©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

Über die Pyruvat-Kinase (E.C.2.7.1.40) und Phosphoenolpyruvat-Carboxykinase (E.C.4.1.1.32) aus der Mitteldarmdrüse winterschlafender Helix aspersa O. F. MÜLL.

Von HERBERT NOPP, LUDWIG MAURER und CHRISTIAN SCHUBERT

Mit 12 Abbildungen

(Vorgelegt in der Sitzung der mathem.-naturw. Klasse am 25. Juni 1981 durch das w. M. WILHELM KÜHNELT)

Durch den Umstand, daß die Landschnecken zum aktiven Lebensvollzug eng an das Vorhandensein von flüssigem Wasser in Form von Regen oder Tau gebunden sind, verbringen viele Arten gemäßigter und vor allem arider Klimagebiete ausgedehnte Zeiten in einem weitgehend inaktiven Zustand (Trockenschlaf / Aestivation, Winterschlaf / Hibernation; allgemein Oblomovismus n. BOSS 1974), wobei sie sich durch Rückzug in die Schale und Ausbildung von Verschlußmechanismen vor zu großem Wasserverlust schützen. In ariden Gebieten können solche durch Trockenheit erzwungene Ruhepausen viele Monate, ja sogar Jahre dauern (Übersichten bei COMFORT 1957, HUNTER 1964, BOSS 1974). Die Frage des verringerten Wasserverlustes während solcher extrem langer Dormanzzeiten konnte weitgehend geklärt werden: Die Verschlußhäute in der Mündung sind nur geringfügig beteiligt (MACHIN 1968, PICHER 1972), der eigentliche Schutzmechanismus besteht darin, daß die Epithelzellen des Mantelkragens, der die Mündung während der Ruhezustände verschließt, im apikalen Zellteil (genauer in den obersten 2 μm unter dem Mikrovillisaum) einen steilen KCl-Gradienten ausbilden, welcher aus osmotischen Gründen die Wasserabgabe weitgehend unterdrückt (MACHIN 1974, NEWELL and MACHIN 1976, APPLETON und NEWELL 1977, NEWELL und APPLETON 1979). Wesentlich weniger wissen wir über den Mechanismus der Atmungs- und Stoffwechselreduktion, die aus Gründen der Reservestoffökonomie als auch aus Gründen der Herabsetzung des Wasserverlustes über die Atemöffnung ebenfalls notwendig ist. Zum Teil scheint diese Drosselung über eine zeitweilige Unterdrückung der äußeren Atmung zu erfolgen (SCHMIDT-NIELSEN und Mitarbeiter 1971, NOPP 1971, 1974), vermutlich verbunden mit einer fakultativ-anaeroben Deckung des (gedrosselten) Energiebedarfs (VAN DER KOLK 1976, WIESER 1978, 1981, WIESER und LACKNER 1977, WIESER

und WRIGHT 1978, 1979). Dieser fakultativ-anaerobe Stoffwechsel weicht von dem in den letzten eineinhalb Jahrzenten für viele Evertebraten Erhobenen insoferne ab, als neben der Anhäufung von Succinat und einigen anderen Zwischenprodukten auch eine hohe D-LDH-Aktivität und D-Lactat-Bildung festgestellt wurde (WIESER 1978, 1981, WIESER und WRIGHT 1978, 1979), während Lactat sonst bei fakultativ-anaeroben Evertebraten meist höchstens als initiales Zwischenprodukt gefunden wurde.

Gerade wegen dieser überraschend hohen D-LDH-Aktivität und der daneben auch vorkommenden Succinatanhäufung verdient das Schlüsselenzym der Succinatbildung, die Phosphoenolpyruvat-Carboxykinase (PEPCK), eine besondere Beachtung. In der vorliegenden Untersuchung werden daher einige Versuche zur Existenz und Kinetik der PEPCK und – wegen der Konkurrenz um das gleiche Substrat – auch entsprechende Versuche über die Pyruvatkinase (PK) mitgeteilt.

Material und Methode

Die verwendeten *Helix aspersa* O. F. MÜLL. wurden im September 1979 in Rom am Markt von einem Bauern gekauft und am Institut bis Anfang November gefüttert, dann am Dachboden des Instituts eingewintert, wo sie den Winter unter Bedingungen ähnlich denen im Herkunftsland im Winterschlaf verbrachten: Festgeheftet in einer lose aufgeschichteten Kalksteinmauer; Erwärmung an Sonnentagen bis 10–15° C, Abkühlung während der Frostperioden bis höchstens –1° C; tagesperiodische Temperaturschwankungen, natürliche Tageslänge. Vor Beendigung des Winterschlafes, am 20. März 1980, wurden 80 Individuen von den Steinen abgelöst, die Schale von der Mündung her aufgebrochen und die drei großen Mitteldarmdrüsenlappen im Bereich der Darmschlinge hinter der Niere entnommen und bei 0–2° C in einem Becherglas gesammelt. Nachdem alle 80 Tiere präpariert worden waren, wurden die Mitteldarmdrüsenstücke mit 100 ml Aceton aus der Tiefkühltruhe (–18° C) übergossen und sofort mittels Ultra-Turrax homogenisiert. Nach Zentrifugation (15.000 g, 20 min) wurde das Sediment noch dreimal mit dem eiskalten Aceton resuspendiert und jeweils wieder abzentrifugiert, zuletzt das Aceton durch Evakuieren entfernt und das trockene Sediment in der Reibschale pulverisiert und bei –18° C aufbewahrt.

Zu den Enzymversuchen wurde jeweils ein Teil des Aceton-Pulvers (20 mg/ml) 2 Stunden in kalter (0–4° C), 0,15 M KCl-Lösung extrahiert, alles Unlösliche bei 15.000 g 20 min lang abzentrifugiert und der Überstand durch tropfenweisen Zusatz kalter, gesättigter $(NH_4)_2SO_4$-Lösung (unter Umrühren, im Eisbad) auf 30, 40, 50, 60 bzw. 70 %

Ammonsulfatsättigung gebracht (gelegentlich wurde auch nur mit 30 %- bzw. 70 %-Fällung gearbeitet). Der jeweilige Niederschlag wurde bei 15.000 g 20 min abzentrifugiert und in einem Viertel bis der Hälfte der Ausgangsmenge Tris-HCl-Puffer aufgenommen und 3 Stunden gegen Tris-HCl (pH 7,5) dialysiert (ein- bis zweimal gewechselt; Endkonzentration an Protein meist 5–10 mg/ml).

Dieses partiell gereinigte Präparat wurde entweder sofort verwendet oder in Portionen zu 0,5 bis 2 ml eingefroren (–18° C) und an den nachfolgenden Tagen verwendet. Wegen des Aktivitätsmaximums wurde nach Möglichkeit für den PK- und PEPCK-Test die 50 %-Ammonsulfat-Fraktion verwendet, aus Gründen der Materialersparnis daneben auch die 40 % Fraktion für den PK-Test und die 60 %-Fraktion für den PEPCK-Test (prinzipiell ähnliche Ergebnisse, geringere Aktivität).

Wenn im Text oder in den Abbildungslegenden nichts anderes angegeben wird, enthielten die Tests folgende Komponenten (Gesamtvolumen 2 ml; molare Endkonzentration in Klammer):

PK-Test: Tris-HCl (50 mM), ADP (3,2 mM), FDP_2 (0,1 mM), $MgSO_4$ (10 mM), KCl (75 mM), LDH (15 U/2 ml), Enzympräparat (5–10 mg Protein / ml), NADH (0,14 mM), PEP (1,6 mM). Die Komponenten wurden erst unmittelbar vor dem Versuch vereinigt, der pH vor dem LDH-Zusatz eingestellt und nach dem optischen Test nochmals gemessen (für PK in der Regel pH = 7,3).

PEPCK-Test: Tris-HCl (50 mM), $MnSO_4$ (1 mM), IDP (1 mM), HCO_3^- (50 mM; als K- oder Na-Salz), NADH (0,15 mM), MDH (6 U/2 ml), Enzympräparat (5–10 mg Protein/ml), PEP (1 mM). Komponenten wie oben erst vor dem Versuch vereinigt, pH vor dem MDH-Zusatz eingestellt und nach dem optischen Test gemessen; pH für PEPCK 7,65.

Die Chemikalien stammten von Merck bzw. Boehringer, P-L-Arginin von Sigma. Die Messung der NADH-Oxydation erfolgte bei 25°C an einem Bausch & Lomb 200 UVD-Spektralphotometer bei 340 nm; Proteinbestimmung nach LOWRY und Mitarbeiter (1951).

Ergebnisse und Diskussion

Die in der oben angegebenen Weise gemessene *PH-Aktivität* entsprach weitgehend den Erwartungen (vergl. HESS und WIEKER 1974, GUTMANN und BERNT 1974, WIESER und WRIGHT 1979, HOFFMANN 1975 u. a.):

1. K_m gegen PEP ca. 40–65 µM/l (bei Verwendung der 50 %-Ammonsulfatfraktion, wesentlich höher bei der 40 %-Fraktion).

2. Spezifischer Bedarf an K^+ und Mg^{++}, letzteres kann nur teilweise durch Mn^{++} ersetzt werden (Abb. 1), nicht aber durch Fe^{++}, Zn^{++} oder Ca^{++}.
3. Ca^{++} (als Chlorid) läßt mit steigender Konzentration eine Hemmung erkennen, ebenso Zusatz von steigenden Konzentrationen von HCO_3^- (Abb. 2 und Abb. 3).
4. Spezifischer Nucleotid-Bedarf (Abb. 4), ATP-Hemmung (Abb. 5) und Alanin-Hemmung (Abb. 6).
5. Allosterische Förderung durch Fructose-1,6-Diphosphat (Abb. 7).
6. pH-Abhängigkeit flach mit Gipfel bei 7,3 (im Tris-HCl-Puffer).
7. Keine Phospho-L-Arginin-Hemmung; diese war allerdings im partiell gereinigten Aceton-Auszug auch nicht zu erwarten gewesen (vergleiche WIESER und LACKNER 1977).

PEPCK-Aktivität:

Der verwendete PEPCK-Test stimmt weitgehend mit dem auch sonst in zoologischen Arbeiten üblichen überein (zurückgehend auf MUSTAFA und HOCHACHKA 1973 bzw. UTTER und KURAHASHI 1954; HOFMANN und Mitarbeiter, 1979 u. a.).

Zunächst entsprach auch hier das Ergebnis den Erwartungen:

1. K_m gegen PEP ca. 50 µM/l (50 %-Ammonsulfat-Fraktion; 60 %-Fraktion höher); es sei angemerkt – obwohl nicht Gegenstand dieser Arbeit –, daß die K_m gegen PEP bei rohen Extrakten trockenschlafender Sommertiere meist um 20–30 µM/l lag.
2. pH-Optimum bei 7,6 mit flachem Gipfel (auffällig im Vergleich zur PK!).
3. ITP hemmt (Abb. 8); L-Alanin hemmt nicht, hebt auch die ITP-Hemmung nicht auf (vgl. MUSTAFA und HOCHACHKA 1973).
4. HCO_3^- fördert mit steigender Konzentration die PEPCK-Aktivität (Optimum bei 50 mM/l) (Abb. 9).
5. Mn^{++} kann durch Fe^{++}, Zn^{++} oder Ca^{++} nicht ersetzt werden, letzteres hemmt mit steigender Konzentration (Abb. 10).

Versucht man, Mn^{++} durch Mg^{++} zu ersetzen, so wird man mit Schwierigkeiten konfrontiert, die sich wie ein roter Faden durch alle unsere PEPCK-Bemühungen zogen: Die gleichzeitige Anwesenheit einer mindestens zehnmal aktiveren PK (und LDH!, s. u.) spielt bei jeder Abweichung vom Standardrezept eine zunehmend störende Rolle, was durch die Ähnlichkeit der beiden Tests bedingt ist; so wird es auch bei Variation der Grundrezepte (Verwendung von $NaHCO_3$-Zusatz statt $KHCO_3$ im PEPCK-Test, Arbeiten mit und ohne HCO_3^--Zusatz . . .) sehr schwer, zu entscheiden, ob im optischen Test die NADH-

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

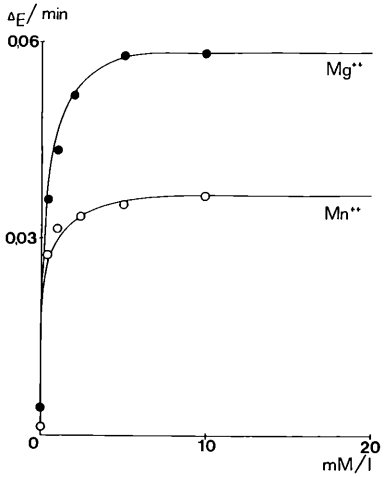

Abb. 1: Abhängigkeit der PK-Aktivität (40 %-Ammonsulfat-Fraktion) von der Mg^{++} – bzw. Mn^{++}-Konzentration. Ordinate: ΔE/min, Abszisse: mM/l Mg^{++} bzw. Mn^{++}.

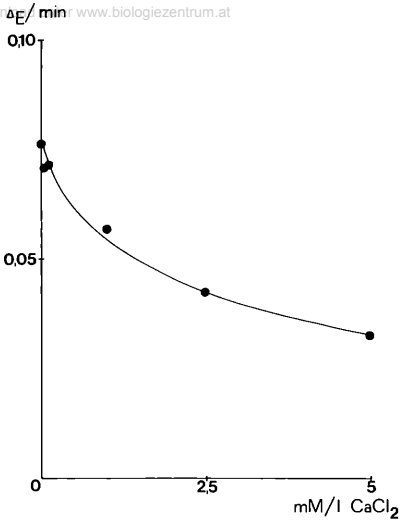

Abb. 2: Hemmwirkung von Ca^{++} auf die PK-Aktivität (40 %-Ammonsulfat-Fraktion).

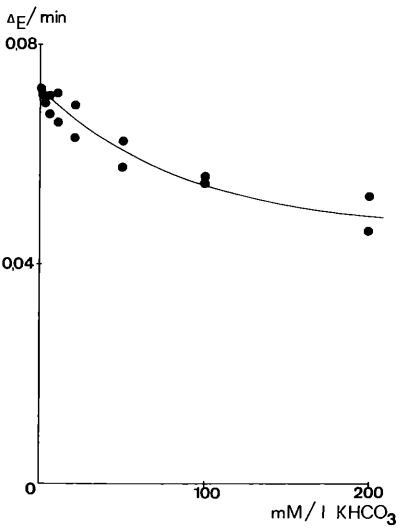

Abb. 3: Hemmwirkung von HCO_3 auf die PK-Aktivität (40 %-Ammonsulfat-Fraktion).

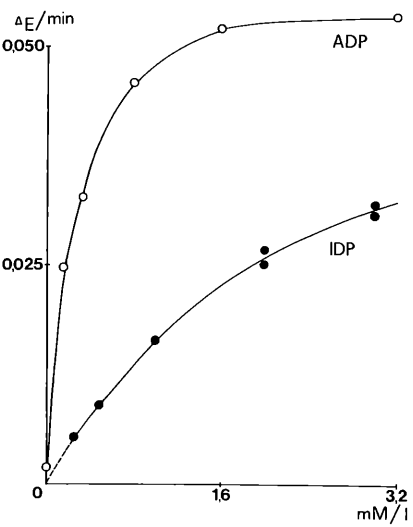

Abb. 4: Abhängigkeit der PK-Aktivität (40 %-Ammonsulfat-Fraktion) von der Nucleotid-Konzentration. Abszisse: mM/l ADP bzw. IDP.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

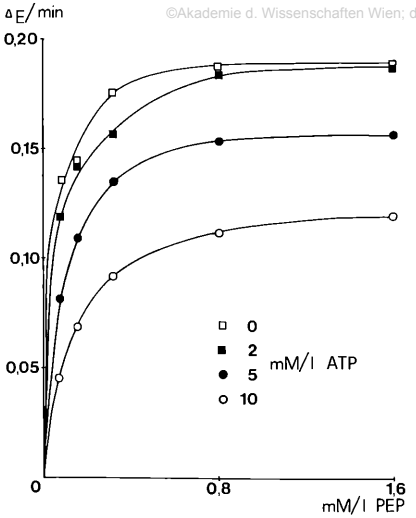

Abb. 5: Hemmung der PK-Aktivität (50 %-Ammonsulfat-Fraktion) bei verschiedenen ATP-Konzentrationen. Abszisse: Substratkonzentration (mM/l PEP).

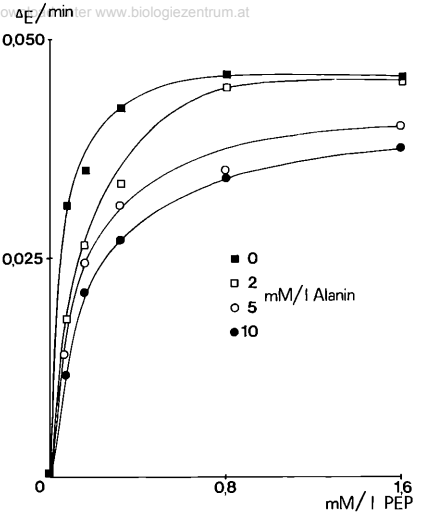

Abb. 6: Hemmung der PK-Aktivität (40 %-Ammonsulfat-Fraktion) bei verschiedenen L-Alanin-Konzentrationen.

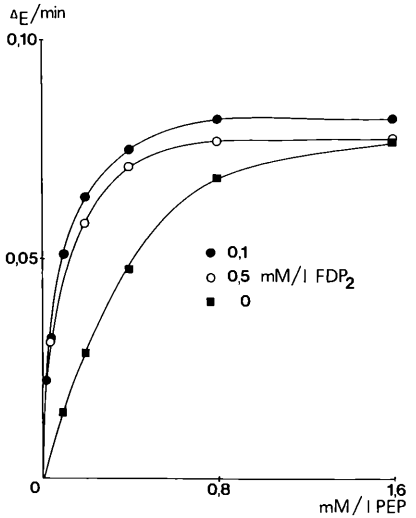

Abb. 7: Förderung der PK-Aktivität (40 %-Ammonsulfat-Fraktion) durch verschiedene Konzentrationen von Fructose-1,6-Diphosphat.

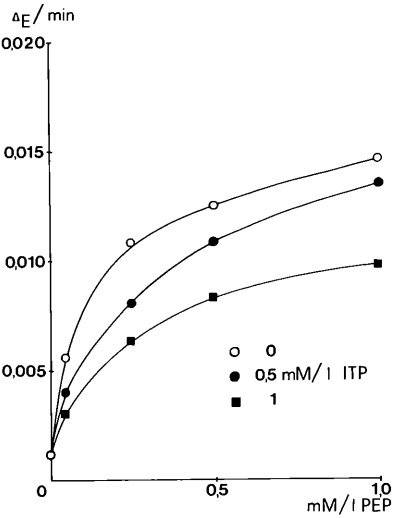

Abb. 8: Hemmung der PEPCK-Aktivität (60 %-Ammunosulfat-Fraktion) bei verschiedenen ITP-Konzentrationen.

©Akademie d. Wissenschaften Wien; download unter www.biologiezentrum.at

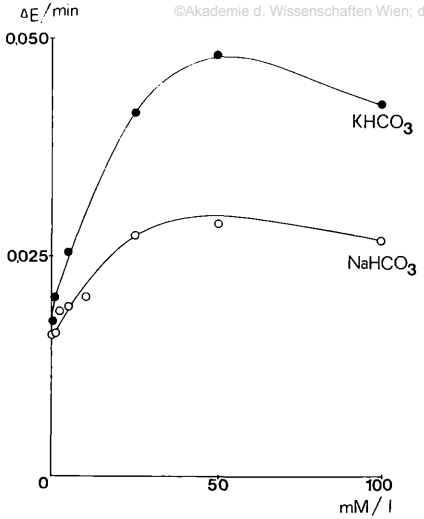

Abb. 9: Förderung der PEPCK-Aktivität (50 %-Ammonsulfatfraktion) durch steigende Konzentrationen von $NaHCO_3$ bzw. $KHCO_3$.

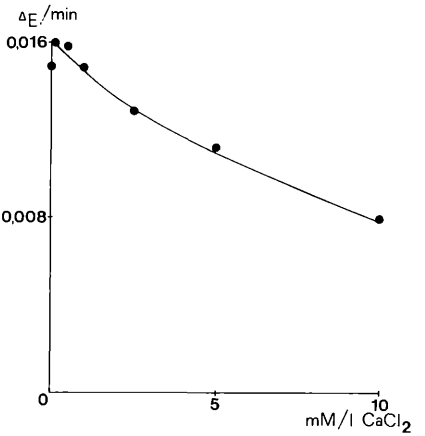

Abb. 10: Hemmwirkung von Ca^{++} auf die PEPCK-Aktivität (50 %-Ammonsulfat-Funktion).

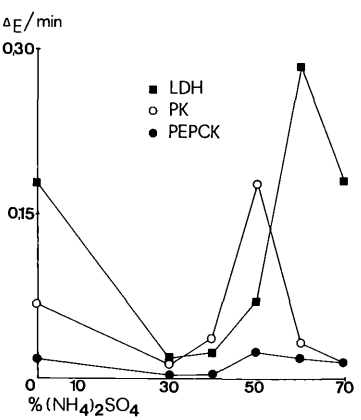

Abb. 11: LDH-, PK- und PEPCK-Aktivität im rohen Ansatz des Acetonauszugs und in verschiedenen Ammonsulfat-Fraktionen.

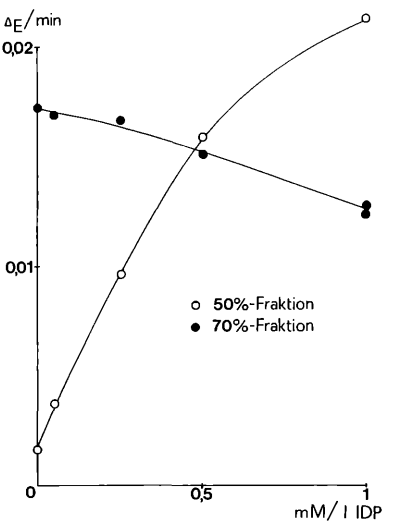

Abb. 12: Unterschiedliche IDP-Abhängigkeit der PEPCK-Aktivität der 50 %- bzw. 70 %-Fraktion.

Oxydation tatsächlich auf die Wirksamkeit einer PEPCK zurückzuführen ist oder von PK + LDH oder von anderen Enzymen vorgetäuscht wird. Der einzige, einigermaßen deutliche Hinweis auf die Existenz einer PEPCK ist die unterschiedliche HCO_3^--Abhängigkeit (Vergleich der Abb. 3 und Abb. 9). Als weitere Hinweise (nicht als Beweise) kann man die Unterschiede der PK- und PEPCK-Aktivität in den einzelnen Ammonsulfatfraktionen nehmen: Zwar haben beide Tests in der 50 %-Fraktion ihr Maximum, doch schon in der 60 %-Fraktion zeigen sich insofern Unterschiede, als die PK-Aktivität stärker abfällt als die PEPCK-Aktivität (Abb. 11); bei einer einzigen, unsachgemäß durchgeführten Ammonsulfatfällung hatten wir sogar die Maxima eindeutig in getrennten Fraktionen, doch ließ sich dieses Ergebnis nicht reproduzieren. Eine gewisse Vorsicht ist auch bei der Beurteilung der relativ hohen „PEPCK-Aktivität" der 70 %-Fraktion (Abb. 11) notwendig: Während die PEPCK-Aktivität der 60 %-Fraktion sich (mit geringerer Rate und schlechterem K_m-Wert) wie die 50 %-Fraktion verhielt, muß die entsprechende Aktivität der 70 %-Fraktion auf ein anderes Enzym zurückgehen, wie als Beispiel die IDP-Abhängigkeit der 70 %-Fraktion im Vergleich zur 50 %-Fraktion zeigt (Abb. 12).

Es muß noch hinzugefügt werden, daß es uns nicht gelang, die beiden Enzyme zu trennen, weder durch Ammonsulfatfällung (10 %-Schritte, Abb. 11), noch mittels Ionen-Austauscher-Säulen (CM- bzw. DEAE-Cellulose) noch durch Sephadex-G 75 und Sephadex G 100). Das gekaufte Boehringer PK/LDH-Präparat aus Kaninchenmuskel (Nr. 109.096) brachte im PEPCK-Test mit und ohne K^+ bzw. mit und ohne HCO_3^- ähnliche Ergebnisse wie der Acetonauszug – was aber auch nicht als Argument gegen das Vorhandensein einer PEPCK verwendet werden kann.

Nimmt man als einigermaßen gesicherte PEPCK-Aktivität im PEPCK-Test nur die Differenz der NADH-Oxydation mit und ohne $NaHCO_3$-Zusatz, so liegt die PK-Aktivität bei unserem Acetonauszug der Mitteldarmdrüse winterschlafender *Helix aspersa* wenigstens 15mal höher als die PEPCK-Aktivität (noch deutlich höher als die PK-Aktivität liegt die LDH-Aktivität, gemessen mit Hilfe des Mercko-Test-Reagenziensatzes Nr. 3339) (vergl. hiezu WIESER und WRIGHT 1978, 1979).

Angesichts dieser augenscheinlich niedrigen PEPCK-Aktivität scheint es fraglich, ob die PEPCK eine wesentliche Rolle bei der fakultativen Anaerobiose dieser Schnecken spielen kann und ob die beobachtbare Succinatanhäufung (v. d. KOLK 1976, WIESER 1978, 1981, VOGEL mündl.) vielleicht gar nicht über PEP-Oxalacetat-Malat-Fumarat-Succinat zustande kommt, wie zuletzt bei Evertebraten meist angenom-

men und zum Teil auch bewiesen wurde. Immerhin konnte jüngst auch eine anaerobe Succinatbildung aus dem Aminosäurepool (Aspartat-Oxalacetat-Malat-Fumarat-Succinat) aufgezeigt werden (COLLICUT und HOCHACHKA 1977: Austern-Ventrikel; FELBECK 1980: Arenicola). Gegen letztere Möglichkeit spricht bei Pulmonaten allerdings der an H. pomatia erhobene Befund, daß sich der Aminosäurepool zu wenig ändert (WIESER und SCHUSTER 1975, WIESER 1981 und mündl.). Bei erzwungener Anaerobiose (z. B. Stickstoffbegasung aktiver Individuen) darf man allerdings nicht außer Acht lassen, daß die Stoffwechselwege im Trockenschlaf ganz andere sein könnten: Auch bei Mytilus differieren die Endprodukte bei Anaerobiose in Luft (bzw. N_2) deutlich von denen in sauerstofffreiem Wasser (KLUYTMANS und Mitarbeiter, 1977).

Immerhin muß man aber bedenken, daß der Gesamtstoffwechsel vieler xerophiler Pulmonaten bei Dormanzzuständen ein äußerst geringes Niveau erreichen kann; auf diesem gedrosselten Niveau könnte auch die bescheidene PEPCK-Aktivität für die Succinatbildung (als wichtigem Elektronenakzeptor bei fehlendem Sauerstoff) bedeutsam sein, wenn PK und/oder LDH durch geeignete Schaltmechanismen gehemmt sind. Hinweise auf solche Schaltmechanismen fanden sich in unserer Arbeit nur spärlich; die Alanin- und HCO_3^--Hemmung der PK käme nach den vorkommenden Mengen in Frage (BURTON 1969, 1975, WIESER 1981), dazu die von WIESER und LACKNER (1979) bei Helix pomatia untersuchte P-L-Arginin-Hemmung der PK.

Zusammenfassung

An partiell gereinigten Präparaten der Mitteldarmdrüse von *Helix aspersa* wurde die Pyruvat-Kinase- und Phosphoenolpyruvat-Carboxykinase-Aktivität untersucht und im Hinblick auf den Trockenschlafstoffwechsel diskutiert.

Literatur

APPLETON, T. C., and P. F. NEWELL, 1977: X-ray microanalysis of freeze dried ultra-thin frozen sections of a regulating epithelium from the snail Otala. Nature 266: 854–855.

BOSS, K. J., 1974: Oblomovism in the Mollusca. Amer. Micros. Soc. 93 (4): 460–481.

BURTON, R. F., 1969: Buffers in the blood of the snail, Helix pomatia (L.). Comp. Biochem. Physiol. 29: 919–930.

BURTON, R. F., 1975: A method of narcotizing snails (Helix pomatia) and cannulating the haemocoel and its application to a study of the role of calcium in the regulation of acid-base balance. Comp. Biochem. Physiol. A, 52: 483–485.

COLLICUT, J. M., and P. W. HOCHACHKA, 1977: The anaerobic oyster heart: Coupling of glucose and aspartate fermentation. J. comp. Physiol. B, 115: 147–157.

COMFORT, A., 1957: The duration of life in molluscs. Proc. Malacol. Soc. London 32: 219–241.

FELBECK, H., 1980: Investigations on the role of the amino acids in anaerobic metabolism of the lugworm Arenicola marina L. J. comp. Physiol. B, 137: 183–192.

GUTMANN, I., und E. BERNT, 1974: Pyruvat-Kinase. Messung in Serum und Erythrocyten. In: Bergmeyer, H. U.: Methoden der enzymatischen Analyse. Verl. Chemie, Weinheim/Bergstraße, 3. Auflage.

HESS, B., und H. J. WIEKER, 1974: Pyruvat-Kinase. Bestimmung der Aktivität des Hefeenzyms. In: Bergmeyer, H. U.: Methoden d. enzymatischen Analyse. Verlag Chemie, Weinheim/Bergstr., 3. Aufl.

HOFFMANN, K. H., 1975: Pyruvate Kinase from Muscle and Fat Body of the House Cricket Acheta domesticus L.: Purification and Catalytic Studies. J. comp. Physiol. 104: 59–69.

HOFFMANN, K. H., T. MUSTAFA, J. B. JØRGENSEN, 1979: Role of Pyruvate Kinase, Phosphoenolpyruvate Carboxykinase, Malic Enzyme and Lactate Dehydrogenase in Anaerobic Energy Metabolism of Tubifex spec. J. comp. Physiol. 130: 337–345.

HUNTER, W. R., 1964: Physiological aspects of ecology in nonmarine molluscs. In: WILBUR, K. M. and C. M. YONGE: Physiology of Mollusca I: 83–126.

KLUYTMANS, J. H., A. M. T. DE BONT, J. JANUS and T. C. M. WIJSMAN, 1977: Time dependent changes and tissue specificities in the accumulation of anaerobic fermentation products in the sea mussel Mytilus edulis L. Comp. Biochem. Physiol. B, 58: 81–87.

LOWRY, O. H., N. J. ROSEBROUGH, A. L. FARR and R. J. RANDALL, 1951: Protein measurement with the folin phenol reagent. J. Biol. Chem. 193: 265–275.

MACHIN, J., 1968: The permeability of the epiphragm of terrestrial snails to water vapor. Biol. Bull. 134: 87–95.

MACHIN, J., 1974: Osmotic gradients across snail epidermis: evidence for a water barrier. Science 183: 759–760.

MUSTAFA, T., and P. W. HOCHACHKA, 1973: Enzymes in facultative anaerobiosis of molluscs. II. Phosphoenolpyruvate Carboxykinase and its role in aerobic-anaerobic transition. Comp. Biochem. Physiol. B 45: 639–655.

NEWELL, P. F., and J. MACHIN, 1976: Water regulation in aestivating snails. Cell and Tissue Research 173: 417–421.

NEWELL, P. V., and T. C. APPLETON, 1979: Aestivating snails- the physiology of water regulation in the mantle of the terrestrial pulmonate Otala lactea. Malacologia 18: 575–581.

NOPP, H., 1971: Diskontinuität von Stoffwechsel, Atmung und Kreislauf bei trockenschlafenden Heliciden. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., I, 179: 1–13.

NOPP, H., 1974: Physiologische Aspekte des Trockenschlafs der Landschnecken. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., I, 182: 1–75.

PICHER, O., 1972: Atmung und Herzschlag einiger Landpulmonaten in Abhängigkeit von der Sauerstoffversorgung. Sitzungsber. Österr. Akad. Wiss., math.-naturwiss. Kl., I, 180: 195–215.

SCHMIDT-NIELSEN, K., C. R. TAYLOR and A. SHKOLNIK, 1971: Desert snails: problems of heat, water and food. J. Exper. Biol. 55: 385–398.

UTTER, M. F., and K. KURAHASHI, 1954: Mechanism of action of oxalacetic carboxylase. J. Biol. Chem. 207: 821–841.

VAN DER KOLK, H., 1976: Über die Anhäufung organischer Säuren bei Pulmonaten während erzwungener Anaerobiose und während des Trockenschlafes. Diss., Wien.

WIESER, W., und M. SCHUSTER, 1975: The relationship between water content, activity, and free amino acids in Helix pomatia L. J. comp. Physiol. 98: 169–181.

WIESER, W., and R. LACKNER, 1977: Inhibition of the Pyruvate Kinase of Helix pomatia L. by Phospho-L-Arginine. FEBS Letters 80 (2): 299–302.

WIESER, W., 1978: The initial stage of anaerobic metabolism in the snail, Helix pomatia L. FEBS Letters 95: 375–378.

WIESER, W., and E. WRIGHT, 1978: D-Lactate Formation, D-LDH Activity and Glycolytic Potential of Helix pomatia L. J. comp. Physiol. 126: 249–255.

WIESER, W., and E. WRIGHT, 1979: The effects of season and temperature on D-lactate dehydrogenase, pyruvate kinase and arginine kinase in the foot of Helix pomatia L. Hoppe-Seyler's Z. Physiol. Chem. 360: 533–542.

WIESER, W., 1981: Responses of Helix pomatia to Anoxia: Changes of Solute Activity and Other Properties of the Haemolymph. J. comp. Physiol. B, 141: 503–509.

Doz. Dr. H. Nopp, Inst. f. Zoologie, Luegerring 1, A-1010 Wien.

ZOBODAT - www.zobodat.at

Zoologisch-Botanische Datenbank/Zoological-Botanical Database

Digitale Literatur/Digital Literature

Zeitschrift/Journal: Sitzungsberichte der Akademie der Wissenschaften mathematisch-naturwissenschaftliche Klasse

Jahr/Year: 1981

Band/Volume: 190

Autor(en)/Author(s): Nopp Herbert, Maurer Ludwig, Schubert Christian

Artikel/Article: Über die Pyruvat-Kinase (E.C.2.7.1.40) und Phosphoenolpyruvat-Carboxykinase (E.C.4.1.1.32) aus der Mitteldarmdrüse winterschlafender Helix aspersa O.F.Müll. 99-109