

科學譯叢

關於植物體內蔗糖的 合成與轉移

A. Л. 庫爾薩諾夫院士等著

科學出版社

科 學 譯 叢

關於植物體內蔗糖的合成與轉移

A. И. 庫爾薩諾夫院士等著

張 偉 成 譯

科 學 出 版 社

1955年11月

內 容 提 要

本書包括了有關甜菜中蔗糖的合成與糖分運輸方面的五篇文章,其中庫爾薩諾夫院士及土爾金娜等人所作之四文(論甜菜植株中蔗糖的合成與轉移;應用同位素方法研究植物中糖分的運輸;和甜菜植物中蔗糖的合成;以及糖用甜菜輸導系統中流動性糖分的類型問題)為作者等近年來的研究成果,這些研究批判了舊有的科崙觀點的不合理,認為:糖用甜菜根部不具有合成蔗糖的能力,蔗糖於甜菜葉中合成而後被輸導組織選擇吸收以蔗糖的磷酸酯或其它狀態運向根部,在這一運輸過程中輸導管組織的呼吸作用起着十分重大的作用;但是作者強調根並非是被動的附屬品而是許多生理活動的積極參加者。而另一方面即本書的第五篇索科洛娃的論文則表示了不同意庫爾薩諾夫院士等的意見,認為甜菜根合成蔗糖的能力是毋庸置疑的。在這裏也可以看出蘇聯科學界中,學術上的討論和批評是多麼普遍和深入。

本書可供生物學、農學工作者及大學有關專業師生參考之用

關於植物體內蔗糖的合成與轉移

О СИНТЕЗЕ И ПЕРЕДВИЖЕНИИ
САХАРОЗЫ В РАСТЕНИИ

原 著 者 [蘇聯] 庫爾薩諾夫院士 等
Акад. А. Л. Курсанов и др.

翻 譯 者 張 偉 成

出 版 者 科 學 出 版 社

北京東皇城根甲42號
北京市書刊出版業營業許可證出字第061號

原文出版者 蘇聯科學院出版社

印 刷 者 北 京 新 華 印 刷 廠

總 經 售 新 華 書 店

書號: 0301

(譯) 190

(京) 0001-1,480

字數: 44,000

1955年11月第一版

1955年11月第一次印刷

開本: 787×1092 1/25

印張: 2 6/25

定價: (8) 0.35元

目 錄

論甜菜植株中蔗糖的合成與轉移·····	M. B. 土爾金娜(1)
應用同位素方法研究甜菜植株中蔗糖的合成···	O. A. 帕甫里諾娃(10)
應用同位素方法研究植物中糖分的運輸·····	
····· A. Л. 庫爾薩諾夫 M. B. 土爾金娜 И. M. 杜秉尼娜	(24)
關於糖用甜菜輸導系統中流動性糖分的類型問題·····	
····· A. Л. 庫爾薩諾夫 M. B. 土爾金娜	(30)
論糖用甜菜中最終合成蔗糖的地位·····	B. E. 索科洛娃(36)

論甜菜植株中蔗糖的合成與轉移

M. B. 土爾金娜

要成功地解決關於蔗糖的生物合成問題，在很大程度上決定於正確地選擇對象。因此，糖用甜菜在這一方面吸引了巨大的注意是很自然的，在甜菜中形成和累積蔗糖的能力表現得特別明顯。但是並非甜菜植株的所有組織均有同樣程度的合成蔗糖的能力。

例如，庫爾薩諾夫(Курсанов)和帕甫里諾娃(Павлинова)^[1]在研究糖用甜菜不同組織中蔗糖的形成時指出，該植物的根不能從單醣合成蔗糖，能實現這一反應的唯一的器官是葉片。這些資料在帕甫里諾娃^[2]利用示踪原子與色層分析法而進行的工作中獲得了證實。因之從科崙(Colin)時代起廣為傳布的概念^[3]就成為極不穩固的了，這一概念認為，根是糖用甜菜中進行蔗糖合成的主要組織。然而，這一陳舊的概念直到現在還有着它的擁護者^[4]。

甜菜植株中合成蔗糖之地位的確定，不僅可以通過在不同組織中直接研究這一反應的方法而進行，同樣地也可通過對沿輸導系統由葉向根轉移的糖分之組成的觀察而進行。實際上，就如庫爾薩諾夫和帕甫里諾娃^[1,2]的資料所述的那樣，如果根不具有從單醣合成蔗糖的能力，而這一合成的地方是葉片的話，那末可以預期，在導管維管束中轉運的糖分應該是蔗糖，或者在所有情況下為某種它最接近的、更有利於沿着輸導系統而轉移的衍生物。另外一方面，如果根能够由單醣合成蔗糖，那末可以預期，即是單醣由葉片流向這裏。

由此可見，沿甜菜植株導管維管束而進行轉移的碳水化合物類型的確定，應該在很大程度上有助於闡明該植物中蔗糖合成的地位問題。

因此，我們開始了特殊的研究，以確定該植物中碳水化合物藉以

進行轉移的類型。我們的研究結果即列於本報導中。以糖用甜菜品種 Верхняя 1025 和 Уладовка 752 作為我們的試驗對象，它們被栽植在充滿土壤的大盆鉢中。

首先研究了糖用甜菜輸導組織中糖分的組成，因為就是這一點，能够對甜菜植株中進行轉移的碳水化合物類型問題給予啓示。

爲了測定糖分，在上半天迅速地由其周圍的葉柄薄膜組織中抽出導管維管束，以 96% 的沸酒精固定之，同時以 82% 的酒精浸出之，然後在 35° 下於真空中驅除酒精（用石油醚處理糖漿以抽出色素和摻脂，然後加入少量溫水）。在以醋酸鉛和離子交換樹脂（陽離子劑 СБС，陰離子劑 ММГ-1）淨化過的水殘餘物中，按 Бертран 法和藉紙上色層分離法測定糖分。爲了比較，不僅在導管維管束中，而且也在其周圍的葉柄薄膜組織中，以及在葉片中，以同樣的方法進行糖分的測定。

以紙上色層分離法確定了，無論在導管維管束中或者在葉片和葉柄組織內，單醣的存在形態爲葡萄糖和果糖，而雙醣——僅爲蔗糖。然而，在不同組織中單醣和蔗糖的絕對和相對含量是十分不同的，這一點由表 1 可見：

表 1 甜菜植株不同組織中糖分的含量
(10 克濕重中的毫克數)

組 織	單 醣	蔗 糖	可溶性糖分總量
葉 片	55	23	78
葉 柄	280	18	298
輸 導 管	143	297	440
根	32	1,038	1,070

由表 1 可見，糖用甜菜的輸導管是十分富於糖分的，並且其中特別豐富的爲蔗糖；同時就在葉片，以及特別是在葉柄的薄膜組織中，則單醣顯著地佔有優勢。其它一些作者也指出了糖用甜菜輸導管中蔗糖的這一優勢^[5, 6, 7]。對此應該說明，實際上輸導束（即維管束——譯者註）中蔗糖的相對佔有優勢還要更大，因爲，由糖用甜菜葉柄中

抽出輸導束來是相當困難的操作，此時維管束一般不能完全與和它相緊接着的葉柄薄壁組織相分離，而這些薄壁組織却是十分富於單醣的。因此，例如按照維拉姆(Willam)^[7]的資料，小心地清除糖用甜菜導管維管束周圍的組織，就可使其中蔗糖
單醣的比例提高到3.5。

蔗糖在輸導束中的佔有優勢是十分特殊和穩定的性狀，這一性狀不僅為糖用甜菜而且也為其它許多植物所特有。例如在車前的導管維管束中，按照我們的資料，蔗糖的佔有優勢為單醣的4倍，按邁遜和邁斯凱爾(Mason and Maskell)^[8]的資料，棉花篩管細胞中蔗糖
單醣的比例，其特有的數值平均為3.5。並且，有趣的在於，以越是

清淨的韌皮部組織進行研究，則發現其中蔗糖的含量越高，單醣的含量越低。特別是，華尼爾(Wanner)^[9]從刺槐(*Robinia pseudo-acacia*)和一種千金榆(*Carpinus betulus*)的皮層獲得汁液之時，在其中只發現了蔗糖，而那時就在其它組織中則單醣佔有優勢。由此可見，在蔗糖於輸導管中佔有優勢方面，糖用甜菜並非是唯一具有這一性狀的植物。比較輸導管中與其它組織中碳水化合物的組成時可看到(見表1)，它在蔗糖
單醣的比例上比之葉片和葉柄的薄壁組織更

類似於根的組成。

糖用甜菜輸導管中轉化酶的測定也指出了導管維管束的碳水化合物代謝與根的碳水化合物代謝的相近似性。由表2可見，與葉片

表2 糖用甜菜不同組織中轉化酶的活性

(2小時內於1克濕重中)

組	織	轉化酶(葡萄糖毫克數)
葉	片	38.6
輸	導管	7.4
葉	柄	15.8

其它組織中轉化酶的活性相比較，輸導組織中這一酶的活性是十分小的。衆所周知，糖用甜菜的根具有弱的轉化酶^[10]。這就指出，在導管維管束中就如在根中那樣，比之在糖用甜菜葉片和葉柄中，具有更適宜在非分裂狀態下保存蔗糖的條件。但是當不是以一克組織，而是以一個葉子計算其醣分數量同時估計到葉片、葉柄和輸導管在其中佔有的百分率時，這一相似點表現得更為明顯。表3的資料指出了這一點。

表3 糖用甜菜不同組織中醣分的含量
(一個葉片內的毫克數)

組 織	組 織 佔 有 的 葉 片 的 %	單 醣		蔗 糖	
		毫克數	佔總量之%	毫克數	佔總量之%
整 葉	100	175.5	100	50.2	100
葉 片	55.2	27.0	15.4	16.5	32.8
葉 柄	34.4	136.7	77.8	10.1	21.4
輸導管	10.4	11.8	6.8	23.6	45.8

由表3第二格可見，葉片部分佔有了葉總重之55.2%，葉柄部分達34.4%，而輸導組織總共為10.4%。然而，儘管如此，達葉片總蔗糖量的46%集中在導管維管束中，而當時這裏所具有的單醣則僅為6.8%。

因此，可作出結論，輸導組織中蔗糖的高含量發生在糖用甜菜根中蔗糖累積之前。所有這些，雖則是間接的，却使得可以認為，進入根部的就是蔗糖。

輸導系統中這樣高的蔗糖含量可以通過兩種方法而造成：或者在自己的輸導束中合成它們，或者由於糖用甜菜這些組織從葉片同化組織中選擇吸收蔗糖。

為了解決這一問題我們進行了試驗，在試驗中以放射性二氧化碳對甜菜植株施用追肥五分鐘。然後對葉片及由葉柄抽出的導管維管束其放射性糖分的含量進行研究。當時以乙醇固定和浸出組織，在分離酒精以後用石油醚和離子

交換樹脂淨化浸出物，然而以紙上色層分離法來研究糖分。以丁醇-醋酸-水(4-1-5)之混合物作為溶劑，而間苯二酚-磷酸作為酮糖的顯色劑，苯胺-鄰苯二酸作為醣糖的顯色劑。相當於蔗糖、葡萄糖和果糖的斑點，以80%酒精浸出之，蒸發浸出液，同時在計數器中檢查其放射性。所獲得的結果說明於表4。

表4 經五分鐘施用 $C^{14}O_2$ 後糖用甜菜葉片和導管維管束中示踪糖分的含量

(一克濕重中每分鐘的脈衝數)

組 織	葡 萄 糖	果 糖	蔗 糖
葉 片	3,100	6,350	29,600
輸導管(取自葉柄下半部)	極微量	極微量	993

當觀看表4時可見，經五分鐘處理後，在糖用甜菜葉片中所發現的碳水化合物組中之放射性碳，主要是在蔗糖的組成中。這就指出，顯然，在光合作用過程中於糖用甜菜葉內所形成的最初的游離糖分乃是蔗糖，而一般在葉中佔有數倍優勢的單醣(見表1)，想必僅僅是重新形成的，可能是由於蔗糖的轉化或者是適當的糖分底磷酸酯的脫磷酸作用的結果。衆所周知，卡爾文和本遜(Calvin and Benson)^[11]在他們自己的以單胞藻進行的試驗的基礎上得出了類似的結論。

然後，由表4可見，就在光合作用開始後經過五分鐘，在導管維管束中即發現了放射性蔗糖，而不是單醣；單醣基本上留在葉片內，在輸導組織中僅僅具有它的踪跡。

因此，可以看到，在光合作用過程中形成的蔗糖底大部分，就在它得以於葉片薄膜細胞中轉化之前即集中在輸導管中了。這說明了，由糖用甜菜葉片向外擴展的糖分即是蔗糖。顯然，蔗糖或某種易於由它而形成的產物，有選擇地為輸導組織的細胞從葉肉中吸收之。

這些資料為我們與杜秉尼娜(Дубинина)共同進行的試驗底另一部分所證實。

爲了進行這些試驗，利用了其放射性爲一毫克中 4200 脈衝/分的示踪蔗糖，該蔗糖是在事先以示踪二氧化碳對糖用甜菜施用追肥後從其根中獲得的。爲獲得單醣的混合物，以轉化酶製劑使示踪蔗糖分解之。

在其放射性上是一致的示踪蔗糖以及葡萄糖和果糖混合物之溶液，被直接滲入整株糖用甜菜的葉片中。經 60 分鐘後，這些葉片的輸導組織區分爲相當於中央葉脈和葉柄基部各個部分，加入少量的水迅速研碎之，然後在懸浮液的狀態沖入圓盤中乾燥之，在計數器中檢查其放射性。兩個這種試驗的結果列於表 5。

表 5 蔗糖或單醣混合物滲入葉片時， C^{14} 沿糖用甜菜導束運轉的比較速度

(100 毫克濕重的導管維管束中每分鐘的脈衝數)

輸導組織的區域	蔗 糖		單 醣	
	試驗 一	試驗 二	試驗 一	試驗 二
中 央 葉 脈	932	555	319	367
葉 柄 基 部	296	421	156	189

由表 5 可知，在滲入蔗糖下比之滲入單醣時， C^{14} 顯著地更易於透入輸導系統，同時更迅速地沿輸導系統而擴展。其特徵爲，在這一情況下放射性糖分的運輸，至少在最初四小時內，僅僅沿着輸導系統而進行，而在葉柄薄膜組織中根本沒有被發現，這就消除了任何關於單醣不顧導管維管束而由葉肉向根作迂迴運輸的假設的可能性。

所有這些使我們認爲，在糖用甜菜中藉以進行糖分運輸的那種類型就是蔗糖，或者有可能爲某種易於由蔗糖形成的產物；而不是單醣。這一運輸是以極大的速度來完成的。例如，以示踪蔗糖溶液滲入糖用甜菜葉子時，我們確定了，在 8 月末至 9 月初，它沿着輸導管的擴展是以 70—80 厘米/小時的速度進行的，即實際上就經過 15—20 分鐘後蔗糖已進入根中。

當比較葉片、導管維管束和根組織中的蔗糖濃度時可看到，它的含量是在運輸的方向增長着的；因之，也就是，蔗糖轉運的事實是相

反於濃差陡度而實現的。

這種運輸既非溶液沿篩管由一處流向它處的結果，況且也不是由於自由的或者甚至於活化了的擴散作用所能使之實現的，而後者都在現在正為某些外國研究者們所主張的^[12]。

蔗糖以巨大的速度以及相反於濃差陡度而運送，顯然，是由於輸導組織積極的生理活動的結果而付之實現的，它應該隨着帶來能的大量消耗。糖用甜菜導管維管束呼吸作用的測定指出，它們具有特殊的呼吸強度，這一呼吸強度為輸導管周圍葉柄薄膜組織的六倍有餘，同時甚至於稍稍高於在生理方面如此活躍的組織——葉片中的這一過程(圖1)。

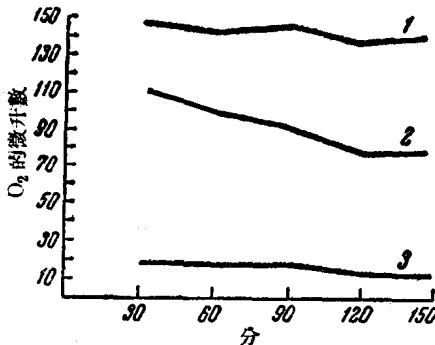


圖1 糖用甜菜中1.導管維管束2.葉片3.和葉柄薄膜組織的呼吸作用(0.5克濕重中 O_2 的微升數)

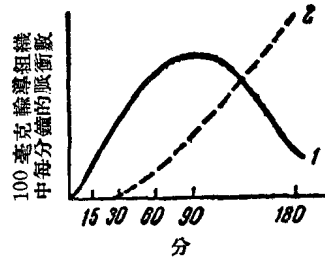


圖2 當以示踪蔗糖滲入葉片時輸導管中 C^{14} 的出現1.在完整的植株中;2.在裁下的葉片中(記錄的時間為滲入蔗糖後之分鐘數)

導管維管束呼吸作用的巨大強度指出了，在這些組織中存在着緊張的新陳代謝，也表明了，其中存在着通過新陳代謝的途徑而轉運有機物質所必需的勢能條件。

然而，植物中轉運蔗糖的最近似的機構還未能闡明；我們不知道蔗糖在其代謝性運輸過程中所遭受到的那些轉變。十分可能，蔗糖的運輸過程與輸導組織的磷素代謝有關，對此，文獻中已有所指示^[13]；但是還有可能，蔗糖的運輸是在它的易於離子化的、與硼酸

相結合的複合體狀態而完成的^[14]。

因此,在糖用甜菜葉內無論於光合作用過程中易於形成的蔗糖,或者由單醣而重新形成的蔗糖^[1, 2],均可容易地透入輸導系統,同時就在這一狀態或者以近似的衍生物類型,積極地向根部轉運,而根本身不具有從葡萄糖和果糖合成蔗糖的能力。雖然如此,但是不可以認為,在累積蔗糖的過程中根的作用是被動的。特別是,當向與葉柄一起和根相脫離的葉片滲入放射性蔗糖時,當時同位素的轉移雖則沒有中止,但是却顯著地減弱了。這一點由圖2可見。

由圖2可見,同位素在與根相脫離的葉片之輸導管中出現得就稍晚(持續到30分鐘),同時,比之完整植株中所進行的顯著地更為緩慢。當時,截斷的葉子的輸導組織中之示踪碳,聚積在葉柄基部,而當時,在整個植株中則 C^{14} 已轉運到根部。當去除根時輸導管中蔗糖運輸速度的降低表明了,根積極地參與了蔗糖的轉運,因之也就參與了蔗糖的累積。

結 論

在甜菜植株葉片的光合作用過程中所形成的最初的游離糖分是蔗糖。蔗糖易於從葉肉透入輸導系統,同時沿着後者而迅速地向根擴展。蔗糖沿導管維管束而運輸,是以70—80厘米/小時的速度相反於濃差梯度而進行的。這種運輸只有由於輸導組織積極的生理活動的結果才可能實現,這一點在這些組織呼吸作用的高強度上獲得了證實。然而,根在糖分累積過程中並非是被動的;它積極地參與蔗糖的轉運和累積,可能也積極地參與進入根組織的蔗糖衍生物的進一步轉變。

本試驗是在庫爾薩諾夫院士指導下完成的,作者對他的有價值的忠告和指示致以深切的謝意。

參 考 文 獻

- [1] Курсанов, А. Л. и Павлинова, О. А., Биохимия 17: 446, 1952.

- [2] Павлюкова, О., *Биохимия* 19: 364, 1954.
- [3] Colin, N. *Rev. gén. Botan.* 28: 289, 321, 368, 1916.
- [4] Соколова, В., *Биохимия* 19: 166, 1954.
- [5] Вотчал, Е. Ф. и Починок Х. Н., *Свекловодство*, т. 1, 1940.
- [6] Окаенко, А., Диссертация, Киев, 1946.
- [7] Willam, A., *Ind. Agr. et Alim.* 69: 763, 1952.
- [8] Mason, T. and Maskell E., *Ann. of bot.* 17: 167, 1928.
- [9] Wanner, H., *Ber. Shewet. Bot. Ges.* 63: 162, 1953.
- [10] Опарин, А. и Дьячков, Н., *Труды ЦИНС*, вып. 1: 5, 1928.
- [11] Calvin, M. and Benson, A., *Science*, 109: 140, 1949.
- [12] Крафтс, А., Карриер, Х. и Стокинг, К., *Вода и ее значение в жизни растений*, ИЛ, М., 1951.
- [13] Курсанов, А., *Бот. ж.* 37: 585, 1952.
- [14] Gauch, H. and Dugger, W., *Pl. physiology*, 28: No. 3, 1953.

[譯自“生物化學”, 1954年19卷3期, 357—363頁; 著者: М. В. Туркина;

原題: О синтезе и передвижении сахарозы в свекловичном растении.]

應用同位素方法研究甜菜 植株中蔗糖的合成

O. A. 帕甫里諾娃

綠色植物中蔗糖的合成作用，長期以來是植物生物化學的未曾解決的問題。近年來，這一問題的研究在兩個主要的方向中發展着：探求植物中蔗糖的最近似的前身，以及探求實現蔗糖合成作用的酶系統。

很多年來在國外的文獻中這樣一種意見佔有着統治地位，這一意見認為，植物中蔗糖的前身是糖的磷酸酯^[1]。這一觀點也為布却南(Buchanan)^[2]所遵循，他認為，蔗糖可能由葡萄糖-1-磷酸酯和果糖-1-磷酸酯而合成；並且，磷酸化的蔗糖衍生物——磷酸蔗糖的形成是在產生蔗糖之先，該磷酸蔗糖是作者在糖用甜菜葉中所發現的。

雖然如此，但是許多研究者的工作指出，在蔗糖磷酸化酶參與下由葡萄糖-1-磷酸酯和果糖-1-磷酸酯形成蔗糖，也即是按照杜多羅夫(Дудоров)對微生物所記載的反應型式，並不表徵出高等植物中實現蔗糖合成的基本途徑。例如庫爾薩諾夫和帕甫里諾娃^[3]指出，糖分的磷酸酯並非是蔗糖的最近似的前身。按照這些作者的意見，形成蔗糖的可能途徑之一——利用帶有1,4-2糖甙鍵的化合物；可能由該化合物，通過糖甙轉移的途徑，而完成葡萄糖根向果糖的轉移。

現在，在文獻中重新出現了個別的指示，它指出，有些植物組織(馬鈴薯的塊莖、野豌豆的種子)含有蔗糖磷酸化酶型式的酶^[4,5]。但是這一種酶存在的證據僅僅是間接的，因為沒有進行它們的分離和詳情的研究。不久以前出現的列洛伊爾和卡爾第尼(Leloir and Cardini)^[6]的工作應該予以重大的注意，他們的工作指出，在小麥和大豆的胚中，同樣也在馬鈴薯的幼芽中含有着一種酶，它在從葡萄糖和果糖的二磷酸二氧嘧啶核苷(уридиндифосфат)形成蔗糖

的過程中起着接觸作用。顯然，糖甙轉移的機構即建立在這一反應的基礎上。

當以帶有 C^{14} 的碳研究光合作用的產物時，在刪列藻 (*Scenedesmus*) 中，也在糖用甜菜葉中發現了葡萄糖二磷酸二氧嘧啶核苷 (уридиндифосфатглюкоза) [7]。

因此，進一步探求植物中負責合成蔗糖的酵素系統，是期望的和必要的。然而，當時注意到，並非植物的所有組織均具有合成蔗糖的能力，可能由於，它們並非都含有適當的酶。

在研究蔗糖合成作用的機構方面，糖用甜菜具有巨大的意義。可以預測，該植物含有活躍的形成蔗糖的系統，特別是根它強烈地累積蔗糖。但是，用一般的分析方法以及真空滲入法以期發現糖用甜菜根中蔗糖的合成作用之企圖，並沒有給予良好的結果 [8]。糖用甜菜底能够實現蔗糖合成的唯一組織是它的葉片。這就使得庫爾薩諾夫和帕甫里諾娃 [8] 來修改科崙的觀點，科崙認為，糖用甜菜中合成蔗糖的地位是根頸和根本身；由葉片流入的同化產物——單醣，以巨大的速度在其中轉變為蔗糖。

關於甜菜植株中形成蔗糖的主要地區是葉片而不是根的概念，引起了支持科崙觀點的研究者們的異議 [9]。但是經過了小心的檢查以後，我們獲得了結論，直到目前為止所用以測定根中蔗糖合成的方法不能給予充分可靠的、足以證實科崙觀點的結果。

雖然如此，但是必需提出，列於索科洛娃 (Сokolova) 論文中的、一些保護在根中進行蔗糖合成的概念底報導 [9]，無疑地，值得予以注意，雖則與以前早已發表的資料相比較 [10, 11]，在這一論文中也沒有包含着任何新的試驗資料。

所有上述的工作均藉助於別爾特蘭 (Bertrand) 法而完成的，但是，因為應用這一方法以測定根中蔗糖合成作用的可能性是十分有限制的，以這一方法所獲得的結果需要加以檢查。因此我們認為有必要利用最新的方法來繼續我們的研究，藉此以最終解決糖用甜菜中合成蔗糖的地位問題。

試 驗 部 分

爲了研究根中蔗糖的合成作用，與真空滲入法一起應用了紙上色層分離法和同位素法。精糖用甜菜品種 *Верхняя* 而進行研究。

因爲本工作是應用放射性糖分而進行的，故我們從事於它們的製劑的製備。製備工作進行如下：對栽植於營養盆中的糖用甜菜葉片以 $C^{14}O_2$ 施肥。爲此，將植株放入密封的玻璃小室中，同時於散光下曝露 2—3 小時。小室中 CO_2 的濃度平均爲 1%，活性爲 0.50 mC。施肥後經過 1—2 天，從植株的根部以普通的方法獲得結晶的蔗糖。製劑的活性平均爲 2000 脈衝/分/毫克。爲了獲得葡萄糖和果糖的混合物，以轉化酶進行蔗糖的轉化。在雙糖充分分解以後，加熱以使酶鈍化。

將所獲得的轉化糖以 0.4 M 的濃度滲入糖用甜菜根部。平均樣本重爲 6 克。經過一定時間後 (1, 3, 5 小時)，以 96% 的酒精將根固定之，然後研碎，以兩倍的 80% 酒精於 70—80° 溫度下浸出之。結合狀的酒精抽出液在真空中濃縮，而後以離子交換樹脂 (陰離子劑 ММГ-1, 陽離子劑 СБС) 或 10% 的醋酸鉛淨化。此外，當處理葉子時，應用了石油醚淨化浸出液以消除色素。

將清淨的溶液放在紙條上 [沃洛達爾斯基 (Володарский) 工廠的紙 №2] 同時應用 *n*-丁醇-醋酸-水 (4:1:5) 的混合物以分離糖分。通常使混合液在色層分析圖上流動 (20—24 小時)，這就促進了斑點的更明顯地分離。

爲了顯現醣已糖應用了苯胺鄰苯二酸^[12]，爲了醣己糖的顯現——磷酸間苯二醣^[13]。於紙上分離糖分之後，表示出蔗糖、葡萄糖和果糖的斑點之狀況的色層分析圖底各個地帶即被割去，以 80% 的酒精浸出之。

色層分析圖的圖案列於圖 1。即如圖 1 指出，顯現出了僅僅色層分析圖的邊緣區，因之也就決定了紙上糖分的狀況。劃有細線的、表示出蔗糖、葡萄糖和果糖狀況的部分被割下而沒有顯示出來。

將從色層分析圖的各個帶浸出糖分時所獲得的溶液濃縮之，放入盤中。之後，於計數器中進行蔗糖和轉化糖放射性的測定。活性以每克濕重組織中每分鐘的脈衝數表示之。此外，由已知的、引入組織的轉化糖製劑的放射性出發，計算了所形成的蔗糖和所消費的單糖之毫克數。爲了在計數器中進行測定，採取了相當於 0.05 克根濕重的浸出液。

所應用的方法使得有可能監視引入根部的放射性糖分的轉變以及觀察示踪蔗糖的形成。在這種情況下，根部原有蔗糖的高含量並不妨礙研究，這就比之別爾特蘭直接測定糖分的方法具有一定的優越性。此外，同位素法的靈敏度要顯著地高出於化學測定法。因此，應用同位素法時，可以覺察到即使是非常少量的、而我們所感興趣的物質的形成。

我們注意到同位素法之後，首先大致地試驗了它對於研究植物組織中蔗糖合成過程的適用性。為檢驗這一方法而選擇的對象為糖用甜菜的葉，它是能够有力地從葡萄糖和果糖合成蔗糖的。

因為在關於葉中由單醣合成蔗糖的問題方面已具有許多的資料，所以就使我們有可能把由化學方法而獲得的這一方面的已知數值來和藉同位素法而獲得的結果相比較。葉中蔗糖合成作用的測定和計算按上面所指出的方法進行。除了測定蔗糖合成的定量方法之外，也應用了定性的方法——放射性自動照相。以下引用了典型試驗之一的結果，它是藉滲入了 $0.2M$ 含 C^{14} 的葡萄糖和果糖溶液的糖用甜菜葉子而進行的(表1)。

表1 糖用甜菜葉中蔗糖的合成和放射性單醣的消費
(脈衝/分和一克葉片濕重中的毫克數)

處理時期	單 醣		蔗 糖 的 合 成	
	脈衝/分	毫克數	脈衝/分	毫克數
滲入後立刻固定	8666	5.77	83	0.05
一小時	5858	3.9	1549	1.03
三小時	2921	1.95	3935	2.62

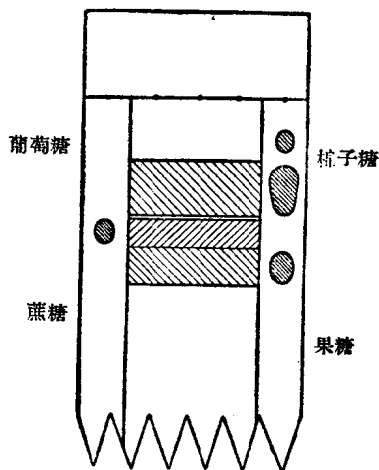


圖1 糖分在紙上分離的圖案以及各個糖分斑點的狀況之確定而未顯示出色層分析圖的主要部分