

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

**Herausgeber:** Schweizerische Botanische Gesellschaft

**Band:** 72 (1962)

**Artikel:** Transport und Verteilung von markierten Assimilaten VI : die Verteilung von <sup>14</sup>C-Assimilaten bei Langzeitversuchen

**Autor:** Bachofen, Reinhard / Wanner, Hans

**DOI:** <https://doi.org/10.5169/seals-50857>

### **Nutzungsbedingungen**

Die ETH-Bibliothek ist die Anbieterin der digitalisierten Zeitschriften. 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. [Siehe Rechtliche Hinweise.](#)

### **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. [Voir Informations légales.](#)

### **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. [See Legal notice.](#)

**Download PDF:** 21.12.2024

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

# Transport und Verteilung von markierten Assimilaten VI

## Die Verteilung von $^{14}\text{C}$ -Assimilaten bei Langzeitversuchen

Von *Reinhard Bachofen* und *Hans Wanner*

Aus dem Institut für Allgemeine Botanik der Universität Zürich

Eingegangen am 20. September 1962

### Einleitung

Mit Hilfe von  $^{14}\text{C}$  zur Markierung von Assimilaten konnten in den letzten Jahren große Fortschritte in der Kenntnis ihrer Verteilung auf die verschiedenen Organe des Pflanzenkörpers erzielt werden. Während über die Transportrichtung von einzelnen Blättern aus, über die Transportgewebe, über die Zusammensetzung der Assimilate und deren Transportgeschwindigkeit in den vegetativen Teilen der Pflanze viele Untersuchungen vorliegen, sind die Probleme des Transportstoffwechsels der Früchte noch weitgehend unbearbeitet. Nach Belikov (1957) soll bei Soja nur das Tragblatt die betreffende Frucht mit Assimilaten versorgen; Linck und Swanson (1960) berichten ähnliches von  $^{32}\text{P}$  bei *Pisum sativum*. In eigenen Versuchen (Wanner und Bachofen, 1961) an *Phaseolus* ließ sich dieses Verhalten nicht bestätigen; vielmehr zeigte es sich, daß sämtliche Blätter einer Pflanze am Aufbau der Früchte beteiligt sein können. Wie schon von anderen Autoren beschrieben (Koontz und Biddulph, 1957; Mayer und Porter, 1960; Thaine et al., 1959), geben junge Blätter innerhalb von 48 Stunden bedeutend mehr Assimilate ab als alte. Da der größte Teil der abtransportierten Substanzen in die Früchte gelangt, kann geschlossen werden, daß besonders die jungen Blätter für das Wachstum der Früchte von Bedeutung sind.

In unseren früheren Versuchen bestimmten wir das Verteilungsmuster der markierten Substanzen nach einer Zeit von 48 Stunden. In der vorliegenden Mitteilung sollen die Resultate neuer Versuche besprochen werden, in welchen die Wanderungszeit nach erfolgter Assimilation variiert und stark verlängert wurde.

### Methode

Für unsere Fütterungsversuche benützten wir wie bisher *Phaseolus vulgaris* var. *nana*. Die Pflanzen wurden in guter Humuserde im Gewächs-

haus gezogen und im Alter von 42 bis 48 Tagen zu den Versuchen verwendet. In diesem Zeitpunkt sind über den Primärblättern 3 bis 4 dreiteilige Fiederblätter voll entwickelt; ferner tragen die Pflanzen in den oberen Blattachsen Früchte in verschiedenen Entwicklungsstadien.

Zur Versorgung der Pflanze mit markiertem  $\text{CO}_2$  schlossen wir einzelne Blätter sorgfältig in runde, flache Perspexcuvetten dicht ein. Aus Ba  $^{14}\text{CO}_2$  wurde im Innern der Cuvette  $^{14}\text{CO}_2$  freigesetzt (100  $\mu\text{C}$  pro Versuch). Nach 24 Stunden brachen wir die Fütterung ab und entfernten die Cuvette.

Die Pflanzen befanden sich während des ganzen Versuches im Gewächshaus. Während der Fütterung wurde mit vier Philips-Fluoreszenzröhren beleuchtet, anschließend unterlagen die Pflanzen den normalen Tag-Nacht-Bedingungen (August).

Nach Abschluß des Versuches wurden die Pflanzen in Blattspreiten, Blattstiele, Stengelteile und Früchte zerlegt und bei 80 °C im Ofen getrocknet. Für die Ermittlung des  $^{14}\text{C}$ -Gehaltes pulverisierten wir die Proben und maßen die Aktivität der Trockensubstanz in unendlich dicker Schicht (GM-Zähler Frieseke und Hoepfner 90+901 mit Methandurchflußzähler FH 407). Aus der Impulsrate der einzelnen Proben und dem entsprechenden Trockengewicht konnten die absoluten Aktivitäten errechnet werden.

Für die Mithilfe bei der Aufarbeitung der Proben möchten wir Fräulein M. Wachs bestens danken. Die Atomforschungskommission des Schweizerischen Nationalfonds zur Förderung der wissenschaftlichen Forschung unterstützte unsere Untersuchungen in großzügiger Weise; auch dafür möchten wir unseren Dank aussprechen.

## Ergebnisse

### *a) Die Verteilung der Aktivität auf die einzelnen Organe nach verschiedenen Versuchszeiten*

In Abbildung 1 sind die Resultate aller Versuche zusammengefaßt. Die angegebenen Werte für 12, 22 und 32 Tage sind die Mittel aus zwei Versuchen, die Werte nach zwei Tagen wurden einer früheren Veröffentlichung (Wanner und Bachofen, 1961) entnommen und sind ebenfalls Mittel aus zwei Versuchen.

#### 1. Aktivität in den gefütterten Blättern

In den gefütterten Blättern nimmt die Aktivität über die gesamte beobachtete Zeitspanne (2 bis 32 Tage) in allen Fällen mehr oder weniger linear ab. Die sehr stark abnehmende Aktivität der gefütterten Blätter

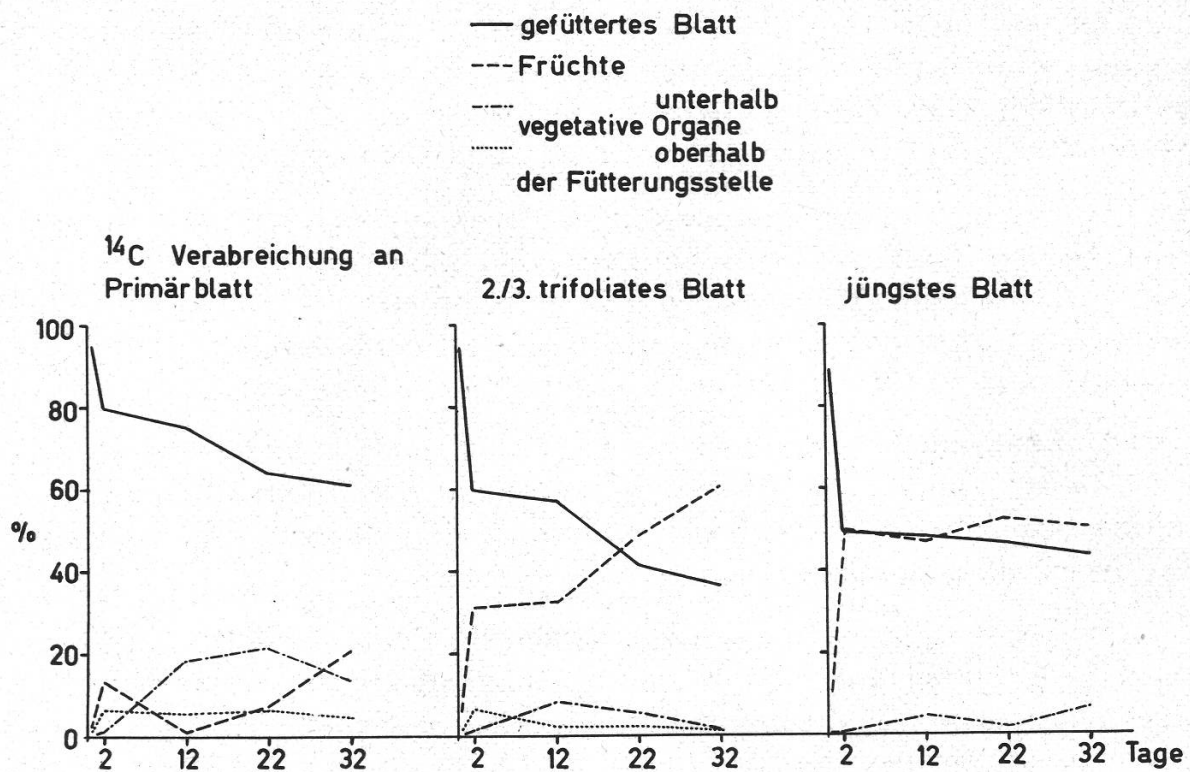


Abbildung 1

Prozentuale Verteilung der Aktivität ( $^{14}\text{C}$ ) nach Blattfütterung auf gefüttertes Blatt, Früchte, vegetative Organe unterhalb und oberhalb der Fütterungsstelle nach 2, 12, 22 und 32 Tagen.

während der ersten zwei Tage beruht auf der Annahme, daß ursprünglich 100% der Aktivität im gefütterten Blatt enthalten sein müssen. Die stärkste Abnahme ist bei den mittleren Blättern zu verzeichnen (von 59,9 auf 36,7%), während aus den jüngsten Blättern der Abtransport nur noch langsam abläuft und nach 32 Tagen schließlich mehr fixiert bleibt als in den Blättern mittlerer Insertion.

## 2. Aktivität in vegetativen Organen oberhalb der Fütterungsstelle

Diese zeigt wenig Schwankungen und bleibt im Falle der Primärblattfütterung nahezu stationär; bei Fütterung der zweiten/dritten trifoliaten Blätter nimmt die Aktivität langsam ab.

## 3. Aktivität in vegetativen Organen unterhalb der Fütterungsstelle

Die Kurven nach Fütterung der Primär- und trifoliaten Blätter deuten übereinstimmend auf eine Zirkulation im Pflanzenkörper hin, vor allem wenn dazu der antagonistische Verlauf der Aktivität in den Früchten berücksichtigt wird. Nach zwei Tagen sind erst geringe Aktivitäten im Sproß unterhalb der Fütterungsstelle vorhanden; ein Maximum erscheint nach 22 (bei Primärblattfütterung) bzw. nach 12 Tagen (bei Fütterung

der unteren trifoliaten Blätter). Nach der Fütterung der jüngsten trifoliaten Blätter schwankt die Aktivität unterhalb der Fütterungsstelle zwischen 1,5 und 6,5%, was vermutlich auf die Streuung des Pflanzmaterials zurückzuführen ist.

#### 4. Aktivität in Früchten

Während nach Fütterung der trifoliaten Blätter die Früchte die Tendenz zur weiteren Aufnahme von markierten Verbindungen während eines Monats zeigen, finden wir nach Fütterung der Primärblätter zwischen dem zweiten und dem zwölften Tag eine starke Abnahme und dann anschließend ein Anwachsen auf etwa 20%. Dieser Befund zeigt, daß Früchte an einem Kreislauf organischer Substanzen teilnehmen und daß aufgenommene Stoffe nicht sofort in den Früchten definitiv festgelegt zu werden brauchen.

##### b) Der Aktivitätsverlauf in der Längsachse

Wie von Vernon und Aronoff (1952) erstmals dargestellt, nimmt die Konzentration markierter Stoffe von der Fütterungsstelle aus logarithmisch ab, das heißt, wenn die Konzentration als Funktion des Wanderungsweges in halblogarithmischer Darstellung aufgetragen wird, ergibt sich die Gerade  $\log y = -bd + \log a$ .

Dabei bedeuten:  $y$  = Radioaktivität  
 $d$  = Wanderungsweg  
 $b$  = Neigung der Geraden  
 $a$  = Aktivität am Anfang (Quelle)

Nach Canny (1961) kann die Verteilung in der Achse nicht durch die vereinfachten Modellvorstellungen von Horwitz (1958) mathematisch beschrieben werden, und die obige Formulierung der logarithmischen Konzentrationsabnahme wird von ihm bestritten: Die Größe  $a$  ist in Wirklichkeit nicht konstant (Anfangsaktivität über eine gewisse Zeit zunehmend bis zum Gleichgewichtszustand), ferner widerlegt er die ein Jahr früher (Canny, 1960) aufgestellte Behauptung, daß die Neigung  $b$  für verschiedene Pflanzen und Isotopen konstant sei. Nach seinen neuen Untersuchungen findet er für  $b$  bei *Salix* anfänglich niedrige Werte ( $0,1 \text{ cm}^{-1}$ ), später einen Anstieg (bis  $0,7 \text{ cm}^{-1}$ ) und wiederum einen Abfall ( $0,3 \text{ cm}^{-1}$ ), während er früher einen konstanten Wert um  $0,11 \text{ cm}^{-1}$  annahm. In unseren Versuchen ließ sich seine neuere Theorie nicht bestätigen; die gefundenen Neigungen für  $b$  lagen zwischen  $0,100 \text{ cm}^{-1}$  und  $0,170 \text{ cm}^{-1}$  und stützen vielmehr die erste Ansicht über die Konstanz von  $b$ .

In unseren Versuchen über längere Zeiten zeigt es sich erstaunlicherweise, daß sich der logarithmische Konzentrationsabfall von markierten Substanzen über die gesamte Versuchszeit nur wenig ändert (Abb. 2).

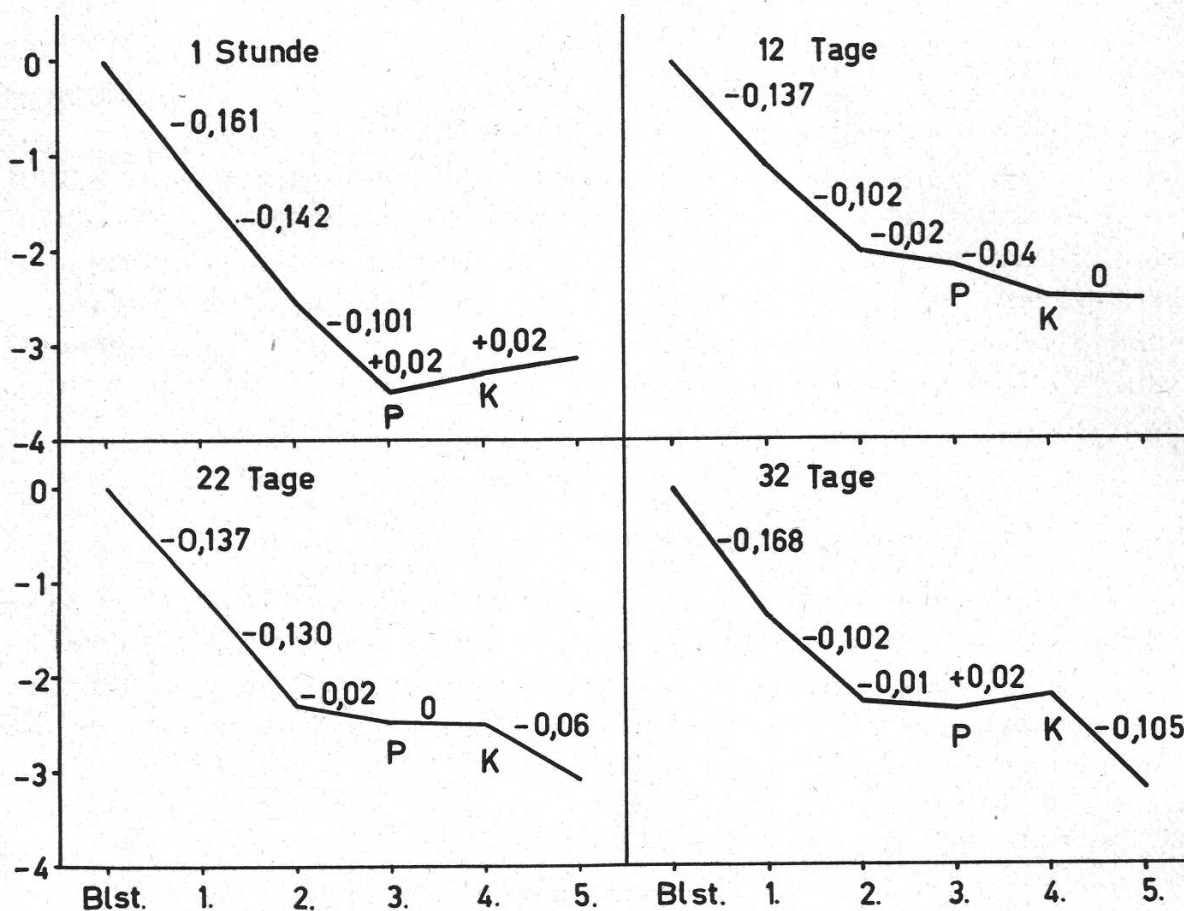


Abbildung 2

Profil der Aktivität in der Hauptachse in halblogarithmischer Darstellung nach einer Stunde (Aktivität im Extrakt, 70% Alkohol), 12, 22 und 32 Tagen (Trockensubstanz, Gesamtaktivität); Fütterung des jüngsten trifoliaten Blattes

Abszisse: Blattstiel (Blst.) des gefütterten Blattes und aufeinanderfolgende Internodien von oben nach unten

Ordinate: Logarithmus von  $\frac{\text{Akt. des betr. Internodiums}}{\text{Akt. Blattstiel}}$

Die Zahlen neben den Kurvenabschnitten geben die Steigung derselben ( $b$  in Formel, siehe Text) an.  $P$  = Primärblattknoten,  $K$  = Kotyledonarknoten.

Bei einer acht Wochen alten Bohnenpflanze finden wir nach einer Stunde im Extrakt (70% Alkohol) eine Verteilung, die in halblogarithmischer Darstellung nahezu linear ist zwischen dem gefütterten Blatt und dem Primärblattknoten ( $P$ ). Zwischen diesem und der Wurzel verläuft die Verteilung umgekehrt, das heißt, wir finden ein Konzentrationsgefälle von den Wurzeln aufwärts, möglicherweise durch Substanzen, die nach oben wandern. Die folgenden drei Kurven für 12, 22, 32 Tage (Total-

aktivität) zeigen Verschiebungen besonders im untern Teil der Kurve, indem sich die anfänglich beim Primärblattknoten nach einer Stunde gebildete Knickstelle um ein Internodium nach oben verlagert und die zu Beginn positive Steigung (*b*) der Geraden wieder verschwindet. Nach 22 und 32 Tagen schließlich verschwindet die Aktivität mehr und mehr aus dem untersten Internodium zwischen Kotyledonarknoten und Wurzel. Die Neigung der Geraden zwischen dem Blattstiel des gefütterten Blattes und den nächsten nach unten folgenden Internodien bleibt jedoch über die gesamte Versuchszeit von bemerkenswerter Konstanz.

### Diskussion

Das nach zeitlich beschränkter Zufuhr von markiertem Kohlenstoff gewonnene Bild der Verteilung von Assimilaten wird bestimmt durch den Transport der Assimilate und sekundärer Stoffwechselprodukte, durch die Fixierung der Assimilate in unlöslichen Zellstrukturen und durch den dissimilatorischen Verlust an markierten Substanzen. Eindeutige Folgerungen bezüglich der Bedeutung des Transportes in bestimmter Richtung und zwischen bestimmten Organen lassen sich erst ziehen, wenn vor allem die Größe des Dissimilationsstoffwechsels bekannt ist. Leider ist der Arbeits- und apparative Aufwand für eine solche Untersuchung, sofern sie sich auf ganze Pflanzen erstrecken soll, außerordentlich groß und kaum zu verwirklichen. Wir haben die nachfolgend zusammengestellten Schlüsse aus unseren Versuchen unter der Annahme gezogen, daß die Atmung gegenüber dem Ausmaß der Substanzverschiebungen durch Transport zurücktrete.

Die gewonnenen Ergebnisse zeigen neue Beziehungen zwischen dem Abtransport von Assimilaten aus Blättern verschiedener Stellung und dem Fruchtwachstum. Wie früher dargelegt wurde, geben junge Blätter innerhalb von 48 Stunden bedeutend mehr Assimilate ab als alte. Ähnliche Ergebnisse erhielten Shiroya et al. (1961) in kurzfristigen Versuchen bei Tabak. Es zeigt sich nun aber bei längerer Versuchsdauer, daß der Abtransport aus jungen Organen nach dieser Zeit praktisch abgeschlossen ist und in den folgenden 30 Tagen nur noch geringe Mengen der bei Versuchsbeginn gebildeten radioaktiven Substanzen das Blatt verlassen. Ein großer Teil des assimilierten Kohlenstoffs (etwa 40%) scheint also schon in den ersten zwei Tagen im Blatt irreversibel gebunden zu werden. Trifoliate Blätter in mittlerer Stellung geben wohl anfänglich weniger Assimilate ab als die jüngeren, zeigen aber noch während der folgenden 30 Tage einen ausgeprägten Abtransport markierter Substanz. Einen ähnlichen Verlauf finden wir auch in den gefütterten Primärblättern; wann in diesen und in den darüberliegenden älteren gefiederten

Blättern die Auswanderung abgeschlossen ist, kann nach dieser Versuchsserie nicht entschieden werden.

Der Gehalt an markierten Verbindungen in *Früchten* zeigt bei Fütterung von gefiederten Blättern eine Kurve, die spiegelbildlich zum Gehalt in den gefütterten *Blättern* verläuft. Nach Verabreichung des Tracers an die Primärblätter ist das Verteilungsbild weniger klar. Während nach zwei Tagen 13,5% der Aktivität in Früchten vorliegen, finden sich nach 12 und 22 Tagen dort nur geringere Mengen, und erst nach 32 Tagen steigt die Aktivität in Früchten über die anfänglich gefundenen Mengen hinaus. Ebenso weisen die Aktivitätsverschiebungen im Stengel auf eine Zirkulation in der Pflanze hin. Jones et al. (1959) beschreiben Stoffwechselkreisläufe in Tabak, die aber, verglichen mit den von uns beobachteten, viel rascher ablaufen und nur wenige Tage beobachtet werden können.

Der hier beschriebene Stoffkreislauf bei *Phaseolus*, an dem auch die Früchte teilnehmen, bestätigt die in unserer früheren Arbeit veröffentlichten Beobachtungen, wonach unter normalen Lichtverhältnissen innerhalb von 72 Stunden mit  $^{14}\text{C}$  gefütterte Früchte bis 50% der assimilierten Aktivität an andere Früchte und in geringerem Maße auch an die vegetativen Organe abzugeben vermögen. Es läßt sich nun fragen, warum dieser Kreislauf bei Fütterung von trifoliaten Blättern nicht so deutlich wird wie bei Primärblattfütterung. Nach der Verabreichung des Tracers an untere trifoliolate Blätter zeigt die Aktivität in den Früchten eine stetige Zunahme, diese ist aber am kleinsten zwischen zwei und zwölf Tagen, während gleichzeitig die darunterliegenden, vegetativen Organe ihrem Maximum zustreben. Bei der Fütterung der jüngsten Blätter sind die Schwankungen wohl nicht signifikant. Früchte werden an den oberen Knoten gebildet. Als zweiter «Sink» für die in den Blättern gebildeten Assimilate wirkt die Wurzel (vegetative Organe unterhalb der Fütterungsstelle), die aber mit wachsender Entfernung von der Fütterungsstelle möglicherweise an Anziehungskraft einbüßt und immer weniger am Kreislauf teilnimmt. Im übrigen können durch die getroffene Einteilung der vegetativen Organe in solche, die oberhalb und unterhalb des gefütterten Blattes liegen, Stoffverschiebungen in den vegetativen Organen unterhalb der Fütterungsstelle nicht erfaßt werden, wenn der Tracer an junge Blätter verabreicht wurde.

Eine weitere Bestätigung der angenommenen Zirkulation ergibt sich aus den Veränderungen der spezifischen Aktivität in den Leitorganen, wobei aber hier nur die Konzentrationsänderungen in den Internodien unterhalb des ersten trifoliaten Blattes sichtbar werden. In den jüngeren Stengelabschnitten ist die Abnahme der Radioaktivität zeitlich recht konstant, was gegen einen intensiven Kreislauf in dieser Region sprechen würde.



## Zusammenfassung

Nach Fütterung von Blättern verschiedener Stellung an *Phaseolus* wurde die Verteilung der Aktivität nach 2, 12, 22 und 32 Tagen untersucht. Es zeigte sich auf Grund des zeitlichen Ablaufs der Aktivitätsverschiebungen zwischen den einzelnen Organen der Pflanze und ferner der Veränderung der logarithmischen Verteilung in der Längsachse, daß besonders im untern Teil des Pflanzenkörpers (zwischen Wurzelprimärblättern und Organen in mittlerer Stellung) während eines Monats nach der Fütterung Stoffwanderungen stattfinden im Sinne entgegengesetzter oder alternierender Bewegungen, an denen auch die Früchte teilnehmen. Der zeitliche Verlauf des Abtransportes von Assimilaten aus jungen und alten Blättern ist stark verschieden: Junge Blätter geben in kurzer Zeit mehr Assimilate ab als ältere, der Rest bleibt aber im Blatt fixiert; aus älteren Blättern werden die Assimilate langsamer, aber über lange Zeit anhaltend exportiert, so daß sie gesamthaft mehr Assimilate abgeben als junge Blätter.

## Literatur

- Belikov J. 1957. Distribution of photosynthesis products in *Soja hispida* in the case of partial removal of beans and leaves. Dokl. Akad. Nauk. SSSR **117**, 904–905.
- Canny M.J. 1960. The rate of translocation. Biol. Reviews **35**, 507–532.
- 1961. Measurements of the velocity of translocation. Ann. Bot. **25**, 152–167.
- Horwitz L. 1958. Some simplified mathematical treatments of translocation in plants. Plant Physiol. **33**, 81–93.
- Jones H., Martin R.V., Porter H.K. 1959. Translocation of  $^{14}\text{C}$  in tobacco following assimilation of  $^{14}\text{C}$ -dioxid by a single leaf. Ann. Bot. **23**, 493–508.
- Koontz H., Biddulph O. 1957. Factors affecting absorption and translocation of foliar applied phosphorus. Plant Physiol. **32**, 463–470.
- Kursanov A.L. 1961. Der Transport organischer Stoffe in den Pflanzen. Endeavour **20**, 19–25.
- Linck A.J., Swanson C.A. 1960. A study of several factors affecting the distribution of  $^{32}\text{P}$  from the leaves of *Pisum sativum*. Plant and Soil **12**, 57–68.
- Mayer A., Porter H.K. 1960. Translocation from leaves of rye. Nature **188**, 921–922.
- Shiroya M., Lister G.R., Nelson C.C., Krotkov G. 1961. Translocation of  $\text{C}^{14}$  in Tobacco at different stages of development following assimilation of  $\text{C}^{14}\text{O}_2$  by a single leaf. Canad. J. Bot. **39**, 855–864.
- Thaine R., Ovenden S.L., Turner J.S. 1959. Translocation of labelled assimilates in the soy bean. Austr. J. biol. Sci. **12**, 349–373.
- Vernon L.P., Aronoff S. 1952. Metabolism of soy bean-leaves IV: Translocation from soy bean-leaves. Arch. Biochem. **36**, 383–398.
- Wanner H., Bachofen R. 1961. Transport und Verteilung von markierten Assimilaten I. Planta **57**, 531–542.