ist, liegt es nahe, diese Atmungssteigerung auf osmotische Wirkung zurückzuführen.

Tabelle 1
«Osmotisch» bedingte Atmungssteigerung.
35° C, 2 % Hefe, mm³ verbrauchter Sauerstoff

Versuchsdauer (Minuten)	Zugegebene Substanz ~ 2/9 mol				Restatmung
	Lactose	Mannit	PO_4-Puffer	NaCl	
40	135	124	152	155	98
60	186	199	203	212	141
80	231	254	245	253	176

Für die Beurteilung der Atmungssteigerung durch die in dieser Arbeit untersuchten Zucker ist diese Feststellung aber nicht von Bedeutung. Schon eine Förderung der Atmungsgeschwindigkeit, wie sie durch 1/9 mol Arabinose statthat (siehe Abbildung 1), kann nicht mehr darauf zurückgeführt werden, denn in keinem Falle konnte mit Lactose oder einem der andern drei Stoffe nach einer Stunde Versuchsdauer die Atmung mehr als 12 bis 15 %, bezogen auf die maximale Atmung, gesteigert werden.

c) Die Atmungsgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Temperatur

Der Atmungsvorgang ist nicht nur von der Konzentration des Atmungssubstrates, sondern auch von der Temperatur abhängig. Deshalb wurde auch der Temperatureinfluß untersucht und die Atmungsgeschwindigkeit bei 0, 15, (20), 25, 30, 35, 40, 45 und (50) °C mit den aufgezählten Zuckern in verschiedenen Konzentrationen gemessen.

Am Beispiel der Fructose sei der Temperaturgang der Atmung dargelegt; grundsätzlich gilt dies aber auch für die Atmungssteigerung mit anderen Zuckern.

Bei 0° C ist gerade noch eine geringe Atmung meßbar. Der Sauerstoffverbrauch steigt mit zunehmender Temperatur und zeigt ein ausgesprochenes Optimum bei 40° C. Bei noch höheren Temperaturen ist ein rascher Rückgang der Atmung zu bemerken (siehe Figur 4). Die Fermente des Atmungsvorganges oder gar die ganze Zelle scheinen bei diesen Temperaturen schon wesentlich beeinträchtigt. Betrachtet man nämlich den zeitlichen Verlauf der Atmung bei 45° C, d. h. die Atmungsgeschwindigkeit aufeinanderfolgender Meßintervalle, so stellt man fest, daß sie mit zunehmender Versuchsdauer stark abnimmt. Wird zu Beginn des Versuches noch nahezu gleich viel Sauerstoff verbraucht wie beim Temperaturoptimum (zirka 40° C), so sind schon nach dem zweiten und dritten Meßintervall viel geringere Atmungswerte zu messen. Noch stärker ist dieser Atmungsrückgang bei 50° C (siehe Tabelle 2).

Tabelle 2

Zeitlicher Einfluß von überoptimaler Temperatur auf die Hefeatmung.
Fructose 1/9 mol — Atmung in mm³ verbrauchtem O_2 pro 20 Minuten — 4 ‰ Hefe

Temperatur °C	Versuchsdauer in Minuten					
	40	60	80	100	120	140
35	106	108	98	99	97	88
40	122	126	120	124	113	112
45	97	85	77	65	56	43

Nach Abbruch der Versuche bei 45° C und 50° C wurden die Hefesuspensionen mit Methylenblau auf tote Zellen geprüft. Die Anzahl der geschädigten Zellen schwankte außerordentlich, und zwar einerseits von Versuch zu Versuch, anderseits auch innerhalb eines Versuches je nach Zuckerart und Zuckerkonzentration. So gab es Hefesuspensionen, bei welchen nach dreistündiger Versuchsdauer (45° C) in allen Versuchsgefäßen zwischen 70 und 90 % der Zellen mit Methylenblau anfärbbar waren, während andere Male die Zahl der toten Zellen 5 % nirgends überstieg. Weitere Versuchsserien zeigten bei gewissen Zuckern 50 bis 90 %, bei andern nur 1 bis 5 % tote Zellen. Auffällig erschien, daß bei Zuckern, welche gut veratmet werden, wie Glucose, Saccharose, Mannose

usw., viel tote Zellen zu finden waren. Wenig dagegen bis keine geschädigten Zellen fanden sich bei Zuckern, welche die Atmung erst in hohen Konzentrationen zu fördern vermögen (Xylose), oder gar bei der Restatmung, wo kein Zucker zugegeben worden war. Worauf dies zurückzuführen ist, blieb unklar.

Daß sehr hohe Zuckerkonzentrationen die Hefezellen gegen äußere Einflüsse widerstandsfähiger machen, ist auch aus diesen Versuchen ersichtlich (vgl. Althaus, 1950). Tabelle 3 zeigt deutlich, wie mit $^8/_9$ mol Glucose die Atmungsgeschwindigkeit bei 45° C mit zunehmender Versuchsdauer wesentlich weniger abfällt als zum Beispiel mit $^1/_{18}$ oder $^1/_{36}$ mol.

Tabelle 3

Einfluß hoher Zuckerkonzentrationen auf die Hefeatmung bei überoptimaler Temperatur. Glucose — Atmung in mm³ verbrauchtem O_2 pro 20 Minuten — 45° C — 4 ‰ Hefe

Versuchsdauer in Minuten	Glucosekonzentration, molar						
	$^8/_9$	$^4/_9$	$^2/_9$	$^1/_9$	$^1/_{18}$	$^1/_{36}$	$^1/_{72}$
40	117	119	111	95	92	96	70
60	113	114	103	88	88	72	49
80	104	106	92	79	73	78	49
100	104	102	79	40	55	52	49
120	98	93	53	23	46	20	17
140	88	85	35	22	37	25	21

Tabelle 4 zeigt die Atmungsgeschwindigkeit bei verschiedenen Temperaturen, bezogen auf die maximale Atmungsgeschwindigkeit bei der jeweiligen Temperatur (maximale Atmungsgeschwindigkeit = Atmungsgeschwindigkeit mit $^1/_{18}$ mol Glucose = 100 %). Dabei wird deutlich, daß — bezogen auf die maximale Atmungsgeschwindigkeit — die Atmungsförderung durch eine bestimmte Zuckerkonzentration bei suboptimaler

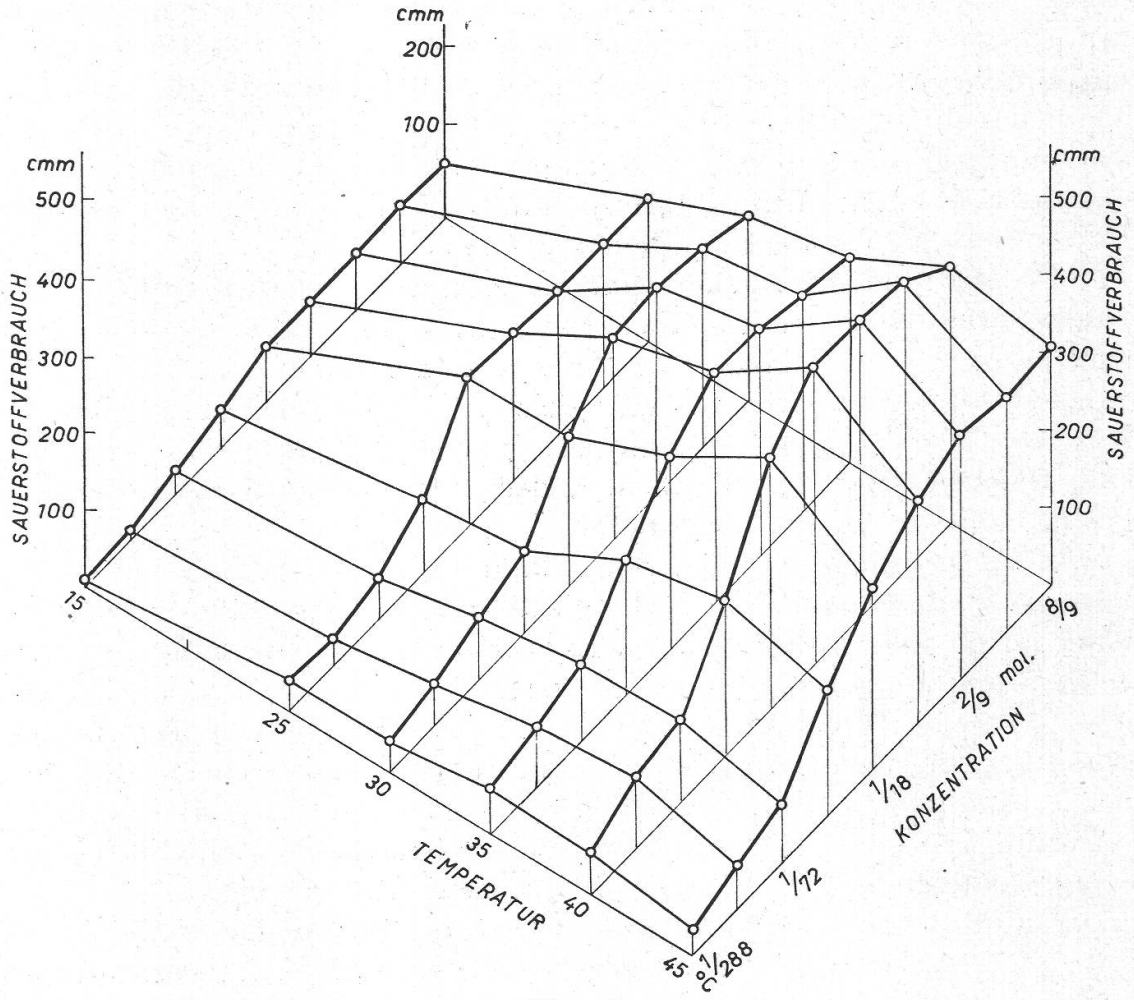
Tabelle 4

Atmungsgeschwindigkeit in Prozent der maximalen Atmungsgeschwindigkeit ($^1/_{18}$ mol Glucose = 100 %) mit zunehmender Zuckerkonzentration bei steigender Temperatur. Saccharose — 4 ‰ Hefe — 60 Minuten nach Zuckerzugabe

Temperatur °C	Saccharosekonzentration, molar						
	$^1/_{72}$	$^1/_{144}$	$^1/_{288}$	$^1/_{576}$	$^1/_{1152}$	$^1/_{2304}$	$^1/_{4608}$
15	98	98	104	92	60	30	17
25	104	102	102	97	61	34	21
30	104	105	98	95	60	34	21
35	103	103	103	92	69	31	22
40	100	103	104	91	68	33	21

und bei optimaler Temperatur gleich groß bleibt. So vermag zum Beispiel eine $^1/_{2304}$ mol Saccharoselösung unter den gegebenen Bedingungen die Atmung um etwas mehr als 30 % zu beschleunigen, gleichgültig, ob man bei 25, 30, 35 oder 40° C mißt. Erst bei überoptimalen Temperaturen, bei welchen die Zellen geschädigt werden, liegen die Verhältnisse anders.

Die Abhängigkeit der Hefeatmung von Zuckerkonzentration und Temperatur ist in Figur 2 dreidimensional dargestellt. Mit jedem atmungsfördernden Zucker zeigt sich ein analoges Bild: Die Atmungsgeschwindigkeit nimmt mit steigender Temperatur bis zu einem Optimum, mit steigender Zuckerkonzentration bis zu einem Maximalwert zu.



Figur 2
Atmungsgeschwindigkeit mit Galactose in Abhängigkeit von Zuckerkonzentration und Temperatur – 4 ‰ Hefe – 60 Minuten nach Zuckerzugabe

2. Die Gärungsgeschwindigkeit der Hefe bei Zugabe verschiedener Zucker

Mit diesen Untersuchungen wurde angestrebt, den *Verlauf der Gärungsgeschwindigkeit* mit den verschiedenen Zuckern festzuhalten und

deren Abhängigkeit von der *Zuckerkonzentration* und der *Temperatur* zu messen. Diesen Messungen lassen sich Aussagen über den Zuckerverbrauch und Energiegewinn der Zelle durch Gärung anschließen.

Als Maß für die Gärung wird die CO_2-Produktion genommen, welche die Bildung von CO_2 durch Atmung (gemessen als O_2-Verbrauch) übersteigt: Gesamtmenge von gebildetem CO_2 minus durch Atmung entstandenes CO_2 = Gärungs-CO_2

a) Die Abhängigkeit der Gärungsgeschwindigkeit von der Zuckerkonzentration

Wie die Atmungsgeschwindigkeit zeigt auch die Gärungsgeschwindigkeit eine ausgesprochene Abhängigkeit von der Zuckerkonzentration. Mit steigenden Zuckermengen setzt eine vermehrte CO_2-Entwicklung ein. Um das Ausmaß der Gärung bei jeder Zuckerkonzentration stets im Vergleich mit der Atmung zu haben, wird in Figur 3 die Gärungsgeschwindigkeit bezogen auf die zugehörige Atmungsgeschwindigkeit ausgedrückt, d. h. die Atmungsgeschwindigkeit mit der gleichen Konzentration desselben Zuckers ist gleich 100 % gesetzt.

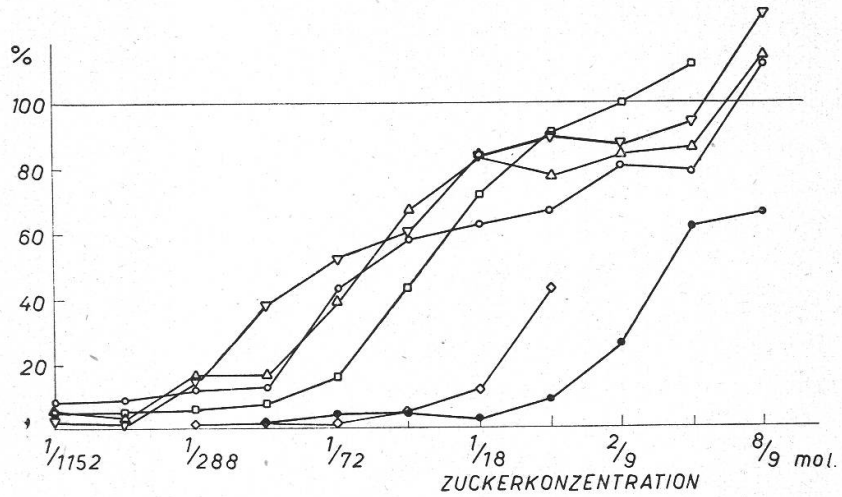
Wieder sind die Zucker *Glucose, Mannose, Fructose* und *Saccharose* an erster Stelle zu erwähnen. Sie vermögen in relativ niederen Konzentrationen schon Gärung auszulösen und bewirken mit steigender Konzentration mehr oder weniger gleiche Gärungszunahme. Der Prozeß setzt bei $^1/_{288}$—$^1/_{144}$ mol ein. Dann erfolgt mit vermehrter Zuckerzugabe eine ständige Zunahme bis $^8/_9$ mol, der höchsten die Zelle noch nicht beeinträchtigenden Konzentration.

Beim Atmungsvorgang erreicht man mit einer bestimmten Zuckerkonzentration einen Grenzwert, die maximale Atmung; dieser Wert kann durch Konzentrationserhöhung nicht mehr überschritten werden. Die Gärung hingegen nimmt mit vermehrten Zuckerzugaben ständig noch etwas zu. Die größte Atmungsgeschwindigkeit wird je nach Zucker schon bei einer Konzentration erreicht, die nicht der höchsten der Zelle noch unschädlichen Konzentration entspricht. Die größte Gärungsgeschwindigkeit dagegen wird erst durch die höchste die Zelle noch nicht beeinträchtigende Zuckerkonzentration bewirkt.

Mit *Raffinose* wird eine erste schwache Gärung bei $^1/_{36}$—$^1/_{18}$ mol, mit *Galactose* bei zirka $^1/_9$ mol gemessen. Bei höheren Konzentrationen steigt sie rasch an.

Mit *Maltose* vermochte ich auch bei der Untersuchung des Gärungsvorganges keine eindeutigen Resultate zu erhalten. Aus meinen Versuchen läßt sich nicht aussagen, ob, von welcher Konzentration an und wie stark Maltose vergoren wird. Bald erfolgt auf Maltosezugaben gar keine Gärung, bald erreicht sie ganz ansehnliche Werte. Im letzteren Falle ist es aber wieder sehr unterschiedlich, bei welcher Konzentration die Gärung einsetzt.

In der Literatur lauten die Aussagen über die Gärung der Hefe mit Maltose verschieden. Nach Lippmann (1904) soll *Saccharomyces cerevisiae* Maltose «leicht und vollständig» vergären. Willstätter und Steibelt (1921) erwähnen *Saccharomyces*-Arten, denen es nicht möglich ist, Maltose zu vergären, und andere, die dies vermögen; auch soll die Geschwindigkeit der Maltosevergärung von Hefe zu Hefe sehr verschieden sein. Haehn (1952) dagegen schreibt wiederum, daß *Saccharomyces cerevisiae* Hansen Maltose leicht vergärt, was sich aber durch meine Versuche nicht bestätigen ließ.



Figur 3

Gärungsgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Zuckerkonzentration, wiedergegeben in % der Atmungsgeschwindigkeit des jeweiligen Zuckers (100%).
4 ‰ Hefe – 35° C – 60 Min. nach Zuckerzugabe

○——○ Glucose □——□ Mannose
▽——▽ Saccharose ◇——◇ Raffinose
△——△ Fructose ●——● Galactose

Es sei daran erinnert, daß Maltose auch in den Untersuchungen von Althaus (1950) eine Sonderstellung einnimmt. Seine Versuchsergebnisse lassen ihn geradezu von einem Glucose- und einem Maltosetypus der Glycogenbildung sprechen. Dieser Zucker scheint sich also in seiner physiologischen Wirkung von den andern charakteristisch zu unterscheiden. Auch die vorhin beschriebenen Versuche der Atmung mit Maltose bestätigen dies, fallen deren Werte der Konzentrationsabhängigkeit doch gänzlich aus der Reihe der andern Zucker (siehe Figur 1).

In Figur 3 wird der Verlauf der Gärung mit verschiedenen Maltosekonzentrationen nicht wiedergegeben. Trotz zahlreicher und mit besonderer Sorgfalt ausgeführter Versuche war es nicht möglich, zu einem einheitlichen Ergebnis zu gelangen.

Mit den Pentosen *Xylose* und *Arabinose* konnte auch bei den höchsten Konzentrationen über die Versuchsdauer von drei Stunden keine Gärung gemessen werden.

In den Kurven der Atmungssteigerung (Figur 1) zeigt sich eine ähnliche Gruppierung der verschiedenen Zucker, wie sie bei der Gärung auftritt: Glucose, Mannose, Fructose und Saccharose werden sehr gut veratmet und bewirken schon mit relativ niederen Konzentrationen die maximale Atmung. Mit Raffinose und Galactose wird maximale Atmung erst bei etwas höheren Konzentrationen erreicht, während Maltose, Xylose und Arabinose nicht mehr volle Atmung zu bewirken vermögen.

Beim vergleichenden Betrachten der Kurven von Atmung und Gärung fällt auf, daß mit sämtlichen Zuckern — abgesehen vom rätselhaften Fall der Maltose — *die Gärung ungefähr bei derjenigen Konzentration einsetzt, bei welcher die maximale Atmung erreicht ist.* Dies bestätigt die Untersuchungen von Aldous und Mitarbeitern über Hefeatmung mit verschiedenen Glucosekonzentrationen. Es ist niemals schon in demjenigen Kurvenabschnitt Gärung zu messen, in welchem die Atmungsgeschwindigkeit noch zunimmt. Der aufgenommene Zucker wird also vorerst lediglich veratmet, und erst wenn mehr Zucker in die Zelle eindringt, als zur Absättigung des Atmungsvorganges notwendig ist, setzt der Gärungsprozeß ein.

Wie verhält es sich aber nun mit Zuckern, welche keine Gärung bewirken (Xylose, Arabinose)? Kann die Zelle diese nicht vergären, oder liegt es nur daran, daß nicht genügend Zucker vorhanden ist oder in die Zelle eindringt, um neben dem Atmungs- auch den Gärungsprozeß zu unterhalten? Tatsächlich wird ja weder mit Xylose noch mit Arabinose die maximale Atmung erreicht, d. h. die höchste gegebene Konzentration reicht nicht aus, um die maximale Atmung der Zelle zu unterhalten. Demnach wäre es denkbar, daß keine Gärung zustande kommt, weil der Zelle nicht genügend Zucker zur Verfügung steht.

Aus den Arbeiten von Warburg (1928 und 1948) ist bekannt, daß HCN den Pasteurschen Effekt stört. Durch geeignete HCN-Konzentration kann die Atmung der Hefe gehemmt werden, während die Gärung vom aeroben auf den anaeroben Wert ansteigt (Meyerhof, 1925).

Blockiert man nun das Atmungsferment mit HCN, so findet praktisch kein Zuckerverbrauch durch Atmung mehr statt. Der vorhandene Zucker kann also fast ausschließlich der Gärung und Glycogenbildung zukommen. Läßt man Xylose und Arabinose auf die Hefezelle einwirken und hemmt die Atmung mit HCN, so ist denkbar, daß auch diese Zucker Gärung bewirken.

Entsprechende Versuche, wobei die Atmung durch HCN in Konzentrationen von $^1/_{10\,000}$—$^1/_{2500}$ mol gehemmt worden war, wurden mit $^1/_{18}$—$^8/_9$ mol Xylose ausgeführt. Trotzdem die Versuchszeit auf mehr als

$3^1/_2$ Stunden ausgedehnt wurde, konnte nirgends Gärung gemessen werden. Mit zunehmender Versuchsdauer schien es zwar, als setze möglicherweise noch eine schwache Gärung ein, doch blieben die Werte immer innerhalb der methodischen Streuung. Wurde dasselbe mit einem Gärung bewirkender Zucker ausgeführt, so folgte der unterdrückten Atmung ein starker Anstieg der Gärung, wobei diese schon mit wesentlich niedrigerer Konzentration als unter normalen Bedingungen zu messen war.

Trotzdem das Atmungsferment durch HCN blockiert ist und der vorhandene Zucker vergoren werden könnte, setzt mit den beiden Pentosen Xylose und Arabinose keine Gärung ein. Dies läßt vermuten, daß die Zelle nicht imstande ist, den eingedrungenen Zucker in eine vergärbare Form überzuführen.

Nach dem gegenwärtigen Stande der Forschung wird angenommen, daß im ersten Teil des Zuckerabbaus durch Atmung und Gärung der gleiche Weg beschritten wird. Erst vom C_3-Körper an soll der Abbau verschieden vor sich gehen.

Die Tatsache, daß Pentosen zwar veratmet, aber nicht vergoren werden können, legt folgendes nahe: Entweder ist es der Zelle nicht möglich, den gebildeten C_3-Körper dieser Pentosen zu vergären, oder aber es ist die Annahme zu verwerfen, daß der Abbau von Pentosen durch Atmung und Gärung im ersten Teil gleich verläuft.

Willstätter und Rohdewald (1937) u. a. sind der Meinung, daß die Gärung nur nach vorausgegangener Glycogenbildung möglich sei. Glycogenbildung mit Xylose oder Arabinose konnte von Althaus (1950) aber niemals nachgewiesen werden. Die Ergebnisse meiner Versuche würden also dieser Auffassung nicht entgegenstehen.

b) Die Gärungsgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Temperatur

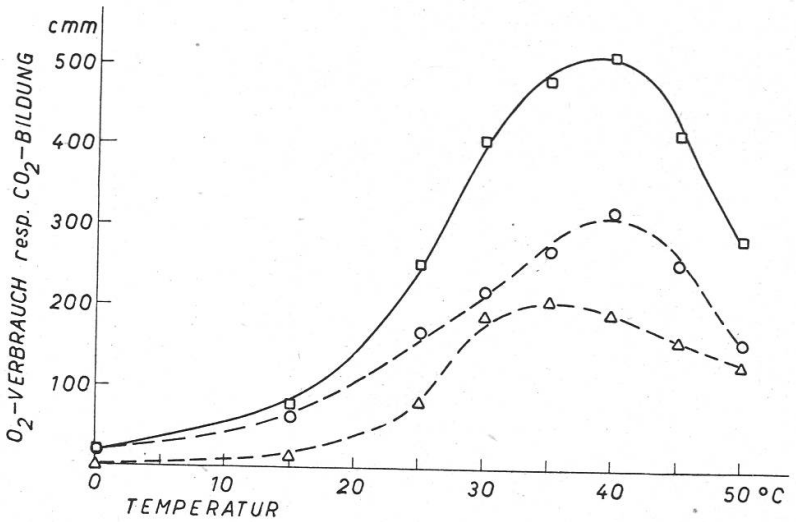
Der Temperaturgang des Gärungsprozesses ist aus Figur 4 ersichtlich (vgl. auch Figur 6 bei Rieder, 1951).

Bei 0° C findet noch keine Gärung statt. Erst zwischen 10° und 15° C läßt sich eine vorerst schwache Gärung messen, die dann mit steigender Temperatur rasch zunimmt. Bei ungefähr 35° C erreicht sie ihr Optimum und sinkt bei noch höheren Temperaturen langsam wieder ab. Die Atmung zeigt ein sehr ausgeprägtes Temperaturoptimum bei 40° C und sinkt nur bei wenig überoptimaler Temperatur rasch ab. Die Gärung hingegen hat ein breites Temperaturoptimum bei ungefähr 35° C und geht bei höheren Temperaturen nur langsam wieder zurück.

Abweichend blieben die Messungen mit *Mannose* bei 40° und 45° C. Bei optimaler Temperatur verläuft die Gärung mit diesem Zucker in üblicher Weise: Sobald der maximale Atmungswert erreicht ist, setzt sie ein und steigt mit der Zuckerkonzentration ständig an. Bei 40° und 45° C

jedoch geht diese Gärungssteigerung nur bis $^1/_{18}$ mol. Höhere Konzentrationen wirken hemmend auf den Gärungsvorgang. Auch bei der Atmung wurde festgestellt, daß die höchsten Konzentrationen von Mannose den Sauerstoffverbrauch der Hefe etwas beeinträchtigen. Ebenso scheint der Gärungsvorgang bei hohen Temperaturen gehemmt zu werden. Diese Hemmung des Gaswechsels wurde nur bei Mannose beobachtet. Es war jedoch nicht abzuklären, ob es daran liegt, daß der Zucker verunreinigt war, oder ob die Wirkung dem Zucker selbst zugeschrieben werden muß.

Allgemein ergeben die Versuche, daß die Gärungsgeschwindigkeit weitgehend vom Zustand der Hefe abhängig ist. Obgleich die Atmungswerte von Hefesendung zu Hefesendung konstant bleiben, können die Gärungswerte ohne ersichtliche Ursache stark schwanken. Da die Vor-



Figur 4
Temperaturabhängigkeit von Atmung und Gärung. Fructose $^1/_9$ mol – 4 ‰ Hefe – 60 Min. nach Zuckerzugabe

△- - -△ Gärung
○- - -○ Atmung
□——□ Total-CO_2

behandlung der Hefe strikte gleich blieb, d. h. immer nur frische Hefe und frisch zubereitete Zuckerlösungen verwendet wurden, scheint es nur noch möglich, daß diese Unstetigkeiten von der Hefefabrikation selbst herrühren. Es können dies sein: kleine Unterschiede im Kultursubstrat, verschieden starkes Abpressen der Hefe, eventuell auch das Alter der Zellkulturen. Die großen Streuungen der Gärung haben auch Abderhalden (1930) bei seinen Untersuchungen Schwierigkeiten bereitet. Weichsel (1937) empfiehlt für ihre Methode der Zuckerbestimmung durch Vergärung eine Vorbehandlung der Hefe: Der Versuchsorganismus soll vor Anwendung auf einem bestimmten Substrat angezogen werden. Damit sollen die Schwankungen im Gärvermögen der Hefe herabgesetzt werden. Zu dieser Maßnahme sah ich mich jedoch nicht gezwungen, nur mußte bei der Gärung mit größerer Streuung der Meßwerte gerechnet werden, als dies bei der Atmung der Fall war [1].

[1] Während die Abweichungen der Atmungsgeschwindigkeit in den einzelnen Versuchen allerhöchstens 4 bis 5 % betrugen, zeigte die Gärungsgeschwindigkeit öfters Abweichungen von 8 bis 10 % oder mehr.

3. Der Zeitfaktor bei der Messung der Atmungs- und Gärungsgeschwindigkeit

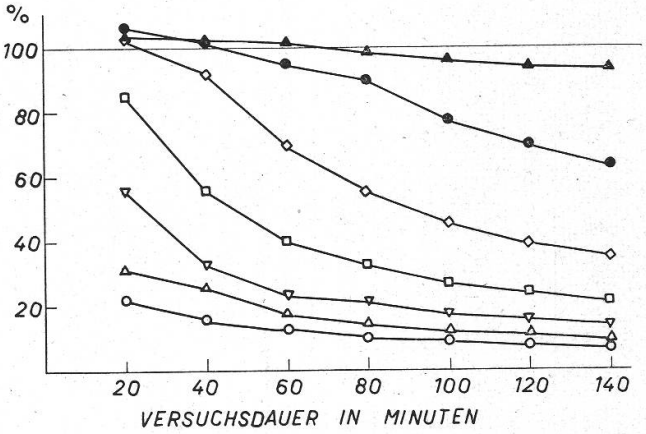
Die meisten Versuche dauerten vom Moment der Zuckerzugabe an 2—2½ Stunden. Nur in wenigen Fällen wurden Atmung und Gärung über 3 Stunden und länger verfolgt, dies nur, wo erwartet werden konnte, daß mit verlängerter Versuchsdauer noch eine wesentliche Änderung auftrete. Die gewählte Zeitspanne genügte durchaus, um einerseits den Anlauf der Reaktionen und anderseits deren gleichmäßigen Ablauf verfolgen zu können.

Während des ersten Meßintervalles nach der Zuckerzugabe (ein Meßintervall = 20 Minuten) war die Atmungsgeschwindigkeit geringer als in späteren Intervallen. Es scheint, als benötige die Hefezelle nach der Zuckerzugabe eine gewisse Anlaufszeit, bis ihr die der Konzentration entsprechende Atmungsgeschwindigkeit möglich ist. Aber schon im

Figur 5

Zeitliche Abhängigkeit der Atmungsgeschwindigkeit bei niedern Glucosekonzentrationen, wiedergegeben in % der maximalen Atmungsgeschwindigkeit (Glucose $^1/_{18}$ mol) – 4 ‰ Hefe – 35° C

▲——▲ $^1/_{144}$ mol
●——● $^1/_{288}$ mol
◇——◇ $^1/_{576}$ mol
□——□ $^1/_{1152}$ mol
▽——▽ $^1/_{2304}$ mol
△——△ $^1/_{4608}$ mol
○——○ $^1/_{9216}$ mol



zweiten Meßintervall erreichte die Atmungsgeschwindigkeit denjenigen Wert, der auch in den darauffolgenden Intervallen gemessen wurde.

Die im vorhergehenden Kapitel gegebenen Werte der Atmungsgeschwindigkeit stellen zumeist den Sauerstoffverbrauch in der ersten Stunde nach Zuckerzugabe oder im dritten Meßintervall dar. Diese Zeitspanne wurde willkürlich herausgegriffen, ebensogut hätte eine andere gewählt werden können. Es ist allein wesentlich, die Wirkung der einzelnen Zucker in gleichen Zeitabschnitten zu vergleichen. Untersucht man nämlich den Einfluß der untersten noch wirksamen Zuckerkonzentration, so zeigt sich, daß es sehr darauf ankommt, zu welchem Zeitpunkt nach der Zuckerzugabe gemessen wird. Eine ganz ansehnliche Atmungssteigerung in den ersten 20 Minuten kann nach kurzer Zeit, wenn der Zucker aufgebraucht ist, rasch abklingen (siehe Figur 5).

Stellt man nun den verbrauchten Zucker in Vergleich zur jeweils gegebenen Zuckermenge (Tabelle 5), so erkennt man sehr wohl, daß es bei niederen Konzentrationen wie $^1/_{9216}$ mol, $^1/_{4608}$ mol und $^1/_{2304}$ mol Glu-

cose rasch zu einem Rückgang der Atmungsgeschwindigkeit kommen muß, da der gegebene Zucker nach kurzer Zeit aufgebraucht ist.

Tabelle 5
Vergleich der zugegebenen Zuckermenge mit dem Zuckerverbrauch bei niedern Glucosekonzentrationen. 35° C — 4 ‰ Hefe — Zuckermenge in γ

	Glucosekonzentration, molar						
	$^1/_{9216}$	$^1/_{4608}$	$^1/_{2304}$	$^1/_{1152}$	$^1/_{576}$	$^1/_{288}$	$^1/_{144}$
Zugegebener Zucker	59	117	234	469	938	1875	3750
Zuckerverbrauch nach 20 Min. ..	16	23	40	61	160	195	201
Zuckerverbrauch nach 60 Min. ..	53	75	97	166	344	613	704
Zuckerverbrauch nach 120 Min. ..	77[1]	105	148	233	423	690	1104

Bei höheren Konzentrationen wie $^1/_{576}$ mol oder $^1/_{288}$ mol Glucose ist jedoch die Abnahme der Atmungsgeschwindigkeit weniger verständlich. Im Versuchsgefäß wäre nach den Atmungswerten berechnet noch genügend Zucker vorhanden, um eine größere Atmungsintensität zu bewirken, jedoch ist wohl zu berücksichtigen, daß bei diesen Konzentrationen auch Glycogen gebildet wird.

Mit Zuckern, die erst in relativ hohen Konzentrationen eine Atmungssteigerung bewirken, ist kein solcher Rückgang der Atmungsgeschwindigkeit zu messen, auch wenn mit einer Konzentration nicht die maximale Atmung erreicht wird (siehe Tabelle 6). Doch findet man auch hier wieder Abweichungen. Mit Xylose und Arabinose ergibt sich trotz hohen Konzentrationen ein ständiger Atmungsrückgang, obwohl nebenbei von der Zelle sicher kein Zucker für Glycogenbildung gebraucht wird. Maltose dagegen wird mit zunehmender Versuchsdauer besser verarbeitet und ergibt mit der Zeit höhere Atmungswerte.

Tabelle 6
Zeitlicher Verlauf der Hefeatmung mit Raffinose. Atmung in mm³ verbrauchtem O_2 pro 20 Minuten — 30° C — 4 ‰ Hefe

Versuchsdauer in Minuten	Raffinosekonzentration, molar				
	$^1/_{288}$	$^1/_{144}$	$^1/_{72}$	$^1/_{36}$	$^1/_{18}$
40	22	38	75	90	89
60	26	40	77	90	91
80	27	40	84	88	94
100	24	46	82	91	89
120	25	42	87	92	84

[1] Scheinbar wird hier mehr Zucker verbraucht, als zugegeben worden ist. Dies rührt daher, daß die Atmung nach Verbrauch des Zuckers als Restatmung andauert.

Der Aussage, daß eine bestimmte Zuckerkonzentration die Atmung um einen bestimmten Betrag zu steigern vermag, muß also immer eine Zeitangabe beigefügt werden. Wurde jeweils das Intervall von einer Stunde nach der Zuckerzugabe gewählt, so gilt diese Aussage nur für diese eine Stunde, und es läßt sich nicht ohne weiteres daraus schließen, welchen Verlauf die Kurve bei kürzerer oder längerer Versuchsdauer nähme.

Wenn man von den niedrigsten Zuckerkonzentrationen absieht, nimmt die Atmung einen sehr gleichmäßigen Verlauf, und über die Versuchsdauer von zwei bis drei Stunden sind die Werte der einzelnen Meßintervalle von zwanzig Minuten nahezu gleich. Im allgemeinen ist eine geringe Abnahme der Atmungsgeschwindigkeit zu sehen.

Gärung tritt überhaupt nur auf, wenn genügend Zucker vorhanden ist, d. h. wenn die maximale Atmung erreicht worden ist. Dann nimmt auch die Gärung einen sehr konstanten Verlauf. Interessant ist die Feststellung, daß, selbst wenn auch nur für ganz kurze Zeit maximale Atmung eingetreten ist, sofort auch Gärung erfolgt. Diese ist sehr gering, aber doch deutlich meßbar, und zwar hält sie auch dann noch eine Weile weiter an, wenn die Atmungsgeschwindigkeit während der folgenden Meßintervalle ständig abnimmt. Es ist denkbar, daß im Gärungsprozeß so viel Zucker gebunden wird, daß der Vorgang auch noch einige Zeit weiterläuft, wenn von außen nicht mehr genügend Zucker aufgenommen wird. Oder aber wir haben hier einen Hinweis darauf, daß die Gärung nur nach vorangegangener Glycogenbildung möglich ist (vgl. Willstätter und Rohdewald, 1937) und daß sie hier auf Kosten des gebildeten Reservestoffs noch einige Zeit weitergeht. Es bleibt jedoch ungeklärt, warum in diesem Falle Gärung erst dann zu messen ist, wenn die maximale Atmungsgeschwindigkeit erreicht ist. Althaus (1950) stellt nämlich Glycogenbildung schon bei Konzentrationen fest, die in meinen Versuchen keine maximale Atmung bewirken.

4. Zuckerverbrauch und Energiegewinn

a) Berechnung von Zuckerverbrauch (ZV) und Energiegewinn (EG)

Das eingehende Studium des Atmungs- und Gärungsvorganges der Hefe bildet die nötige Grundlage zur Betrachtung des Energiehaushaltes der Zelle bei Zuckerzugabe. Aus der Menge des veratmeten Sauerstoffs und der Menge des durch Gärung gebildeten Kohlendioxyds läßt sich der ZV durch diese Reaktionen errechnen. Damit ist auch der EG für die Zelle bestimmt.

Wie aus dem methodischen Teil ersichtlich ist, wurde in allen Versuchen mit demselben Reaktionsvolumen gearbeitet. Die Angaben in γ verbrauchten Zuckers bzw. in cal EG beziehen sich also immer auf diese bestimmte Zellenzahl (siehe Seite 144), jedoch können sie mit Hilfe der

Zelldimensionen jederzeit auf eine beliebige Zelloberfläche umgerechnet werden [1].

Aus der Atmungsgleichung ergibt sich, daß bei Verbrauch von 1 mm^3 Sauerstoff 1,33 γ Glucose veratmet werden, und aus der Gärungsgleichung folgt, daß 1 mm^3 gebildetem Gärungs-CO_2 4 γ Glucose entsprechen.

Für den EG gibt von Euler (1934) folgende Werte an:

Atmung: ΔA_0 685,3 kcal, d. h. 1 mg Glucose ergibt 3,81 cal
Gärung: ΔA_0 55,3 kcal, d. h. 1 mg Glucose ergibt 0,307 cal

Für die andern Zucker mögen diese Werte ein wenig verschieden sein. Die Bildungswärme ΔU zeigt bei den verschiedenen Zuckern nur geringe Differenzen, so daß angenommen werden darf, daß auch ΔA_0, die maximale Bildungsarbeit, keine wesentlichen Abweichungen aufweist. Für die Di- und Trisaccharide werden die eigentlichen Werte von ΔA_0 etwas höher liegen, jedoch wird der Fehler 5 % nirgends übersteigen. Alle Angaben des EG sind also mit diesem Vorbehalt aufzunehmen.

Anderseits ist zu bedenken, daß ΔA_0 die *maximale* Bildungsarbeit bedeutet, d. h. diejenige Energie, die im Falle des reversibel geführten Kreisprozesses entsteht. Da aber in einer Zelle nie alle Prozesse reversibel vor sich gehen, werden also durchwegs etwas zu hohe Energiewerte errechnet. Auch diese Einschränkung muß bei der Beurteilung der Daten beachtet werden.

Zusammengefaßt ergibt sich für ZV und EG durch Atmung und Gärung Folgendes:

a) Wenn durch Atmung und Gärung eine gleiche Menge CO_2 gebildet wird, so wird bei der Gärung dreimal so viel Zucker verbraucht wie bei der Atmung.

b) Bei gleichem ZV liefert die Gärung zwölfmal weniger Energie als die Atmung.

c) Um dieselbe Energiemenge zu liefern, erfordert die Gärung ungefähr 36mal mehr Zucker als die Atmung.

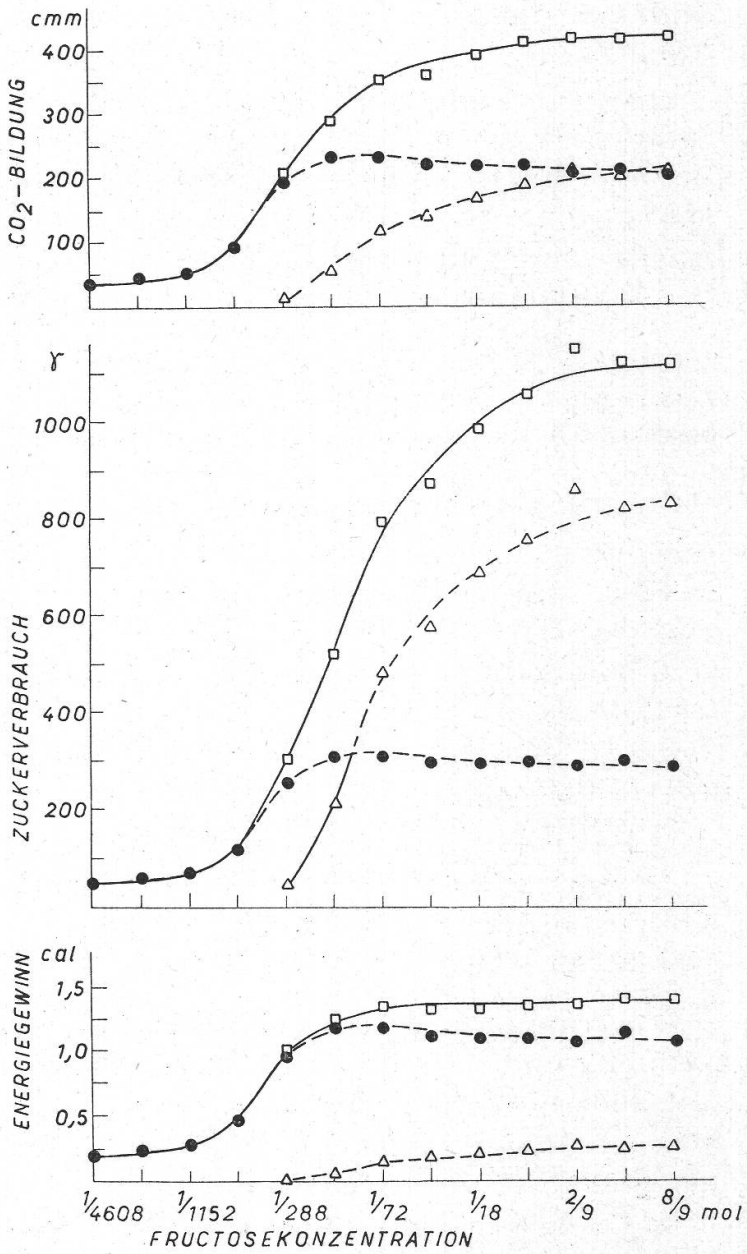
Diese Nebeneinanderstellung verdeutlicht die Verschiedenheit der beiden Prozesse in bezug auf den ZV und den EG.

b) Zuckerverbrauch und Energiegewinn mit verschiedenen Zuckern

Vorerst seien die Verhältnisse von ZV und EG an einem einzelnen Zucker dargestellt. Als Beispiel diene Fructose, und zwar werden zum Vergleich die Kurven von CO_2-Entwicklung, ZV und EG nebeneinander-

[1] Diese Untersuchungen wurden mit Hefe gleicher Provenienz wie bei Rieder (1951) ausgeführt; orientierende Messungen ergaben, daß die Hefepopulation sich nicht verändert hatte. Infolgedessen können die von Rieder (1951) ermittelten Werte benützt werden: Zellvolumen = 77,0 μ^3, Zelloberfläche = 83,3 μ^2.

gestellt (siehe Figur 6). Der Maßstab der Ordinate ist jeweils so gewählt, daß in allen drei Darstellungen die Kurven der Atmung sich decken. Auf diese Weise lassen sich ohne allzu große Verzerrung der Kurven die drei verschiedenen Betrachtungsarten vergleichen.



Figur 6

Vergleichende Darstellung von CO_2-Bildung, Zuckerverbrauch und Energiegewinn. Der Maßstab der drei Ordinaten ist so gewählt, daß die Kurven der Atmung sich jeweils decken. 4 ‰ Hefe – 30° C – 60 Min. nach Fructosezugabe

△---△ Gärung
●---● Atmung
□——□ Total

Figur 6, oberste Kurve, ist eine Wiederholung des früher Besprochenen. Sie zeigt das Ausmaß des Gaswechsels bei Atmung und Gärung in Abhängigkeit von der Zuckerkonzentration.

Figur 6, mittlere Kurve, gibt den ZV in Abhängigkeit von der Konzentration wieder. (Der Verlauf der Atmungskurve ist gleich gehalten wie in Figur 6 oberste Kurve.) Der ZV durch Gärung setzt bei $^1/_{288}$ mol Fructose ein und steigt dann zuerst rasch, bei höheren Konzentrationen

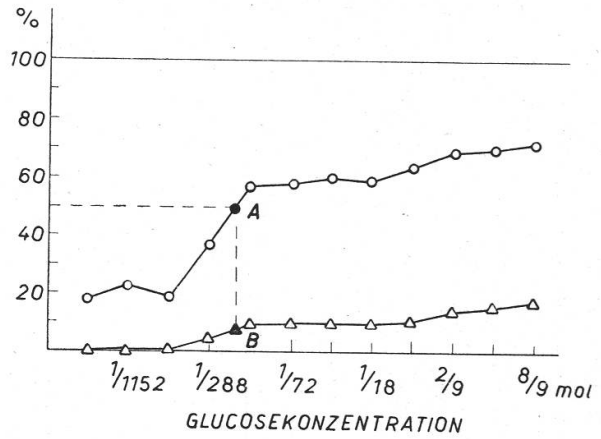
etwas langsamer an. Im Total-ZV äußert sich das folgendermaßen: Von den niedrigsten wirksamen Zuckerkonzentrationen bis zu derjenigen, bei welcher die Gärung ihren großen Anstieg hinter sich hat, ist eine ständige starke Zunahme des ZV zu registrieren. Ist dieser Punkt erreicht, so summieren sich langsame Abnahme des ZV durch Atmung und steigender ZV durch Gärung zu einem leichten Ansteigen des Total-ZV.

Figur 6, unterste Kurve, zeigt den EG. (Die Kurve des EG durch Atmung ist gleich gelegt mit derjenigen des Gaswechsels und derjenigen des ZV durch Atmung.) Trotz dem stark anwachsenden ZV durch Gärung mit steigender Zuckerkonzentration gibt die Umrechnung in Energie enttäuschend kleine Werte. Selbst bei derjenigen Konzentration, bei der stärkster ZV durch Gärung zu messen ist, bleibt der EG nur

Figur 7

Zuckerverbrauch und Energiegewinn durch Gärung in Abhängigkeit von der Glucosekonzentration wiedergegeben in % des totalenZuckerverbrauchs bzw. des totalen Energiegewinns.

Zuckerverbrauch und Energiegewinn durch Atmung bildet die Ergänzung zu 100%.



Punkt A: Zuckerkonzentration, bei welcher der Zuckerverbrauch durch Gärung gleich dem Zuckerverbrauch durch Atmung ist (je 50%). Der Energiegewinn durch Gärung, Punkt B, beträgt jedoch $^1/_{12}$ des Energiegewinns durch Atmung

25° C – 4 ‰ Hefe – 60 Min. nach Zuckerzugabe

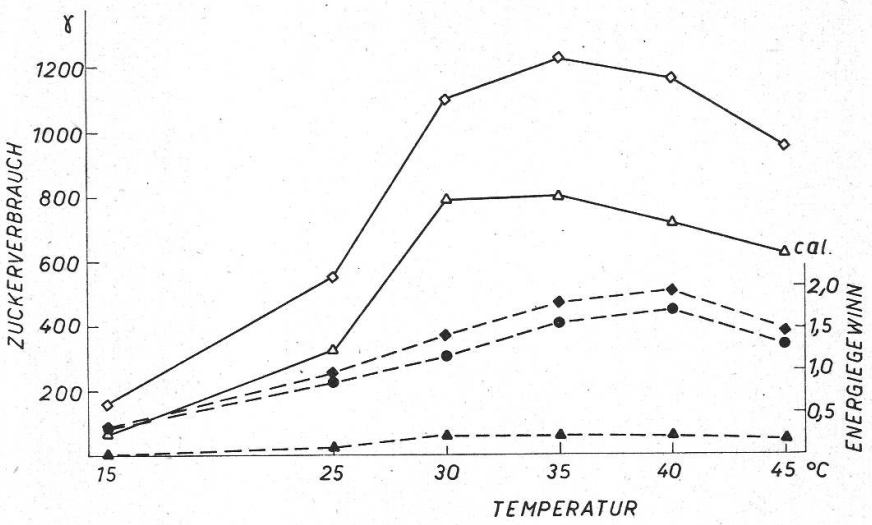
○——○ Zuckerverbrauch
△——△ Energiegewinn

sehr gering. Am totalen EG der Zelle durch die beiden Vorgänge (Atmung und Gärung) ist die Gärung allerhöchstens zu 20 % beteiligt. Mit andern Worten: Der Energiegewinn der Zelle ist zur Hauptsache von der Atmung abhängig. Wo diese ihren größten ZV zeigt, ist auch der größte EG zu verzeichnen. Durch Gärung kann nur wenig zusätzliche Energie entstehen, und der abnehmende EG bei steigender Zuckerkonzentration (langsame Abnahme der Atmung) kann auch durch die ständig zunehmende Gärung nur in deren Optimum vollauf wettgemacht werden.

Figur 7 stellt die Verhältnisse auf andere Weise dar: In Abhängigkeit von der Zuckerkonzentration zeigt die Kurve ZV und EG durch Gärung bezogen auf den totalen ZV resp. totalen EG. (Totaler ZV resp. totaler EG bei den jeweiligen Glucosekonzentrationen = 100 %.) ZV resp. EG durch Atmung bilden jeweils die Ergänzung zu 100 %. Her-

vorzuheben ist Punkt A, wo $ZV_{Atmung} = ZV_{Gärung}$, also Atmung und Gärung zu gleichen Teilen am ZV beteiligt sind, während das energetische Verhältnis von Atmung zu Gärung bei derselben Zuckerkonzentration ungefähr 12 : 1 ist (Punkt B).

Auch bei der Temperaturabhängigkeit zeigt sich, wieviel weniger Energie die Gärung liefert. Trotzdem durch Atmung weniger als die Hälfte Zucker verbraucht wird, ist es dennoch der Atmungsvorgang, welcher der Zelle die Hauptmenge an Energie zukommen läßt. Der Anteil der Gärung an der Energieproduktion bleibt auch im Gärungsoptimum unter 20 % (Figur 8).



Figur 8

Zuckerverbrauch und Energiegewinn mit $^1/_{18}$ mol Glucose in Abhängigkeit von der Temperatur. Der Maßstab der Ordinaten ist so gewählt, daß sich die Kurven der Atmung decken.

4 ‰ Hefe – 60 Min. nach Zuckerzugabe

●---● Atmung
△——△ Gärung } Zuckerverbrauch
◇——◇ Total

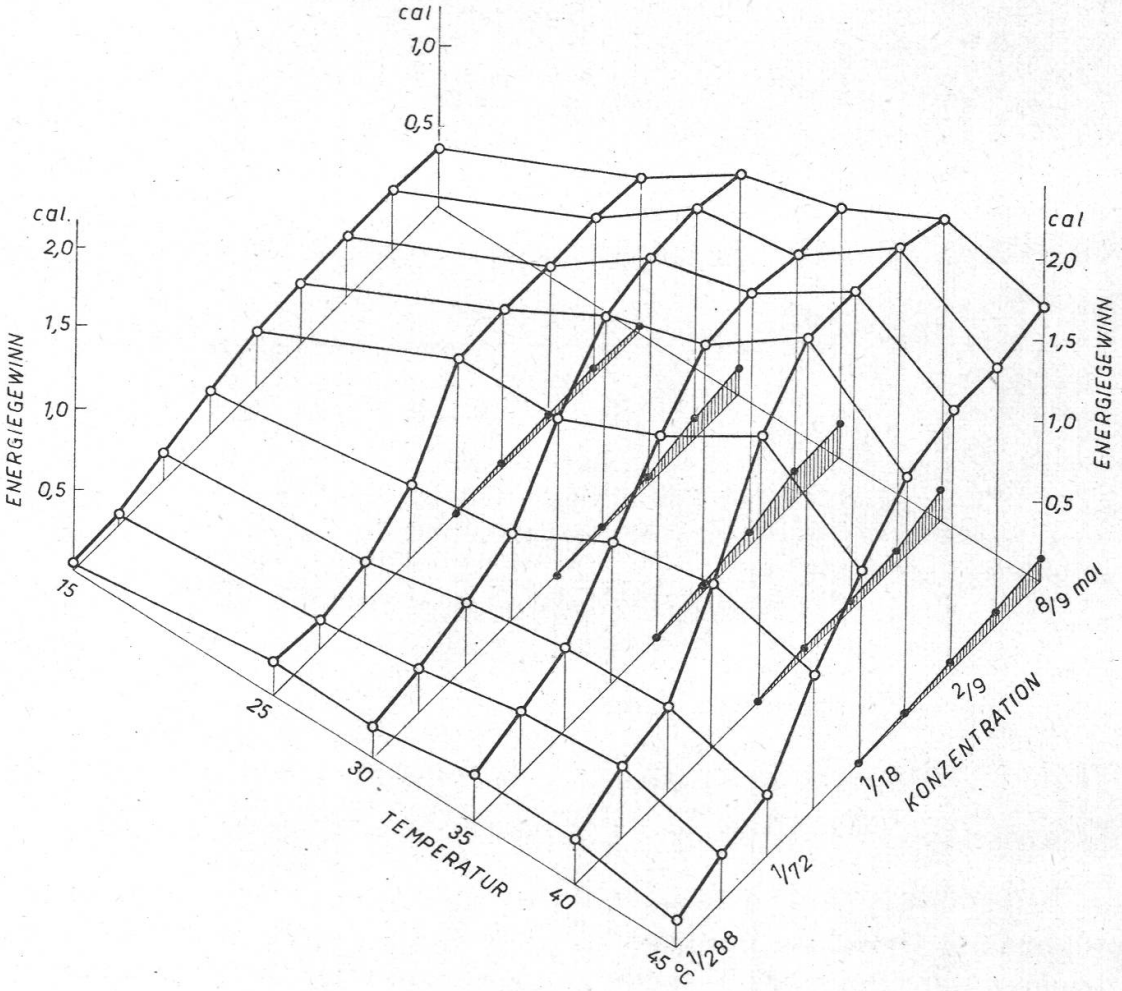
●---● Atmung
▲---▲ Gärung } Energiegewinn
◆---◆ Total

Man muß sich klar sein, daß diese Verhältnisse nur für die hier untersuchte Heferasse gültig sind. Andere Rassen, eventuell schon die gleiche unter andern Kulturbedingungen, mögen ein anderes Verhältnis von Atmung zu Gärung zeigen, doch wird die Gärung immer sehr viel weniger zum EG beitragen als die Atmung.

Es wurde früher festgestellt, daß dieselbe Atmungsgeschwindigkeit mit verschiedenen Zuckern erreicht werden kann, doch werden je nach Zucker verschieden hohe Konzentrationen dazu benötigt. Da im wesentlichen die Atmung für die Größe des Energiegewinns ausschlaggebend

ist, kann man also auch sagen, daß der Hefezelle mit verschiedenen Zuckern derselbe EG möglich ist; doch auch dazu ist je nach Zucker eine verschieden hohe Konzentration notwendig.

Es läßt sich also für den EG dieselbe Gruppierung der Zucker vornehmen wie bei deren Eignung zur Atmung. Saccharose, Fructose und Mannose wirken etwa in gleicher Konzentration wie Glucose. Mit Raffinose und Galactose benötigt die Zelle zum gleichen EG etwas höhere Konzentrationen. Bei Maltose-, Xylose- und Arabinosezugaben, mit welchen man keine Gärung messen kann, deckt sich der EG mit dem ZV durch Atmung. Da mit den höchsten Konzentrationen dieser Zucker nicht die maximale Atmung erreicht wird, resultiert für die Zelle auch eine entsprechend geringere Energiemenge.



Figur 9

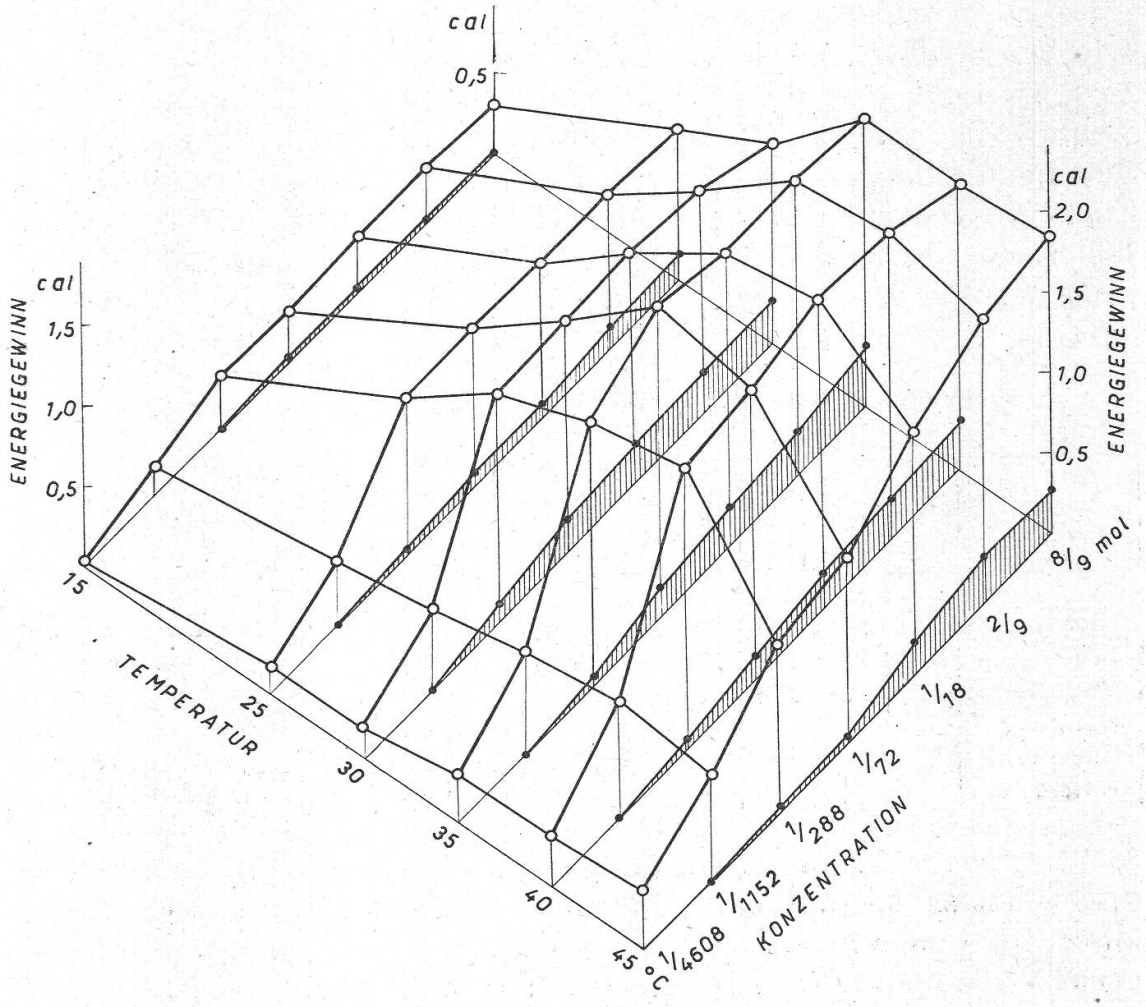
Energiegewinn mit Galactose in Abhängigkeit von Zuckerkonzentration und Temperatur

4 ‰ Hefe – 60 Min. nach Zuckerzugabe

○——○ Total-Energiegewinn

●——● Energiegewinn durch Gärung

Die Werte des EG mit einigen gebräuchlichen Zuckern sind aus den Tabellen im Anhang zu entnehmen. Zur Veranschaulichung ist der EG bei Zugabe von Galactose und Glucose in Figur 9 und Figur 10 in Abhängigkeit von der Konzentration und der Temperatur dreidimensional dargestellt.



Figur 10

Energiegewinn mit Glucose in Abhängigkeit von Zuckerkonzentration und Temperatur.
4 ‰ Hefe – 60 Min. nach Zuckerzugabe
○——○ Total-Energiegewinn
●——● Energiegewinn durch Gärung

Der Unterschied zwischen den verschiedenen Zuckern scheint also von der Atmung her betrachtet nicht ein grundsätzlicher, sondern ein gradueller zu sein.

Es läßt sich auch ersehen, was für ein Vorteil es für die Zelle ist, daß die Gärung erst einsetzt, wenn mehr Zucker vorhanden ist, als für die maximale Atmung benötigt wird. Auf diese Weise ist garantiert, daß eine geringe Kohlenhydratzugabe nicht zuerst für den energetisch unergiebigen Gärungsprozeß herangezogen wird. Allerdings ist hier beizu-

fügen, daß der zugegebene Zucker auch nicht nur für die Atmung gebraucht wird. Althaus (1951) stellt schon Glycogenbildung fest, bei Glucosekonzentrationen, die noch längst keine maximale Atmung bewirken.

c) Energiegewinn bezogen auf den Zuckerverbrauch

Aus dem vorangehenden Kapitel ist deutlich geworden, daß der EG sehr verschieden groß ist, je nachdem, ob der Zucker veratmet oder vergärt wird. Bei gleichem ZV ist der EG für die Zelle ungleich größer, wenn sie den Zucker veratmet, als wenn sie ihn vergärt. Errechnet man nun die Verhältniswerte EG pro ZV, so werden diese bei denjenigen Zuckerkonzentrationen, bei welchen die Zelle allein atmet, wesentlich höher sein als bei den Konzentrationen, bei welchen die Gärung einen großen Anteil des ZV ausmacht.

Tabelle 7
Ausnützung des verbrauchten Zuckers. Energiegewinn in cal/mg Zucker
(30° C, 4 ‰ Hefe)

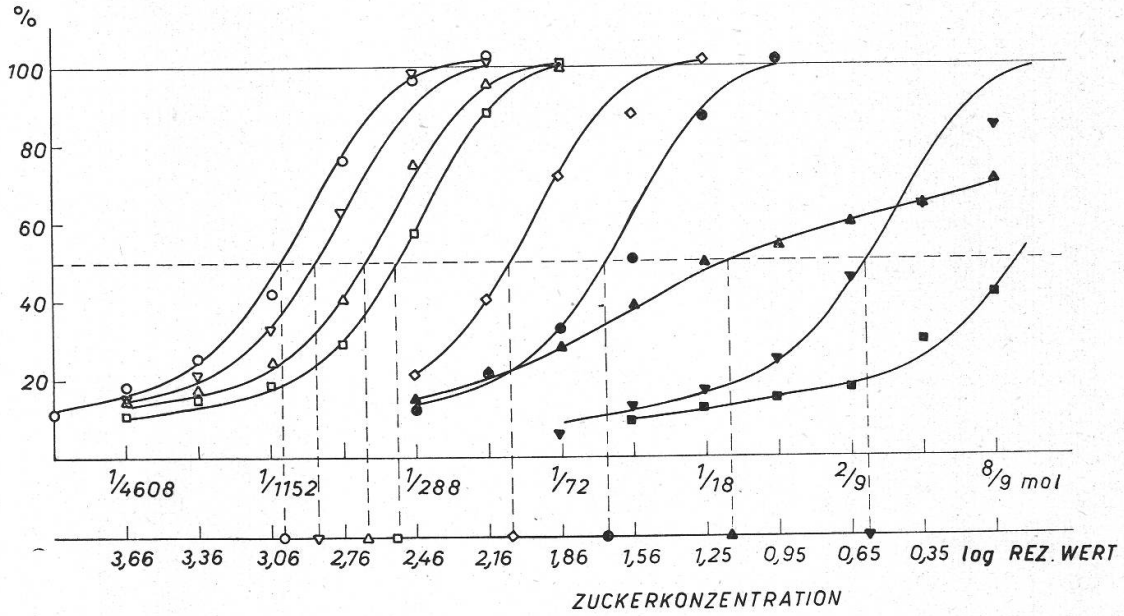
Zucker	Zuckerkonzentration, molar												
	1/4608	1/2304	1/1152	1/576	1/288	1/144	1/72	1/36	1/18	1/9	2/9	4/9	8/9
Glucose . . .	*3,81*	*3,81*	*3,81*	3,38	2,02	1,57	1,37	1,41	1,29	1,22	1,25	1,23	1,12
Fructose . .	*3,81*	*3,81*	*3,81*	*3,81*	3,26	2,39	1,68	1,49	1,34	1,29	1,25	1,24	1,29
Mannose . .	*3,81*	*3,81*	*3,81*	*3,81*	3,15	3,13	1,79	1,40	1,31	0,97	0,96	1,01	—
Raffinose .	—	—	—	*3,81*	*3,81*	*3,81*	3,10	2,67	2,65	1,48	—	—	—
Galactose .	—	—	—	—	*3,81*	*3,81*	*3,81*	3,54	3,55	3,39	2,73	1,85	1,60
Xylose	—	—	—	—	—	—	*3,81*	*3,81*	*3,81*	*3,81*	*3,81*	*3,81*	*3,81*

In Tabelle 7 sind die Verhältniswerte EG pro ZV für einige Zucker in verschiedenen Konzentrationen zusammengestellt. Man erkennt daraus deutlich, daß bei den Zuckerkonzentrationen, bei denen die Gärung einsetzt, die optimal zu gewinnenden 3,81 cal pro 1 mg Zucker von der Zelle nicht mehr erhalten werden können. Der Zucker wird also energetisch schlechter ausgenützt, als es bei niedern Konzentrationen der Fall ist, bei welchen die Zelle nur atmet. Dies heißt jedoch nicht, daß die Zelle bei hohen Zuckerkonzentrationen in der Zeiteinheit weniger Energie gewinnt als bei niedrigen. Der EG bleibt maximal, nur wird bei hohen Konzentrationen der Zucker nicht mehr voll ausgenützt, der Wirkungsgrad sinkt.

5. Über die Eignung der verschiedenen Zucker zum Energiegewinn

Die Ausführungen in den vorhergehenden Kapiteln haben gezeigt, daß eine Reihe von Zuckerarten die energieliefernden Prozesse der Zelle in gleichem Ausmaße zu unterhalten vermögen, jedoch sind dazu je nach Substrat verschieden hohe Konzentrationen notwendig.

Anhand dieser Unterschiede läßt sich eine Rangordnung aufstellen, die gleichsam die Eignung der Zucker zum EG von *Saccharomyces cerevisiae* darstellt. Da ja vor allem der Atmungsvorgang für den EG von Bedeutung ist, kann als Maß dafür die Angabe desjenigen Konzentrationswertes dienen, bei welchem 50 % der maximalen Atmungsgeschwindigkeit erreicht wird. Dieser Wert liegt in demjenigen Teil der Kurve, in welchem die Atmungsgeschwindigkeit mit allen Zuckern proportional der Konzentration steil ansteigt; zudem ist dieser Konzentrationswert unabhängig von der Temperatur.



Figur 11

Atmung mit verschiedenen Zuckerarten (Halbwertskonzentration jeweils eingetragen). 4 ‰ Hefe – 40° C – 60 Min. nach Zuckerzugabe

○——○ Glucose
▽——▽ Saccharose
△——△ Fructose
□——□ Mannose
◇——◇ Raffinose
●——● Galactose
▲——▲ Maltose
▼——▼ Xylose
■——■ Arabinose

In Figur 11 ist noch einmal in Abhängigkeit von der Konzentration die Atmungsgeschwindigkeit mit den verschiedenen Zuckern aufgetragen. Die Konzentrationswerte, bei denen 50 % der maximalen Atmungsgeschwindigkeit erreicht ist, sind hervorgehoben und ihre Zahlenwerte in Tabelle 8 zusammengestellt. Daraus läßt sich eine Rangordnung der Zucker ablesen: Glucose — Saccharose — Fructose — Mannose — Raffinose — Galactose — Maltose — Xylose — Arabinose, wobei die Eignung zum EG von Glucose zu Arabinose stetig abnimmt.

Mit dieser Rangordnung ist lediglich festgestellt, daß manche Zucker von der Zelle schon veratmet werden, selbst wenn sie nur in niedriger Konzentration in die Außenlösung gebracht werden. Von anderen

Zuckern jedoch müssen der Zelle relativ hohe Konzentrationen gegeben werden, um eine entsprechende Atmungsgeschwindigkeit zu bewirken.

Tabelle 8
Zuckerkonzentration beim Halbwert der Atmung

Zucker	Logarithmus des reziproken Wertes der Halbwertskonzentration (aus Fig. 11)	Halbwertskonzentration molar
Glucose	2,99	$^1/_{968}$
Saccharose	2,88	$^1/_{766}$
Fructose	2,69	$^1/_{486}$
Mannose	2,54	$^1/_{343}$
Raffinose	2,08	$^1/_{121}$
Galactose	1,68	$^1/_{48}$
Maltose	1,15	$^1/_{14}$
Xylose	0,58	$^1/_{3,8}$
Arabinose	> 0,05	> $^8/_9$
Lactose	—	0

Folgende Erwägungen möchten andeuten, worauf diese Unterschiede möglicherweise zurückzuführen sind. Es wäre denkbar, daß der *Abbau* derjenigen Zucker, die in hoher Konzentration benötigt werden, der Zelle erst möglich wird, wenn viel Zucker in die Zelle eingedrungen ist, während dagegen andere Zucker schon abgebaut werden können, wenn nur wenig von der Zelle aufgenommen worden ist. Eher ist jedoch anzunehmen, daß die einzelnen Zucker deswegen verschieden zum EG geeignet sind, weil die *Aufnahme* in die Zelle bei derselben Konzentration für die verschiedenen Zucker nicht mit gleicher Geschwindigkeit vor sich geht, sei es, daß diese Unterschiede bei der eigentlichen Aufnahme oder bei der ihr vorausgehenden Phosphorylierung durch die Zelle auftreten.

Rieder (1951) hat die Aufnahme verschiedener Zucker durch die Hefezelle gemessen und interpretiert die unterschiedliche Aufnahmefähigkeit der Zucker dahin, daß die Zelle zu gewissen Zuckern eine spezifische Affinität besitzt und sie aktiv aufnimmt (physiologische Permeabilität), während andere Zucker lediglich auf Grund der «physikalischen Permeabilität» eindringen. Rieder (1951) hat jedoch die Aufnahmewerte mit verschiedenen Zuckern nur bei einer einzigen Konzentration, $^1/_{18}$ mol, gemessen. Bei dieser Konzentration ist in den Versuchen der Atmungsgeschwindigkeit mit einigen Zuckern schon maximale Atmungsgeschwindigkeit, mit anderen erst eine geringe Atmungssteigerung zu verzeichnen. Zwischenwerte sind daher relativ selten (immer bei derselben Konzentration gemessen), weil die Kurven der Atmung einen steilen Verlauf nehmen (siehe Figur 11).

Es wäre nun interessant, die Aufnahme eines Zuckers in Abhängigkeit von der Konzentration über den ganzen Bereich seines Einflusses auf die Hefe zu messen. Rieder (1951) hat dasselbe für Glucose getan, jedoch erlaubte ihm seine Methode nicht, niedrigere Konzentrationen als $^1/_{288}$ mol zu bestimmen. Bei dieser Konzentration ist der Zelle mit Glucose aber schon maximale Atmung ermöglicht. Wenn nun die Aufnahme in Abhängigkeit von der Konzentration mit einem Zucker verfolgt wird, der bei $^1/_{18}$ mol erst wenig aufgenommen werden kann, so könnte sich zeigen, daß auch mit diesem bei geeigneter Konzentration ganz ansehnliche Aufnahmewerte zu messen wären. Damit könnte die Vermutung bestärkt werden, daß die Rangordnung der Zucker hinsichtlich ihrer Eignung zum EG darauf zurückzuführen ist, daß die verschiedenen Zucker erst bei verschieden hoher Konzentration in der Außenlösung von der Zelle aufgenommen werden.

Ferner könnten bei bekanntem Verlauf von Zuckeraufnahme und Zuckerverbrauch durch die energieliefernden Prozesse in Abhängigkeit von der Konzentration möglicherweise auch Aussagen über den gespeicherten Zucker in der Zelle gemacht werden. Auf diesem Wege wären dann vielleicht auch annähernde quantitative Werte über den Zuckerverbrauch durch Glycogenbildung zu erhalten, welche die Ausführungen von Althaus (1950) erweitern könnten.

Zusammenfassung der Ergebnisse

A. Methodisches

1. Es wurde die Eignung verschiedener Zucker zum Energiegewinn durch *Saccharomyces cerevisiae* (Typ Bäckerhefe) untersucht. Es wurden Versuche mit folgenden Zuckern angestellt: Arabinose, Xylose, Glucose, Fructose, Mannose, Galactose, Maltose, Saccharose, Lactose und Raffinose.
2. Der Energiegewinn einer nichtwachsenden Zelle läßt sich aus der Atmung und der Gärung, den energieliefernden Vorgängen, errechnen:

   Atmung: 1 mm^3 verbrauchter O_2 entspricht 1,33 γ Glucose, 1 mg Glucose liefert 3,81 cal.

   Gärung: 1 mm^3 gebildetes CO_2 entspricht 4,0 γ Glucose, 1 mg Glucose liefert 0,307 cal.
3. Atmung und Gärung wurden manometrisch (in der Warburg-Apparatur) gemessen.
4. Alle Versuche wurden unter aeroben Verhältnissen, mit nichtwachsender, glycogenfreier Bäckerhefe von stets derselben Suspensionsdichte durchgeführt. Die Bestimmung der Zellenzahl der Suspensionen erfolgte photoelektrisch.

B. Experimentelle Ergebnisse

5. Die Atmungsgeschwindigkeit in Abhängigkeit von der Konzentration der Zucker zeigt drei Abschnitte (vgl. Geiger-Huber, 1934):
   a) Die Atmungsgeschwindigkeit steigt von der ersten meßbaren Förderung bis gegen die maximale Atmung proportional der Zuckerkonzentration an;
   b) es folgt ein kurzes Übergangsgebiet, in welchem eine Konzentrationserhöhung die Atmungsgeschwindigkeit nur mehr wenig steigert;
   c) im Gebiet der maximalen Atmung beschleunigen Konzentrationserhöhungen an Zucker die Atmung nicht weiter. Es ist eher eine geringe Abnahme der Atmungsgeschwindigkeit zu messen.
6. Die maximale Atmungsgeschwindigkeit ist eine der Zelle eigene Größe. Sie wird zwar erst von einer bestimmten Zuckerkonzentration an erreicht, ist aber mit allen Zuckern gleich hoch.
7. Die maximale Atmungsgeschwindigkeit wird mit verschiedenen Zuckerarten bei sehr unterschiedlich hohen Konzentrationen erreicht.
8. Glucose, Saccharose, Fructose, Mannose, Raffinose und Galactose vermögen maximale Atmungsgeschwindigkeit auszulösen, während Maltose, Xylose und Arabinose selbst in Konzentrationen von $^{8}/_{9}$ mol diesen Wert nicht bewirken können. Höhere Konzentrationen beeinträchtigen die Zellatmung.
9. Lactose verhält sich gegenüber der verwendeten Bäckerhefe anders als die übrigen Zucker. Die gemessene schwache Atmungssteigerung ist wohl nur auf osmotischen Einfluß zurückzuführen.
10. Die Atmungsgeschwindigkeit nimmt mit steigender Temperatur zu, erreicht bei 40° C ihr Maximum und fällt bei höheren Temperaturen rasch ab. Der Einfluß der Temperatur wirkt sich mit allen Zuckern gleich aus.
11. Die Gärungsgeschwindigkeit steigt mit zunehmender Zuckerkonzentration ständig an.
12. Der Gärungsvorgang setzt *mit allen Zuckern erst bei derjenigen Konzentration ein, bei welcher bereits die maximale Atmungsgeschwindigkeit erreicht ist.*
13. Mit Xylose und Arabinose, die beide die maximale Atmungsgeschwindigkeit nicht zu bewirken vermögen, kann keine Gärung gemessen werden, auch dann nicht, wenn das Atmungsferment durch HCN blockiert wird.

14. Die Gärung der Bäckerhefe setzt zwischen 10° C und 15° C ein, steigt bis zu ihrem breiten Optimum bei 30—35° C an und sinkt bei höheren Temperaturen allmählich wieder ab.
15. Maltose unterscheidet sich in ihrem Einfluß auf Atmung und Gärung charakteristisch von den andern Zuckern (vgl. Althaus, 1950).
16. Der totale Zuckerverbrauch für die energieliefernden Vorgänge der Zelle nimmt von den ersten atmungsfördernden bis zur höchsten die Zelle noch nicht beeinträchtigenden Konzentration zu. Sobald die Gärung einsetzt, steigt der Zuckerverbrauch stark an. Bei optimaler Gärung wird mehr als doppelt so viel Zucker durch Gärung wie durch Atmung verbraucht.
17. Mit zunehmender Gärung wird der Gesamtenergiegewinn aus den Zuckern weniger ökonomisch.
18. Für den Energiegewinn der Zelle ist hauptsächlich die Atmung maßgebend. Auch wenn der Zuckerverbrauch durch Gärung 70 % des totalen Zuckerverbrauches ausmacht, ist der Energiegewinn daraus kaum 20 % des totalen Energiegewinnes. Der Energiegewinn der Zelle verläuft daher nahezu parallel zur Atmungsgeschwindigkeit.
19. Die hohe Affinität der Atmungsfermente zu den Zuckern, welche die Gärung erst in Gang kommen läßt, wenn offenbar diese Fermente abgesättigt sind, erlaubt der Zelle auch bei geringer Kohlenhydratzufuhr die maximal mögliche Energie zu gewinnen.
20. Die maximale Energie kann von der Zelle mit *verschiedenen* Zuckern gewonnen werden; diese unterscheiden sich in ihrem Einfluß nicht grundsätzlich, sondern nur graduell.
21. Auf Grund der gefundenen Unterschiede läßt sich eine Rangordnung aufstellen, welche die Eignung verschiedener Zucker zum Energiegewinn durch *Saccharomyces cerevisiae* angibt: Glucose, Saccharose, Fructose, Mannose, Raffinose, Galactose, Maltose, Xylose, Arabinose, wobei die Eignung zum Energiegewinn von Glucose zu Arabinose abnimmt.

Die vorliegende Arbeit wurde im *Botanischen Institut der Universität Basel* auf Veranlassung und unter Leitung von Herrn Prof. Dr. M. Geiger-Huber ausgeführt. Ich möchte an dieser Stelle Herrn Prof. Dr. M. Geiger-Huber herzlich danken, daß er mir die Mittel des Instituts in großzügiger Weise zur Verfügung gestellt hat. Ebenso danke ich für seine wertvollen Ratschläge und das mir stets erwiesene Wohlwollen.

Für zahlreiche Anregungen bin ich Herrn Dr. H. P. Rieder sehr verpflichtet. Schließlich danke ich den Laborantinnen Frl. V. Uehlinger und Frl. I. Leupin für ihre Mithilfe beim experimentellen Teil meiner Arbeit.

Zitierte Literatur

Abderhalden, E., 1930. Vergleichende Versuche über den Einfluß verschiedener Konzentrationen verschiedener Alkoholarten auf die alkoholische Gärung. Fermentforschung, **11** (NF 4), 86—91.

Aldous, I. G., Fisher, K. C., Stern, I. R., 1950. The respiration of yeast at different concentrations of glucose. Journal of cellular and comparative physiology, **35**, 303—315.

Althaus, H., 1950. Versuche über die Bildung von Glykogen in Hefezellen. Tätigkeitsber. Natf. Ges. Baselland, **18**, 99—155 (Diss. Basel).

Bonner, J., 1950. Plant Biochemistry. Academic Press NC, New York 1950.

Curtis, O. F., Clark, D. G., 1950. An Introduction to Plant Physiology. McGraw-Hill Book Company, New York.

v. Euler, H., 1934. Chemie der Enzyme. Die Katalasen und die Enzyme der Oxydation und Reduktion. München.

Geiger-Huber, M., 1930. Über die Beeinflussung der Hefeatmung durch Neutralrot. Proc. Kon. Acad. v. Wetensch., **33**, 1059—1068.

— 1934. Über den Einfluß der Konzentration des Atmungsmaterials auf die Atmungsgeschwindigkeit von Pflanzen. Jahrb. wiss. Bot., **81**, 1—34.

Haehn, H., 1952. Biochemie der Gärungen. Walter de Gruyter & Co., Berlin.

Höber, R., 1947. Physikalische Chemie der Zelle und der Gewebe. Stämpfli, Bern.

Keller, H. G., 1950. Die Verwertbarkeit verschiedener Kohlehydrate und Dicarbonsäuren durch *Cenococcum graniforme* (Sow.) Ferd. et Winge. Schweiz. Z. Allg. Path., **13**, 565—569.

Kostytschew, S., 1926. Lehrbuch der Pflanzenphysiologie. Springer, Berlin.

Lafar, F., 1907. Handbuch der technischen Mycologie, **1**, Jena.

Lilly, V. G., Barnett, H. L., 1951. Physiology of the Fungi. McGraw-Hill Book Company, New York.

Lippmann, E., 1904. Chemie der Zuckerarten. Braunschweig.

Meyerhof, O., 1925. Über den Einfluß des Sauerstoffs auf die alkoholische Gärung der Hefe. Biochem. Ztschr., **162**, 43—86.

Miller, E. C., 1931. Plant Physiology. McGraw-Hill Book Company, New York.

Musfeld, W., 1942. Versuche über die Aufnahme von Zucker durch Hefezellen. Diss. Basel und Ber. Schweiz. Bot. Ges., **52**, 583—620.

Pfeffer, W., 1881. Pflanzenphysiologie. Leipzig.

Rieder, H. P., 1951. Über die Zuckeraufnahme von Hefezellen. Ber. Schw. Bot. Ges., **61**, 540—621 (Diss. Basel).

Schelling, C. L., 1950. Die Verwertbarkeit verschiedener Kohlenstoffquellen durch Mycelium Radicis atrovirens Melin. Schw. Z. Allg. Path., **13**, 570—574.

Stephenson, M., 1949. Bacterial Metabolism. Longman, Green & Co., Third Ed., New York.

Tamiya, H., 1932. Zur Theorie des respiratorischen Quotienten nebst einer Bemerkung über den Einfluß der oxydoreduktiven Zellvorgänge auf den Gaswechsel der Zellen. Beiträge zur Atmungsphysiologie der Schimmelpilze I. Acta phytochimica, **6**, 227—304.

Warburg, O., 1926. Über den Stoffwechsel der Tumoren. Berlin.

— 1927. Über den Stoffwechsel der Hefe. Biochem. Ztschr., **189**, 350—353.

— 1928. Über die katalytischen Wirkungen der lebenden Substanz. Berlin.

— 1948. Schwermetalle als Wirkungsgruppen von Fermenten. Berlin.

Weichsel, G., 1937. Zuckerbestimmung durch Vergärung im Warburg-Apparat. Planta, **26**, 19—27.

Went, F. C., 1901. Centralbl. f. Bakt., **7**.

Wertheimer, E., 1934. Über die ersten Anfänge der Zuckerassimilation. Protoplasma, **21**, 522—560.

Willstätter, R., Steibelt, W., 1921. Über die Gärwirkung maltasearmer Hefen. Ztschr. f. physiol. Chemie, **115**, 211—234.

— Rohdewald, M., 1937. Über die erste Phase der Gärung durch Hefe. Ztschr. f. physiol. Chemie, **247**, 269—280.

Anhang

Tabellen

Energiegewinn *einer* Zelle in 10^{-8} cal während der ersten Stunde nach der Zuckerzugabe

Glucose

molar	15° C			25° C			30° C			35° C			40° C			45° C		
	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total
$^{16}/_{9}$	12,2	0,5	12,7	33,2	1,6	34,8	49,2	8,5	57,7	75,9	18,9	94,8	66,8	17,5	84,3	103,2	16,1	119,3
$^{8}/_{9}$	23,0	1,1	24,1	58,0	13,1	71,1	72,0	20,3	92,3	105,5	28,5	134,0	96,0	22,9	118,9	119,5	21,0	140,5
$^{4}/_{9}$	24,8	1,9	26,7	62,3	12,0	74,3	83,5	19,3	102,8	118,0	22,3	140,3	120,1	22,4	142,5	122,0	22,8	144,8
$^{2}/_{9}$	26,6	1,2	27,8	61,2	11,0	72,2	83,5	19,7	103,2	117,1	21,1	138,2	122,8	19,2	142,0	111,2	21,8	133,0
$^{1}/_{9}$	23,6	1,8	25,4	61,2	9,0	70,2	86,4	18,9	105,3	116,8	19,2	136,0	119,0	14,9	133,9	96,0	14,2	110,2
$^{1}/_{18}$	25,6	1,6	27,2	65,1	7,4	72,5	88,4	18,1	106,5	116,8	18,3	135,1	128,1	16,4	144,5	97,8	14,2	112,0
$^{1}/_{36}$	24,8	1,7	26,5	68,3	8,3	76,6	88,0	16,5	104,5	132,9	17,7	150,6	122,3	15,8	138,1	83,5	4,3	87,8
$^{1}/_{72}$	23,1	1,5	24,6	66,5	7,3	73,8	90,2	16,1	106,3	133,0	13,4	146,4	121,3	11,3	132,6	68,3	2,7	71,0
$^{1}/_{144}$	22,8	1,2	24,0	68,8	7,4	76,2	93,0	13,3	106,3	125,1	6,0	131,1	126,4	4,0	130,4	75,0	2,8	77,8
$^{1}/_{288}$	24,5	0,7	25,2	69,6	3,3	72,9	97,4	8,2	105,6	117,1	4,0	121,1	126,4	3,7	130,1	75,5	1,9	77,4
$^{1}/_{576}$	21,9	0	21,9	51,8	0,9	52,7	63,3	0,7	64,0	80,6	1,3	81,9	100,5	2,7	103,2	68,3	1,7	70,0
$^{1}/_{1152}$	13,7	0	13,7	29,6	0,7	30,3	36,9	0	36,9	47,2	0	47,2	52,6	1,3	53,9	49,3	0	49,3
$^{1}/_{2304}$	8,0	0	8,0	20,7	0,4	21,1	22,5	0	22,5	27,5	0	27,5	26,4	0	26,4	26,4	0	26,4
$^{1}/_{4608}$	3,1	0	3,1	13,4	0	13,4	13,3	0	13,3	21,3	0	21,3	23,3	0	23,3	22,3	0	22,3

Saccharose

molar	15° C			25° C			30° C			35° C			40° C			45° C		
	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total
8/9	24,6	0,2	24,8	54,1	10,8	64,9	77,0	23,9	100,9	88,4	27,1	115,5	98,4	26,7	125,1	100,2	12,5	112,7
4/9	26,5	0,6	27,1	56,0	12,0	68,0	82,2	23,5	105,7	111,0	18,3	129,3	122,0	20,8	142,8	106,8	17,1	123,9
2/9	24,6	0,5	25,1	54,9	10,7	65,6	84,5	22,9	107,4	107,4	17,7	125,1	125,0	16,4	141,4	101,8	14,6	116,4
1/9	26,1	1,3	27,4	53,4	11,9	65,3	86,4	23,0	109,4	109,8	15,4	125,2	126,0	12,8	138,8	91,5	14,5	106,0
1/18	25,7	1,1	26,8	59,0	10,6	69,6	87,0	22,0	109,0	106,0	18,0	124,0	119,2	12,7	131,9	98,4	12,3	110,7
1/36	24,6	2,2	26,8	57,9	9,7	67,6	84,5	20,1	104,6	118,2	15,7	133,9	126,8	10,4	137,2	95,0	9,1	104,1
1/72	24,6	2,8	27,4	67,7	8,9	76,6	92,4	18,9	111,3	120,5	14,0	134,5	125,7	10,4	136,1	91,5	7,2	98,7
1/144	25,4	2,0	27,4	65,1	5,4	70,5	93,1	13,2	106,3	120,5	10,4	130,9	125,7	6,6	132,3	98,0	8,1	106,1
1/288	25,4	1,6	27,0	65,9	2,5	68,4	87,0	5,1	92,1	119,5	4,2	123,7	133,0	3,5	136,5	91,2	5,9	97,1
1/576	23,5	0	23,5	51,8	2,6	54,4	84,0	3,0	87,0	107,5	0	107,5	118,0	1,6	119,6	—	—	—
1/1152	15,5	0	15,5	39,8	1,3	41,1	53,0	0,5	53,5	80,6	0	80,6	89,0	0	89,0	—	—	—
1/2304	7,5	0	7,5	22,3	0	22,3	29,9	0	29,9	36,3	0	36,3	38,6	0	38,6	—	—	—
1/4608	4,5	0	4,5	13,6	0	13,6	18,5	0	18,5	25,4	0	25,4	26,9	0	26,9	—	—	—

Fructose

8/9	22,2	0,3	22,5	55,1	5,1	60,2	77,4	19,0	96,4	82,4	22,8	105,2	107,0	20,4	127,4	104,1	25,3	129,4
4/9	24,8	0,4	25,2	60,6	7,9	68,5	84,6	18,9	103,5	100,8	20,2	121,0	118,0	20,4	138,4	115,3	26,7	142,0
2/9	23,3	1,0	24,3	59,7	7,5	67,2	79,8	20,0	99,8	104,1	22,5	126,6	114,9	20,5	135,4	103,3	25,8	129,1
1/9	23,9	1,3	25,2	65,7	7,6	73,3	83,5	17,5	101,0	102,1	19,3	121,4	121,1	17,6	138,7	96,0	20,0	116,0
1/18	26,1	1,3	27,4	64,0	5,1	69,1	83,0	15,8	98,8	102,0	21,2	123,2	116,1	15,7	130,8	105,0	12,5	117,5
1/36	27,3	0,7	28,0	62,8	4,1	66,9	83,7	13,2	96,9	106,1	17,9	124,0	119,3	11,1	130,4	94,4	9,0	103,4
1/72	23,3	0,9	24,2	66,5	3,4	69,9	88,4	11,0	99,4	111,2	12,3	123,5	123,6	6,3	129,9	71,1	5,6	76,7
1/144	18,9	0	18,9	60,6	0,4	61,0	88,5	4,8	93,3	112,0	4,9	116,9	124,9	3,1	128,0	75,5	5,3	80,8
1/288	14,8	0	14,8	35,5	0,8	36,3	72,2	1,1	73,3	76,6	1,3	77,9	113,0	2,3	115,3	60,0	0,5	60,5
1/576	—	—	—	19,6	0	19,6	34,7	0	34,7	38,7	0,3	39,0	67,9	0	67,9	—	—	—
1/1152	—	—	—	14,8	0	14,8	19,6	0	19,6	27,8	0	27,8	36,7	0	36,7	—	—	—
1/2304	—	—	—	15,6	0	15,6	17,1	0	17,1	19,3	0	19,3	26,7	0	26,7	—	—	—
1/4608	—	—	—	9,1	0	9,1	14,3	0	14,3	14,3	0	14,3	19,0	0	19,0	—	—	—

Mannose

molar	15° C			25° C			30° C			35° C			40° C			45° C		
	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total
$^4/_9$	22,7	1,7	24,4	48,5	7,4	55,9	60,5	19,5	80,0	98,4	26,6	125,0	85,1			78,0		
$^2/_9$	21,2	2,1	23,3	49,1	8,4	57,5	61,3	21,8	83,1	99,5	26,0	125,5	102,4			83,5		
$^1/_9$	20,1	2,2	22,3	51,1	6,9	58,0	66,9	23,1	90,0	100,0	22,0	122,0	104,8			85,9		
$^1/_{18}$	23,8	1,3	25,1	62,5	9,5	72,0	81,4	16,4	97,8	102,9	17,8	120,7	107,1			86,3		
$^1/_{36}$	27,2	1,0	28,2	66,1	8,1	74,2	87,4	15,6	103,0	110,4	11,6	122,0	129,2			88,9		
$^1/_{72}$	20,4	0,5	20,9	66,1	7,1	73,2	91,5	10,1	101,6	114,6	4,5	119,1	130,0			97,5		
$^1/_{144}$	14,0	0,1	14,1	55,2	2,2	57,4	85,5	2,7	88,2	89,5	1,4	90,9	123,8			98,4		
$^1/_{288}$	11,7	0,2	11,9	36,3	0,3	36,6	58,6	1,4	60,0	55,2	0,9	56,1	84,0			93,0		
$^1/_{576}$	9,1	0	9,1	14,4	0,4	14,8	39,3	0	39,3	27,6	0,2	27,8	51,4			—		
$^1/_{1152}$	8,0	0	8,0	11,7	0	11,7	16,3	0	16,3	20,8	0	20,8	27,6			—		
$^1/_{2304}$	6,8	0	6,8	11,3	0	11,3	14,4	0	14,4	14,0	0	14,0	19,3			—		
$^1/_{4608}$	4,2	0	4,2	7,2	0	7,2	14,0	0	14,0	11,0	0	11,0	12,9			—		

Raffinose

molar	15° C			25° C			30° C			35° C			40° C			45° C		
	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total
$^1/_9$	25,7	0	25,7	72,7	6,0	78,7	92,5	14,8	107,3	111,1	11,5	122,6	136,9	9,3	146,2	101,8	8,7	110,5
$^1/_{18}$	29,6	0	29,6	78,5	2,7	81,2	89,4	3,6	93,0	119,3	3,6	122,9	139,9	4,2	144,1	97,5	3,6	101,1
$^1/_{36}$	24,2	0	24,2	46,9	0,4	47,3	89,5	3,5	93,0	103,4	1,0	104,4	112,2	2,1	114,3	103,5	3,1	106,6
$^1/_{72}$	13,4	0	13,4	27,9	0	27,9	71,1	1,5	72,6	84,6	0,4	85,0	85,0	1,3	86,3	90,4	1,5	91,9
$^1/_{144}$	11,1	0	11,1	13,7	0	13,7	32,2	0	32,2	53,8	0	53,8	46,0	0	46,0	78,7	0	78,7
$^1/_{288}$	7,1	0	7,1	7,7	0	7,7	17,8	0	17,8	29,2	0	29,2	28,9	0	28,9	65,0	0	65,0

Galactose

molar	15° C			25° C			30° C			35° C			40° C			45° C		
	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total	Atmung	Gärung	Total
$^{8}/_{9}$	27,3	0	27,3	68,9	3,2	72,1	90,4	12,4	102,8	99,9	15,9	115,8	125,5	14,4	139,9	116,5	11,3	127,8
$^{4}/_{9}$	28,7	0	28,7	70,0	3,6	73,6	97,3	10,0	107,3	99,0	14,7	113,7	140,1	6,7	146,8	114,0	6,6	120,6
$^{2}/_{9}$	28,4	0	28,4	69,6	3,4	73,0	100,2	3,7	103,9	111,0	6,9	117,9	144,0	4,5	148,5	118,0	4,4	122,4
$^{1}/_{9}$	27,6	0	27,6	72,0	2,4	74,4	99,0	1,1	100,1	112,5	2,5	115,0	144,0	3,7	147,7	109,2	2,4	111,6
$^{1}/_{18}$	27,3	0	27,3	72,0	0,3	72,3	73,6	0,4	74,0	93,8	0,6	94,4	122,9	0,5	123,4	89,4	0,7	90,1
$^{1}/_{36}$	19,3	0	19,3	34,7	0	34,7	40,4	0,3	40,7	65,4	0,6	66,0	75,0	0,9	75,9	61,7	0,9	62,6
$^{1}/_{72}$	12,2	0	12,2	20,1	0	20,1	30,5	0	30,5	37,8	0	37,8	39,8	0	39,8	27,8	0,4	28,2
$^{1}/_{144}$	5,7	0	5,7	13,7	0	13,7	20,4	0	20,4	34,1	0	34,1	34,2	0	34,2	21,9	0	21,9
$^{1}/_{288}$	3,7	0	3,7	15,1	0	15,1	15,1	0	15,1	20,8	0	20,8	20,8	0	20,8	12,8	0	12,8

Xylose

molar	15° C	25° C	30° C	35° C	40° C	45° C
$^{16}/_{9}$	12,1	37,6	48,9	82,9	116,5	100,2
$^{8}/_{9}$	22,8	65,7	71,3	95,5	100,0	98,5
$^{4}/_{9}$	21,2	46,0	51,1	57,5	87,4	82,8
$^{2}/_{9}$	17,8	28,4	32,5	46,9	51,1	68,7
$^{1}/_{9}$	13,7	19,3	25,9	32,5	34,5	50,3
$^{1}/_{18}$	9,1	12,5	15,7	19,7	29,6	34,7
$^{1}/_{36}$		7,7	11,6	12,8	16,0	24,2

Arabinose

25° C	30° C	35° C	40° C
22,4	31,4	34,1	51,9
13,4	24,2	21,6	31,4
11,3	17,0	19,3	23,8
11,0	15,5	16,3	17,0
9,8	11,0	11,7	12,5
9,5	10,6	11,0	10,2