

Gradientenbildung und Nährstofftransport in der Rhizosphäre

von

Claassen, N. und A. Jungk*

Nur Nährstoffe, die sich an der Wurzeloberfläche befinden, können von der Pflanze aufgenommen werden. Demzufolge ist der Transport von Nährstoffen zur Wurzel eine Voraussetzung für ihre Aufnahme in die Pflanze. Grundsätzlich findet ein Massentransport nur statt, wenn ein Potentialgefälle besteht. Dieses Potentialgefälle wird von der Pflanze selbst ausgelöst, indem sie Wasser und Nährstoffe aufnimmt. Durch die Wasseraufnahme werden Nährstoffe durch Massentransport oder Konvektion zur Wurzel transportiert. Ist die so transportierte Menge kleiner als die Aufnahme der Pflanze, dann wird die Konzentration in Wurzelhöhe erniedrigt. Das dadurch entstandene Gefälle im chemischen Potential löst den Transport durch Diffusion in Richtung auf die Wurzel aus. Die durch diesen Mechanismus transportierte Menge hat für die Nährstoffe P und K im allgemeinen vorrangige Bedeutung, da ihre Konzentration in der Bodenlösung relativ gering ist.

Die Arbeit hat das Ziel, solche Nährstoffgradienten in der Rhizosphäre zu messen und die Faktoren zu quantifizieren, die sie beeinflussen. Im Vergleich dazu werden diejenigen Konzentrationsgradienten errechnet, die notwendig sind, um einen Diffusionsfluss vom Boden zur Wurzel zu gewährleisten, der den im Feld gemessenen Aufnahmeraten der Pflanzen entspricht.

P- und K (Rb)-Gradienten in der Rhizosphäre

Abbildung 1 (Claassen et al. 1981b) zeigt Konzentrationsprofile von Rb in der Umgebung einer Maiswurzel in einem Sandboden (uS). Sie wurden durch quantitative Autoradiographie (Claassen et al. 1981a) mit Rb als Tracer für K erzielt. Schon innerhalb eines Tages sinkt die Rb-Konzentration an der Wurzeloberfläche auf ein Drittel des Ausgangswertes ab. Dieser wird bei längerer Aufnahmedauer kaum noch weiter erniedrigt. Der so entstandene steile Konzentrationsgradient verursacht einen Fluss von Rb aus dem Boden zur Wurzel, der in 4 Tagen zu einer Ausdehnung der Verarmungszone von ca. 4 mm geführt hat. Diese Abbildung macht deutlich, dass die Nähr-

* Institut für Agrilkulturchemie, Universität Göttingen, von-Siebold-Str. 6, D-3400 Göttingen.

stoffmenge, die einem Wurzelabschnitt zur Verfügbung steht, durch das Ausmass der Absenkung und die Ausdehnung der Verarmungszone gegeben ist. Der Grad der Absenkung und damit die Steilheit des Konzentrationsgradienten hängt von der Fähigkeit der Pflanze zur Konzentrationserniedrigung ab. Die Ausdehnung der Verarmungszone ist dagegen eine Funktion der Beweglichkeit des Nährstoffs im Boden, also eine Bodeneigenschaft, die durch den effektiven Diffusionskoeffizienten, D_e , beschrieben wird. Die Ausdehnung der Verarmungszone ΔX kann mit der Formel $\Delta X = \sqrt{2 D_e t}$ ermittelt werden, wobei t die Zeit ist. Der Einfluss der Bodenart auf die Ausdehnung der Verarmungszone ist in Abb. 2 erkenntlich. Je höher der Tonanteil ist, umso stärker ist die Bindung des Rb und umso geringer seine Beweglichkeit. Dies drückt sich im effektiven Diffusionskoeffizienten aus; er beträgt 0,4; 1,1 bzw. $1,5 \cdot 10^{-7} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$. Daraus errechnet sich eine Ausdehnung der Verarmungszone von 1,4; 2,4 bzw. 2,8 mm für die Böden mit 4,4; 12 bzw. 21% Ton.

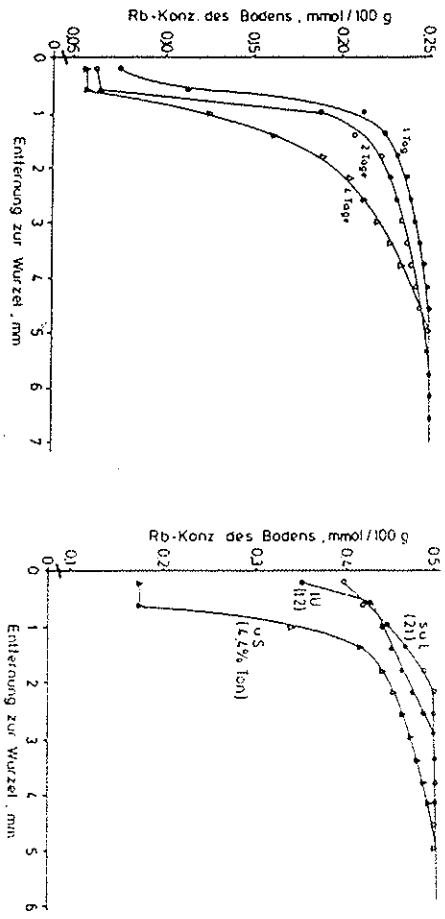
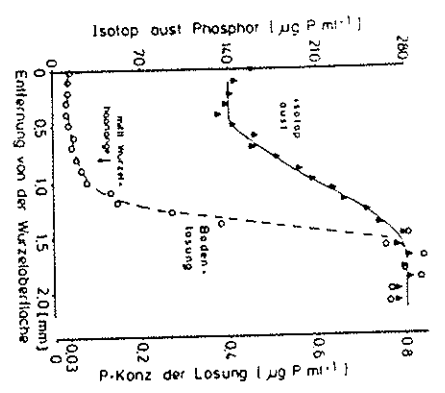


Abb. 1: Grad und Ausdehnung der Rb-Verarmung eines Sandbodens in Wurzelnähe bei unterschiedlichem Alter des Wurzelabschnitts
 Abb. 2: Grad und Ausdehnung der Rb-Verarmung in Wurzelnähe bei unterschiedlicher Bodenart. Wurzelalter im untersuchten Abschnitt 3 Tage

In Abb. 3 (Hendriks et al. 1981) ist das Konzentrationsprofil des isotopisch austauschbaren und in der Bodenlösung befindlichen P um eine Maiswurzel in einem Sandboden dargestellt. Um ausgeprägte Gradienten zu erhalten, wurde der Boden mit 10 mg P/100 g Boden gedüngt. Dadurch wurde zugleich die Pufferung erniedrigt und somit die Beweglichkeit von P erhöht.

Abb. 3: Konzentration des isotopisch austauschbaren Phosphats und Phosphatkonzentration der Bodenlösung in der Umgebung eines 3 Tage alten Maiswurzelabschnitts.



Aus Abb. 3 ist ersichtlich, dass auch eine P-Verarmung um die Wurzel entsteht, die sich bis 1,5 mm erstreckt. Während das isotopisch austauschbare P bis auf 50% erniedrigt wird, sinkt die P-Konzentration der Bodenlösung bis auf 4% des Ausgangswertes ab. Auffallend ist die annähernde Konstanz der Konzentration im Bereich sehr nahe der Wurzel. Bei alleiniger P-Aufnahme durch die Wurzelachse müsste sich der steile Gradient im Boden bis zur Wurzeloberfläche fortsetzen. Der flache Teil der Kurve lässt vermuten, dass die Wurzelhaare wesentlich an der P-Aufnahme beteiligt sind.

Berechnung von notwendigen Gradienten

Die Diffusion von Nährstoffen findet in der Lösungsphase des Bodens statt (Rowell et al., 1967). Demnach sind die Konzentrationsgradienten in der Bodenlösung die treibende Kraft für die Diffusion von Nährstoffen im Boden. Hieraus resultiert die Frage: wie gross müssen diese Gradienten sein, um eine Pflanze im Felde zu ernähren? Barracough (1986) hat eine Formel entwickelt, mit der die Konzentrationsdifferenz ΔC_1 zwischen Boden und Wurzel errechnet werden kann, wenn die Influrrate, I_n (pro cm Wurzel), bekannt ist. Diese Formel beruht auf den Gesetzmässigkeiten der Diffusion und zwar auf dem "Stady state"-Modell von Baldwin et al. (1973).

$$\Delta C_1 = \bar{C}_1 - C_{1r} = -\frac{I_n}{2\pi D_1 \theta r} \left(1 - \frac{1}{1 - \pi r_0^2 L_v} \ln \frac{1}{\pi r_0^2 L_v} \right)$$

- \bar{C}_1 : mittlere Konzentration der Bodenlösung
 C_{1r0} : Konzentration an der Wurzeloberfläche
 D_1 : Diffusionskoeffizient in Wasser
 θ : vol. Wassergehalt des Bodens
 f : Widerstandsfaktor
 r_0 : Wurzelradius
 L_v : Wurzellängendichte

Tab. 1: Notwendige Konzentrationsdifferenz in der Bodenlösung (ΔC_1) zwischen dem Boden und der Wurzeloberfläche um den Transport von P bzw. K durch Diffusion zur Wurzel zu gewährleisten. Influxraten (I_n) sind Werte für die Hauptwachstumszeit.

Pflanzenart	I_n		ΔC_1	
	$\frac{\text{mol} \times 10^{-14}}{\text{cm}^{-1} \text{s}^{-1}}$	K	$\frac{\mu\text{mol/l}}{\text{P}}$	K
W-Weizen	0,9	q	6* (4)**	27*
W-Gerste	1,6	10	11 (7)	31
Z-Rübe	2,5	25+	19 (11)	86
W-Weizen ⁺⁺				
Wurzelhaare	0,045		0,4	

*) Ausdehnung der Verarmungszone, ΔX , = halber mittlerer Abstand zwischen den Wurzeln bzw. Wurzelhaaren

$$**) \Delta X = 2,5 \sqrt{\frac{D_1 t}{\theta}}$$

$$D_1 = 0,1 \theta f / b = 0,89 \cdot 10^{-5} \cdot 0,26 \cdot 0,24 / 400 = 1,4 \cdot 10^{-9} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$$

$$t = 10 \text{ Tage}$$

+) nicht direkt gemessen; Annahme K-Gehalt im Spross = 10 x P-Gehalt.

++) Annahme: die gesamte P-Aufnahme erfolgt über die Wurzelhaare. Gesamtlänge der Wurzelhaare 20 cm/cm Wurzel.

Die Tabelle zeigt, dass die errechneten ΔC_1 -Werte je nach Pflanzenart 6 bis 19 $\mu\text{mol P/l}$ und 27 bis 86 $\mu\text{mol K/l}$ betragen. Sie sind für Zuckerrübe erheblich höher als für Weizen und Gerste. Zu diesen Werten muss noch die Mindestkonzentration addiert werden, die für optimales Wachstum notwendig ist, um auf die Konzentration der Bodenlösung zu kommen. Diese Mindestwerte sind meist kleiner als

1 $\mu\text{mol/l}$, wie Versuche in Fließkulturen gezeigt haben (Breze und Wild, 1984; Wild et al. 1979). Da die K-Konzentration der Bodenlösung

von Ackerböden im allgemeinen zwischen 100 und 1.000 $\mu\text{mol/l}$ liegt, können sich die notwendigen Gradienten einstellen, um die K-Versorgung der Pflanzen sicherzustellen. Da K im Boden relativ beweglich ist, kommt es jedoch oft zur Überlappung der Einzugsbereiche benachbarter Wurzeln. Daher kann die K-Konzentration während der Vegetationsperiode stark absinken, so dass trotz anfänglich hoher Konzentration K-Mangel entsteht. Wegen der um ein 10-faches geringeren Beweglichkeit von P im Boden kommt es dagegen kaum zur Überlappung der P-Einzugsbereiche und daher i.a. auch nicht zu einer starken Entledrigung der P-Konzentration der Bodenlösung.

Diese beträgt auf Ackerstandorten mit hohem Ertragspotential zwischen 1 und 30 $\mu\text{mol/l}$. Nach Tab. 1 müsste man manche Standorte demnach dem Mangelbereich zuordnen. Tatsache ist jedoch, dass Gerste und Weizen auf Standorten mit 1 bis 3 $\mu\text{mol P/l}$ noch Höchststränge ohne P-Mangel erbringen und auch Zuckerrübe auf einem Standort mit 5 $\mu\text{mol P/l}$ nicht auf P-Düngung reagiert. Auch eine Korrektur der ΔC_1 -Werte, entsprechend der tatsächlichen Ausdehnung der Verarmungszone (Zahlen in Klammern) ändert die Aussage nicht. Demnach müssen ausser der Diffusion zur Wurzelachse noch andere Mechanismen an der P-Versorgung beteiligt sein. Hierzu gehört die Annahme, dass P nicht nur von der Wurzelachse sondern auch von den Wurzelhaaren in grösserem Umfang aufgenommen wird und/oder dass die Wurzeln P-lösende Substanzen ausscheiden. Nimmt man an, dass P ausschliesslich von den Wurzelhaaren aufgenommen wird und behandelt die Wurzelhaare wie Wurzeln, so ergibt die gleiche Berechnung für Weizen, für den Messungen zum Wurzelhaarbesatz vorliegen, dass die notwendige Konzentrationsdifferenz nur 0,4 $\mu\text{mol P/l}$ beträgt. Dieser Betrachtung zufolge reichen auch die geringen P-Konzentrationen der Bodenlösung für die volle P-Versorgung der Pflanzen aus.

Zusammenfassung

- Messungen mittels Autoradiographie haben gezeigt, dass es in Wurzelnähe zu einer starken Absenkung der P- und K (Rb)-Konzentration kommt.
- Die so entstehenden Konzentrationsgradienten lösen die Diffusion der Nährstoffe vom Boden zur Wurzel aus und es bilden sich konzentrische Verarmungszonen im wurzelnahen Boden aus.
- Die Ausdehnung der Verarmungszone ist von der Beweglichkeit des Nährstoffs im Boden abhängig; sie erstreckt sich nur über wenige Millimeter. Böden mit höherem Tonanteil binden K (Rb) stärker,

- sie reduzieren dessen Beweglichkeit und dadurch auch die Ausdehnung der Verarmungszone.
- Um festzustellen, ob der Boden ausreichend versorgt ist, wurde errechnet, welche P- und K-Konzentrationsgradienten notwendig sind, um einen ausreichenden Diffusionsfluss vom Boden zur Wurzel zu erzeugen. Es ergaben sich je nach Kulturart Werte von 27 bis 83 $\mu\text{mol K}$ und von 6 bis 19 $\mu\text{mol P/l}$ Bodenlösung.
- Da landwirtschaftliche Kulturen auch bei geringeren P-Konzentrationen optimal wachsen, ist anzunehmen, dass Wurzelhaare und/oder Wurzelausscheidungen für die P- und K-Verfügbarkeit von Bedeutung sind.

Literatur

Claassen, N., Hendriks, L. und Jungk, A. 1981a, Z. Pflanzenernähr. Bodenkd. 144, 306-316.
Claassen, N., Hendriks, L. und Jungk, A. 1981b, Z. Pflanzenernähr. Bodenkd. 144, 533-545.
Hendriks, L., Claassen, N. und Jungk, A. 1981, Z. Pflanzenernähr. Bodenkd. 144, 486-499.
Rowell, D.L., Martin, H.W. und Nye, P.H. 1967, J. Soil Sci. 18, 204-222.
Barracough, P. 1986, im Druck.
Baldwin, I.P., Nye, P.H. und Tinker, P.B. 1973, Plant and Soil 38, 621-635.
Breeze, V.G. and Wild, A. 1984, J. of Exp. Bot. 35, 1210-1221.
Wild, A., Woodhouse, P.I. and Hopper, M.I. 1979, J. of Exp. Bot. 30, 697-704.