

Zeitschrift: Berichte der Schweizerischen Botanischen Gesellschaft = Bulletin de la Société Botanique Suisse
Herausgeber: Schweizerische Botanische Gesellschaft
Band: 60 (1950)

Artikel: Über die Zuckerwanderung in Erbsenkeimlingen
Autor: Wanner, H.
DOI: <https://doi.org/10.5169/seals-42137>

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: 02.02.2025

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

Über die Zuckerwanderung in Erbsenkeimlingen¹

Von *H. Wanner*

Institut für Allgemeine Botanik der Universität Zürich

(With an English Summary)

Eingegangen am 15. Juni 1950

Die Probleme der Stoffwanderung im Pflanzenkörper lassen sich nach drei miteinander allerdings stark verbundenen Gesichtspunkten gruppieren. Wo werden Stoffe transportiert, welches sind die Wanderstoffe und auf welche Weise geschieht der Transport?

Trotz der großen Zahl von Untersuchungen auf diesem Gebiete der Pflanzenphysiologie sind wir noch weit davon entfernt, ein abgerundetes Bild über die Stoffwanderung vorlegen zu können. Sowohl in bezug auf die Transportwege, den Transportmechanismus wie auch über die Natur der transportierten Stoffe herrschen z. T. noch schwerwiegende Zweifel. Die grobe Einteilung: organische Stoffe werden im Phloem, die anorganischen Salze im Xylem transportiert, scheint durch neuere Untersuchungen nur zum Teil gerechtfertigt zu sein. Nikotin wird durch das Xylem der Tabakwurzel in die oberirdischen Teile der Pflanzen transportiert (Schmid, 1948). Curtis (1935) glaubt wichtige Anhaltspunkte dafür zu haben, daß anorganische Salze auch im Phloem transportiert werden. Die Feststellung über die Natur der Wanderstoffe ist natürlich von den Möglichkeiten ihrer einwandfreien Identifizierung abhängig. Es darf als sicher gelten, daß z. B. in bezug auf den Kohlehydrattransport Saccharose eine große Rolle spielt.

Mason und Maskel sowie Phillis und Mason (1928—33) haben in vielen Untersuchungen über die Stofftransportvorgänge im verholzten Stamm festgestellt, daß für Saccharose ein Konzentrationsgefälle in der Richtung des Transportes besteht, für Glukose jedoch nicht. Wird die Rinde mit dem Phloem in drei Zonen gesondert untersucht, so ergibt sich von außen nach innen, d. h. mit zunehmendem Anteil an Phloem-Elementen, eine zunehmende Saccharose-Konzentration, dagegen eine abnehmende Glukose-Konzentration. Sie spricht eindeutig für Saccharose als Wanderzucker. Für stickstoffhaltige Stoffe wurde von diesen Autoren

¹ Wir verdanken der « Goethe-Stiftung für Kunst und Wissenschaft » einen namhaften Beitrag für die Durchführung dieser Untersuchung und möchten dafür auch hier unseren Dank aussprechen.

auf dieselbe Weise « Kristalloid-Stickstoff » sowie Asparagin-Stickstoff als Wanderform gefunden.

Rasch ablaufende Stofftransportvorgänge spielen sich auch in pflanzlichen Keimlingen ab, weshalb sich solche für Untersuchungen über die Natur der Transportstoffe gut eignen, dagegen weniger für die Feststellung von Transportbahnen. Boysen-Jensen (1915) hat schon in einer früheren Untersuchung (die von Curtis nicht erwähnt wird) festgestellt, daß bei Pisumkeimlingen Rohrzucker der Transportzucker sein müsse. Er konnte zwei Keimungsstadien unterscheiden. Im ersten wird der schon in den Kotyledonen der ungekeimten Erbsen vorhandene Rohrzucker (Glukose ist nur in geringen Konzentrationen vorhanden) verbraucht für Atmung und Wachstum. Im zweiten Keimungsstadium zeigt sich, daß der Rohrzucker der Kotyledonen die Wanderform sein muß. Seine Konzentration (bezogen auf den Wassergehalt) ist in den Kotyledonen größer als in den Embryonen, zudem zeigen abgetrennte Kotyledonen eine Rohrzucker Vermehrung, von den Kotyledonen abgetrennte Embryonen dagegen eine Rohrzuckerabnahme. Die Kotyledonen selbst enthalten nur wenig reduzierende Zucker, während in den Embryonen größere Mengen nachweisbar sind. Boysen-Jensen hat für die Untersuchung über die Zuckerwanderung in den Erbsenkeimlingen diese jedoch nur in Kotyledonen und Embryonen getrennt, während für eine genauere Analyse natürlich auch die Verhältnisse innerhalb der Embryonen selbst untersucht werden müssen. Die Achse des Keimlings müßte ein deutliches Konzentrationsgefälle nach den Bildungsorten zeigen, falls an diesen, wie zu erwarten, der größte Kohlehydratverbrauch stattfindet. Wir haben in Untersuchungen im Zusammenhang mit der Lokalisation der Saccharose-Aktivität auch die Rohrzucker- und Glukosekonzentration in verschiedenen Keimlingsteilen untersucht, und zwar in Segmenten sowohl der Wurzel wie des Sprosses, und sind dabei auf Resultate gekommen, die sich nicht ohne weiteres in das einfache Bild des Zuckertransportes einfügen lassen, das Boysen-Jensen (l. c.) für Erbsenkeimlinge entworfen hat.

Material und Methoden

Es wurden Samen einer *Pisum sativum*-Rasse (gelbe Auskernerbsen) verwendet. Nach der Quellung wurden die Samen in gewaschenem Quarzsand zur Keimung ausgelegt und im Dunkeln bei Zimmertemperatur gehalten. In entsprechenden Zeitabständen gelangten gleiche Portionen zur Analyse. An Parallelproben wurden Frisch- und Trockengewicht bestimmt, um den Wassergehalt als Bezugsgröße für den Zucker zu ermitteln. Reduzierende Zucker wurden mit Hilfe der Methode nach Hagedorn-Jensen ermittelt, die die beste Gewähr für die Erfassung reduzierender Zucker unter Ausschluß anderer reduzierender Substanzen bietet. Nicht reduzierende Zucker wurden durch Hydrolyse mit Salzsäure nach Tollenaar ermittelt. Nach älteren Untersuchungen (Schulze und Frankfurt, 1895) ist Rohrzucker bei Erbsen der quantitativ vorherrschende nicht reduzierende Zucker,

weshalb bei der Darstellung der Resultate die nicht reduzierenden Zucker nur als Rohrzucker aufgeführt werden.

Für die Zuckeranalysen bin ich Herrn Fistarol zu Dank verpflichtet.

Ergebnisse der Zuckeranalysen

In Tabelle 1 sind die Analysen auf reduzierende Zucker und Rohrzucker für 5 Tage und 7 Tage alte Keimlinge zusammengestellt. Wird der Zuckergehalt von Kotyledonen und Embryonen auf das Trockengewicht bezogen, so zeigen die Keimlinge ohne Kotyledonen einen größeren Gehalt sowohl an reduzierendem Zucker wie an Rohrzucker als die Kotyledonen allein. Da für den Transport durch Diffusion aber nur Lösungskonzentrationen in Frage kommen, müssen die Zuckerkonzentrationen auf den Wassergehalt der betreffenden Organe bezogen werden.

Tabelle 1
5 Tage alte Keimlinge

	$\frac{\text{mg reduzierende Zucker}}{100 \text{ mg Trockengewicht}}$	$\frac{\text{mg Rohrzucker}}{100 \text{ mg Trockengewicht}}$	$\frac{\text{mg reduzierende Zucker}}{100 \text{ mg H}_2\text{O}}$	$\frac{\text{mg Rohrzucker}}{100 \text{ mg H}_2\text{O}}$
Kotyledonen	1,07	32,14	0,49	14,67
Embryo . . .	78,18	102,82	7,17	9,43
Total	79,25	134,96	7,66	24,10
7 Tage alte Keimlinge				
Kotyledonen	1,07	25,00	0,46	10,78
Embryo . . .	58,53	71,24	5,43	6,69
Total	59,60	96,24	5,89	17,47

In der zweiten Hälfte der Tabelle 1 sind die entsprechenden Werte enthalten. Es zeigt sich hier eine gute Übereinstimmung mit den von Boysen-Jensen (l. c.) erhaltenen Resultaten. Die Kotyledonen enthalten nur sehr wenig reduzierende Zucker, während der Rohrzuckergehalt sehr groß ist. Umgekehrt verhält es sich mit den Keimlingen ohne Embryonen. Rohrzucker und reduzierende Zucker sind in diesen in größenordnungsmäßig gleicher Menge vorhanden. Für reduzierende Zucker besteht eindeutig ein Konzentrationsgefälle vom Keimling zu den Kotyledonen hin, während beim Rohrzucker ein starkes Gefälle in umgekehrter Richtung geht. Auf Grund dieses Resultates könnte nun tatsächlich angenommen werden, daß Rohrzucker der Wanderzucker sei und reduzierende Zucker sich in den Achsenorganen erst durch die Hydrolyse des Rohrzuckers anhäufen.

Eine Untersuchung der Zuckerkonzentrationen in verschiedenen Zonen längs der Keimlingsachse ergibt nun aber ein komplizierteres Bild (siehe Abbildungen 1 und 2). Für die reduzierenden Zucker und für Rohr-

zucker besteht in der Achse des Keimlings ein Konzentrationsgefälle mit je einem Gipfel am Ende oder unmittelbar hinter demselben. Bei den reduzierenden Zuckern fällt auf, wie bei dieser Unterteilung der Keimlinge auch die Kotyledonen einen kleinen, aber deutlichen Mehrgehalt aufweisen gegenüber den unmittelbar benachbarten Zonen der Keimlingsachse. Von diesem weg steigen die reduzierenden Zucker nach beiden Seiten, d. h. nach der Spitze der Primärwurzel und der Spitzenknospe

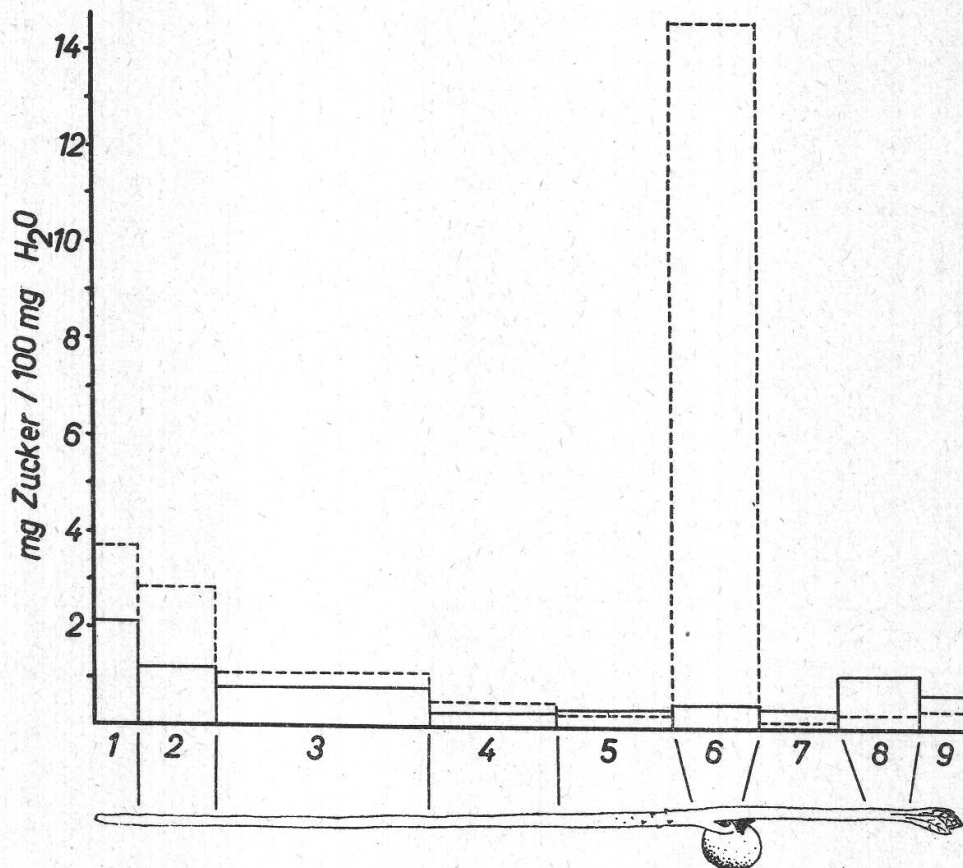


Abbildung 1
 Die Zuckerverteilung in 5 Tage alten Erbsenkeimlingen
 —————: reduzierende Zucker
 - - - - -: Rohrzucker
 Gesamtlänge der Keimlinge \pm 14 cm

des Sprosses. Sproß und Wurzel verhalten sich dabei ziemlich verschieden. Bei der Wurzel wird das Maximum, das übrigens viel höher als bei der Sproßspitze liegt, erst in der äußersten Spitze erreicht (0—2 mm), während bei der Sproßspitze der Achsenteil unmittelbar hinter dieser den größten Gehalt an reduzierendem Zucker aufweist. Die Rohrzuckerkurven verlaufen gleichsinnig wie die Kurven für reduzierende Zucker, mit dem Unterschied allerdings, daß die Kotyledonen eine den Gesamtgehalt an Rohrzucker in den übrigen Teilen des Keimlings weit übersteigende Konzentration aufweisen. Bei 7 Tage alten Keimlingen hat die basale

Wurzelzone einen höheren Zuckergehalt als die nächstfolgende, während bei den 5tägigen diese basale Zone den niedrigsten Rohrzuckergehalt aufweist. Die Zunahme bei 7 Tage alten Keimlingen beruht jedoch nur darauf, daß hier schon Seitenwurzeln entstanden sind, die den Gesamtzuckergehalt dieser Zone offenbar wieder erhöhen.

Diese Beobachtungen zeigen, daß die Konzentrationsgradienten in Sproß und Primärwurzel gerade umgekehrt verlaufen, als nach der offensichtlichen Kohlehydrat-Transportrichtung zu erwarten wäre: Kohle-

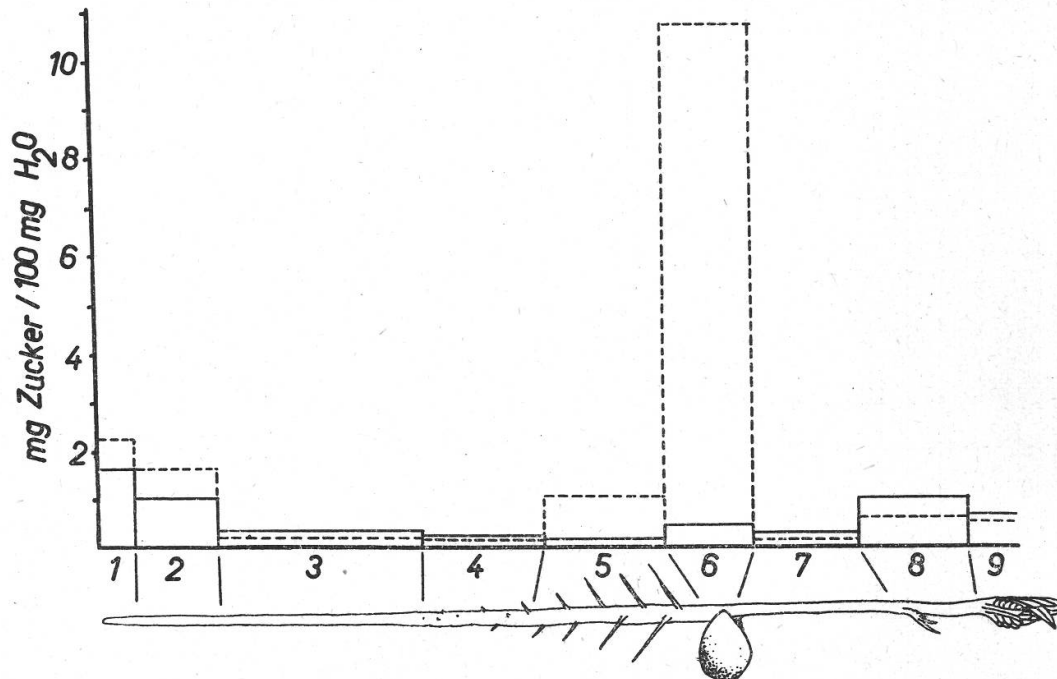


Abbildung 2

Die Zuckerverteilung in 7 Tage alten Erbsenkeimlingen

————: reduzierende Zucker

-----: Rohrzucker

Gesamtlänge der Keimlinge \pm 16 cm

hydrate werden von den Kotyledonen in apikaler Richtung zu den Meristemen und der Streckungszone geleitet, die Gesamtkonzentrationen an Zuckern steigen jedoch in apikaler Richtung.

Diskussion

Ähnliche Resultate haben Curtis und Scofield (1933) erhalten, wobei sie allerdings nicht die Zuckerkonzentrationen, sondern die Gesamtkonzentration osmotisch aktiver Substanzen auf Grund von Messungen der Gefrierpunktserniedrigung von Extrakten feststellten. Curtis folgert daraus, daß auch ein Kohlehydrattransport gegen ein Konzentrationsgefälle erfolgen kann. Er stellt sich damit in Gegensatz

zu den Ansichten von M a s o n und M a s k e l l (l. c.). Diese Autoren haben in zahlreichen Untersuchungen immer wieder gefunden, daß Zucker in der Richtung abnehmender Konzentration transportiert wird. Dabei muß allerdings das einemal (Blattmesophyll/Phloem der Blattadern) angenommen werden, daß Hexose als Wanderzucker auftrete, im anderen, häufigeren Falle (Rinde verholzter Stengel, Rinde/Samenanlagen) dagegen Rohrzucker. Auch L o o m i s (1935) glaubt, daß ein Transport gegen das Konzentrationsgefälle stattfinden kann, indem er in einem Zeitpunkt intensivster Kohlehydratspeicherung in der Maisähre für alle Zuckerfraktionen und für jedes Gewebe negative Konzentrationsgradienten zwischen Ähre und Blättern findet.

M a s o n, M a s k e l l und P h i l l i s (1936) betonen demgegenüber, daß sowohl C u r t i s und S c o f i e l d wie auch L o o m i s nicht genügend auf den Unterschied zwischen Saftkonzentrationen im Phloem und Gesamtkonzentrationen an Kohlehydrat in einer bestimmten Organzone geachtet haben.

Wahrscheinlich lassen sich die negativen Konzentrationsgradienten, auf die wir längs der Achse von Pisumkeimlingen gestoßen sind, ebenfalls auf diesem Wege erklären. In apikalen Wurzelteilen, wo der höchste Zuckerverbrauch beobachtet wird, sind ja die Phloem-Elemente noch nicht vollkommen oder überhaupt nicht (Meristeme!) entwickelt, und wir dürfen dort eine mehr oder weniger gleichmäßige Zuckerkonzentration über den ganzen Organquerschnitt annehmen. In den basalen Wurzelteilen dagegen, die ausgewachsen sind, wird die größte Zuckerkonzentration im Phloem des Zentralzylinders zu erwarten sein. Wird die festgestellte Zuckermenge auf den Gesamtwassergehalt einer Wurzelzone bezogen, so ist die resultierende und für den Transport maßgebende Konzentration in den basalen Wurzelteilen sicher zu klein, da ja auch der Wassergehalt der Wurzelrindenzellen mit erfaßt wird. Es dürfte jedoch ziemlich schwierig sein, die Zuckerkonzentration im Phloem der Wurzel gesondert zu berechnen. Anhaltspunkte könnten vielleicht histologische Untersuchungen über die Entwicklung und über den Gesamtquerschnitt des Phloems der Wurzel in verschiedenen Zonen bieten. Der Wurzelquerschnitt basaler Zonen zeigt (s. z. B. H a y w a r d, 1938, S. 345), daß die Phloemteile des Zentralzylinders nur einen kleinen Anteil am Gesamtquerschnitt der Wurzel haben. Es muß demnach als wahrscheinlich angesehen werden, daß die Zuckerkonzentration des Phloems der basalen Wurzelpartien viel größer ist als die Zuckerkonzentration der apikalen Wurzelteile, in denen der Zucker gleichmäßiger über den ganzen Querschnitt verteilt sein wird. Falls dies zutrifft, so werden sich wahrscheinlich sowohl reduzierende Zucker wie Rohrzucker längs der Achse des Keimlings gleich verhalten. Ob dann die bisherige Folgerung eines positiven Konzentrationsgefälles von den Kotyledonen zum Embryo nur für Rohrzucker, nicht aber für reduzierende Zucker immer noch zutreffen

wird, kann auf Grund der bis jetzt erhaltenen Resultate noch nicht entschieden werden.

Summary

Reducing and non-reducing (sucrose) sugars were determined in young pea-seedlings. There exists a positive concentration gradient from the cotyledons to the whole of the other seedling parts for sucrose but not for reducing sugars. Along the axis of the embryo, the concentration gradients for reducing and non-reducing sugars are both negative from the base to the apex: the root tip shows the highest concentration in reducing and non-reducing sugars of all parts of the root. In the shoot the concentration is highest in the zone immediately below the plumule, while this latter has a somewhat lower sugar content. These results are with all probability *not* to be interpreted as sugar transport against a concentration gradient. The sugar transport in the basal zones of the axial organs will be performed in the phloem parts of the conducting tissue. Now if the sugar content of these parts is related to their total water content, the resulting concentration will be lower than the only relevant concentration in the phloem. In the apical parts of the root and shoot the sugar will probably be more uniformly distributed as in these parts the conducting tissues are not yet or incompletely developed. The *effective* concentration for the sugar transport will consequently be much higher as the *calculated* concentration in the basal parts of the axis while in the apical parts effective and measured concentration are probably not very different. From this consideration it may be followed that the sugar transport in the pea-seedlings is directed along a positive concentration gradient for sucrose but not for reducing sugars from the cotyledons to the apical parts of the seedling.

Literaturverzeichnis

- Boysen-Jensen, P. Jahrb. Wiss. Bot., **56**, 431—446, 1915.
Curtis, O. F. Translocation in Plants, 197—198, 1935.
— and Scofield, H. T. Amer. Jour. Bot., **20**, 502—512, 1933.
Hayward, H. E. The Structure of Economic Plants, New York, Macmillan, 1938.
Loomis, W. E. Bot. Science, **1**, No. 3, 295—306, 1935.
Mason, T. G., Maskell, E. J., and Phillis, E. Ann. Bot., **50**, 23—58, 1936.
— and Maskell, E. J. Ann. Bot., **42**, 571—636, 1928.
Phillis, E., and Mason, T. G. Ann. Bot., **47**, 585—634, 1933.
Schmid, H. Berichte Schweiz. Bot. Ges., **58**, 5—44, 1948.
Schulze und Frankfurt. Zeitschr. physiol. Chem., **20**, 511, 1895, und **27**, 267, 1899.