

Zum Reservestoffwechsel von Stumpfblättrigem Ampfer (*Rumex obtusifolius* L.)

V. LANG, G. VOIGTLÄNDER UND
W. KÜHBAUCH *Institut für Grünlandlehre der
Technischen Universität München in Freising-
Weißenstephan, Bundesrepublik Deutschland*

Received 1 June 1974

Zusammenfassung: Summary: Résumé

Es wurden die Monosaccharid-, Disaccharid- und Stärkegehalte in Wurzeln und Spross von *Rumex obtusifolius* in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium untersucht. Es zeigte sich, dass der Reservestoffwechsel von *Rumex obtusifolius* durch drei Phasen gekennzeichnet ist. (1) Phase: Die Pflanze treibt nach dem Winter oder nach einem Schnitt aus. In dieser Zeit nimmt der Stärkegehalt in den Wurzeln ab. Es findet keine Einlagerung statt. (2) Phase: Ab etwa 30 cm Wuchshöhe der blütentragenden Sprosse beginnt die Einlagerungsphase. Es erfolgt ein sprunghafter Anstieg der Stärkegehalte in den Wurzeln. Die Einlagerungsphase endet ausgangs der Blüte mit dem Abschluss der Sprosstreckung. (3) Phase: Die Samen reifen ab, die blütentragenden Sprosse vertrocknen. Der Stärkegehalt der Wurzeln verändert sich nur noch geringfügig.

Diese Befunde deuten darauf hin, dass die grösste Menge an Herbiziden vom Typ der Phenoxyverbindungen kurz vor und während der Blüte in die Speicherorgane von *R. obtusifolius* transportiert werden dürften.

Storage metabolism in broad-leaved dock (Rumex obtusifolius)

The amounts of monosaccharide, disaccharide and starch present in roots and shoots of *Rumex obtusifolius* were investigated together with their relationship to the stage of development of the plant. It was found that storage metabolism of *R. obtusifolius* is characterized by three phases. Phase 1: the emergence of shoots after the winter or after cutting. During this period the starch content of the roots decreases and no storage takes place. Phase 2: When the flower-bearing shoots are about 30 cm long. The storage phase now begins and an abrupt increase in the starch content of the roots occurs. The storage phase ends with the opening of the flower after the completion of shoot elongation. Phase 3. The seeds ripen and the flower-bearing shoots wither. Changes in the starch content of the roots are insignificant.

These findings indicate that the majority of the phenoxy-type herbicides might well be translocated into the storage organs of *R. obtusifolius* shortly before and during flowering.

Métabolisme des réserves chez la patience sauvage (Rumex obtusifolius)

Les teneurs en monosaccharide, en disaccharide et en amidon présentes dans les racines et les pousses de *Rumex obtusifolius* ont été évaluées en même temps que leur relation avec le stade de développement de la plante. Il a été constaté que le métabolisme des réserves chez *R. obtusifolius* est caractérisé par trois phases: Phase 1: sortie des pousses après l'hiver ou après une coupe. Durant cette période, la teneur en amidon des racines décroît et il n'y a pas de mise en réserve. Phase 2: lorsque les hampes florales ont environ 30 cm de long. La phase de mise en réserve commence alors et un brusque accroissement de la teneur en amidon se produit. La période de mise en réserve se termine avec l'ouverture de la fleur, après l'élongation complète de la tige. Phase 3: les semences mûrissent et les hampes florales se fanent. Les changements de teneur en amidon des racines sont insignifiants.

Ces résultats montrent que la majorité des herbicides de la série phénoxy peuvent aisément migrer dans les organes de stockage de *R. obtusifolius* peu de temps avant la floraison et pendant celle-ci.

Einleitung

Der Stumpfblättrige Ampfer ist ein mehrjähriges Unkraut des Dauergrünlandes. Auf Grund seiner umfangreichen Wurzelbildung ist eine Bekämpfung auch heute noch schwierig. Zur Ampferbekämpfung eignen sich Herbizide vom Typ der Phenoxyverbindungen. Da diese Wuchsstoffpräparate in der Pflanze mit dem Phloemstrom transportiert werden, hängt der Erfolg der chemischen Bekämpfung von der Intensität und der Richtung des Saftstromes ab, mit dem Assimilate in die Reserveorgane eingelagert bzw. als Reservestoffe ausgelagert werden (Müller, 1969, 1972). Die vorliegende Arbeit befasst sich deshalb mit den Veränderungen des Monosaccharid-, Disaccharid- und Stärkegehaltes in Wurzeln und Spross von *Rumex obtusifolius* in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium der Pflanze und mit den Möglichkeiten, die Richtung des Assimilattransportes am äusseren Erscheinungsbild der Pflanze zu bestimmen.

Material und Methoden

Die Versuchspflanzen wurden aus Samen in mit

Sand gefüllten Mitscherlichgefäßen (Inhalt 6, 2 l.) gezogen. Die Grunddüngung betrug 2,0 g K₂O bzw. 1,5 g P₂O₅/Topf. Jede Woche wurden nach der Probenahme 0,1 g N/Topf gedüngt. Die wöchentliche Verteilung der N-Gaben sollte einen unterschiedlichen Einfluss der N-Düngung auf die Kohlenhydratgehalte der einzelnen Proben ausschalten. Die Töpfe wurden bei ca. 20°C im Treibhaus aufgestellt. Es werden die Ergebnisse der Kohlenhydratanalysen von drei Versuchen dargestellt:

Versuch A: Entwicklung der Ampferpflanze von der Keimung bis zur Samenreife

Versuch B: Schnitt in der Samenreife auf eine Stoppelhöhe von 4 cm; Beobachtung des erneuten Austriebes bis zur Samenreife

Versuch C: Nach dem Abreifen der Samen zwölfwöchige Behandlung in der Kühlkammer bei +2°C und 10 h Belichtung, danach Beobachtung des Austriebes bis zur Samenreife.

Im Abstand von einer Woche wurden jeweils aus 2 Töpfen die Pflanzen entnommen und der Monosaccharid-, Disaccharid- und Stärkegehalt von Wurzeln und Spross bestimmt.

Die quantitative Zuckerbestimmung erfolgte nach einem von Kühbauch (1973) beschriebenen Verfahren, in Anlehnung an die kolorimetrische Zuckerbestimmung von Nelson (1944) und Somogyi (1952). Auf Grund von Vorversuchen mit heißen und kalten wässrigen Lösungen verschiedener Alkoholkonzentrationen wurden die Zucker aus der gefriergetrockneten Pflanzensubstanz mit kaltem (Raumtemperatur) 80%igem Äthanol extrahiert. Der Stärkegehalt des Extraktionsrückstandes wurde nach McCready *et al.*, (1950) und Loewus (1952) bestimmt. Sämtliche Gehalte wurden als Glucose berechnet.

Ergebnisse

(1) Zur Entwicklung der Ampferpflanze

Nach der Keimung des Samens wird zunächst eine Pfahlwurzel und eine Blattrosette gebildet. Wie unsere Beobachtungen ergaben, verzweigt sich der Hauptspross etwa ab dem 10. Laubblatt; d.h. in den Achseln der ältesten Blätter entstehen weitere Blattrosetten. Zum gleichen Zeitpunkt verzweigt sich auch die Pfahlwurzel, indem sich neben der Hauptwurzel auch Seitenwurzeln verdicken. Die Verdickung der Pfahlwurzel kommt durch die

Einlagerung von Stärke in das Rindenparenchym zustande (Roberts & Hughes, 1939).

Aus einer Keimpflanze entstanden Pflanzen mit durchschnittlich 8 samentragenden Sprossen und einer entsprechenden Anzahl (meist mehr als 8) verdickter Haupt- und Seitenwurzeln. Als eine Ampferpflanze wird im folgenden ein Gebilde bezeichnet, das aus mehreren miteinander verwachsenen rübenförmigen Wurzeln besteht, aus denen sich mehrere Blattrosetten und samentragende Sprosse entwickeln können. Zur Beschreibung des Entwicklungsstadiums dienen die Wuchshöhe der blüten- und samentragenden Sprosse sowie Angaben zur Blüte und zum Reifegrad der Samen.

Der Samen von *Rumex obtusifolius* ist ein dreikantiges Nüsschen, das von den drei inneren Hüllblättern umgeben ist. Diese Hüllblätter tragen Schwielen und an beiden Seiten 2–5 pfriemliche Zähne (Brouwer & Stählin 1955). Wir fanden je Spross etwa 2200–2600 Samen.

(2) Versuch A

In dieser Versuchsreihe wurde die Entwicklung der jungen Ampferpflanze von der Keimung bis zur Samenreife verfolgt. Nach der Bildung des 10. Laubblattes war genügend Substanz gebildet, um damit eine chemische Analyse durchführen zu können. In den Abbildungen 1 und 2 sind die Monosaccharid-, Disaccharid- und Stärkegehalte in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium dargestellt. Tabelle 1 enthält die wichtigsten Merkmale des Entwicklungsstadiums der Pflanze. Es wird die

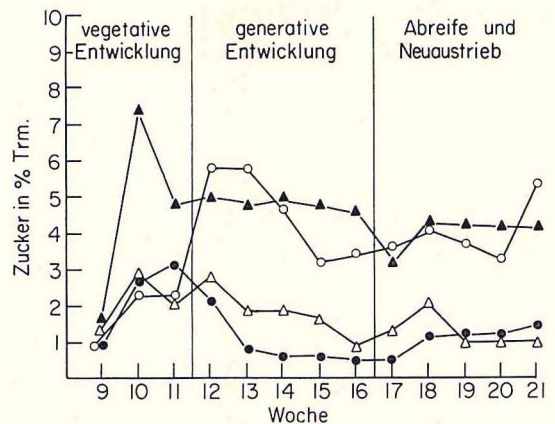


Abb. 1 Mono- (○ ●) und Disaccharidgehalte (△ ▲) in Wurzeln (● ▲) und Spross (○ △) von *Rumex obtusifolius* in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium, Versuch A.

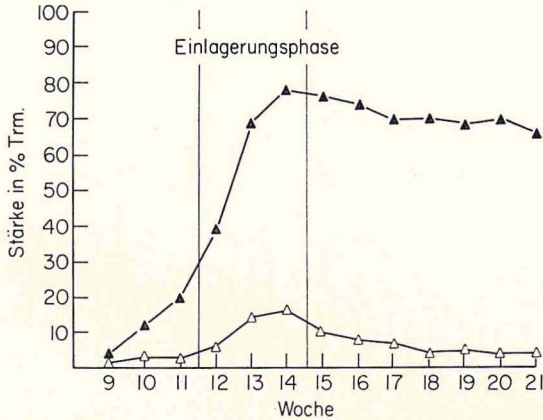


Abb. 2 Stärkegehalte in Wurzeln (▲) und Spross (△) von *Rumex obtusifolius* in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium, Versuch A.

Tab. 1 Erläuterungen zu den Abbildungen 1 und 2

Alter in Wochen	Wuchshöhe des Sprosses (cm)	Sonstige Merkmale
8	—	8-Blatt-Stadium
9	—	10-Blatt-Stadium
10	—	Bildung von Nebenrosetten
11	—	4 Rosetten
12	15–20	Streckungswachstum hat begonnen, 3 Knoten sichtbar
13	etwa 80	Knospen grün, geschlossen
14	etwa 100	Narben sichtbar Blüten stäuben
15	110–120	Nüsschen gebildet, Ende des Streckungswachstums
16	—	Nüsschen werden braun
17	—	Nüsschen werden hart
19	—	Nüsschen reif; Hüllblätter werden braun, samen tragende Sprosse vertrocknen
20	—	Abreife und Neuaustrieb
17–20	—	Abreife und Neuaustrieb

Entwicklung des Hauptsprosses (= ältester Spross) beschrieben. Die Nebensprosse entwickelten sich etwa 8 Tage später. Gegen Ende der Blüte und während der Abreife war der Unterschied zwischen Haupt- und Nebensprossen jedoch nur noch gering. Der Spross enthält relativ grosse Mengen Monosaccharide und weniger Disaccharide. In der Wurzel ist es umgekehrt; relativ hohen Disaccharidgehalten stehen geringe Monosaccharidgehalte gegenüber. Saccharose ist die Transportform der Zucker in der Pflanze (Ziegler, 1968). Die Kohlenhydrate gelangen

in Form der Saccharose in die Wurzeln, wobei sie kurzfristig als Saccharose gespeichert werden können (Hehl, 1971). Darauf weist der von uns gefundene sehr hohe Saccharosegehalt der Wurzeln im Alter von 10 Wochen hin. Zu dieser Zeit ist der Stärkegehalt der Wurzeln noch relativ niedrig. Die bevorzugte Speicherform der Kohlenhydrate ist aber in den Ampferwurzeln die Stärke; die Stärkekonzentration kann in den Wurzeln später eine beachtliche Höhe erreichen.

Die höchsten Monosaccharidgehalte im Spross fanden wir zur Zeit der Sprossstreckung. Zu dieser Zeit ist die Photosynthesekapazität wohl am höchsten ausgelastet (Römer, 1971); es fallen die meisten Primärzucker an. Etwa gleichzeitig beginnt der sprunghafte Anstieg der Stärkekonzentration in den Wurzeln. Die Pflanze weicht einem durch die Monosaccharide ansteigenden osmotischen Wert durch die Bildung hochpolymerer osmotisch unwirksamer Kohlenhydrate aus. Im weiteren Verlauf der generativen Entwicklung nimmt der Zuckergehalt des Sprosses ab, während in der Sammelstelle für hochpolymere Kohlenhydrate, den Wurzeln, der Stärkegehalt bis zur Blüte der Sprosse erheblich ansteigt. Die Verlagerung der Kohlenhydrate in die Wurzeln scheint beim Abreifen der Samen zu einem Stillstand zu kommen; denn zu diesem Zeitpunkt erreicht der Transportzucker Saccharose im Spross und eine Woche später in den Wurzeln seinen tiefsten Wert. Nach dieser Einlagerungsphase fällt der Stärkegehalt in den Wurzeln geringfügig, im Spross dagegen etwa auf ein Drittel des höchsten Wertes. Dieser Zeitraum ist vom Habitus der Pflanzen her gekennzeichnet durch das Absterben der samen tragenden Triebe und die beginnende Bildung von neuen Blattrosetten.

Die Phase der stärksten Einlagerung beginnt demnach mit der Bildung der Blütentriebe und endet ausgangs der Blüte. Zu diesem Zeitpunkt endet auch das Streckungswachstum der Sprosse.

(3) Versuch B

Nach der 21. Woche wurden weitere Versuchspflanzen bis auf eine Stoppelhöhe von 4 cm geschnitten und die Veränderung der Kohlenhydratgehalte während des Austriebes bis zur erneuten Samenreife verfolgt. In den Abbildungen 3 und 4 sind die Monosaccharid-, Disaccharid- und Stärkegehalte aus diesem Versuch in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium dargestellt. Tabelle 2 enthält die wichtigsten äusseren Merkmale der Entwicklungsstadien,

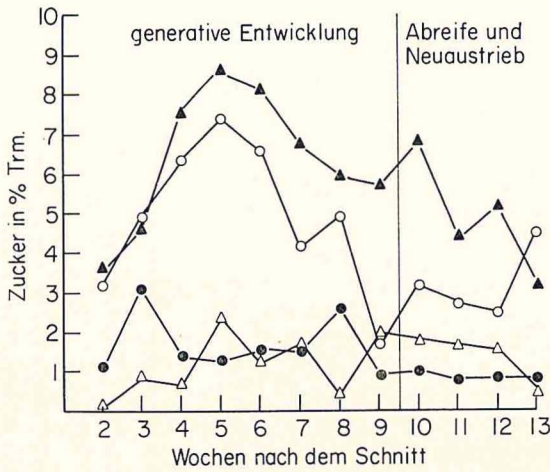


Abb. 3 Mono- (○ ●) und Disaccharidgehalte (△ ▲) in Wurzeln (● ▲) und Spross (○ △) von *Rumex obtusifolius* in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium, Versuch B.

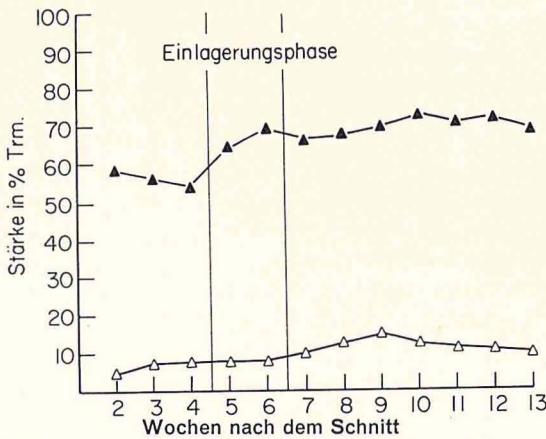


Abb. 4 Stärkegehalte in Wurzeln (▲) und Spross (△) von *Rumex obtusifolius* in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium, Versuch B.

Mit dem Erscheinen der ersten neuen Blätter setzte nach dem Schnitt fast gleichzeitig die Bildung neuer Blütenanlagen ein. Während des Austriebes bis zu einer Höhe der Sprosse von etwa 20–40 cm nahm der Stärkegehalt um 10% ab. In dieser Zeit findet also keine nennenswerte Einlagerung in die Wurzeln statt.

Ab 30–50 cm Wuchshöhe begann wieder die Einlagerung von Kohlenhydraten in die Wurzeln; nach der 4. bzw. 5. Woche stieg der Disaccharid- bzw. Stärkegehalt in den Wurzeln an. Ähnlich wie in Versuch A war zu dieser Zeit der Monosaccharidgehalt im Spross am höchsten. Ebenso endete

Tab. 2 Erläuterungen zu den Abbildungen 3 und 4

Wochen nach dem Schnitt	Wuchshöhe des Sprosses (cm)	Sonstige Merkmale
2	15–18	reichliche Blattentwicklung
3	20–40	8 neue Austriebe
4	30–50	Knospen grün, geschlossen
5	70–90	Beginn des Stäubens
6	90–100	in voller Blüte
7	100–110	erste Nüsschen gebildet Ende der Sprosstreckung
8	—	Nüsschen werden braun
9	—	Nüsschen braun, noch weich
10	—	Nüsschen braun und hart
11	—	Nüsschen reif, Hüllblätter braun
12–13	—	am Grunde Neuaustrieb Abreife und Neuaustrieb

die Haupteinlagerungsphase mit dem Ende der Blüte und der Sprosstreckung. Danach stiegen die Stärkegehalte in den Wurzeln nur noch geringfügig an.

(4) Versuch C

Die Versuchspflanzen wurden nach der 21. Woche nicht geschnitten, sondern zur Simulierung eines Winters in die Kühlkammer (+2°C, 10 h Belichtung) gestellt. Nach 12 Wochen kamen die Pflanzen wieder

Tab. 3 Erläuterungen zu den Abbildungen 5 und 6

Alter in Wochen	Wuchshöhe des Sprosses (cm)	Sonstige Merkmale
1	—	7–8 neue Blattrosetten
2	10–20	Sprosstreckung hat begonnen, kräftige Blattbildung
3	etwa 30	Knospen grün, geschlossen
4	50–60	Knospen grün, geschlossen einige stäuben
5	60–85	Narben sichtbar, Blüten stäuben
6	etwa 100	Nüsschen gebildet Ende der Sprosstreckung
7	100	Nüsschen grün
8	—	Nüsschen werden braun
9	—	Nüsschen werden hart
10	—	Triebe trocken ab, Hüllblätter braun, am Grunde Neuaustrieb

ins Treibhaus (ca. 20°C). Die vertrockneten Sprosse wurden auf 4 cm Stoppelhöhe abgeschnitten.

In der Kühlkammer erfolgte kein Sprosswachstum, dagegen fand ein reges Wurzelwachstum statt. Der Stärkegehalt der Wurzeln nahm während dieser Zeit um 20% ab, der Disaccharidgehalt um 8% zu. Es kommt darin die Mobilisierung der Reservekohlenhydrate zum Ausdruck. Möglicherweise stellt die Pflanze während des Winters für den Wiederaustrieb zuerst leicht verwertbare Kohlenhydrate bereit, da während der ersten Woche des Austriebes der Disaccharidgehalt, aber nicht der Stärkegehalt abnahm. (Abb. 5u.6). Erst mit kräftigerer Blatt-

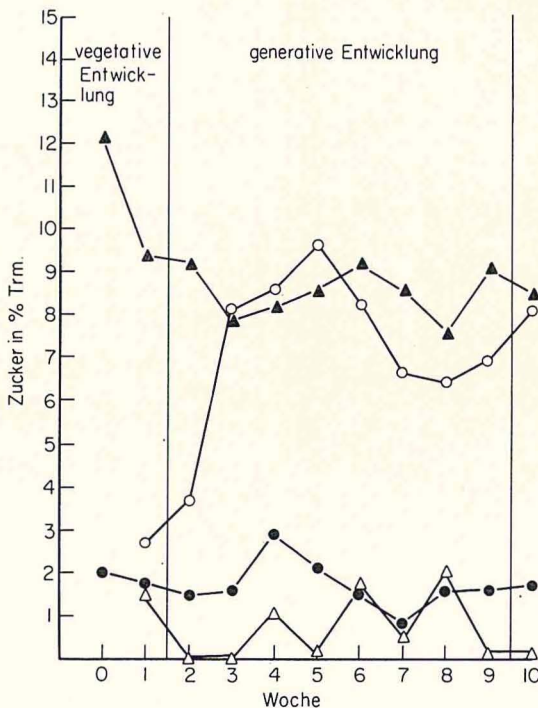


Abb 5 Mono- (●) und Disaccharidgehalte (△ ▲) in Wurzeln (● ▲) und Spross (○ △) von *Rumex obtusifolius* in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium, Versuch C.

bildung und dem Erscheinen der Blütenanlagen nahm auch der Stärkegehalt ab. Mit etwa 30 cm Wuchshöhe der blütentragenden Sprosse begann wieder die Einlagerung von Kohlenhydraten in die Wurzeln; gleichzeitig stieg der Monosaccharidgehalt im Spross erheblich an. In Übereinstimmung mit den Versuchen A und B endete die Phase der stärksten Einlagerung ausgangs der Blüte mit der Einstellung der Sprosstreckung.

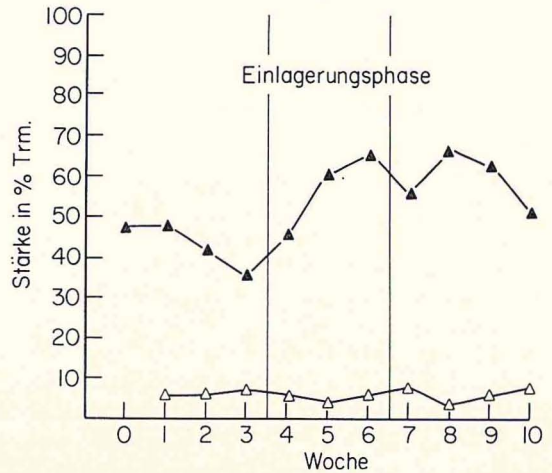


Abb. 6 Stärkegehalte in Wurzeln (▲) und Spross (△) von *Rumex obtusifolius* in Abhängigkeit vom Entwicklungsstadium, Versuch C.

Diskussion

Der Reservestoffwechsel von *Rumex obtusifolius* ist durch drei Phasen gekennzeichnet. In der ersten Phase erfolgt im Frühjahr oder nach einem Schnitt der Austrieb, der mit einer Abnahme der Stärkegehalte in den Wurzeln verbunden ist. Ob während dieser Phase Kohlenhydrate zur Bildung neuer Sprosse nach oben transportiert werden oder ob die Stärke für den Betriebsstoffwechsel verbraucht wird, kann anhand dieser Versuche nicht nachgewiesen werden. Jedenfalls findet während dieser Zeit keine nennenswerte Einlagerung in die Wurzeln statt.

Die zweite Phase, die Einlagerungsphase, beginnt etwa bei 30 cm Wuchshöhe der blütentragenden Sprosse und endet mit dem Erscheinen der ersten Samen. In diesem Zeitraum erfolgt ein sprunghafter Anstieg der Stärkegehalte in den Wurzeln. Die Einlagerung von Kohlenhydraten in die Wurzeln fand in allen drei Versuchen übereinstimmend im gleichen Entwicklungsstadium statt.

Während der dritten Phase reifen die Samen ab, die Nüsschen werden braun und hart. Die Stärkegehalte in den Wurzeln ändern sich nur noch geringfügig. Im Versuch B stiegen in der dritten Phase die Stärkegehalte in den Wurzeln nochmals leicht an, obwohl kaum noch assimilationsfähige Blätter vorhanden waren. Im Versuch A kam es zu einer geringfügigen Abnahme der Stärkegehalte in den Wurzeln mit einsetzender Bildung neuer Wurzeln und Blätter. Diese etwas voneinander abweichenden

Ergebnisse deuten darauf hin, dass aus den absterbenden Stengeln Kohlenhydrate in die Wurzeln verlagert werden. Andererseits ist denkbar, dass Stärke aus den Wurzeln oder den alten Stengeln für die Neubildungen remobilisiert wird. Darauf lässt auch der Anstieg der Monosaccharide in Wurzeln und Spross schliessen.

Die junge Ampferpflanze lagert Kohlenhydrate auch während der ersten Phase ein, da das Wurzelsystem erst aufgebaut wird. Die grösste Menge an systemisch wirkenden Herbiziden dürfte während der zweiten Phase, der Einlagerungsphase, in die Wurzeln transportiert werden, wie Müller (1969) in seinen Versuchen mit ^{14}C -MCPA zeigen konnte.

Der Zeitpunkt der Einlagerung lässt sich hinreichend genau durch die Beschreibung des äusseren Erscheinungsbildes der Pflanze festlegen. Die Bewirtschaftung der mit Herbiziden zu behandelnden Wiesen- oder Weideflächen sollte daher so eingerichtet werden, dass der Ampfer zum Behandlungszeitpunkt kurz vor oder in der Blüte steht. Die Möglichkeit dazu müsste gegeben sein, da nach unseren Beobachtungen der Ampfer sowohl bei zwei als auch bei sechsmaliger Nutzung von Mai bis September mehrmals zur Blüte kommt.

Dank

Die vorliegende Arbeit wurde mit Hilfe der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchgeführt. Für die gewährte Unterstützung sei an dieser Stelle herzlich gedankt.

Literatur

- BROUWER W. & STÄHLIN A. (1955) *Handbuch der Samenkunde*. DLG-Verlag, Frankfurt am Main.
- HEHL G. (1971) Einfluss der Ernährung und des physiologischen Alters auf den Kohlenhydratgehalt sowie die einzelnen Kohlenhydratfraktionen bei einigen Gramineen und Leguminosen. *Dissertation Universität Giessen*.
- KÜHBAUCH W. (1973) Veränderungen von Kohlenhydratfraktionen in Blättern und Stengeln einiger Knaulgrasarten während des Wachstums. *Landwirtsch. Forsch.*, **26**, 213–220.
- LOEWUS F. (1952) Improvement in anthrone method for determination of carbohydrates. *Anal. Chem.*, **24**, 219.
- MCCREADY R.M., GUGGOLZ J., SILVIERA V., & OWENS H.S. (1950) Determination of starch and amylose in vegetables. *Anal. Chem.*, **22**, 1156–1158.
- MÜLLER F. (1969) Zusammenhänge zwischen Entwicklungsalter, Kohlenhydrathaushalt und Transport von ^{14}C -MCPA bei einigen mehrjährigen Unkräutern. *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz*, **76**, 473–483.
- MÜLLER F. (1972) Verteilung von ^{14}C -MCPA in verschiedenen Entwicklungsstadien einiger mehrjähriger Umbelliferen. *Z. Pflanzenkrankh. Pflanzenschutz*, **79**, 453–462.
- NELSON N. (1944) A photometric adaptation of the Somogyi method for the determination of glucose. *J. biol. Chem.*, **153**, 375–380.
- ROBERTS R.A. & HUGHES W.E. (1939) Biological studies in the control of docks (*Rumex* spp.). *Welsh J. Agric.*, **15**, 218–237.
- RÖMER W. (1971) Untersuchungen über die Auslastung des Photosyntheseapparates bei Gerste (*Hordeum distichon* L.) und Weissem Senf (*Sinapis alba* L.) in Abhängigkeit von den Umweltbedingungen. *Arch. Bodenfruchtbar. u. Pflanzenprodukt.*, **15**, 415–423.
- SOMOGYI M. (1952) Notes on sugar determination. *J. biol. Chem.*, **195**, 19–23.
- ZIEGLER H. (1968) Wasserumsatz und Stoffbewegungen. *Fortschr. Bot.*, **30**, 57–59.