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

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 80 (1970)

Artikel: Betrachtungen über die pflanzliche Stoffelimination

Autor: Frey-Wyssling, A.

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-56317

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: 02.10.2025

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

Betrachtungen über die pflanzliche Stoffelimination[1]

Von *A. Frey-Wyssling*
(Institut für Allgemeine Botanik
der Eidgenössischen Technischen Hochschule, Zürich)

Manuskript eingegangen am 22. September 1970

«Für vollkommene Lebewesen sind zwei Bestandteile unerlässlich: einerseits Organe für die Aufnahme der Nahrung und andererseits solche für die Ausscheidung des Überflusses. Die Pflanzen verfügen über keine Organe, um überschüssige Stoffe zu eliminieren.....; dafür geben sie Früchte und Samen von sich.»

Aristoteles
ΠΕΡΙ ΖΩΩΝ ΜΟΡΙΩΝ 2, 10

Die zitierte Stelle aus dem zweiten Buche des Aristotelischen Werkes «Über die Glieder der Tiere» zeigt, dass man sich schon im Altertum über die Stoffausscheidung Gedanken machte. Einerseits wird klar erkannt, dass der Stoffaufnahme stets eine Stoffabgabe gegenübersteht, denn sonst müsste sich ja der interne Kreislauf der Stoffe endlos aufblähen. Andererseits konnten bei den Pflanzen keine Ausscheidungsorgane gefunden werden, so dass das Wegschaffen des Überflusses (περιττομα) dem Abstossen von Früchten und Samen zugeschrieben wurde. Interessanterweise hat sich die Meinung, die Pflanze entbehre im Gegensatz zum Tier der Stoffausscheidung, bis in die neueste Zeit erhalten. Jedenfalls gibt es kein Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, das sich der pflanzlichen Stoffelimination in ähnlicher Vollständigkeit wie der Stoffaufnahme widmet!

Dieser unbefriedigende Zustand beruht auf verschiedenen Ursachen. Die wichtigste ist wie eh und je das Fehlen allgemein vorkommender auffälliger Ausscheidungsorgane. Wo solche auftreten (Drüsenhaare, Harzgänge, Milchröhren), haben sie wegen ihrer eigenartigen spezifischen Verbreitung im Pflanzenreiche und wegen der wirtschaftlichen Bedeutung ihrer Produkte mehr das Interesse der Anatomen und der Technologen gefunden als jenes der Physiologen. Jedenfalls ist das Problem der pflanzlichen Stoffelimination zurzeit noch kein Anliegen der «Allgemeinen Physiologie». Es ist indessen vorauszusehen, dass durch die Entdeckung von Ausscheidungsvorgängen durch ultrastrukturelle Zellorganellen (Exozytose, Aktivität des Golgi-Apparates), die bereits ein festes Erfahrungsgut der «Allgemeinen Zytologie» geworden sind, die Pflanzenzelle nicht länger als Sonderfall der Ausscheidungsphysiologie betrachtet werden kann.

Eine zweite Ursache ist die Frage, ob die sekundären Pflanzenstoffe Exkrete seien. Wenn man diesen Begriff so weit fasst wie Paech (1950), der die niederen Karbonsäuren und die Fette zu jenen Stoffen rechnet, kann es sich selbstverständlich keineswegs um Endprodukte des Stoffwechsels handeln, und der Zweifel ist daher berechtigt, ob bei solcher Betrachtungsweise eine Unterscheidung zwischen

[1] Herrn Prof. Dr. K. Mothes zum 70. Geburtstag gewidmet.

primären und sekundären Pflanzenstoffen überhaupt sinnvoll sei (Zenk, 1967). Zenk weist ferner darauf hin, dass viele der bisher mit Hilfe der Isotopentechnik untersuchten Sekundärstoffe wie die primären Pflanzenstoffe einen Umtrieb (turnover) zeigen (z.B. Morphin oder Chlorogensäure).

Schliesslich konnten sich die Pflanzenphysiologen nie über die Begriffe der Exkretion und der Sekretion einigen. Dieser Terminologiestreit dauert nun schon bald ein Jahrhundert. Haberlandt (1884, 1918) erkannte, dass die übliche Einteilung, wonach Exkrete funktionslose Endprodukte des Stoffwechsels sind, während den Sekreten bestimmte physiologische Funktionen zukommen, für die Pflanzenphysiologie unzweckmässig ist, weil die Zuteilung von Funktionen für die meisten pflanzlichen Ausscheidungsstoffe (z.B. Kautschuk, Nektar der extrafloralen Nektarien) unmöglich ist oder nur aufgrund unbefriedigender teleologischer Überlegungen erfolgen kann. Er definierte daher nach räumlichen Gesichtspunkten nur Stoffe, welche die Pflanze verlassen, als Sekrete (z.B. Nektar, flüchtige Terpene), alle anderen, die in der Pflanze abgelagert werden, dagegen als Exkrete.

Da nun viele dieser «Exkrete», wie Phenole, Anthozyane und andere Glukoside, einen Umtrieb aufweisen, soll nach 35 Jahren die von mir vorgeschlagene physiologische Einteilung wieder in Erinnerung gerufen werden (Frey-Wyssling, 1935a, b). Danach können Produkte des Stoffwechsels im Anschluss an die Stoffaufnahme (Resorption), an die Stoffangleichung (Assimilation) und an die Stoffentfremdung (Dissimilation) als Eliminationsprodukte anfallen. Man kann daher zwischen ausgeschiedenen Resorbaten als *Rekrete*, ausgeschiedenen Assimilaten als *Sekrete* und ausgeschiedenen Dissimilaten als *Exkrete* unterscheiden. Paech (1950) und Schnepf (1969) greifen dagegen wieder auf die von Haberlandt angefochtene Terminologie der Tierphysiologen zurück. Danach sind Exkrete «Schlacken» des Stoffwechsels, Sekrete dagegen Stoffe, die eine Funktion ausüben und daher «umweltbezogen» sind. Der Zuckersaft der floralen Nektarien wäre hienach ein Sekret, jener der extrafloralen dagegen ein Exkret (Schnepf, 1969)! Eine solche Betrachtungsweise ist unlogisch, weil sie einerseits von stoffwechselchemischen, andererseits aber von funktionellen Kriterien ausgeht. Ich kann mich daher nicht mit ihr befreunden. Wo gehören in diesem System zum Beispiel die anorganischen Ausscheidungen der Pflanzen hin, die keine Zwischen- oder Endprodukte des Stoffwechsels sind?

Während die Erscheinungen der Stoffelimination, der Resorption, der Assimilation und der Dissimilation als Grundphänomene bei allen Lebewesen zur Allgemeinen Physiologie gehören, ergeben sich bei den höheren Pflanzen durch ihr physiologisches Sonderverhalten (Autotrophie, reichliche Bildung von «Sekundärstoffen», Wasserhaushalt) spezielle Verhältnisse. Diese verunmöglichen es, die Pflanzenphysiologie – auch wenn man sich bemüht, sie in einen generellen Rahmen zu stellen – restlos in der Allgemeinen Physiologie aufgehen zu lassen, weil sonst so wichtige Stoffgruppen wie die Pflanzenaschen, die Alkaloide und die Terpene «der Einfachheit halber» unberücksichtigt bleiben. Entsprechend diesen besonderen Voraussetzungen scheinen mir auch eigene Fachausdrücke gerechtfertigt, besonders weil sie sich, wie gezeigt werden soll, durchaus auch in der Allgemeinen Physiologie als brauchbar erweisen.

Es ist zu betonen, dass sich die in der folgenden Übersicht verwendete Terminologie auf bestimmte *Stoffe* des Metabolismus und nicht auf deren Gemische bezieht.

So kann zum Beispiel Nektar neben grossen Mengen von Sekreten kleine Mengen anderer Stoffe enthalten oder der Milchröhreninhalt neben Dissimilaten auch Assimilate. Will man diese Säfte trotzdem als Sekret oder Exkret bezeichnen, muss sich die Hauptmenge ihrer Inhaltsstoffe aus dem assimilatorischen oder dem dissimilatorischen Stoffwechsel herleiten.

Die Voraussetzung für die Anwendung der vorgeschlagenen Terminologie ist eine einwandfreie Definition der Begriffe Assimilat und Dissimilat. Diese Begriffsbildung ist schwierig, da die Abbaureaktionen der Dekarboxylierung und der Desaminierung im Stoffwechsel nicht nur katabolisch, sondern auch anabolisch auftreten können. Auch ist es unmöglich, die niederen Karbonsäuren, die beim Stoffabbau anfallen, als Dissimilate zu erklären, da sie gleichzeitig Assimilationsprodukte sein können.

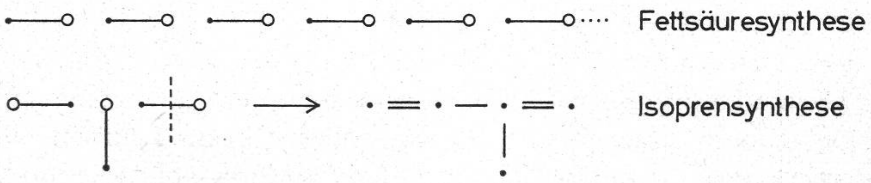
Die Assimilation des Kohlenstoffes, des Stickstoffes und des Schwefels (CO_2, NO_3^-, SO_4^{--}) besteht in einer Hydrogenierung dieser Elemente bis zu einem Optimum ($-CH_2OH$; $-NH_2$; $-SH$); über diesen Hydrogenierungsgrad hinausgehende Wasserstoffanlagerung führt zu Dissimilaten (CH_4, NH_3, H_2S). Ich habe daher versucht, die Dissimilate zu definieren als Verbindungen von ungenügendem oder zu weitgehendem Hydrogenierungsgrad (Frey-Wyssling, 1935a, 1945). Die Biochemie hat indessen in neuerer Zeit zu Erkenntnissen geführt, die geeigneter sind, bestimmte Stoffwechselprodukte als Dissimilate zu erkennen.

1. Exkrete (ausgeschiedene Dissimilate)

Im folgenden sollen die sekundären Pflanzenstoffe, die zu Recht oder Unrecht als Exkrete angesprochen worden sind, kurz charakterisiert werden.

a) Terpene

An der Terpensynthese ist wie bei der Fettsäuresynthese das System des Co-Enzyms A beteiligt (Bonner et al., 1954; Karlson, 1961), indem Azetatgruppen (CH_3COOH, schematisch ·——○) miteinander reagieren:



Der Unterschied in den beiden Aufbauprozessen besteht indessen darin, dass bei der Terpenbildung die Azetatreste nicht in Serie hintereinander geschaltet werden, sondern dass drei Reste regelwidrig miteinander reagieren. Dies hat zur Folge, dass anstelle einer Fettsäurekette Mevalonsäure entsteht, die nach Dekarboxylierung über Isopentenyl-Pyrophosphorsäure zum Isoprenbaustein C_5H_8 der Terpene führt (Regel von Ruzicka, 1938). Die «falsche» Aneinanderlagerung der Azetatbausteine, die der normalen Anordnung unähnlich ist, kann als Dissimilationsvorgang bezeichnet werden, denn er führt zu Verbindungen, die ausser bei den Tetraterpenen (Karotinoide) und den terpenoiden Sterinen physiologisch keine Rolle spielen.

b) Alkaloide

K. Mothes, dem ich diese Studie widme, zählt die Alkaloide zu den Exkreten. Da er als Altmeister der pflanzlichen Alkaloidphysiologie zu diesem Schlusse gelangt, ist seinen Ausführungen (1969) nichts Wesentliches beizufügen. Lediglich zwei kurze Ergänzungen im Zusammenhang mit den hier vertretenen Anschauungen seien gestattet. Sie betreffen einerseits die durch Zyklisierung von Aminosäuren entstandenen Alkaloide und andererseits die Purinalkaloide.

Bei der Ringbildung, zum Beispiel Bildung zusätzlicher Ringe am Tyrosin- oder am Tryptophangerüst (Mothes, 1969, S. 230–232), wird die Aminogruppe $-NH_2$, unter Beibehaltung der Karboxylgruppe –COOH oder nach erfolgter Dekarboxylierung, in das Ringglied –NH– verwandelt. Bei den basischen Aminosäuren Ornithin und namentlich Lysin, das besonders häufig als Baustein für die Alkaloidbildung dient, tritt zusätzlich eine Desaminierung auf (Mothes, 1969, S. 227, 234/235). Über diese Dekarboxylierungs- und Desaminierungsprozesse habe ich mir schon 1938 Gedanken gemacht, denen indessen Paech (1950, S. 3) jeden heuristischen Wert absprach. Die Isotopenforschung hat jedoch gezeigt, dass die vermuteten Reaktionswege tatsächlich beschritten werden.

Dadurch, dass die Aminogruppen in den Alkaloiden in heterozyklische Ringglieder –NH– verwandelt werden, verlieren sie ihre Reaktionsfähigkeit für den physiologisch so ausserordentlich wichtigen Prozess der Transaminierung. Die von Aminosäuren abgeleiteten Alkaloide scheiden daher als Stickstoffspender aus dem Proteinstoffwechsel aus und dürfen deshalb mit Recht als Eliminationsprodukte bezeichnet werden, und da sie den Trägern der reaktionsfähigen NH_2-Gruppen unähnlich geworden sind, handelt es sich um Dissimilationsprodukte oder Exkrete.

Die Alkaloide aus der Verwandtschaft des Purins (Theobromin, Kaffein usw.) scheinen wie die Harnsäure nicht mit dem Eiweiss-, sondern mit dem Nukleinsäurestoffwechsel in Beziehung zu stehen. Während indessen bei der Harnsäure eine Dissimilation der physiologisch aktiven Purinbausteine durch vollständige Dehydrogenierung (Oxydation) zustande kommt (2,6,8-Trioxypurin), bleibt bei den Purinalkaloiden die Dehydrogenierung der –CH=Gruppen beim 2,6-Dioxypurin Xanthin stehen; dafür tritt eine Methylierung der –NH–Gruppen auf (Theobromin = 3,7-Dimethylxanthin, Kaffein = 1,3,7-Trimethylxanthin). Die Methylierung hat zur Folge, dass der Dipolcharakter des Moleküls zunimmt und damit eine grössere Wasserlöslichkeit erreicht wird. Diese Löslichkeit ist für die Eliminierung von Stoffwechselprodukten aus dem Grundplasma unerlässlich, wie aus dem folgenden Abschnitte hervorgeht.

c) Glukoside

Die Aglukone der pflanzlichen Glukoside sind in Wasser schwer bis unlöslich (Frey-Wyssling, 1942). Dies gilt vor allem für die Gerbstoffe und die Anthozyanidine. Durch die Glukosidierung werden diese Stoffe wasserlöslich, in welchem Zustande sie in die Vakuole der Pflanzenzelle ausgeschieden werden.

Die Glukoside sind keine Endprodukte, denn sie zeigen meistens einen deutlichen Stoffwechsel, der namentlich bei Anthozyanen (Frey-Wyssling und Blank, 1943; Zenk, 1967) und Gerbstoffen (Taylor und Zucker, 1966) untersucht worden ist.

Die Meinung, dass die Glukoside Zuckerreserven bergen, kann indessen nicht aufrechterhalten werden, weil die investierten Zuckermengen, verglichen mit dem Zukkergehalt von Stärke oder Glykogen, zu vernachlässigen sind. So enthält zum Beispiel ein Rotkohlkeimling von 30 mm Länge 800 μg reduzierende Zucker und nur 4 μg Glukosidzucker (Frey-Wyssling, 1949, S. 265). Dass die Glukoside in den Vakuolen mit ihrem Hydrolasenarsenal nicht stabil bleiben und dass die Aglukone nach der Hydrolyse wie alle anderen Vakuolenstoffe der Autolyse anheimfallen können, ist nicht ungewöhnlich. Erstaunlich ist vielmehr, dass diese Stoffe ständig nachgeliefert werden, so dass rhythmische Schwankungen auftreten (Zenk, 1967). Offenbar sind sie nicht Endprodukte, sondern ausgeschiedene Zwischenprodukte des katabolischen Stoffwechsels.

2. Sekrete

Da es in der Pflanzenphysiologie meist unmöglich ist, den Eliminationsprodukten des Stoffwechsels eine bestimmte Funktion zuzuweisen, habe ich die Sekrete als ausgeschiedene Assimilate definiert. Im Gegensatz zu den Reservestoffen (Stärke, Aleuron, Öl) handelt es sich um Assimilate, die nur in unbedeutenden Mengen oder überhaupt nicht mehr in den Stoffwechsel zurückgeführt werden.

Die Hauptmasse dieser Sekrete bilden die pflanzlichen Zellwände (Frey-Wyssling, 1935b). Durch besondere Organellen (z.B. Golgi-Apparat) werden die Wandstoffe aus dem Protoplasten hinausgeschleust. Neben den auf diese Weise ausgeschiedenen Hemizellulosen, Pektinstoffen und Schleimen spielt die Zellulose, die ausserhalb des Plasmalemmas zu kristallinen Elementarfibrillen polymerisiert, eine entscheidende Rolle. Es muss besonders vermerkt werden, dass die höhere Pflanze, trotzdem sie über Zellulase verfügt, von der sie bei der Zellfusion von Gefässgliedern zu Gefässen oder von Milchsaftzellen zu gegliederten Milchröhren Gebrauch macht, einmal gebildete Zellwandstoffe in der Regel nicht mehr in den Stoffwechsel zurückführt. Im Gegensatz zum Innenskelett der Tiere ist deshalb beim Aussenskelett der Pflanzenzelle der «turnover» unbedeutend.

Als weitere Sekrete sind die Zucker im Nektar zu erwähnen. Da Nektarien bereits bei blütenlosen Pflanzen auftreten (z.B. *Pteridium aquilinum*), müssen die weitverbreiteten extrafloralen Nektarien der Phanerogamen phylogenetisch älter sein als die Blütennektarien, und die Nektarzucker haben daher erst sekundär ihre biologische Bedeutung für die Entomophilie erhalten.

Der Nektar enthält neben seinen Zuckern zahlreiche andere Verbindungen in kleinen Mengen (Lüthge, 1961), die wie zum Beispiel die Apfelsäure sowohl Produkte des anabolischen als auch des katabolischen Stoffwechsels sein können (Ziegler, 1965). Hiezu ist zu bemerken, dass die niederen Karbonsäuren keine Endprodukte, sondern typische Zwischenprodukte des Stoffwechsels sind, von denen bei der Sekretion der Zucker kleine Mengen in das Stoffgemisch Nektar gelangen können. Es verhält sich hier ähnlich wie bei der Exkretion des Harnstoffes und der Harnsäure durch die Nieren, wobei die verschiedensten Stoffe, wie Hormone, Oxalsäure und Kochsalz, mit zur Ausscheidung gelangen. Wenn man solche Stoffgemische überhaupt als Sekrete oder Exkrete bezeichnen will, wird man auf die Stoffe abstellen müssen, die in grösster Menge ausgeschieden werden.

3. Rekrete (ausgeschiedene Resorbate)

Das durch die Nieren ausgeschiedene Kochsalz führt zum Begriffe der Rekretion. Alle lebenden Zellen nehmen ständig Salze auf, um intrazellulär das für die Lebensprozesse unumgänglich notwendige Ionenmilieu zu schaffen. Der ununterbrochenen Resorption der Salze steht deren ständige Ausscheidung gegenüber. Bei den Pflanzen erreicht dieser Prozess einen enormen Umfang, indem der Aschengehalt von Blättern und Rinden in besonderen Fällen auf über 90% ansteigen kann, während die Protoplasten für die Abwicklung ihrer Lebensvorgänge einen Aschenspiegel von nur 1–2% der Trockensubstanz benötigen.

Die imposante Anhäufung von Mineralstoffen ist bedingt durch den Mangel an Ausscheidungsorganen, die aufgenommene Salze an die Umgebung zurückgeben, denn nur einige wenige Halophyten haben Salzdrüsen entwickelt. Deshalb werden diese Stoffe nach Verdunstung ihres Vehikels, das heisst des Transpirationswassers, in den Zellwänden angehäuft. Die dadurch bedingte Mineralisierung der Blätter ist mit ein Grund für die Erscheinung des Blattfalls, der ja auch bei den sogenannten immergrünen Blättern nach zwei bis drei Jahren stattfindet. Da die löslichen Salze der einwertigen Ionen K^+ und Na^+ durch Beregnung zum Teil ausgewaschen werden (kutikulare Rekretion), konzentriert sich die Mineralisation auf Kalk- und Kieselinkrustationen.

An der Rekretion dieser beiden Aschenbestandteile beteiligen sich in gewissen Fällen auch besondere Zellen, indem sie Zellwandauswüchse in ihrem Innern mit Kalziumkarbonat (Zystolithen) oder Kieselsäure (Kieselkegelzellen) inkrustieren.

Auffallend ist die Wegschaffung von Kalziumionen in Form von Oxalatkristallen. Das Kalziumoxalat ist eines der unlöslichsten Salze, und es ist interessant, wie die beiden Ionen häufig in ganz bestimmten Zellen (z.B. Idioblasten) zur Reaktion zusammengeführt werden, wo allein die Fällung zugelassen wird. Diese physiologische Kontrolle der Kristallisation bedingt die eigenartige morphologische Mannigfaltigkeit des Rekretes Kalziumoxalat (Kristallsand, Einzelkristalle, Drusen, Styloide, Raphiden). Da die Oxalsäure als niedere Karbonsäure verschiedentlich metabolisierbar ist, scheint ihre «Entgiftung» durch Bindung an Kalzium kein notwendiger Vorgang, so dass die Ausscheidung von Kalziumoxalat in erster Linie als Rekretion gewertet werden muss. Der Einwand, es handle sich nicht um Endprodukte des Stoffwechsels, weil die Kristalle bei Kalziummangel wie Reservestoffe korrodiert werden, ist nicht stichhaltig, da dieser Mangel ja nur im Experiment auftritt; denn die Pflanzen, die Kalziumoxalat ausscheiden, wachsen in der Natur auf Böden, die ihnen genügende Mengen Kalziumionen zur Verfügung stellen.

4. Wanderung der Eliminationsprodukte

Die Assimilate und somit auch die Sekrete wandern für den Ferntransport in gelöster Form im Phloem. Gegenüber diesem Verhalten zeigen nun die bisher untersuchten Exkrete interessante Abweichungen. Ich kann zwar nur zwei Beispiele zur Diskussion stellen, die indessen weitere Untersuchungen auf diesem Gebiete anregen mögen.

Wanner und Mitarbeiter haben mit Hilfe der Isotopentechnik gezeigt, dass in die Vakuolen aufgenommenes Kaffein im Gegensatz zu Trigonellin (1961) und Allantoin (1966) nicht mehr wegtransportiert wird. Es kann zwar wie alle Inhalts-

stoffe der Vakuolen zu Allantoin oder gar CO_2 abgebaut werden, aber seine Mobilität scheint es zu verlieren. Dies ist erstaunlich, denn Kaffein ist wasserlöslich, was ja auch die Voraussetzung für die Ausscheidung der markierten Moleküle in die Vakuolen ist. Während C_{12}- (Saccharose-), C_{18}- (Raffinose-) und C_{24}- (Stachyose-) Verbindungen ohne weiteres transportiert werden, bleibt das viel kleinere Kaffeinmolekül mit nur 9 Ringgliedern nach seiner Aufnahme inert liegen, bis es vom «turnover» erfasst wird.

Besonders interessant ist der Ferntransport des Nikotins, das in der Wurzel der Tabakpflanze entsteht. Die Wanderung erfolgt nicht im Stoffleitungsgewebe, sondern – wie mit Hilfe des mit Bromzyan fluorochromierten Alkaloides gezeigt werden kann – im Transpirationsstrom des Xylems (Schmid, 1948). Als Folge dieses Mechanismus enthalten die alten (unteren) Tabakblätter, die länger transpirierten als die jüngeren (oberen), mehr Nikotin pro Gewichts- und Flächeneinheit. Bis zur Ernte der Tabakblätter nimmt ihr Nikotingehalt, entsprechend der Transpirationsrate, langsam zu. Erst bei überalterten Blättern kann ein Nikotinschwund festgestellt werden.

Der passive Ferntransport des Nikotins im Xylem gilt wohl in gleicher Weise für alle Solanazeenalkaloide, deren Hauptbildungsstätte nachgewiesenermassen die Wurzelspitzen sind.

5. Ausscheidungsorgane

Während für die Physiologen durch den nachweisbaren Umtrieb sämtlicher Zellinhaltsstoffe die Frage, was zu den Ausscheidungsstoffen zu zählen sei, anscheinend hinfällig geworden ist (Zenk, 1967), sieht sich der Histologe vor die Tatsache gestellt, dass bei den höheren Pflanzen sehr verschiedene Ausscheidungsgewebe auftreten. Haberlandt (1884/1918) unterschied mit Recht zwischen *Speichergeweben* mit Reservestoffen, die in globo wieder in den Stoffwechsel zurückgeführt werden, und *Ausscheidungsgeweben* (Sekretionsorgane und Exkretbehälter), welche Stoffe erfassen, die eliminiert werden. Es geht daher nicht an, dass man das Ausscheidungsproblem als unwesentlich beiseite schiebt, denn die Phylogenie zeigt, dass für gewisse Stoffwechselprodukte Ablagerungsräume besonderer Art geschaffen werden mussten, womit dem Biologen ein interessantes Problem zur Lösung aufgegeben ist. Deshalb möge eine kurze Charakterisierung einiger Ausscheidungssysteme gegeben werden.

a) Emissarien

Die Drüsen (Ziegler, 1965) für die Ausscheidung von Zuckern (Nektarien), Wasser (aktive Hydathoden) und Salzen (Salzdrüsen) weisen insofern einen gemeinsamen Bau auf, als sie eine ähnliche örtliche Beseitigung des undurchlässigen Kutinpanzers der Landpflanzen verwirklichen. Auch ist es manchmal schwer, zwischen Hydathoden und Nektarien oder Hydathoden und Salzdrüsen zu unterscheiden, da deren Guttationswasser messbare Mengen von Zuckern oder von Salzen enthält. Aus diesen Gründen hat Pfeffer (1897) vorgeschlagen, die drei Drüsentypen als *Emissarien* zusammenzufassen. Dadurch ist auch der Terminologiestreit über die Bezeichnung der auf diese Weise ausgeschiedenen Stoffe hinfällig, die zusammenfassend als *Eliminationsprodukte* bezeichnet werden können, womit man wohl den Ausführungen von Ziegler (1965) am besten entgegenkommt.

Auf einige Besonderheiten der verschiedenen Emissarien muss indessen hingewiesen werden. Vielfach zeigen sie Beziehungen zu den Leitbündeln, wobei jedoch die Nektarien vornehmlich von Phloemsträngen (Frey-Wyssling, 1955), die Hydathoden dagegen vom Xylem aus versorgt werden. Eigenartige Spezialgewebe besitzen viele Hydathoden in Form ihrer Epitheme, die der Rückresorption wichtiger Nährstoffe dienen, so dass das Guttationswasser sehr mineralstoffarm oder dann einseitig mit Kalziumsalzen angereichert austritt. Eine ähnliche Funktion kommt dem sogenannten Nektargewebe der Honigdrüsen zu, indem der Phloemsaft, der von ihm übernommen und dann als Nektar ausgeschieden wird, eine weitgehende Inversion des Rohrzuckers und eine auffallende Veränderung in der Zusammensetzung der Nebenbestandteile erfährt (Lüttge, 1961). Schliesslich scheinen sich die Salzdrüsen von den übrigen Emissarien zu unterscheiden, denn uns ist bei ihnen der Phosphatasenachweis mit dem Gomori-Test, der in den Ausscheidungsgeweben der Hydathoden und Nektarien sehr eindrücklich ausfällt (Häusermann und Frey-Wyssling, 1963), bisher nicht eindeutig gelungen. Falls sich diese vorläufige Beobachtung bestätigen sollte, darf vielleicht auf eine fehlende Rückresorptionstätigkeit der Salzdrüsen der Plumbaginazeen geschlossen werden.

b) Drüsenhaare

Neben den Emissarien sind Köpfchen- oder Drüsenhaare befähigt, Eliminationsstoffe nach aussen abzugeben. Auch hier zeigt sich, dass die verschiedensten Stoffe auf diese Weise zur Ausscheidung gelangen: vor allem flüchtige Terpene (ätherische Öle), dann aber ebenso Guttationswasser, Schleime und bei den Insektivoren Verdauungsenzyme. Während über die Produktionsstätte der Terpene (Plastiden, endoplasmatisches Retikulum, Grundplasma) keine einheitliche oder abschliessende Meinung herrscht (Schnepf, 1969), werden die ausgeschiedenen Schleime eindeutig vom Golgi-Apparat erzeugt und von dort aus durch Exozytose aus der Zelle herausgeschafft (Schnepf, 1968, 1969).

Sicher sind bei der Drüsentätigkeit der Köpfchenhaare verschiedene ultrastrukturelle Zellorganellen beteiligt. Vom Golgi-System ist bekannt, dass es Kohlehydrate, das heisst also Assimilate sezerniert: Mucin der Mucoproteingranula in Pankreaszellen, Oligomere der Hemizellulosen und Pektinstoffe bei der Zellwandbildung, Schleime. Wenn man die Terpene als Exkrete auffasst, kann also der Ausscheidungsmodus durch Haare sowohl Dissimilate als auch Assimilate erfassen.

c) Intrazellulare und interzellulare Anhäufung

Kisser (1926, 1958) hat darauf hingewiesen, dass bei der Labiate *Plectranthus* nach der Abstossung der Drüsenhaare die Funktion der Terpenausscheidung von den Zellen des Periderms übernommen wird. Diese Ölzellen sind dadurch charakterisiert, dass die Eliminationsprodukte in einen Beutel «verpackt» werden. Häufig verkorken anschliessend die Wände solcher Zellen, so dass hier über die Natur ihrer Ausscheidungsstoffe kein Zweifel besteht.

Die Kapazität derartiger zellulärer Ölbeutel ist indessen gering, und so treten denn bei grösserer Produktion von Eliminationsstoffen extrazelluläre Ölgänge, schizogene und lysigene Exkretbehälter, Harzkanäle, Schleimgänge usw. auf. Wiederum werden sowohl für Exkrete als auch für überschüssig produzierte Assimilate (Schleime) innere extrazelluläre Hohlräume geschaffen, in welchen die Eliminations-

stoffe, die nicht nach aussen abgeschoben werden können, innerhalb der Pflanze angehäuft werden. Es ist selbstverständlich, dass solche Produkte, wie nach aussen abgegebene organische Stoffe, im Laufe der Zeit Veränderungen durch Eintrocknen (Verdunstung ätherischer Öle), Oxydation und Enzymeinwirkungen ausgesetzt sind. Die Anschauung, dass nur in quantitativ unveränderlichen Mengen erhalten bleibende Ausscheidungsstoffe als Exkrete zu bezeichnen seien, ist daher unhaltbar.

d) Milchröhren

Das gleiche gilt für den Inhalt der Milchsaftzellen und der Milchröhren. Spence und McCallum (1935) haben festgestellt, dass der Kautschukgehalt der Rubberpflanze *Parthenium argentatum* periodischen Saisonschwankungen unterworfen ist. Zum Beispiel fanden sie im Mai 55 g, im Oktober 65 g und im Februar 60 g Kautschuk je Pflanze. Sie schlossen daraus, dass der Kautschuk wie Stärke einen Reservestoff vorstelle. Hierzu ist zu bemerken, dass die Schwankungen unbedeutend sind verglichen mit jenen des Stärkegehaltes, da ja die Stärke im Zusammenhang mit dem Austrieb total aus dem Holzparenchym verschwinden kann. Ferner wurde zur Bestimmung des Kautschuks dessen Unlöslichkeit in Azeton benützt: Auf eine Vorextraktion mit Azeton folgt die Auflösung des Kautschuks in Benzol. Da nun Oxykautschuk als sogenanntes «Harz» azetonlöslich ist, spiegeln die gefundenen Schwankungen die ständige Oxydation des Polyprens wider, die mit wechselnder Intensität neben dessen Synthese einhergeht.

Dieses Beispiel zeigt, dass neben dem durch Hydrolasen bewirkten Umtrieb in den Zellen auch andere Stoffumwandlungen auftreten können, die nicht zu Ausgangsstoffen für den Anabolismus führen. Es muss deswegen festgestellt werden, dass kein Stoff, der in der Pflanze und vor allem im Innern von Zellen verbleibt, vor Umwandlungen gefeit ist. In diesem Sinne gibt es keine «Endprodukte» des Stoffwechsels, wie man solche im Momente des Verlassens des Organismus analytisch erfassen kann, denn wie diese in der Aussenwelt durch Atmospherilien und Mikroben katabolisiert werden, geschieht solches mit allen intrazellularen Stoffen aufgrund des Redoxpotentials und des Enzymarsenals der entsprechenden Zellen.

e) Vakuolen

Damit komme ich zum schwierigsten der Ausscheidungsprobleme, nämlich zur Frage, ob gewisse Inhaltsstoffe der pflanzlichen Zentralvakuolen als Eliminationsprodukte betrachtet werden dürfen. Solange man nur die Gerbstoffvakuolen, deren Inhalt trotz Schwankungen nie gerbstofffrei wird, und die Aleuronvakuolen, deren Eiweissreserven quantitativ mobilisiert werden, kannte, schien die Funktion der Zentralvakuole neben ihrer Aufgabe der Osmoregulation und der Ermöglichung einer raschen Zellstreckung in der Speicherung von Assimilaten als Reservestoffen (Aleuron, Zucker) und der Anhäufung von Dissimilaten, also von Exkreten, zu bestehen.

Die Entdeckung der pflanzlichen Lysosomen durch Matile (1968) hat die Situation indessen grundlegend verändert. Er zeigt mit seinen Mitarbeitern (1969), wie die isolierbaren, vom endoplasmatischen Retikulum abgeschnürten Provakuolen und deren Abkömmlinge bis hinauf zu den voll ausgebildeten Vakuolen der Hefezellen eine Vielzahl von hydrolytischen Enzymen enthalten. Somit ist die zytomor-

phologische Grundlage für das Verständnis des ständigen Auf- und Abbaues aller Zellbestandteile gefunden.

Eine Frage ist indessen bisher unberücksichtigt geblieben. Wenn die Zelle oder der Organismus, vor allem während des Wachstums, aber auch während des Erhaltungsstoffwechsels, ständig Stoffe resorbiert, müsste sich der Umtrieb in Funktion der Zeit derart aufblähen, dass er durch die vorhandenen Organellen oder Organe nicht mehr bewältigt werden könnte. Der Umtrieb muss daher entsprechend der Stoffzufuhr ständig entlastet werden, wobei offenbar nicht alle Zellsubstanzen zu Kohlensäure und Wasser metabolisiert werden. Die mannigfaltigen Pflanzenstoffe, die dabei entstehen, sind alle potentiell dem zellulären Umtriebe ausgesetzt. Aber es fragt sich, mit welcher Intensität dieser Umsatz erfolgt und ob er quantitativ verläuft.

Wenn ein Tabakblatt «reift», wandert die Stärke quantitativ aus, und der Eiweissgehalt sinkt auf ein Minimum (sonst würde die Verglimmung der getrockneten Blätter einen übelriechenden Rauch erzeugen), während beträchtliche Mengen des Xanthophylls in den Plastiden sowie des Rutins und der Chlorogensäure in den Vakuolen zurückbleiben. Es ist daher sinnvoll, von plastischen und aplastischen Pflanzenstoffen zu sprechen, von denen beide zur Entlastung des Stoffwechsels vorübergehend (Reservestoffe) oder dauernd (Eliminationsprodukte) ausgeschieden werden können, wobei es zwischen den beiden Extremen offenbar allerlei Übergangsformen gibt.

6. Zur Phylogenie der pflanzlichen Stoffelimination

Wie alle Erscheinungen in der Biologie sind die pflanzlichen Stoffbildungen etwas Gewordenes. Ferner zeigt sich, dass den phylogenetischen Entwicklungsschritten immer neue Stoffsynthesen vorausgegangen sind. Erst als die Photosynthese perfekt war, konnten sich die autotrophen Algenstämme entwickeln. Diese Wasserpflanzen produzierten dann die verschiedensten Kohlehydrate als Zellwandstrukturstoffe (Frei und Preston, 1964, 1968), von denen sich für das Landleben der Autotrophen die Zellulose als die geeignetste Gerüstsubstanz erwiesen hat. Und erst als Lignin «erhältlich» war und die zugfesten Zellulosewände durch Holzstoffinkrustation genügend druckfest geworden waren, konnten ein rationelles Wasserleitungssystem und die hohe Baumgestalt der zum Lichte strebenden Pflanzenwelt entwickelt werden.

So sind sicher auch die Terpene und Alkaloide durch Abwandlung verschiedener Synthesemöglichkeiten entstanden; die erhaltenen Produkte haben jedoch nicht die lebenswichtige Position im Stoffwechsel erlangt wie die Nukleinsäuren, Proteine und Kohlehydrate.

Durch den der Phylogenie eigenen Konservativismus wird an einmal gewonnenen «Errungenschaften» festgehalten, und die Synthesemöglichkeiten werden in der Pflanze qualitativ und quantitativ in allen möglichen Richtungen verfolgt. Dass auf diese Weise neben stoffwechselchemisch uninteressanten auch lebenswichtige Stoffe entstehen konnten, dürfte einleuchten, so zum Beispiel unter den Terpenen die Karotinoide und die terpenoiden Sterine. Verglichen mit den Mengen von Harzen, die eine Konifere erzeugt, oder von Kautschuk, die aus einem *Hevea*-Baum herausgezapft werden können, spielen sie jedoch quantitativ eine bescheidene Rolle.

Didaktisch scheint es mir daher gegeben, dass man in der Pflanzenphysiologie die Terpene unter den Eliminaten behandelt und die Gelegenheit benützt, zu zeigen, dass es in der Biologie keine Regel ohne Ausnahme gibt.

Jedenfalls ist es notwendig, die Stoffausscheidung in erster Linie von der chemischen und nicht von der funktionellen Seite her anzugehen, da die Stoffe erst entstanden sein mussten, bevor sie eine Aufgabe übernehmen konnten. Bei vielen Assimilaten (Baustoffe, Reservestoffe, Enzyme, Hormone, Vitamine) ist die Funktion klar erkennbar, bei zahlreichen anderen Stoffen mündet die Deutung jedoch in eine unwissenschaftliche Teleologie. Auch ist es wohl völlig unmöglich, zu entscheiden, welche Produkte des Stoffwechsels «umweltbezogen» sind und welche nicht, da ja jedes Ding seine Umwelt besitzt.

Zusammenfassung

Während des Wachstums und auch während des sogenannten Erhaltungsstoffwechsels resorbiert die Zelle ununterbrochen Stoffe, von denen der Grossteil assimiliert und dann dem «turnover» zugeführt wird. Da dieser Umtrieb indessen nicht beliebig aufgebläht werden kann, müssen auch ständig Stoffe aus der Zelle eliminiert werden. Sofern es sich dabei nicht um die Respirationsprodukte Wasser und Kohlensäure handelt, ergeben sich für diese Elimination analoge Probleme wie für die Resorption (z. B. aktive Ausscheidung unter Energieaufwand). Da die höheren Pflanzen nur etwa einen Drittel des assimilierten Kohlenstoffes wieder veratmen, ist die Stoffmenge, welche den Symplasten dauernd verlassen muss, sehr beträchtlich.

Rekretion. Bei der Salzaufnahme werden neben Anionen, die im Dienste der Assimilation stehen, Kationen resorbiert, welche als Antagonisten in der Zelle jenes «ausgeglichene» Milieu schaffen, das für den Ablauf der Stoffwechselvorgänge unerlässlich ist (K-, Mg-, Ca-Ionen). Bei der Aufnahme dieser Ionen machen sich die beiden Prinzipien der Ionenkonkurrenz und des Exklusionsunvermögens geltend. Dem ständigen Zustrom notwendiger und überschüssiger Ionen steht ein kontinuierliches Abstossen von Salzen gegenüber, in gleicher Weise, wie die Nieren ununterbrochen Kochsalz aus dem Blute entfernen. Diese Salzentlastung der Protoplasten, der ein anorganischer Umtrieb zugrunde liegt, um einen physiologisch optimalen Salzspiegel herzustellen, ist die Rekretion.

Sekretion. Der Überschuss an Assimilaten wird bei den höheren Pflanzen in Form von Reservestoffen oder in Zellwänden niedergelegt und auf diese Weise dem Umtrieb entzogen. Hiefür sind besondere Organellen tätig: Plastiden (Stärke), Lysosomenvakuolen (Aleuron), endoplasmatisches Retikulum (Lipide), Golgi-Apparat (Zellwände). Während die Reservestoffe, wenigstens sofern sie in Samen auftreten, quantitativ wieder in den Stoffwechsel zurückgeführt werden, ist dies bei den Zellwänden in der Regel nicht der Fall, trotzdem die Protoplasten über die notwendigen Enzyme zur Verdauung von Hemizellulosen und Zellulose verfügen. Die Hauptmengen der Zellwandstoffe sind daher als Eliminationsprodukte endgültig aus dem Stoffwechsel entfernt. Die Zellwandbildung kann deshalb vom stoffwechselchemischen Standpunkte aus als Sekretion bezeichnet werden, ohne dass die vielfältigen Funktionen, welche der Zellhülle zukommen, zur Kennzeichnung dieses Vorgangs herangezogen werden müssen.

Exkretion. Die höhere Pflanze vermag wegen ihres umfassenden Transpirationsschutzes nur unbedeutende Stoffmengen zur Entlastung des Metabolismus nach aussen zu eliminieren, weswegen die sogenannten sekundären Pflanzenstoffe intrazellulär (Milchröhren, Vakuolen) oder interzellulär angehäuft werden. Ob es sich dabei um «Endprodukte» des Stoffwechsels handelt, kann nicht entschieden werden, da sie intrazellulär vom Umtrieb erfasst und interzellulär anderweitig umgewandelt werden können. Sie verhalten sich gleich wie nach aussen abgegebene Eliminate, die nach Verlassen des Organismus ebenfalls Umwandlungsprozessen ausgesetzt sind. Es kann sich also nach der Entdeckung des allgemeinen Umtriebes in den Zellen nicht mehr darum handeln, nach Endprodukten der Dissimilation zu suchen, sondern die Stoffwechselvorgänge müssen daraufhin geprüft werden, inwieweit sie sich von dem Geschehen bei der Entstehung der plastischen Stoffe unterscheiden. Wie gezeigt worden ist, bestehen für die Terpene und Alkaloide solche charakteristische Unterschiede der chemischen Genese, die zu aplastischen, nur teilweise physiologisch verwertbaren Stoffen führen. Ohne sich am Aufbau der Plasmabestandteile zu beteiligen, konnten sie im Laufe der Phylogenie bestimmte Funktionen übernehmen. Aber die Menge solcher als Pigmente oder Wirkstoffe physiologisch aktiver Stoffe ist im Vergleich zu den für die Entlastung des Stoffwechsels notwendigen Quantitäten an Eliminaten so bescheiden, dass sie von diesem Gesichtspunkte aus eine untergeordnete Rolle spielen. Die grossen Mengen von ausgeschiedenen Alkaloiden und Terpenen (z. B. über 10% Nikotin der Trockensubstanz in den Blättern von *Nicotiana rustica* oder über 60% Kautschuk im Milchsaft ungezapfter *Hevea*-Bäume) können daher kaum anders denn als Exkrete gewertet werden.

Zwischenprodukte des Stoffwechsels. Alle vom Umtrieb erfassbaren Stoffe können zu Zwischenprodukten des Metabolismus erklärt werden. Es besteht indessen ein grosser Unterschied zu den niederen Karbonsäuren, wie zum Beispiel den Vertretern des Zitronensäurezyklus, die sowohl im anabolischen Stoffwechsel als Assimilate (z. B. Brenztraubensäure bei der Alaninsynthese) als auch im katabolischen Stoffabbau als Dissimilate (z. B. Brenztraubensäure bei der anaeroben Gärung) auftreten. Hier handelt es sich indessen um typische Ausgangsverbindungen für den Aufbau der plastischen Verbindungen, was für die Umbauprodukte der Alkaloide, Terpene und Phenole, auch wenn sie zum Teil veratmet werden können, nicht generell zutrifft.

Aus all diesen Gründen scheint mir die Einteilung der pflanzlichen Ausscheidungsstoffe in Rekrete, Sekrete und Exkrete, bis eine bessere, logischere und übersichtlichere Terminologie vorgeschlagen wird, immer noch nützlich. Namentlich in didaktischer Hinsicht ist dieses System wertvoll, weil es erlaubt, die Elimination von Mineralstoffen, Terpenen und Alkaloiden nicht nur so nebenbei als Sekundärerscheinung zu behandeln, sondern sie in den Rahmen der allgemeinen Physiologie zu stellen.

Literatur

Bonner J., Parker M.W. und J.C.Montermoso. 1954. Biosynthesis of Rubber. Science **120**, 549.

Frei E. und R.D.Preston. 1964, 1968. Non Cellulosic Structural Polysaccharides in Algal Cell Walls. Proc. Roy. Soc. **160**, 293, 314; **169**, 127.

Frey-Wyssling A. 1935a. Ein physiologisches System der pflanzlichen Ausscheidungsstoffe. Protoplasma **23**, 393.

— 1935b. Die Stoffausscheidung der höheren Pflanzen. Springer, Berlin.

— 1938. Über die Herkunft der sekundären Pflanzenstoffe. Naturwiss. **26**, 624.

— 1942. Zur Physiologie der pflanzlichen Glukoside. Naturwiss. **30**, 500.

— 1949. Stoffwechsel der Pflanzen. 2. Aufl. Büchergilde Gutenberg, Zürich (1. Aufl. 1945).

— 1955. The Phloem Supply to the Nectaries. Acta Bot. Neerl. **4**, 358.

— und F.Blank. 1943. Untersuchungen über die Physiologie der Anthozyane im Keimling des Rotkohls. Ber. Schweiz. Bot. Ges. **53**A, 550.

Haberlandt G. 1918. Physiologische Pflanzenanatomie. 5. Aufl. W. Engelmann, Leipzig (1. Aufl. 1884).

Häusermann E. und A.Frey-Wyssling. 1963. Phosphataseaktivität in Hydathoden. Protoplasma **57**, 371.

Karlson P. 1961. Kurzes Lehrbuch der Biochemie. 2. Aufl. Thieme-Verlag, Stuttgart.

Kisser J. 1926. Die physiologische Abgrenzung der Begriffe «Exkrete» und «Sekrete» und die Exkretbildung bei *Plectranthus fruticosus*. Planta **2**, 489.

— 1958. Die Ausscheidung von ätherischen Ölen und Harzen. In: W.Ruhland, Hdb. d. Pflanzenphysiol. **10**, 91.

Lüttge U. 1961. Über die Zusammensetzung des Nektars und den Mechanismus seiner Sekretion. Planta **56**, 189.

Matile Ph. 1968. Vacuoles as Lysosomes of Plant Cells. Biochem. J. **111**, 26.

— 1969. Reaktionsräume der Pflanzenzelle: Lysosomen und Peroxysomen. Fortschr. d. Bot. **31**, 64.

Mothes K. 1969. Die Alkaloide im Stoffwechsel der Pflanze (10. Paul-Karrer-Vorlesung). Experientia **25**, 225.

Paech K. 1950. Biochemie und Physiologie der sekundären Pflanzenstoffe. Lehrbuch der Pflanzenphysiologie, Bd. 1, Teil II. Springer, Berlin.

Pfeffer W. 1897. Pflanzenphysiologie, Bd. I, S. 235. Engelmann, Leipzig.

Ruzicka L. 1938. Die Architektur der Polyterpene. Angew. Chem. **51**, 5.

Schmid H. 1948. Über die Nikotinbildung in der Tabakpflanze. Diss. ETH, Zürich 1948, und Ber. Schweiz. Bot. Ges. **58**, 5.

Schnepf E. 1968. Zur Feinstruktur der schleimsezernierenden Drüsenhaare auf der Ochrea von *Rumex* und *Rheum*. Planta **79**, 22.

— 1969. Sekretion und Exkretion bei Pflanzen. Plasmatologia VIII/8. Physiologie und Exkretion bei Pflanzen. Springer, Wien.

Spence D. und W.M.J.MacCallum. 1935. The Function of the Rubber Hydrocarbon in the Living Plant. Institution of the Rubber Industry (IRI) Transactions **11**, 119, London.

Taylor A.O. und M.Zucker. 1966. Turnover and Metabolism of Chlorogenic Acid in *Xanthium* Leaves and Potato Tubers. Plant Physiol. **41**, 1350.

Wanner H. und K.Blaim. 1961. Ein Beitrag zur Biosynthese und Physiologie von Kaffein und Trigonellin bei *Coffea arabica*. Planta **56**, 499.

— und P.Kalberer. 1966. Der Abbau des Coffeins bei *Coffea arabica*. Abhdlgn. Dtsch. Akad. Wiss. Berlin, Kl. Chem., Geol. u. Biol. Jahrg. 1966, Nr. 3, S. 607.

Zenk M.H. 1967. Biochemie und Physiologie sekundärer Pflanzenstoffe. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **80**, 573.

Ziegler H. 1965. Die Physiologie pflanzlicher Drüsen. Ber. Dtsch. Bot. Ges. **78**, 466.