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

Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft

Band: 63 (1953)

Artikel: Die Zusammensetzung des Siebröhrensaftes : Kohlenhydrate

Autor: Wanner, Hans

DOI: https://doi.org/10.5169/seals-44360

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: 02.07.2025

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

Die Zusammensetzung des Siebröhrensaftes: Kohlenhydrate

Von *Hans Wanner* [1]

(Aus dem Institut für allgemeine Botanik der Universität Zürich)

Eingegangen am 15. Oktober 1952

Unter den vielen Problemen des Stofftransportes in den Pflanzen hat das der stofflichen Zusammensetzung des Phloemsaftes verhältnismäßig wenig Beachtung gefunden. Das gilt auch noch für die Zeit der letzten zwanzig Jahre, trotz der Mahnung Münchs, daß «die eingehende Analyse des Siebröhrensaftes ... eine der wichtigsten Aufgaben der pflanzlichen Ernährungslehre» sei. Die Analyse ganzer Stengel- oder Stammsegmente, von Blättern und Wurzeln kann nur Anhaltspunkte in bezug auf Konzentrationsgefälle geben, wobei nicht entschieden werden kann, ob ein für ganze Organe festgestelltes Konzentrationsgefälle auch im leitenden System vorhanden ist (Wanner, 1952). Der Siebröhrensaft hingegen, gewonnen durch Einschneiden bis ins Phloem nach dem Vorgange von Hartig (1862) und Münch (1930), stellt mit großer Sicherheit den Inhalt der Siebröhren des Stammes dar. Das dürfte auch für den Saft gelten, der beim Anschneiden von *Cucurbita*-Stengeln, -Frucht- und -Blattstielen in reichlicher Menge austritt. Wenn bei diesem das C/N-Verhältnis infolge eines viel höheren Stickstoffgehaltes nur 3 bis 4 beträgt, im Gegensatz zu der Zusammensetzung der Früchte, in die der Saft einströmen sollte, mit einem C/N-Verhältnis von zirka 16, so braucht das nicht, wie Crafts (1944) meint, auf einem Auspressen proteinhaltigen Materials in die Siebröhren im Moment des Anschneidens zu beruhen. Es erscheint mir wahrscheinlicher, daß bei dieser Erscheinung die für Cucurbitaceen typischen extrafascialen Siebröhren eine Rolle spielen. Nach den Untersuchungen von Fischer (1884) kommen bei *Cucurbita* neben den den Leitbündeln angehörenden noch ento- und ectocyclische Siebröhren sowie ein Kommissurennetz von solchen vor, die eine Querverbindung zwischen den einzelnen äußeren und inneren Phloemteilen der Leitbündel herstellen. Der Inhalt dieser zum Teil blind im Stengelparenchym endigenden Siebröhren strömt sicher nur unvollkommen, wenn überhaupt, in der Richtung des Transports organischer Stoffe. Beim Durchschneiden eines Stengels muß infolge des Turgors der benachbarten Zellen der Inhalt

[1] Für finanzielle Unterstützung bei der Anschaffung notwendiger Hilfsmittel danke ich der «Stiftung für wissenschaftliche Forschung an der Universität Zürich».

dieser extrafascialen Siebröhren in die Siebröhren der Phloemteile und von hier nach außen gepreßt werden. Da der normalerweise nicht strömende Inhalt der extrafascialen Siebröhren im wesentlichen nur aus dem ursprünglichen Cytoplasma und Zellsaft bestehen wird, wird das Exudat stickstoffreicher sein als der strömende Inhalt der Siebröhren des Phloems. Für Untersuchungen über die Natur des Inhalts funktionierender Siebröhren eignet sich somit, wie Crafts und Lorenz (1944) bemerken, das Exudat aus *Cucurbita*-Stengeln weniger gut. Die von Münch (l. c.) angegebenen Baumarten, die beim Anschneiden reichlich Phloemsaft liefern, enthalten keine extrafascialen Siebröhren, so daß sie «typischen» Siebröhrensaft liefern dürften.

Wir haben für unsere Untersuchungen Saft von *Robinia Pseud-Acacia* sowie von *Carpinus Betulus* benutzt. Es war zunächst festzustellen, ob die von früheren Autoren berichtete Kohlenhydratzusammensetzung bestätigt werden konnte. Schon Münch (l. c.) hat aus dem stark süßen Geschmack des Phloemsaftes geschlossen, daß darin Rohrzucker überwiegen muß. Gärproben ergaben zudem, daß die Trockensubstanz des Saftes fast ausschließlich aus vergärbarem Zucker bestehen muß. Anderseits zeigten aber plasmometrische Messungen, daß der Saft von verschiedenen Bäumen durchweg höhere osmotische Werte aufwies als der gleich konzentrierter Rohrzuckerlösungen. Münch vermutete, daß dies auf das Vorkommen von Monosacchariden, Salzen und Stickstoffverbindungen zurückzuführen sei. Die umfassendsten Untersuchungen über die stoffliche Zusammensetzung des Siebröhrensaftes verdanken wir seither Moose (1938). Neben Bestimmungen des Gehalts an reduzierendem und nichtreduzierendem Zucker, Nitrat- und Gesamtstickstoff wurden von ihm noch die Konzentrationen von Ca, Mg, K und Li sowie weiterer Metallionen ermittelt. Für das Verständnis der Phloemfunktion in bezug auf den Kohlehydrattransport sind am aufschlußreichsten die Vergleiche zwischen der Zusammensetzung von Blattpreßsaft und Siebröhrensaft. Nach Moose soll das Blattparenchym mehr reduzierenden Zucker enthalten als der Phloemsaft, und der Gehalt an reduzierendem Zucker soll hier den Rohrzuckergehalt übertreffen. Der Phloemsaft besitze dagegen sowohl eine höhere Gesamtkonzentration an Zucker wie auch ein umgekehrtes Verhältnis von Rohrzucker zu reduzierendem Zucker verglichen mit dem Blattpreßsaft. Diese Resultate sind in verschiedener Hinsicht bemerkenswert. Sie zeigen, daß im Phloemsaft eine selektive Zuckerakkumulation stattfindet, ein Vorgang, der sehr an die Salzaufnahme durch Wurzeln erinnert.

Bevor aber auf Grund der Resultate von Moose weitere Folgerungen gezogen werden, empfiehlt es sich, noch einmal auf die experimentellen Grundlagen zurückzukommen. Nach den in dieser Arbeit enthaltenen Tabellen sind die Analysen von Phloemsaft und Blattpreß-

saft offenbar nicht zu gleicher Zeit (August/September bzw. Juni) durchgeführt worden, was den Vergleichswert von vornherein erheblich beeinträchtigt. Ferner benützte Moose für die Zuckerbestimmung eine auf der Reduktion von Cu beruhende Methode. Wir haben in einer früheren Untersuchung (Wanner, 1952 *b)* zeigen können, daß bei Pflanzenextrakten Zuckerbestimmungen nach Reduktionsmethoden stark verfälschte Werte liefern können. Einwandfrei lassen sich sowohl Rohrzucker wie Hexosen nur dann ermitteln, wenn sie von andern Inhaltsstoffen der Extrakte getrennt und gesondert bestimmt werden. Dafür eignet sich die quantitative papierchromatographische Analyse infolge ihrer Einfachheit besonders gut. Wir haben im Laufe des Sommers 1952 zahlreiche Analysen von Phloemsäften durchgeführt in Verbindung mit enzymatischen Versuchen, über die gesondert berichtet werden wird. Die Resultate decken sich nicht vollkommen mit den Anschauungen, die auf den Untersuchungen von Moose und früheren Forschern basieren.

Methoden

a) Gewinnung des Phloemsaftes: Der Siebröhrensaft wurde im wesentlichen nach dem von Hartig (l. c.) und Münch (l. c.) angegebenen Verfahren gewonnen. Borke und Rinde von jungen Stämmchen wurden durch einen Schnitt mit einem scharfen Skalpell bis ins Phloem hinein geöffnet. Der sofort austretende klare Saft wurde mit einer Pipette oder direkt in kleine Reagenzgläser eingesammelt. Die Schnittrichtung war meist schräg nach unten, damit sich der austretende Saft am unteren Ende ansammelte und leicht abgefangen werden konnte. Es erwies sich als vorteilhaft, das Messer während des Saftaustrittes in der Wunde zu belassen. Der gesammelte Saft wurde sofort in einer Thermosflasche mit einer Kältemischung gefroren und in diesem Zustande bis zur Analyse aufbewahrt. In flüssiger Form bei Raumtemperatur gehaltener Saft verdirbt rasch durch bakterielle Infektion.

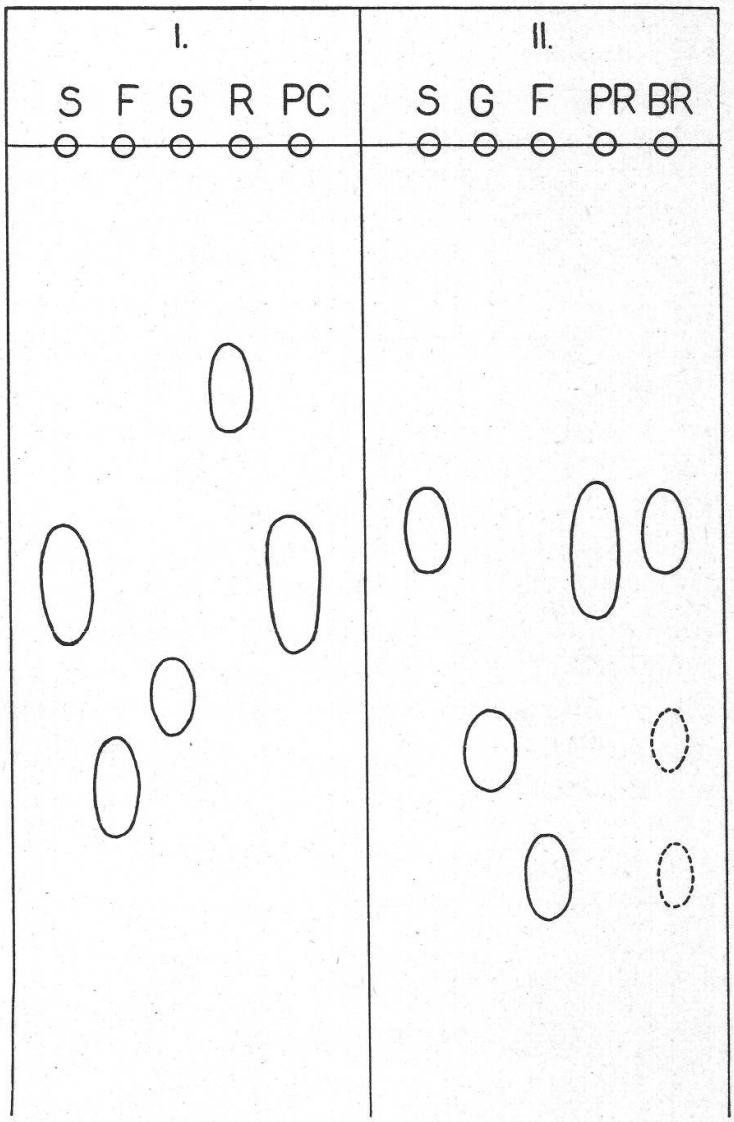
b) Gewinnung des Blattextraktes: Nur die Fiederblättchen wurden der Analyse unterworfen. Für die in der Tabelle mit *a* bezeichneten Analysenreihe stellten wir einen wäßrigen Blattextrakt her. Etwa 20 g frische Fiederblättchen wurden im Soxhlet zirka sechs Stunden mit destilliertem Wasser extrahiert. An einer Parallelprobe wurde der Wassergehalt der Blättchen bestimmt (45 %). Der Extrakt wurde im Vakuum bis beinahe zur Trockne eingedampft und mit 20 ml 70-%-Alkohol wieder aufgenommen. Die chromatographische Untersuchung dieses Extraktes ergab einen deutlich nachweisbaren Gehalt an Glukose und Fruktose, neben Rohrzucker. Da die beiden Hexosen in praktisch der gleichen Konzentration vorhanden waren, vermuteten wir, daß wenigstens ein Teil durch Hydrolyse von Rohrzucker während der Extraktion gebildet worden sein könnte. Um das zu prüfen, stellten wir einen zweiten Extrakt mit 50 % Äthylalkohol unter Zusatz von etwas $CaCO_3$ her, unter sonst gleichen Bedingungen. Der Hexosengehalt dieses Extraktes *b* war ziemlich genau halb so groß wie im ersten wäßrigen Extrakt; überraschenderweise war der Rohrzuckergehalt genau gleich groß. Es scheint somit eher möglich, daß die vermehrte Hexosenkonzentration bei einer Extraktion ohne Zusatz eines Neutralisationsmittels durch Hydrolyse anderer Verbindungen als des Rohrzuckers, vielleicht von Phosphorsäureestern, zustande kommt.

c) Papierchromatographische Analyse: Der Phloemsaft bzw. Blattextrakt wurde mit einer automatischen Mikropipette bekannten Volumens auf Whatman-Papier Nr. 1 aufgetragen und mit dem Gemisch Äthylacetat-Eisessig-Wasser (Vol.-Verhältnisse 3 : 3 : 1, Jermyns und Isherwood, 1949) entwickelt. Der qualitative Nachweis

der Zucker geschah durch Besprühen des Papiers mit Anilinphtalat (für Aldosen), Naphtoresorcin-Trichloressigsäure (für Ketosen) oder *p*-Anisidin (Aldosen und Ketosen reagierend). Für die quantitative Analyse wurden die Chromatogramme auf der Höhe der entsprechenden Zucker in Querstreifen zerlegt und mit destilliertem Wasser eluiert. Die Zuckerbestimmung wurde kolorimetrisch vorgenommen, und zwar für die Hexosen mit Somogyi-Reagens (S o m o g y i, 1945), Saccharose mit Anthron.

Für die gewissenhafte Durchführung aller Analysen bin ich meinen Laborantinnen Fräulein E. Jucker und Fräulein E. Perini zu Dank verpflichtet.

Resultate



Chromatogramme des Phloemsaftes von *Carpinus Betulus* (I) sowie des Phloemsaftes und des Blattextraktes von *Robinia Pseud-Acacia* (II). Lösungsmittel Äthylacetat : Essigsäure : Wasser. Flecken entwickelt mit *p*-Anisidin. *S:* Saccharose; *F:* Fructose; *G:* Glucose; *R.* Raffinose; *PC:* Phloemsaft von *Carpinus Betulus; PR:* Phloemsaft von *Robinia Pseud-Acacia; BR:* Blattextrakt von *Robinia Pseud-Acacia.* (Die verschiedenen *Rf*-Werte der beiden Chromatogramme rühren wahrscheinlich von Temperaturunterschieden her; sie wurden nicht gleichzeitig hergestellt)

In allen Chromatogrammen der Phloemsäfte fällt das vollständige Fehlen der Hexosen auf. Neben Rohrzucker ist überhaupt kein anderes Kohlenhydrat nachzuweisen! Zur Kontrolle haben wir bei einer quantitativen Rohrzuckerbestimmung auch die Chromatogrammzonen eluiert, auf denen Fructose bzw. Glucose vorkommen müßte. Die

Eluate dieser Streifen wiesen aber keine Reduktionswerte auf, die über den Blindwerten des Papiers liegen (zirka 8 γ «Glucose»/50 cm² Papier).

Der Kohlenhydratgehalt des Siebröhrensaftes und der Blattextrakte von *Robinia Pseud-Acacia*
M = Resultate der Analysen von Moose (l. c.), *W* = unsere eigenen Resultate
Zuckergehalte in mg/ml Saft bzw. Wassergehalt

		Glucose	Fructose	Saccharose	Zeit
Siebröhrensaft	*M*	0,51—4,78		147,94 — 199,94	September August
	W	—	—	223 ± 10	Juli bis September
Blattextrakt	*M*	3,1		1,68	Juni
	W	*a)* 4,14 *b)* 2,09	4,45 1,92	13,28 13,28	September September

Wird jedoch der Phloemsaft nach dem Vorgehen früherer Untersucher direkt auf reduzierenden «Zucker» nach einer Cu-Reduktionsmethode analysiert, so läßt sich deutlich ein allerdings geringer Gehalt an reduzierenden Substanzen ermitteln (0,23—0,25 % berechnet als Glucose). Bei diesem geringen Reduktionsvermögen des Saftes und dem völligen Fehlen anderer Kohlenhydrate überrascht es nun nicht mehr, wenn der Vergleich der chromatographisch ermittelten Rohrzuckerkonzentration und der durch Hydrolyse und nachfolgende direkte kolorimetrische Analyse der erhaltenen Glucose und Fructose zu einer ausgezeichneten Übereinstimmung führt:

Analyse von Phloemsaft von *Robinia Pseud-Acacia,* eingesammelt 23. September 1952

	mg/ml
Direkte kolorimetrische Bestimmung von Glucose . .	2,5
Direkte kolorimetrische Bestimmung von Saccharose .	227
Saccharose papierchromatographisch getrennt von evtl. Beimischungen, Eluat mit Anthron auf Rohrzucker analysiert	223

Der Rohrzuckergehalt des Siebröhrensaftes der Robinie wies während der Untersuchungsperiode eine bemerkenswerte Konstanz auf; die Schwankungen blieben unter 5 %, obwohl der Saft zu verschiedenen Tageszeiten und an weit auseinanderliegenden Standorten eingesammelt

wurde. Qualitativ waren nie Veränderungen in der Zusammensetzung zu beobachten.

Moose fand 0,51 bis 4,78 mg reduzierenden «Zucker» im ml Phloemsaft, den tiefsten Wert anfangs August und den höchsten Mitte September, zu welchem Zeitpunkt wir 2,5 mg (als «Glucose» bestimmt) fanden. Wir dürfen annehmen, daß es sich auch bei den amerikanischen Robinien, die Moose untersuchte, um nichtzuckerartige reduzierende Substanzen handelte. Die Übereinstimmung der beiden Resultate gilt auch noch für Saccharose, für die wir während der Monate Juli bis September eine Konzentration von 223 $\pm$ 10 mg/ml bestimmten, während Mooses Resultate allerdings einen Konzentrationsabfall vom August bis zum September andeuten.

Die Chromatogramme der Blattextrakte zeigten sofort das Vorhandensein von freier Glucose und Fructose. Die Unterschiede im Hexosengehalt zwischen unseren Extrakten *a* und *b* beruhen wahrscheinlich auf der Hydrolyse labiler Zuckerester bei der wäßrigen Extraktion ohne Zusatz eines Neutralisationsmittels. Der Saccharosegehalt der Fiederblättchen ist jedoch sicher größer als der Gehalt an reduzierenden Zuckern, wenn sich auch die beiden Konzentrationen nur um eine Größenordnung unterscheiden. Eine Umkehrung des Konzentrationsverhältnisses zwischen Rohrzucker und reduzierenden Zuckern beim Übergang Blattgewebe/Phloemsaft konnten wir im Gegensatz zu Moose nicht finden. Es erscheint nicht ausgeschlossen, daß dieser Unterschied auf der verschiedenen Extraktionsmethode beruht: Moose arbeitete mit Preßsaft von gefrorenen Blättern, während wir in der Wärme extrahierten und die Analysenergebnisse auf den Gesamtwassergehalt des Materials bezogen.

Diskussion und Zusammenfassung der Resultate

Als wesentliches Ergebnis kann festgehalten werden, daß *der Siebröhrensaft frei von reduzierenden Hexosen ist und auch sonst keine andern Zucker enthält als Rohrzucker. Im Blattgewebe können freie Hexosen nachgewiesen werden, und zwar gleiche Mengen Glucose und Fructose.* Der Rohrzuckergehalt des ganzen Blattgewebes ist etwa zwanzigmal geringer als der des Siebröhrensaftes, aber immer noch um eine Größenordnung höher als der Gehalt an reduzierenden Zuckern. Im Siebröhrensaft findet somit eine Akkumulation von Rohrzucker statt, die mit einer Siebung gegenüber den Hexosen verbunden ist. Die Folgerungen aus solchen Resultaten in bezug auf den Mechanismus des Transportes und der Akkumulation dürfen — wie Arisz (1952) mit Recht betont — nicht zu weit gezogen werden. In diesem Falle ist es nicht möglich, aus der Siebwirkung gegenüber den Hexosen und der Akkumulation des Rohrzuckers eine Massenströmung aus dem Blatt-

gewebe in das Phloem für ausgeschlossen zu halten. Die Selektion könnte auf einer allerdings schwer vorstellbaren unterschiedlichen Durchlässigkeit unbekannter Grenzschichten zellulärer oder plasmatischer Natur gegenüber Hexosen und Rohrzucker beruhen. Schließlich ist ein Transport gegen ein Konzentrationsgefälle durch eine Druck- und Massenströmung auch möglich, falls nur der osmotische Wert O_n in der Wanderungsrichtung abnimmt. In einer kurzen Mitteilung (1952) haben wir ferner auf Anhaltspunkte hingewiesen, die dahin deuten, daß im Blatt Rohrzucker nicht als solcher zu wandern braucht, sondern Hexosephosphate von Zelle zu Zelle transportiert werden können. Die Reaktionsbedingungen in den durchlaufenen Geweben würden dann bestimmen, nach welcher Seite sich die Gleichgewichte zwischen den verschiedenen im Blattgewebe vorkommenden Formen der Kohlenhydrate (Stärke, Rohrzucker, Hexosemono- und -diphosphate, evtl. Triosephosphate, freie Hexosen) verschieben.

Literaturverzeichnis

Arisz, W. H., Ann. Rev. Plant Physiol., **3,** 109—130 (1952).

Crafts, A. S., und Lorenz, O. A., Plant Physiol., **19,** 131—138 (1944).

Fischer, A., Untersuchungen über die Siebröhrensysteme der *Cucurbitaceen.* Berlin 1884.

Hartig, Th., Bot. Ztg., **20** (1862).

Jermyn, M. A., und Isherwood, F. A., Biochem. J., **44,** 402 (1949).

Moose, C. A., Plant Physiol., **13,** 365 (1938).

Münch, E., Die Stoffbewegungen in der Pflanze. Jena 1930.

Somogyi, M., J. Biol. Chem., **160,** 62 (1945).

Wanner, H., Ber. Schweiz. Bot. Ges., **62,** 205 (1952 *a*).

— Helv. Chim. Acta, **35,** 460 (1952 *b*).