

Physiologische Untersuchungen über Blattschleime
I. Untersuchungen an *Verbascum densiflorum*

FRIEDRICH NAGLSCHMID, ULRICH KULL und KURT JEREMIAS †
Biologisches Institut der Universität Stuttgart, BRD

Physiological Investigations on Leaf Mucilages
I. Research on the Mucilages of *Verbascum densiflorum*

Key Term Index: leaf mucilage, seasonal changes, water relationships; *Verbascum densiflorum*

Summary

With a modified method for the quantitative determination of mucilages, the content of leaf-mucilages of *Verbascum densiflorum* was determined during the biennial ontogenesis. The sugar composition was measured by thin-layer chromatography after hydrolysis. The mucilage consists of galactose, rhamnose, glucose, arabinose and xylose; in most cases ribose was also found in small amounts. Furthermore, 0.5% peptidic N could not be separated from the mucilage.

The content and the composition of the mucilage depend on the ontogenetic status of the plants. The highest content is reached during blossom-time, the lowest in the summer of the first year. During ontogenesis an increase in mucilage content is correlated with a decrease in water content of the leaves.

The changes in mucilage content, which were observed during ontogenesis, during a day's course in summer and in winter and in plants kept under dark conditions lead to the conclusion that the mucilage has no function as a storage substance.

Plants held under different soil water conditions show varying mucilage contents. During ontogenesis and in plants subjected to warm temperatures during winter, a good correlation between sugar components of the mucilage and leaf water content is observed. The percentages of galactose and arabinose show changes which correspond to the fluctuations in leaf water content; on the other hand, the percentages of rhamnose and glucose show opposite changes.

Taking into consideration the known water-holding capacity of mucilages the above findings suggest that these substances play a role in the regulation of water relationships in *Verbascum* leaves.

Einleitung

Pflanzenschleime sind als Bestandteile zahlreicher Drogen in der Pharmakognosie seit langem bekannt (Übersicht bei TSCHIRCH 1912). Es handelt sich um wasserlösliche, polymere Kohlenhydrate unterschiedlicher Zusammensetzung (SMITH und MONTGOMERY 1959), die sich von den Pflanzengummen dadurch unterscheiden, daß sie keine „Ausscheidungsprodukte“ sind (HIRST 1951). Die meisten Arbeiten über Schleime beschäftigen sich mit der Strukturaufklärung dieser oft sehr komplexen Heteropolysaccharide. Dagegen gibt es nur wenige Untersuchungen zur Physiologie, und die Ansichten über mögliche Funktionen gehen weit auseinander. Einige der Schleime, z. B. diejenigen der Orchideen-Knollen und zumindest manche Samenschleime, dürften Reservestoffe sein (FRANZ und MEIER 1971; FRANZ 1979; STOECK und GRUBERT 1978).

Aufgrund ihrer guten Quellbarkeit sind aber auch Beziehungen der Schleime zum Wasserhaushalt der Pflanzen angenommen worden (SPEGG 1957; TRACHTENBERG und MAYER 1981). VOLK (1938) fand bei Untersuchungen von Pflanzen trockener Standorte schleimartige Substanzen in *Prunella* und stellte eine beachtliche Zunahme im Verlauf des Welkens fest. Untersuchungen von JEREMIAS (1966) ergaben, daß auch mit zunehmender Bodentrockenheit die Menge dieser Substanzen ansteigt. Beziehungen von Schleimen zur Dürre-resistenz nahm FAHN (1974) an. Qualitative und quantitative Veränderungen der Schleime im Verlauf der Vegetationsperiode bei *Althaea* und *Malva* wurden von FRANZ (1966) nachgewiesen. SPEGG (1957) sowie BRECKLE und KULL (1973) konnten zeigen, daß der Schleimgehalt vom Entwicklungszustand der Untersuchungsobjekte abhing.

Aufgrund pharmakologischer Untersuchungen lagen Angaben über das Vorkommen von Pflanzenschleimen in *Verbascum*-Arten vor (TSCHIRCH 1912; BALAVOINE 1946). In der vorliegenden Arbeit wurden das Verhalten der Blattschleime und ihrer Monosaccharid-Bausteine von *Verbascum densiflorum* im Verlauf der Entwicklung untersucht. Tagesgänge, Dürre-, Hunger- und Temperaturversuche sollen Aussagen über die physiologische Bedeutung dieser Pflanzenstoffe ermöglichen.

Material und Methoden

Material

Als Objekt diente die gelbblütige Form von *Verbascum densiflorum* BERTOLONI (*Verbascum thapsiforme* SCHRAD.). Alle untersuchten Pflanzen stammten aus dem Botanischen Garten der Universität Stuttgart. Etwa 2 Monate nach der Aussaat wurden die Jungpflanzen teils ins Freiland, teils einzeln in Töpfe verbracht. Zur Untersuchung gelangten Blätter, die, um tagesperiodische Schwankungen möglichst zu vermeiden, immer zur gleichen Tageszeit (9.00 Uhr) geerntet wurden.

Verbascum densiflorum ist eine bienne Art. Die Untersuchung der jahresperiodischen Verhaltens der Schleimpolysaccharide erstreckte sich von Mai bis zum September des darauffolgenden Jahres, wobei in 14tägigem Abstand geerntet wurde. Versuche zur Klärung des physiologischen Verhaltens der untersuchten polymeren Kohlenhydrate unter verschiedenen Bedingungen wurden mit den Blattrosetten des ersten Vegetationsjahres durchgeführt.

Je ein Tagesgang Ende Juli und Anfang Februar diente der Erfassung tagesperiodischer Schwankungen der Gesamtmenge der isolierten Kohlenhydratfraktion und deren Zusammensetzung.

Das geerntete Blattmaterial wurde nach Bestimmung des Frischgewichts grob zerkleinert, rasch auf -40°C abgekühlt und gefriergetrocknet.

Bestimmung der Schleimgehalte

Für die Reinheit der zu isolierenden Schleimfraktion erwies es sich als günstig, nicht erst diese, sondern bereits das zu extrahierende Pflanzenmaterial von einer Reihe von Inhaltsstoffen zu befreien (SINHA 1960). Eine Reinigung der isolierten Pflanzenschleime durch wiederholtes Umfällen brachte zu hohe Verluste mit sich (KALAC et al. 1968) und war somit im Rahmen unserer Fragestellung nicht günstig. Eingehende Voruntersuchungen führten zu folgendem Verfahren: 200 mg getrocknetes und feingemahltes Pflanzenmaterial wurden bei Zimmertemperatur 2mal 20 min mit je 20 ml 96%igem Äthanol ausgeschüttelt, in der Kühlzentrifuge (etwa 3000 U/min) abzentrifugiert, der Überstand verworfen und das so vorgereinigte Material, das jetzt grau bis bräunlich war, an der Luft leicht angetrocknet. Zur Isolierung der Pflanzenschleime wurde das vorgereinigte Material 2mal 1 h mit je 20 ml dest. H_2O unter Schütteln bei Zimmertemperatur extrahiert, der wasserunlösliche Rückstand abzentrifugiert (etwa 10000 U/min), mehrmals nachgewaschen und die

wäßrigen Extrakte nach Vereinigen am Rotationsverdampfer bei 40 °C bis fast zur Trockne eingedampft.

Der bräunliche Festkörper wurde mit 5 ml dest. H₂O aufgenommen und diese Lösung unter kräftigem Rühren in essigsäuren Alkohol (20 ml Äthanol [96 %] + 0,2 ml Essigsäure) gegossen. Bereits nach kurzer Zeit bildeten sich weiße bis schwach braun gefärbte Flocken, die abzentrifugiert, mehrmals mit Äthanol und anschließend mit Diäthyläther gewaschen wurden. Der so erhaltene Pflanzenschleim wurde im Exsikkator über P₂O₅ über Nacht getrocknet und anschließend ausgewogen. Die auf diese Weise gewonnene Fraktion wird als Gesamtschleimmenge bezeichnet.

Der Schleimgehalt wird in Prozent des Trockengewichts angegeben. Von jeder Probe wurde mindestens eine Doppelbestimmung durchgeführt. Die Fehlerabschätzung der Schleimbestimmung ergab eine Standardabweichung von $s = 0,1$ (in % Trockengewicht).

Saure Hydrolyse der Schleimpolysaccharide

Für den *Verbascum*-Schleim erwies sich nach Vorversuchen folgendes Hydrolyseverfahren (FRANZ 1966, 1969) als günstig:

Der trockene Schleim wurde in kleinen Portionen mit 8%iger H₂SO₄ aufgenommen, so daß etwa 20 mg Schleim in 5 ml 8%iger H₂SO₄ verteilt waren. Diese Lösung wurde im Autoklaven bei 120 °C während einer Stunde hydrolysiert und nach dem Erkalten mit BaCO₃ neutralisiert. Der sich dabei bildende Niederschlag von BaSO₄ wurde abzentrifugiert, mehrmals mit dest. Wasser nachgewaschen und die Extrakte vereinigt. Die quantitative Bestimmung der Zucker erfolgte aus den am Rotationsverdampfer bei 40 °C bis zur Trockne eingedampften, neutralisierten Extrakten.

Der verbleibende BaSO₄-Niederschlag wurde nach FRANZ (1966) auf möglicherweise in Form ihrer Ba-Salze mitgefällte Uronsäuren untersucht.

Kohlenhydratbestimmung

Die Auftrennung der im Hydrolysat befindlichen Zucker bzw. ihrer Derivate erfolgte dünn-schichtchromatographisch mit Essigsäureäthylester/Pyridin/H₂O (2:1:2, v/v) durch dreifache Entwicklung (je 90 min). Nach jeder Entwicklung wurden die Platten kurz an der Luft getrocknet. Zur Sichtbarmachung der einzelnen Komponenten dienten die Farbreaktionen mit Anilinphthalat und mit Orcin-Trichloressigsäure (vgl. JEREMIAS 1958). Um bei diesen Farbreaktionen einen für die quantitative Auswertung unbedingt notwendigen einheitlichen Plattenuntergrund zu erhalten, wurden die Platten durch kurzes Eintauchen in das Farbrea-genz vollständig durchtränkt. Die quantitative Auswertung erfolgte mit dem Scanning-Verfahren durch Absorptionsmessung (KLAUS 1964; JORK 1966, 1973; SEILER und MÖLLER 1969).

Die Flächen der einzelnen Peaks wurden teils planimetriert, teils mit Integrator ermittelt und zu entsprechenden Peaks des auf jeder DC-Platte mitgeführten Standardgemisches in Relation gesetzt. Dadurch konnten sowohl Unterschiede zwischen einzelnen DC-Platten ausgeschaltet als auch Fehler durch Unterschiede in den Absorptionsmaxima von Hexosen und Pentosen umgangen werden.

Die Prüfung auf Uronsäuren erfolgte einerseits entsprechend den Angaben zur quantitativen DC der Neutralzucker, zum anderen aus dem alkoholischen Auszug des bei der Neutralisation der Hydrolysate anfallenden voluminösen Ba-Salz-Niederschlags (FRANZ 1966).

Bestimmung des Stickstoffgehaltes der Rohschleime

Die Bestimmung des Stickstoffgehaltes der Rohschleime erfolgte nach KJELDAHL.

Bestimmung der Aminosäuren im Rohschleimhydrolysat

Die Bestimmung der Aminosäuren erfolgte dünn-schichtchromatographisch mit Methanol:Chloroform: 17% NH₃ (40:40:20).

Zum Nachweis der Aminosäuren diente Ninhydrin (0,2 g Ninhydrin + 96 ml Aceton + 0,5 ml Essigsäure). Um eine einheitliche Färbung zu erreichen, wurde nach dem Tauchverfahren gearbeitet. Auf jeder Platte wurde ein Gemisch von Aminosäuren als Standard mitgeführt.

Ergebnisse

Pflanzenentwicklung und Wassergehalte

Verbascum zeigt im zweijährigen Entwicklungsgang deutliche Entwicklungsphasen. Nach der Keimung im März werden im Laufe des April erste, noch zarte Folgeblätter angelegt. Die Untersuchung begann zum Zeitpunkt der Ausbildung erster Blätter der grundständigen Blattrosette, die sich in der Zeit von April bis August entwickelt. In

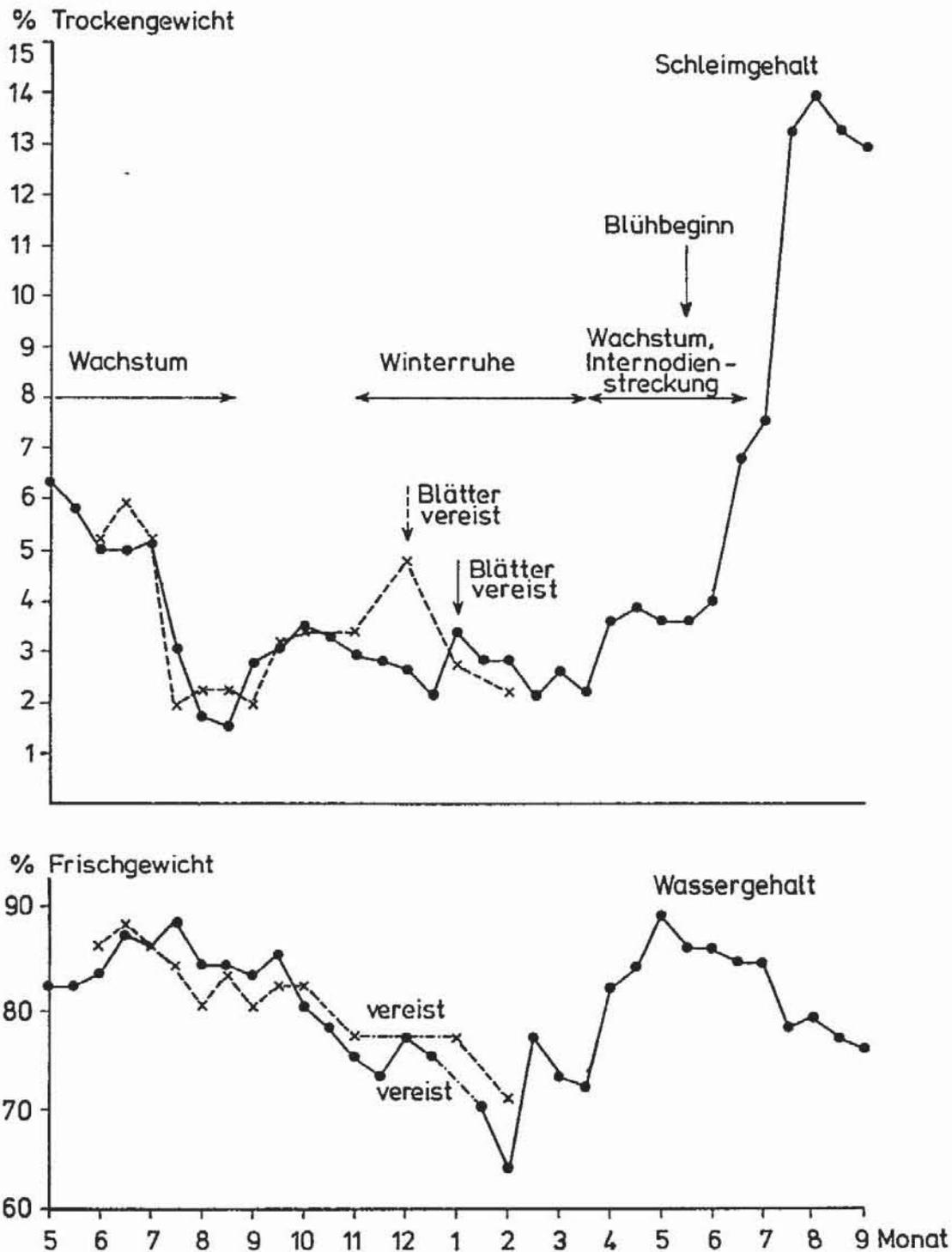


Abb. 1. Schleimgehalte (in % Trockengewicht) und Wassergehalte (in % Frischgewicht) der Blätter von *Verbascum densiflorum* im Verlauf der zweijährigen Entwicklung der Pflanzen. Kreuz-Signaturen: Wiederholungsmessung im folgenden Jahr.

dieser Phase steigt der Wassergehalt der Blätter an (Abb. 1). Ab Ende August wachsen vor allem die unterirdischen Organe; gleichzeitig werden neue Blätter mit mehr Sklerenchym gebildet, so daß es zur Wassergehalts-Abnahme der Blätter kommt. Im Winter zeigt der Wassergehalt der überdauernden Blätter ein Minimum (70—75% des Frischgewichts). Ab März setzt das Wachstum wieder ein; mit der Internodienstreckung werden neue Blätter angelegt; der durchschnittliche Wassergehalt der Blätter steigt bis Mai auf etwa 90% des Frischgewichts an. Ab Ende Mai des 2. Entwicklungsjahres werden an der verholzenden Achse Blüten ausgebildet. Von diesem Zeitpunkt an bis zum Absterben der Blätter im September/Oktobre nimmt der Wassergehalt wieder ab.

Pflanzen, die durch ein Unwetter mit Hagelschlag im August des ersten Entwicklungsjahres stark beschädigt wurden, entwickelten innerhalb von 5 Wochen eine Infloreszenz. Dabei kam es in den neu angelegten Blättern zunächst zu einer Zunahme des Wassergehaltes.

Qualitative Zusammensetzung der Blattschleime

Die Hydrolyse der Schleime ergab stets folgende Monomere: Galaktose, Glucose, Arabinose, Xylose und Rhamnose; außerdem war meist Ribose nachzuweisen. Eine Überprüfung der Schleime auf Uronsäuren, Sulfat und Phosphat sowie Nukleotide (RANDERATH 1972) verlief negativ. Ebenso waren Kontrolluntersuchungen auf eventuell mitextrahierte und mitausgefällte Stärke (Nachweis mit Jodkaliumlösung) negativ.

In allen daraufhin untersuchten Rohschleimen konnte Stickstoff nachgewiesen werden, dessen Gehalt immer um 0,5% des Trockengewichts des Schleims betrug. Prüfungen auf Aminozucker (MOCZAR et al. 1967) verliefen negativ. Dagegen konnten in den Hydrolysaten eine Reihe von Aminosäuren nachgewiesen werden, darunter Serin, Glycin, Lysin, Arginin, Valin, Leucin/Isoleucin, Phenylalanin und Glutaminsäure. 3 weitere Ninhydrin-positive Substanzen waren nicht sicher zu bestimmen. Demzufolge ist der in den Schleimen nachgewiesene Stickstoff hauptsächlich als Peptidstickstoff anzusehen, was einem Peptidgehalt von etwa 2,5—3,5% innerhalb der Schleimfraktion ergibt.

Veränderungen der Gesamtschleimmenge im Entwicklungsgang

Die Veränderungen des Schleimgehaltes der Blätter von *Verbascum* zeigen deutliche Korrelationen zur Entwicklung der Pflanze (Abb. 1). Bei den Untersuchungen nicht berücksichtigt sind die Keimstadien sowie die postflorale Phase.

Der Schleimgehalt nimmt von Mai bis August des ersten Entwicklungsjahres stark ab und steigt dann bis Oktober wieder an. Während der Wintermonate treten zum Teil erhebliche Schwankungen um einen Wert von etwa 3% des Trockengewichts auf. In Fröstp perioden kommt es zur Erhöhung, in warmen Perioden des Winters zu einer Abnahme der Schleimgehalte. In der zweiten Vegetationsperiode nimmt die Schleimmenge der Blätter zunächst allmählich, vom Blühbeginn an aber sehr stark zu, so daß sie im August bis nahezu $\frac{1}{6}$ des Trockengewichts ausmachen kann. Mit dem Beginn des Absterbens nimmt der Schleimgehalt wieder ab. In den aufgrund des Hagelschlags

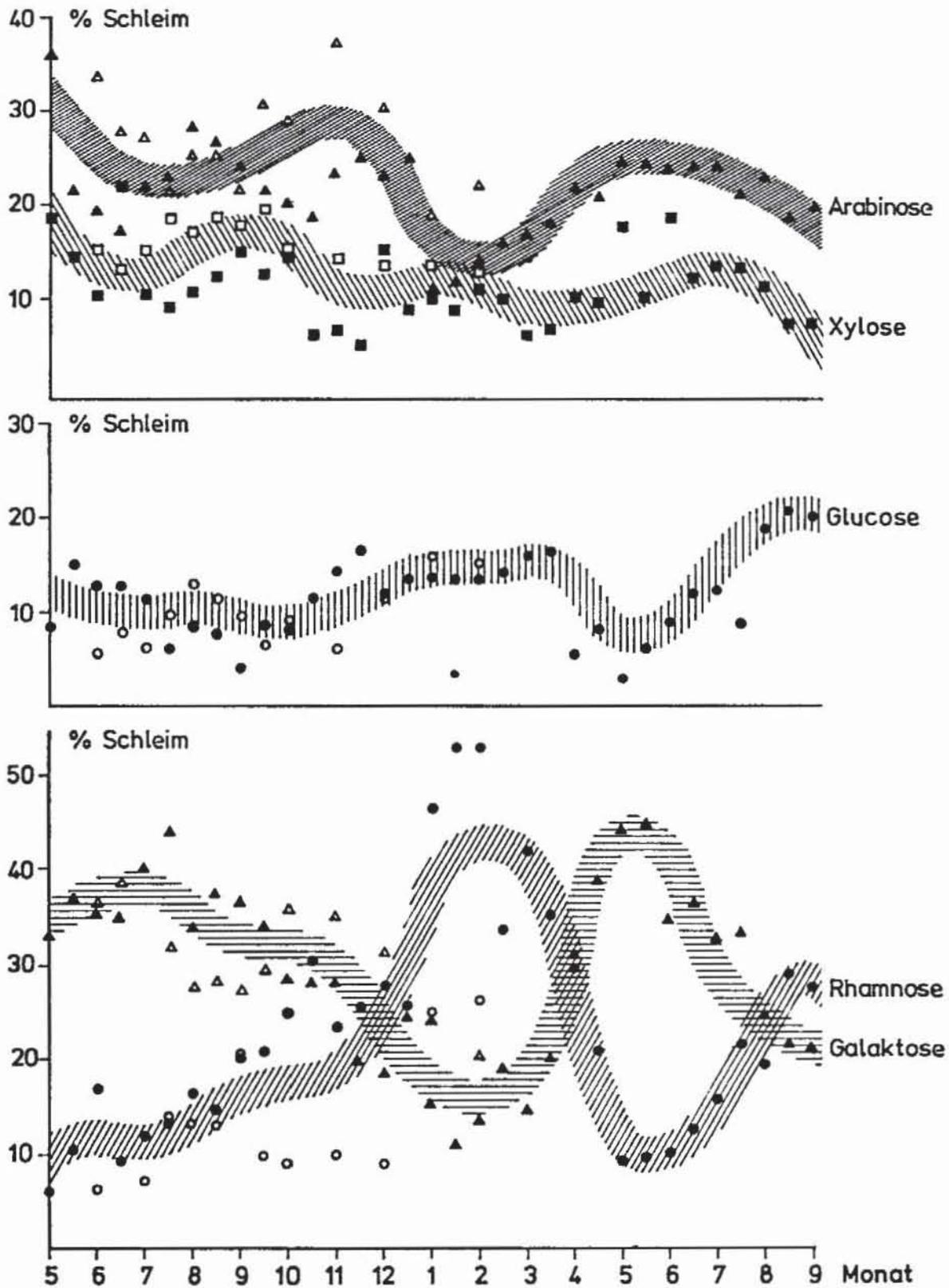


Abb. 2. Monosaccharid-Komponenten des Schleimhydrolyсата der Blätter von *Verbascum densiflorum* im Verlauf der zweijährigen Entwicklung der Pflanzen.

Offene Signaturen: Wiederholung im folgenden Jahr.

im ersten Entwicklungsjahr zur Blüte gelangten Pflanzen steigt die Schleimmenge bis zum November auf 7% an. Auch hier ist also eine Zunahme während der Blühphase festzustellen.

Veränderungen der Zuckerkomponenten des Schleims

Im Verlauf der Entwicklung kommt es zu deutlichen quantitativen Veränderungen der einzelnen Zuckerkomponenten des Gesamtschleims (Abb. 2). Besonders deutlich ist ein gegenläufiges Verhalten von Rhamnose und Galaktose. Galaktose ist von Mai bis Anfang Oktober des ersten Entwicklungsjahres und von Anfang April bis Anfang August der zweiten Vegetationsphase mit jeweils mehr als 30% Anteil Hauptbestandteil des Hydrolysats. Im dazwischenliegenden Zeitraum von Oktober bis April dagegen tritt sie zurück. In diesem Zeitraum ist die Rhamnose vorherrschende Komponente, ihre Mengenzunahme im Spätherbst erfolgt sehr rasch. Die Veränderungen der Arabinosegehalte gehen weitgehend jenen der Galaktose parallel, allerdings sind die auftretenden Schwankungen viel geringer. Xylose und Glucose sind meist untergeordnete Komponenten und ihre Mengenveränderungen weniger regelmäßig. Glucose zeigt die höchsten Anteile im Winterhalbjahr, Xylose hingegen während den Vegetationsperioden. Die Veränderungen der Ribosegehalte sind unbedeutend.

Im zweijährigen Durchschnitt betragen die Anteile der einzelnen Zucker: Galaktose: 29,6%; Rhamnose 22,8%; Arabinose 22,4%; Glucose 12,0%; Xylose 10,9%; Ribose 2,3%.

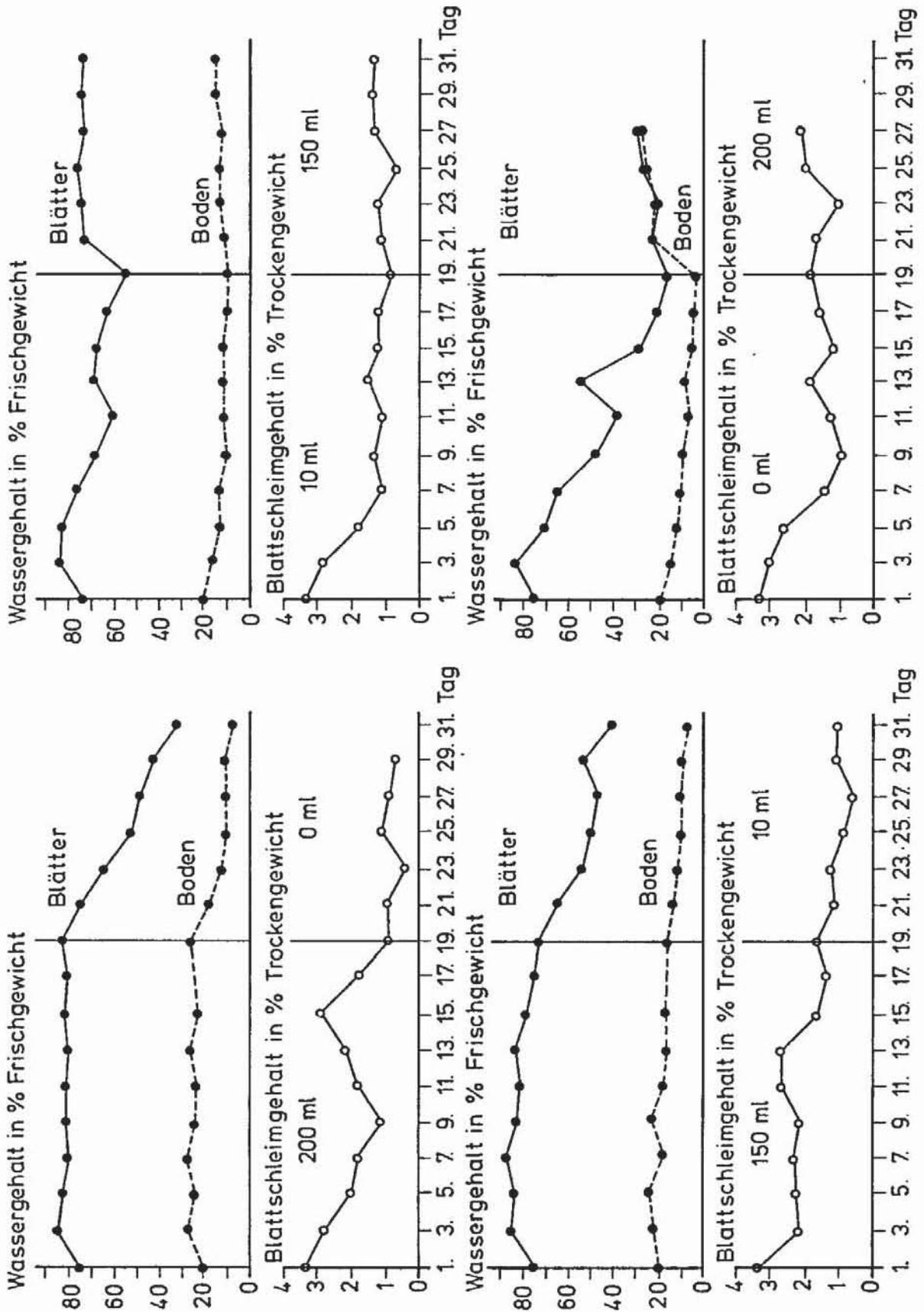
Die Monosaccharide des Blattschleimhydrolysats von *Verbascum* können zu 2 Gruppen unterschiedlichen Verhaltens zusammengefaßt werden. Rhamnose und, weniger deutlich, Glucose haben ihre Maxima im Winterhalbjahr, Galaktose, Arabinose und Xylose hingegen in den Sommerhalbjahren.

Tagesperiodik im Sommer und Winter

An einem Sommertag (Ende Juli) und einem Wintertag ohne stärkeren Frost (Anfang Februar) wurde geprüft, ob Gehalt und Zusammensetzung der Schleime tagesperiodische Veränderungen aufweisen. Im Winter treten solche Effekte nicht ein. Dagegen erfolgt im Sommer eine Mengenveränderung: Der Schleimgehalt sinkt vormittags ab, erreicht um 13 Uhr mit 1,2% einen Minimalwert, steigt dann unregelmäßig an, beträgt in den Abendstunden um 2% und erreicht in der Nacht das Maximum mit 2,3%. Kurz nach Sonnenaufgang liegt die Menge bei etwa 2%. Die Veränderungen der einzelnen Zuckerkomponenten bleiben zumeist unter der Signifikanzgrenze, nur Galaktose nimmt in der Nacht zu und Rhamnose wenig ab.

Dürreversuche

Da Schleime viel Wasser binden können (TRACHTENBERG und MAYER 1981), lag es nahe, zu prüfen, ob bei Dürrebehandlung von Pflanzen Veränderungen der Schleimgehalte eintreten. Die Versuche wurden im Juli durchgeführt und zur Kontrolle teilweise im folgenden Jahr wiederholt. Die eingetopften Versuchspflanzen standen auf Gitterrosten in einem an beiden Stirnseiten offenen Gewächshaus. Jede Versuchs-



pflanze wurde täglich mit einer bestimmten Wassermenge von 0, 10, 150 und 200 ml gegossen. Nach 20 Tagen wurden die täglichen Wassermengen genau im entgegengesetzten Sinn verteilt, d. h.: alle Versuchspflanzen, die bisher 200 ml Wasser erhalten hatten, bekamen nichts mehr, alle mit bisher 150 ml erhielten nun 10 ml usw. Durch diesen Wechsel der Wasserzufuhr sollte versucht werden, trotz der möglicherweise langsamen Reaktion der Pflanzen eine eventuelle Korrelation zwischen Schleimgehalt und Dürreeffekt aufzufinden. Die Veränderungen in Anzahl und Ausbildung der Blätter ließen erkennen, daß die Pflanzen dem Dürrestreß durch Abwerfen der bisherigen Blätter und durch Bildung mehr xeromorpher Blätter zu begegnen suchten. Diese Erscheinung ist bei Dürreversuchen vielfach beschrieben worden (z. B. SCHRÖDER 1937; SIMONIS 1951). Lediglich die Pflanzen, die 200 ml Wasser erhalten hatten, waren noch nach zwanzig Tagen in allen Teilen voll turgeszent. Bei ihnen waren keine morphologischen Veränderungen erkennbar. Alle Versuchspflanzen, die weniger als 200 ml erhalten hatten, waren in ihrem Aussehen dem jeweiligen Trockenstadium angepaßt. Lediglich bei den vollkommen trocken gehaltenen Pflanzen war ein Teil abgestorben. Nach der Veränderung der Wasserzufuhr nach 20 Versuchstagen kam es bei den bisher trocken gehaltenen Pflanzen durch das hohe Wasserangebot vielfach zu Fäulnis. Bei den bisher feucht gehaltenen Pflanzen traten relativ rasch Welkeprozesse ein; der zweite Versuchsteil wurde daher auf 12 Tage beschränkt (Abb. 3).

Alle im Topf gewachsenen Pflanzen wiesen geringere Blattwassergehalte und Schleimgehalte auf als gleichzeitig geerntete Freilandpflanzen. Die Gesamtschleimmenge nahm bei allen Versuchsreihen in den ersten Versuchstagen in ähnlicher Weise ab. Danach stieg sie bei guter Wasserversorgung wieder an, während bei geringer Wasserzufuhr nur unbedeutende unregelmäßige Schwankungen erkennbar waren. Nach der Umstellung der Wasserzufuhr kam es bei den nun feucht gehaltenen Pflanzen zur allmählichen Vermehrung der Schleimmenge, in den nun dem Dürrestreß ausgesetzten zu unregelmäßigen geringen Schwankungen um Werte von etwa 1%. Bei allen Versuchen ist zu erkennen, daß stärker gegossene Pflanzen mehr Schleim enthalten als die trocken gehaltenen.

Die Veränderungen der quantitativen Zuckerzusammensetzung des Gesamtschleims bei unterschiedlichem Dürrestreß erwiesen sich als relativ gering und teilweise uneinheitlich. Beziehungen zum Wassergehalt von Blättern oder des Bodens waren nicht zu erkennen.

Verdunkelungsversuche

Zur Klärung der Frage nach der physiologischen Funktion der Blattschleime als mögliche Speicherstoffe dienten zwei Hungerversuche in den Monaten Juli und Sep-

Abb. 3. Schleimgehalte (in % Trockengewicht) der Blätter und Wassergehalte (in % Frischgewicht) der Blätter von *Verbascum densiflorum* und des Bodens bei Dürreversuchen.

Die eingetopften Pflanzen erhielten zunächst täglich die angegebene Wassermenge von 200, 150, 10 bzw. 0 ml; nach 20 Versuchstagen wurde die Wasserzufuhr wie angegeben verändert.

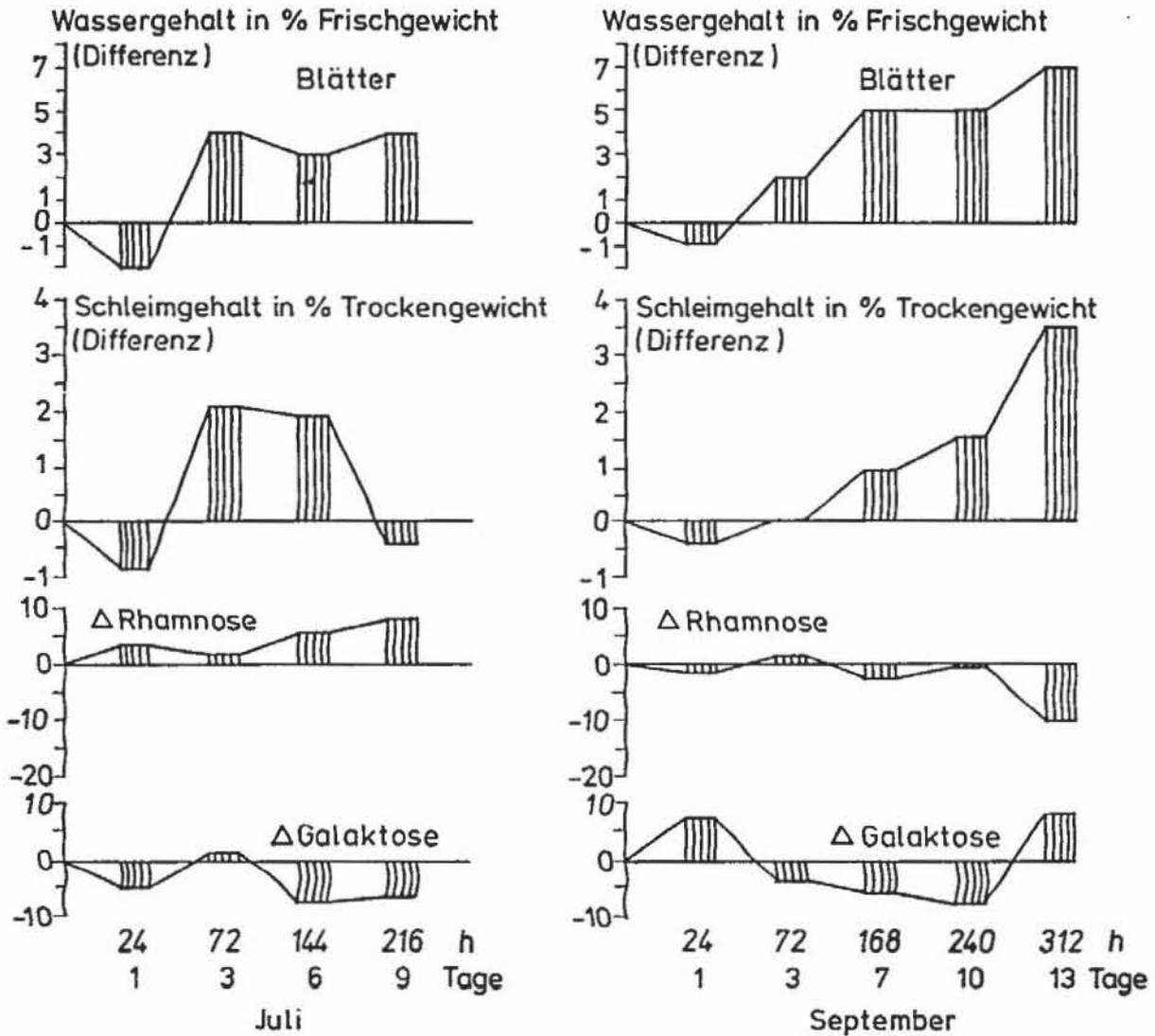


Abb. 4. Veränderungen von Wassergehalt, Schleimgehalt und der beiden wichtigsten Monosaccharid-Komponenten des Schleims (Rhamnose, Galaktose) der Blätter von *Verbascum densiflorum* während einer längerzeitigen Verdunklung im Juli und im September der ersten Vegetationsperiode gegenüber den Werten normal gehaltener Freilandpflanzen.

tember der ersten Vegetationsperiode. Ein Teil der Versuchspflanzen wurde hierzu vollständig mit einer schwarzen Schutzhülle abgedunkelt. Die Ergebnisse dieser Versuche sind in Abb. 4 dargestellt. Man erkennt, daß die Schleimgehalte auch bei längerzeitiger Verdunklung nicht abnehmen. Signifikante quantitative Veränderungen der Zuckerzusammensetzung des Gesamtschleims sind nur bei den Hauptkomponenten Rhamnose und Galaktose festzustellen.

Temperaturversuche

Um festzustellen, inwieweit die Temperatur Einfluß auf die Blattschleime und ihre Komponenten hat, wurden einjährige Versuchspflanzen Anfang Februar teils ins Gewächshaus (18 °C, natürliche Verhältnisse), teils in die Klimakammer (26 °C tags, 22 °C nachts, 8 h Licht) gebracht und in 14tägigem Abstand untersucht. Sowohl im Gewächshaus als auch in der Klimakammer begannen die Pflanzen bereits nach 14 Ta-

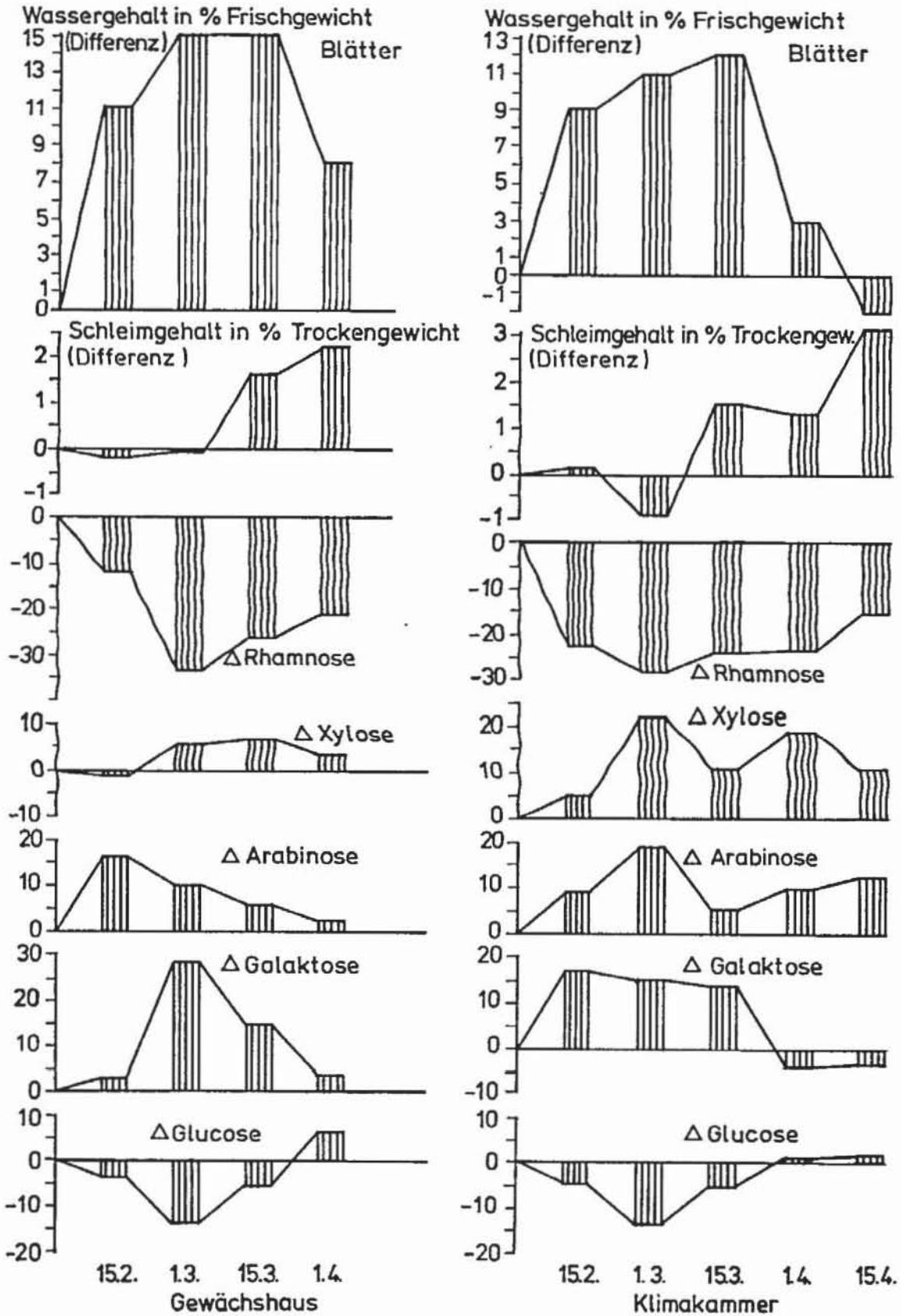


Abb. 5. Veränderungen von Wassergehalt, Schleimgehalt und Monosaccharid-Komponenten des Schleims der Blätter von *Verbascum densiflorum* im Gewächshaus und in der Klimakammer gegenüber den Werten von Freilandpflanzen.

gen mit der Internodienstreckung und nach weiteren 14 Tagen mit der Blütenbildung. Während die Pflanzen im Gewächshaus eine Höhe von etwa 2,50 m erreichten, blieben die in der Klimakammer gehaltenen zwergwüchsig. Die Ergebnisse der Untersuchung zeigt Abb. 5. Die Veränderungen des Gesamtschleimgehaltes und von dessen Komponenten entsprechen jenen, die bei der normalen Entwicklung im Verlauf der Internodienstreckung und der Blütenbildung einige Monate später eintreten. Auffällig ist die Parallelität der Veränderungen des Galaktoseanteils des Schleimes mit den Veränderungen im Blattwassergehalt.

Diskussion

Der Schleim von *Verbascum densiflorum* gehört aufgrund seiner Zusammensetzung zu den Neutralschleimen (SMITH und MONTGOMERY 1959). Die Monomeren Galaktose, Rhamnose, Arabinose und Xylose sind in Schleimen verbreitet. Auch Glucose ist aus Schleimen verschiedener Arten bekannt geworden (z. B. BLAKEMORE et al. 1966; FRANZ 1966, 1969; ANDERSON et al. 1974). Ribose wurde im Blattschleim von *Tussilago* von HAALAND (1969) nachgewiesen; FRANZ (1969) fand sie bei diesem Objekt jedoch nicht. Dies muß kein Widerspruch sein; auch bei *Verbascum* ist Ribose nicht in allen Proben nachweisbar.

Stickstoffgehalte, hervorgerufen durch Aminosäuren bzw. Peptide in der Gesamtschleimfraktion, sind häufig beschrieben worden, so z. B. von HOLZACH und FLÜCK (1950) bei *Tamus* und von KADKOL et al. (1961) bei *Phaseolus*. Inwieweit es sich bei den Peptiden des *Verbascum*-Schleimes um mitgerissene, durch einmalige Umfällung nicht zu entfernende Verunreinigungen handelt, bleibt offen.

Der Gesamtschleimgehalt ist in den Blättern von *Verbascum* stark vom Entwicklungszustand der Pflanzen abhängig. Vor allem in der Blühphase ist dies sehr auffällig. Auch bei den vorzeitig zur Blüte gebrachten Pflanzen nimmt der Schleimgehalt vom Zeitpunkt der Internodienstreckung an zu, ebenso bei den infolge Wundstreß durch Hagelschlag bereits im ersten Entwicklungsjahr blühenden Pflanzen. Vergleichbare Untersuchungen zum Verhalten der Schleimmenge während der Ontogenese liegen von *Diarthron* vor (BRECKLE und KULL 1973). Nach der Keimungsphase nimmt während der vegetativen Entwicklung wie bei *Verbascum* der Schleimgehalt ab; der Anstieg während der Blütezeit ist hingegen bei diesem Therophyten nur wenig ausgeprägt. Wie bei *Verbascum* weisen alternde Blätter auch bei *Citrus* hohe Schleimgehalte auf (SUPRUNOV 1975).

Die Funktion der Pflanzenschleime ist bis heute weitgehend unklar. Eine Rolle als Schutzstoffe gegen Tierfraß (RÄUBER 1910) darf als widerlegt gelten. Manche wasserlösliche Polysaccharide mit Schleimcharakter sind Reservestoffe. In anderen Fällen zeigen die Schleime eher Eigenschaften sekundärer Pflanzenstoffe, die offenbar nicht als Kohlenhydratreserven verwertbar sind. Die Ergebnisse unserer Verdunkelungsversuche bestätigen diese Ansicht und stehen — soweit vergleichbar — mit den Befunden von WIELER (1941) in Einklang. Auch die Veränderungen der Schleimgehalte in der Ontogenese und in den Tagesgängen liefern keinerlei Anhaltspunkte für eine

Bedeutung als Reservestoffe. Die Schleimgehalte sind gerade in denjenigen Entwicklungsphasen hoch, in denen neue Blatt- und Sproßanlagen heranwachsen. Als weitere Funktion wird eine Rolle bei der Regulation des Wasserhaushaltes von Blattgeweben diskutiert (SCHMID 1948; SPEGG 1957, 1959; MOLLENHAUER 1967; CLARKE et al. 1979; TRACHTENBERG und MAYER 1981). Bei *Verbascum*-Blättern erkennt man im Entwicklungsgang Beziehungen zwischen Schleimgehalten und Wassergehalten. So nimmt der Schleimgehalt in den Blättern von Mitte August bis Oktober des ersten und von Mitte Mai bis August des zweiten Jahres zu, während der Blattwassergehalt sinkt. Ebenso steigt die Schleimmenge bei vorzeitiger Internodienstreckung und Blütenbildung, während der Wassergehalt abnimmt. Vergleicht man die Mengenveränderungen einzelner Zucker des Gesamtschleims mit den Veränderungen der Wassergehalte, so sind ebenfalls Beziehungen zu erkennen. Der Galaktoseanteil und in geringerem Maße der Arabinoseanteil des Schleims verändern sich parallel den Blattwassergehalten; entgegengesetzt verhalten sich Rhamnose und weniger deutlich Glucose. Die Parallelität von Galaktoseanteil und Wassergehalt tritt auch bei den Temperaturversuchen klar heraus. Bei den Dürreversuchen ist dagegen keine eindeutige Beziehung zwischen Monomerenanteilen und Wassergehalt der Blätter festzustellen.

Aufgrund der bekannten Biosynthesewege ist ein ähnliches Verhalten von Galaktose und Arabinose einerseits und von Rhamnose und Glucose andererseits nicht erstaunlich. Ob die manchmal beträchtlichen Anteilsveränderungen dadurch zustande kommen, daß verschiedene Polymere mit unterschiedlichem Verhalten vorliegen, bleibt ungeklärt. Die Beständigkeit der prozentualen Zusammensetzung nach Umfällung der Schleime (vgl. BANKS und GREENWOOD 1963) spricht dagegen. Da keine Uronsäuren gefunden wurden, ist eine Beteiligung von Pectinstoffen am Gesamtschleim auszuschließen.

In den Dürreversuchen reagiert der Blattschleimgehalt deutlich auf Veränderungen der Bodentrockenheit. Dabei ist zu berücksichtigen, daß während der Versuchszeit in der normalen Entwicklung der Pflanzen die Schleimmenge abnimmt. Bei Verringerung der Wasserzufuhr folgt auf diese Abnahme nach einiger Zeit ein deutlicher Anstieg, offenbar im Rahmen einer Restitutionsphase (STOCKER 1956). Diese ist beim Schleimgehalt der mäßig trockengehaltenen Pflanzen sehr ausgeprägt, bei den extrem trockengehaltenen zunächst weniger stark. Allerdings reagieren die letzteren langsamer und gleichmäßiger. So ist bei den Pflanzen völlig ohne Wasserzufuhr nach 19 Versuchstagen der Schleimgehalt am höchsten. Für die Annahme einer Beziehung von Schleimmenge zum Blattwassergehalt scheint auch wichtig, daß im Winter bei Frost geerntete Blätter einen erhöhten Schleimgehalt aufweisen. Wenn eine solche Beziehung besteht, so ist eine Bedeutung der Schleime für die Dürre- und möglicherweise auch die Frostresistenz anzunehmen. Bei anderen Objekten ist eine solche bereits von FAHN (1974) sowie CLARKE et al. (1979) diskutiert worden. Man darf vielleicht die Blattschleime von *Verbascum* als eine Art von „Puffersystem“ im Rahmen der Regulation des Wasserhaushaltes ansehen. Sowohl bei Trockenheit als auch bei besonders hohem Wasserangebot, wenn bei *Verbascum* die Gefahr einer Blattfäulnis besteht, scheinen die Blattschleime in der Lage, die eingetretene Streßsituation abzuschwächen. Zu dieser möglichen Funktion von Blattschleimen sind weitere Untersuchungen im Gange.

Für eine solche „Puffer“-Funktion von Schleimen spricht auch ihr Vorkommen sowohl bei Xerophyten wie bei Wasserpflanzen. Für *Verbascum* als zweijährige Art ist eine solche genetisch festgelegte, aber je nach Umweltverhältnissen mehr oder weniger ausgeprägte „Pufferwirkung“ vorteilhaft, da sich an ihrem Standort die Bedingungen während der Entwicklung erheblich ändern können. Die von Umweltbedingungen unabhängige Zunahme der Blattschleime während der Blühphase macht die Blätter in diesem Sinne widerstandsfähiger und könnte daher mit einer Sicherstellung der Fortpflanzung in Zusammenhang stehen.

Herrn Prof. Dr. K.-W. MUNDY haben wir für eine Reihe von Hinweisen zu danken.

Literatur

- ANDERSON, D. M. W., BELL, P. C., and MILLAR, J. R. A.: Composition of gum exudates from *Anacardium occidentale*. *Phytochemistry* **13**, 2189—2193 (1974).
- BALAVOINE, P.: Teneur en mucilage de quelques plantes mucopectiques. *Pharm. Acta Helv.* **21**, 19—22 (1946).
- BANKS, W., and GREENWOOD, C. T.: Physical properties of solutions of polysaccharides. *Adv. Carbohydr. Chem.* **18**, 354—398 (1963).
- BLAKEMORE, W. R., DEWAR, E. T., and HODGE, R. A.: Polysaccharides of the cocoa pod husk. *J. Sci. Food Agric.* **14**, 558—560 (1966).
- BRECKLE, S. W., und KULL, U.: Ist *Diarthron vesiculosum* (Thymelaeaceae) ein ökologisches Rätsel? II. Die Wirkung der Dürre auf Mineralstoffverhältnisse und Kohlenhydrathaushalt. *Bot. Jahrb. Syst.* **93**, 539—561 (1973).
- CLARKE, A. E., ANDERSON, R. L., and STONE, B. A.: Form and function of arabinogalactans and arabinogalactan proteins. *Phytochemistry* **18**, 521—540 (1979).
- FAHN, A.: *Plant Anatomy*, 2nd ed., Oxford 1974.
- FRANZ, G.: Die Schleimpolysaccharide von *Althaea officinalis* und *Malva sylvestris*. *Planta Med.* **14**, 89—110 (1966).
- FRANZ, G.: Untersuchungen über die Schleimpolysaccharide von *Tussilago farfara* L., *Symphytum officinalis* L., *Borago officinalis* L. und *Viola tricolor* L. *Planta Med.* **17**, 217—220 (1969).
- FRANZ, G.: Metabolism of reserve polysaccharides in tubers of *Orchis morio* L. *Planta Med.* **36**, 68—73 (1979).
- FRANZ, G., und MEIER, H.: Bildung und Abbau des Schleimpolysaccharides (Salepmannan) von Orchideenknollen. *Planta Med.* **19**, 326—332 (1971).
- HAALAND, E.: Water-soluble polysaccharides from the leaves of *Tussilago farfara* L. *Acta Chem. Scand.* **23**, 2546—2548 (1969).
- HIRST, E. L.: Die Chemie der Pflanzengummi und -schleime, *Endeavour* **10**, 106—111 (1951).
- HOLZACH, O., und FLÜCK, H.: Untersuchungen über Zusammensetzung und Aufbau der Schleimstoffe von *Tamus communis* L. *Pharm. Acta Helv.* **25**, 300—336 (1950).
- JEREMIAS, K.: Über den Jahresgang einiger Zucker in den Blättern von *Hedera helix*. *Planta* **52**, 195—205 (1958).
- JEREMIAS, K.: Der Einfluß der Bodentrockenheit auf den Zuckergehalt vegetativer Pflanzenteile. *Z. Pflanzenphysiol.* **54**, 237—239 (1966).
- JORK, H.: Direkte spektralphotometrische Auswertung von Dünnschicht-Chromatogrammen im UV-Bereich. *Z. analyt. Chem.* **221**, 17—33 (1966).
- JORK, H.: Beeinflussung der DC-Remissionsmessung durch arbeitstechnische Faktoren. *J. Chromatogr.* **82**, 85—94 (1973).
- KAKOL, S. B., DESIKACHAR, H. R. S., and SRINIVASAN, M.: The mucilaginous principles in black gram. *J. Sci. Indian Res. (New Delhi), Sect. C.*, **20**, 252—253 (1961).

- KALAC, J., HORNAKOVA, E., and ZEMANOVA-SIMALJAKOVA, I.: Purification of linseed mucilage. I Ion exchange column chromatography. *Česk. Farm.* **17**, 423—427 (1968).
- KLAUS, R.: Einige kritische Betrachtungen zur photometrischen Auswertung von Dünnschichtplatten. *J. Chromatogr.* **16**, 311—324 (1964).
- KOKATE, C. K., and RADWAN, S. S.: Mucilage in callus cultures of higher plants. *Phytochemistry* **18**, 622—663 (1979).
- MOCZAR, E., MOCZAR, M., SCHILLINGER, G., and ROBERT, R. L.: A rapid microdetermination of neutral sugars and aminosugars in glycopeptides by thin-layer chromatography. *J. Chromatogr.* **31**, 561—565 (1967).
- MOLLENHAUER, H. H.: The fine structure of mucilage secreting cells of *Hibiscus esculentus* Pods. *Protoplasma* **53**, 353—362 (1967).
- RÄUBER, A.: Die natürlichen Schutzmittel der Rinden. Dissertation, Jena 1910.
- RANDERATH, K.: Dünnschichtchromatographie. Weinheim 1972.
- SCHMID, A.: Pharmakognostische Untersuchungen von Rinden der Genera *Tilia* und *Ulmus*. Dissertation, ETH Zürich 1948.
- SCHRÖDER, J.: Über natürliche und künstliche Änderungen des Interzellularvolumens bei Laubblättern. *Beitr. Biol. Pflanzen* **25**, 75—103 (1937).
- SEILER, N., und MÖLLER, H.: Quantitative Verfahren in der Dünnschichtchromatographie. *Chromatographia* **2**, 273—280, 319—324, 470—475 (1969).
- SIMONIS, W.: Untersuchungen zum Dürreeffekt. I. Morphologische Struktur, Wasserhaushalt, Atmung und Photosynthese feucht- und trockenbezogener Pflanzen. *Planta* **40**, 313—332 (1952).
- SINHA, A.: Chemical examinations of seeds of *Phaseolus glabra*. II. Studies on mucilage. *Indian J. appl. Chem.* **23**, 43—44 (1960).
- SMITH, F., and MONTGOMERY, R.: The chemistry of plant gums and mucilages and some related polysaccharides. New York 1959.
- SPEGG, H.: Untersuchungen zur Lage, Ausbildung und Funktion schleimführender Gewebe bei Malvaceen und Tiliaceen. Dissertation, Tübingen 1957.
- SPEGG, H.: Untersuchungen zur Lage, Ausbildung und Funktion schleimführender Gewebe bei Malvaceen und Tiliaceen. *Planta Med.* **7**, 8—23 (1959).
- STOCKER, O.: Die Dürresistenz. In: *Handbuch der Pflanzenphysiologie* (ed.: W. RUHLAND), **3**, 696—741 (1956).
- STOECK, A., und GRUBERT, H.: Untersuchungen über die Endospermschleime der Samen von *Cercis siliquastrum* L. und *Ononis natrix* L. *Ber. dtsh. Bot. Ges.* **91**, 369—379 (1978).
- SUPRUNOV, N. I.: Polysaccharides of *Citrus limonia*. *Sb. Nauchn. Tr. Ryazan. Med. Inst.* **50**, 12—14 (1975); zit. nach *Chem. Abstr.* **84**, No. 71 438 (1975).
- TRACHTENBERG, S., and MAYER, A. M.: Composition and properties of *Opuntia ficus-indica* mucilage. *Phytochemistry* **20**, 2665—2668 (1981).
- TSCHIRCH, A.: Flores *Verbasci*; im *Handbuch der Pharmakognosie* II/1, 15—23 (1912).
- VOLK, O. H.: Untersuchungen über das Verhalten der osmotischen Werte von Pflanzen. *Z. Botanik* **32**, 65—149 (1938).
- WIELER, A.: Über Schleimendosperme, Schleimzellen und Schleimepidermen. *Protoplasma* **35**, 481—506 (1941).

Eingegangen am 5. Mai 1982

Anschrift der Verfasser: Dr. F. NAGLSCHMID, Prof. Dr. U. KULL, Biologisches Institut, Universität Stuttgart, Ulmer Straße 227, D - 7000 Stuttgart 60.