

ÜBER DEN METABOLITENAUSTAUSCH ZWISCHEN BENACHBARTEN PFLANZEN

A. M. GRODZINSKI

Zentraler Botanischer Garten, Kiew 14, Ukr. SSR

(mit 2 Fig.)

Für die Erforschung der Allelopathie (MOLISCH 1937, GRÜMMER 1955), der gegenseitigen chemischen Beeinflussung der Pflanzen in Pflanzengesellschaften, sind Untersuchungen darüber erforderlich, ob die Pflanzen physiologisch wirksame organische Ausscheidungen aus dem Boden, dem Wasser oder der Luft aufnehmen können. Die Aktivität jeder beliebigen Verbindung und damit letzten Endes die ökologische und praktische Bedeutung der Allelopathie hängt von der Fähigkeit der höheren autotrophen Pflanzen ab, derartige Substanzen aufzunehmen, zu akkumulieren und zu metabolisieren.

Es ist daher wichtig, die Aufnahme von Metaboliten durch benachbarte Pflanzen zu verfolgen. Zur Lösung dieser Aufgabe bietet sich die Isotopentechnik an. Die Untersuchungen mit markiertem Kohlenstoff, Calcium und Phosphor haben wir in der Nähe von Kiew in Feldversuchen und in Vegetationsversuchen durchgeführt.

BESCHREIBUNG DES VERFAHRENS

Die Ausscheidung der organischen Stoffe durch die Wurzeln bestimmten wir in Wasserkulturen unter sterilen und unsterilen Bedingungen. 12 oder 28 Tage alte Mais-, Lupinen- und Pferdebohnenpflanzen wurden mit einem $^{14}\text{CO}_2$ -Strom in einer Zelle unter Lichteinwirkung 30 Minuten lang behandelt. Dann wurden sie auf eine neue Nährlösung übertragen. Alle vier Stunden entnahmen wir der Lösung eine Probe. Nach Abtrocknen und Entfernung des nicht-assimilierten CO_2 sowie der Carbonate durch leichtes Erhitzen wurde die Radioaktivität bestimmt.

Den Austausch von Mineralstoffen und organischen Substanzen zwischen den Pflanzen untersuchten wir in Wasser- und Sandkulturen. Die sogenannte Donatorpflanze erhielt die markierten Stoffe über die Wurzeln oder die Blätter und dann konnte über die „Biologische Kette“ die Abgabe und Aufnahme von Stoffen verfolgt werden (Fig. 1). Die Radioaktivität der Akzeptorpflanzen bestimmten wir mit der Standardmethode.

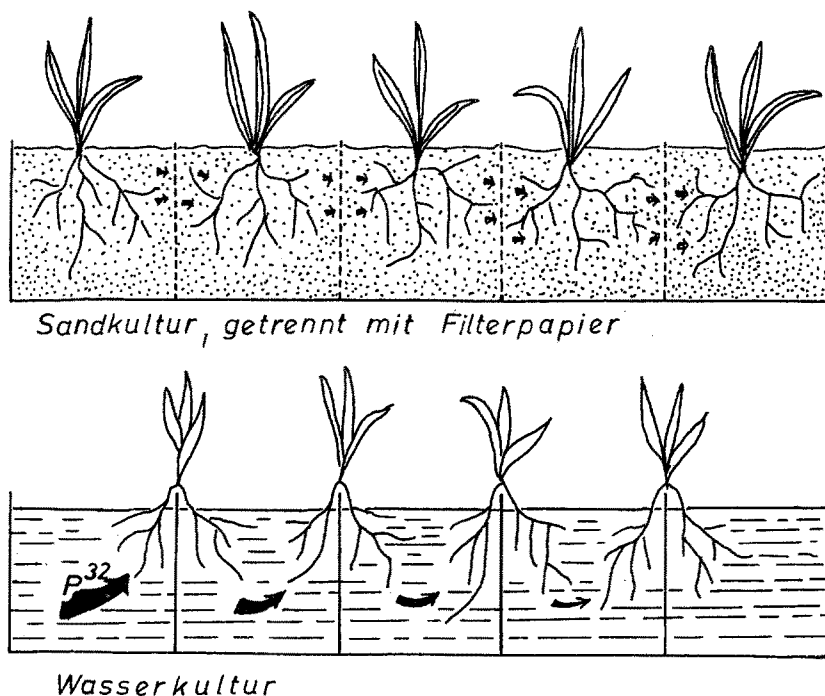


Fig. 1. „Biologische Kette“ (Schema).

In Feldversuchen versorgten wir eine Pflanze mit Hilfe einer photosynthetischen Zelle mit $^{14}CO_2$ und bestimmten einen, zwei oder drei Tage danach in benachbarten Pflanzen die Radioaktivität. Natürlich wurden jeweils Vorsichtsmaßnahmen gegen eine mögliche radioaktive Verseuchung getroffen.

BESPRECHUNG DER ERGEBNISSE

Die jungen, drei bis vier Wochen alten Mais-, gelbe Lupinen- und Pferdebohnenpflanzen scheiden durch die Wurzeln relativ große Mengen markierter organischer Stoffe aus. Im ganzen werden im gleichen Zeitabschnitt 2—3% der gesamten photosynthetischen Assimilation ausgeschieden.

Die tägliche Dynamik der Ausscheidung der kohlenstoffhaltigen Substanzen ist aus der Fig. 2 zu ersehen. Aus dieser geht hervor, daß die maximale Ausscheidungsintensität um 8 Uhr morgens und etwa zwischen 13—15 Uhr liegt. Im Vergleich zu den Leguminosen haben Maispflanzen eine doppelt so hohe ^{14}C -Assimilation und dadurch eine etwa doppelt so große Ausscheidung von Radioisotopen. Dabei

waren die Schwankungen der Radioaktivität in den Nährlösungen ziemlich groß, und die Verminderung der Radioaktivität bedeutet wahrscheinlich die Rückaufnahme der organischen Ausscheidungen durch dieselben Pflanzen.

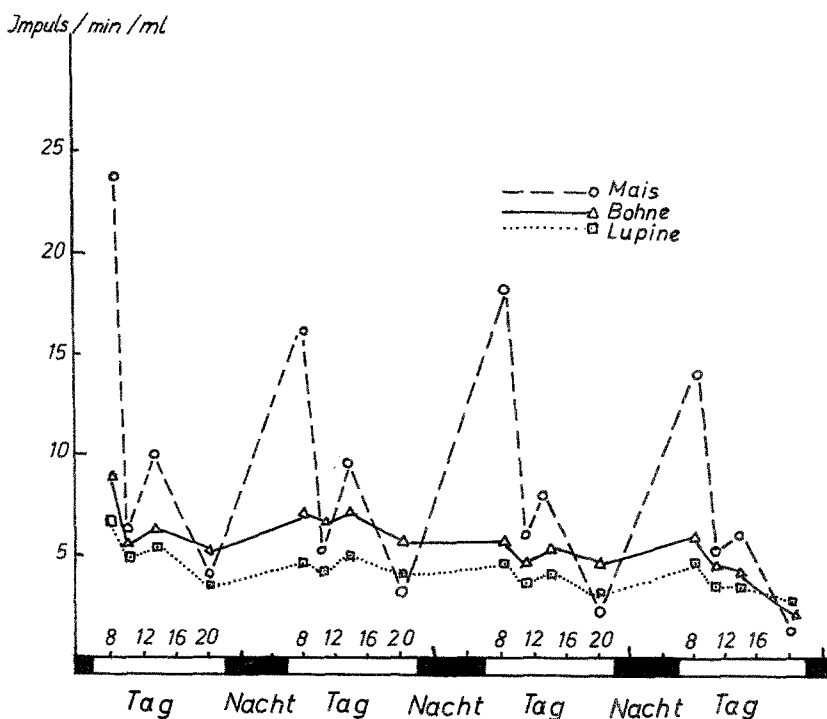


Fig. 2. Ausscheidungs- und Rückaufnahmerhythmik, gemessen an Hand der Radioaktivität der Nährlösungen.

Mais scheidet meistens markierte Kohlenhydrate und organische Säuren aus, während Bohnen und Lupinen hauptsächlich markierte Aminosäuren abgeben. Insgesamt scheiden Leguminosen mehr organische Stoffe aus als Maispflanzen, und ihre Nährlösungen enthalten mehr toxische Kolinen (nach GRÜMMER) als die Maiskulturen.

In den unsterilen Nährmedien war die gesamte Menge der Wurzel-ausscheidungen größer und die Schwankungen waren kleiner als unter sterilen Bedingungen.

Auf Grund dieser Versuche können wir vermuten, daß die Ausscheidung organischer Substanzen aus den Wurzeln meistens ein normaler physiologischer Prozess ist, der durch verschiedenartige

Ursachen bedingt wird. Erstens, bei der Nährstoffaufnahme gibt die Pflanze durch Umtauschabsorption auf jedes aufgenommene exogene Anion oder Kation ein natives Anion oder Kation ab; zweitens, durch Elektropotentialdifferenz zwischen Wurzeln einerseits und Boden oder Wasser – die fast immer positiv geladen sind – andererseits, werden Anionen nach außen wandern. Drittens, der unvermeidliche Kontakt zwischen Protoplasma und Medium führt zum Verlust der Stoffe durch Diffusion usw.

Um zu beweisen, daß die Pflanzen in der Lage sind, ihre Ausscheidungen wieder zu absorbieren, haben wir 24 Stunden nach der Behandlung die Pflanzen aus den Wasserkulturen entfernt und durch neue aber unbehandelte derselben Art ersetzt. 24 und 48 Stunden danach bestimmten wir die Radioaktivität der Pflanzen. Die Angaben eines Versuchs sind in Tab. I aufgeführt:

TABELLE I.

Rückabsorption der Wurzelasscheidungen durch Akzeptorpflanzen derselben Art

R = Radioaktivität in Impuls/min/mg

% = Radioaktivität bezogen auf die Donatorpflanzen

Pflanze	Oberirdische Teile		Wurzeln	
	R	%	R	%
Hafer	12	2,7	58	27,6
Winter-Weizen	1	0,2	22	13,0
Winter-Roggen	3	0,5	19	9,0

Andere Pflanzenarten können diese Ausscheidungen gleichfalls aufnehmen. Die Ergebnisse sind in der Tab. II angeführt:

TABELLE II.

Absorption der Wurzelasscheidungen durch Akzeptorpflanzen anderer Art

R = Radioaktivität in Impuls/min/mg

% = Radioaktivität bezogen auf die Donatorpflanzen

Donatorpflanzen			Akzeptorpflanzen			
Pflanzenart	Probe	R	Pflanzenart	Probe	R	%
Winter-Weizen	Oberird. Teile	430	Winter-Roggen	Oberird. Teile	3	0,7
	Wurzeln	180		Wurzeln	30	11,5
Winter-Roggen	Oberird. Teile	534	Winter-Weizen	Oberird. Teile	29	18,6
	Wurzeln	220		Wurzeln	31	13,9

Daraus können wir ersehen, daß ein Teil der Assimilate, die markierten Kohlenstoff enthalten, in die Nährlösung übergehen und durch andere oder die gleichen Pflanzen wieder absorbiert werden. Die Radioaktivität der oberirdischen Teile der Akzeptorpflanzen erreicht bis zu 2—7% der Radioaktivität der Donatorpflanzen, und die Radioaktivität der Wurzeln von Akzeptorpflanzen erreicht mitunter bis zu 30% der Radioaktivität der Donatorpflanzen. Die gesamte Überführung von ^{14}C innerhalb von 24 Std. beträgt etwa 2—8% der Menge, die im Laufe der Photosynthese assimiliert wurde.

In Feldversuchen mit gemischter Aussaat gehen die organischen Verbindungen von Hafer zu Hafer, von Wicke zu Wicke oder von Lupine zu Lupine wesentlich schwerer über, als von Hafer zu Wicke oder zu Lupine oder umgekehrt. Das heißt, die Wurzeln der Pflanzen einer Art haben wahrscheinlich die gleiche Ausscheidungs- und Absorptions-Tagesrhythmik (RACHTEJENKO, 1963) und meiden auch einander im Boden, während Wurzeln verschiedener Arten infolge nichtsynchrone Ausscheidungs- und Aufnahmerhythmik organische Substanzen besser gegenseitig austauschen können.

Wir haben auch die Angaben von IWANOW (1962, 1963, 1965, 1966), der ausführlich Versuche über den Austausch von organischen Stoffen zwischen Mais und Pferdebohnen durchgeführt hat, bestätigen können, und zwar:

1. Erkennbare Mengen von ^{14}C findet man in Akzeptorpflanzen schon 12—16 Stunden nach Versuchsbeginn. Die Übergabe der Stoffe erfolgt von Wurzel zu Wurzel, der Austausch über die oberirdischen Teile (durch die Luft) ist nur unter einer Glasglocke zu beobachten.

2. Ferner ist die Tatsache bemerkenswert, daß die Radioaktivität des Knöllchengewebes von Pferdebohnen 10—13 mal größer ist, als die der Wurzeln, wenn Mais als Donatorpflanze verwendet wurde. Das bedeutet, daß die Symbiose zwischen Leguminosen und Rhizobium komplizierter ist, als wir gewöhnlich meinen, und daß auch benachbarte Pflanzen die Knöllchen mit kohlenstoffhaltigen Nährstoffen fördern können.

Im Feldversuch haben wir festgestellt, daß die Wanderung von markierten Assimilaten von Kulturpflanzen (z.B. Hirse, Lupine, Hafer) zu Unkräutern (z.B. Hühnerhirse, Quecke, Borstenhirse) weit ausgeprägter ist als der umgekehrte Weg von Unkräutern zu den Kulturpflanzen. Diese Versuche wurden Ende Juli—August durchgeführt, als die Lebenstätigkeit der Kulturpflanzen stark durch Trockenheit gehemmt war.

SCHEIN & NIKOLAJEW (1962), NIKOLAJEW (1963), RATSCHKOW (1962/1963) zeigten, daß krautartige Pflanzen verschiedene anorga-

nische Nährstoffe sehr schnell austauschen. Wir prüften diese Angaben mit Hilfe der „Biologische Ketten“-Methode (Fig. 1) in 10 Holzkästchen mit Sand, die jeweils durch zwei Schichten Filterpapier getrennt waren. Die Versuchsdauer betrug 30 Tage. Durch die Abgrenzung mit Filterpapier konnten die Wurzeln nicht in unmittelbaren Kontakt treten. Alle acht Pflanzen der ersten Reihe erhielten über gesonderte Würzelchen in Glasröhrchen markierte Nährstofflösung. Der Sand war zuvor mit Hellriegel-Lösung getränkt. Die Bewässerung der Kästen erfolgte in der Richtung von 10 nach 1, um zufällige Übertragungen des Isotops zu vermeiden. Wir bestimmten die gesamte Radioaktivität der Pflanzen. Die Angaben sind der Tab. III zu entnehmen:

TABELLE III.

Die Übertragung von markiertem Phosphor und Calcium entlang der „Biologischen Kette“ aus Mais

Nummer der Reihe	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
Gesamtgehalt an ^{32}P in % der I. Reihe	100	0,504	0,238	0,128	0,081	0,029	0,016	0	0	0
Gesamtgehalt an ^{45}Ca in % der I. Reihe	100	12,63	1,16	0	0	0	0	0	0	0

Wir konnten ^{32}P noch in der 7. Reihe nachweisen. Alle Akzeptorpflanzen enthielten zusammen etwa 1% der Menge an ^{32}P , die durch die Donatorpflanzen in der 1. Reihe aufgenommen wurde. Bei sehr gutem Kontakt zwischen den Wurzeln müßte man eine noch bessere Austauschquote erwarten können. Phosphorsäure kann theoretisch bis zu 6—8% ausgetauscht werden.

Der Übergang des Phosphors kann auch durch Guttation erfolgen, jedoch in kleineren Mengen – nicht mehr als 0,03 bis 0,06% des Gesamtgehaltes der Donatorpflanzen.

^{45}Ca konnte nur bis zur 3. Reihe wandern, jedoch in relativ größeren Mengen als Phosphor.

Auf Grund unserer Untersuchungen und der Angaben in der Literatur ist zu vermuten, daß die Pflanzen in Gesellschaft einen gemeinsamen Austauschpool haben, der sowohl aus organischen, als auch aus anorganischen Stoffen besteht. Der Austausch von Stoffen insbesondere der von spezifischen, physiologisch aktiven Metaboliten, ist für die Pflanzen von großer allelopathischer Bedeutung. Der Austausch von Substanzen, die durch die Wurzeln ausgeschie-

den werden, besitzt sicherlich nicht nur allelopathische Bedeutung, sondern übt vermutlich auch eine große Wirkung auf die Qualität der pflanzlichen Produkte aus, besonders auf schwer zu bestimmende Merkmale wie Geschmack, Aroma usw.

Diese Fragen sind weiterer Untersuchungen würdig.

ZUSAMMENFASSUNG

Die Dynamik täglicher Wurzelausscheidungen wurde in Wasserkulturversuchen mit Mais, gelben Lupinen und Pferdebohnen durch markierte ^{14}C -Assimilate gezeigt. Mais schied hauptsächlich Kohlenhydrate, die beiden Leguminosen Aminosäuren aus. Diese Ausscheidungen können von Pflanzen derselben oder anderer Species aufgenommen werden, womit sich ein Austausch von Metaboliten in Pflanzengemeinschaften vollzieht. Er beträgt während der 24-Stunden-Periode 2—8% des Gesamtdurchgangs markierten Kohlenstoffs, der während der Photosynthese assimiliert wurde. Ein aktiver Austausch markierter anorganischer Substanzen (P und S) wurde ebenfalls gefunden. Das Vorhandensein von einem allgemeinen „Austausch-Pool“ für freie organische und anorganische Pflanzenstoffe über die Wurzeln dürfte sowohl für die „Allelopathie“ wie für Fragen der Qualität pflanzlicher Erzeugnisse Bedeutung haben.

SUMMARY

The dynamic process of excretions of labelled ^{14}C -assimilates by roots has been demonstrated in tests with water cultures of maize, yellow lupine and horse bean. It was found that maize provides by root excretion mainly carbohydrates, legumes the aminoacids. Those excretions can be absorbed by plant roots of other or the same species. In consequence of this fact an exchange in metabolites takes place between plants in close neighbourhood. Total transmission of marked carbon – assimilated by plants during photosynthesis – ranged in a 24-hours-period from 2 to 8%. An active exchange of labelled phosphorus and sulphur by roots has been stated too. In this connection the writer suggests that plants in close communities may have a common exchange pool of free organic and mineral substances via roots, which plays a great rôle in allelopathy and therefore is very important as regards the qualitative composition of productive plant parts.

RÉSUMÉ

Dans des essais sur cultures hydroponiques de Maïs, de Lupin jaune et de Fève on a démontré une dynamique de l'excrétion par les racines des assimilats marqués par ^{14}C , chez le Maïs essentiellement des sucres et chez les Légumineuses – des aminoacides. Ces excreta peuvent être absorbés par les végétaux de la même ou d'une autre espèce et il se réalise de cette façon une transmission des métabolites. Une transmission sommaire de ^{14}C peut représenter pendant un jour plein 2 à 8% de la quantité assimilée au cours de la photosynthèse. On a constaté aussi une transmission active du phosphore et du soufre marqués.

Ces faits permettent de suggérer que les végétaux vivant associés étroitement les uns aux autres constituent une réserve commune de substances minérales et organiques échangeables par la voie des racines; cette réserve joue un grand rôle dans l'allélopathie, et dans la composition qualitative des produits végétaux.

LITERATUR

- GRODZINSKIJ, A. M. - 1965 - Allelopathie im Leben der Pflanzen und deren Gesellschaften. Kiew. (russ.).
- GRÜMMER, G. - 1955 - Die gegenseitige Beeinflussung höherer Pflanzen – Allelopathie. Jena.
- IWANOW, W. P. - 1962 - Zusammenwirkung von Mais und Pferdebohnen durch die Wurzelsysteme bei Mischsaat. *Fisiologija rastenij*, B. 9, N 2. (russ.).
- IWANOW, W. P. - 1963 - Ist eine Selbstvergiftung durch Wurzelauausscheidung möglich? *Dokl. AN SSSR*, B. 149, N. 16 (russ.).
- IWANOW, W. P. - 1965 - Die Rolle der Mikroorganismen des Bodens bei dem gegenseitigen Austausch von Wurzelauausscheidungen höherer Pflanzen. *Dokl. AN SSSR*, B. 165, N 4, (russ.).
- IWANOW, W. P. - 1966 - Experimentelle Untersuchungen auf dem Gebiet der Allelopathie und ihre praktische Bedeutung für den Pflanzenbau. In: „Physiologisch-biochemische Grundlagen des Zusammenwirkens der Pflanzen“. Moskau, (russ.).
- MOLISCH, H. - 1937 - Der Einfluß einer Pflanze auf die andere. Allelopathie. Jena.
- NIKOLAJEW, G. W. - 1963 - Der Transport des Phosphors, Calciums und Schwefels von einer Pflanze zur anderen über ihre Wurzelsysteme. *Fisiologija rastenij*, B. 10, N 4. (russ.).
- RACHTEJENKO, I. N. - 1963 - Das Wachstum und die Zusammenwirkung der Wurzelsysteme holzartiger Pflanzen. Minsk. (russ.).
- RATSCHKOW, L. D. - 1962/1963 - Untersuchungen über die Rolle der Pflanzen bei der Migration des Phosphors-32 am Beispiel einer Modell-phyto-coenose. In: „Temat. Sbornik otdela fisiologii i biofiziki rastenij AN Tadsh. SSSR“, N 2. (russ.).
- SCHIEIN, S. S. & NIKOLAJEW, G. W. - 1962 - „Kukuruza“, N I, Moskau (russ.).