

## Die Bedeutung des Aneignungsvermögens der Pflanzen für den Nährstoffhaushalt

Von Prof. Dr. NORBERT CLASSEN, Freising-Weihenstephan

### Einleitung

Die Ernährung einer Pflanze am Standort hängt von Boden- und Pflanzeigenschaften ab. Die relevanten Bodeneigenschaften, die unter dem Begriff „Verfügbarkeit“ zusammengefaßt werden, wurden in dem vorangegangenen Kapitel abgehandelt. Die Pflanzenverfügbarkeit eines Nährstoffs im Boden wird vorwiegend durch dessen Menge, Beweglichkeit und chemisches Verhalten charakterisiert, sie stellt das Nährstoffangebot des Bodens dar. Trotz gleichem Nährstoffangebot oder Verfügbarkeit kann das Wachstum verschiedener Pflanzen, je nach ihrer Nährstoffeffizienz, jedoch sehr unterschiedlich sein.

AUR und LADENUSCH (1) (Abb. 1) fanden, daß nach 20 Jahren unterlassener P-Düngung Salat nur 50 % des Höchstertrages, dagegen Kohl und Spinat noch nahezu den vollen Ertrag brachten. Ähnliches gilt für K, wobei Spinat, der P-effizient ist, die niedrigste K-Effizienz aufweist. Daher bezieht sich die Nährstoffeffizienz immer nur auf einen Nährstoff.

Aber auch innerhalb einer Pflanzenart gibt es Unterschiede in der Nährstoffeffizienz. Abbildung 2 zeigt zwei Baumwollsorten mit gleichem Ertragspotential, bei niedrigem K-Angebot unterscheiden sie sich jedoch deutlich im Ertrag. Die Nährstoffeffizienz einer Pflanze kann durch den externen Bedarf quantitativ beschrieben werden. Der externe Bedarf ist der Nährstoffgehalt des Bodens, bei dem ein gewisser Anteil, z. B. 80 %, des

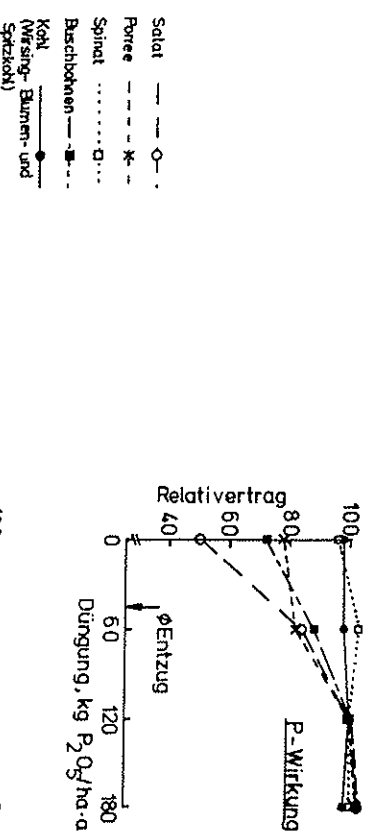
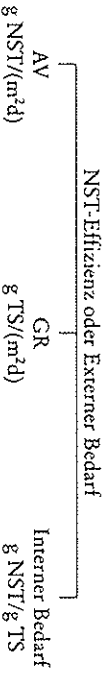


Abb. 1. Relativvertrag von Gemüsekulturen nach 20 Jahren gestaffelter P- bzw. K-Düngung. Versuchsbeginn 1957, Auswertungszeitraum 1972-1982. Quelle: (1).

Höchsterragtes erzielt wird. Ursächliche Zusammenhänge für eine unterschiedliche Nährstoff(NST)-Effizienz sind in nachstehendem Schema dargestellt. Dabei ist zu beachten, daß Betrachtungen zur Nährstoffeffizienz nur bei geringer Verfügbarkeit im Boden sinnvoll sind.



Eine hohe Nährstoffeffizienz, d. h. die Fähigkeit, bei geringer Verfügbarkeit eines Nährstoffs einen hohen Ertrag relativ zum Ertrag ohne Nährstoffmangel zu bringen, kann in einem geringen internen Bedarf, einem hohen Nährstoffaneignungsvermögen (AV) und/oder in einer niedrigen potentiellen Wachstumsrate (GR) begründet sein. Ein geringer interner Bedarf bedeutet, daß die Pflanze pro Einheit Nährstoff relativ viel Trockenmasse bildet, daß der Ertragsgrenzwert niedrig ist. Ein hohes Nährstoffaneignungsvermögen kennzeichnet dagegen die Fähigkeit einer Pflanze, auch bei geringer Verfügbarkeit hohe Mengen Nährstoff pro Zeiteinheit und Bodenoberfläche oder pro Pflanze aufzunehmen. Eine Pflanzenart mit genetisch bedingter niedriger Wachstumsrate (GR) könnte auch bei geringem Aneignungsvermögen noch ihren Bedarf decken und damit als effizient gelten.

Die Ursache hoher Nährstoffeffizienz ist meist in einem hohen Aneignungsvermögen und weniger in einem geringen internen Bedarf begründet. So fanden Föhse et al. (20), daß von sieben Pflanzenarten Zwiebel die geringste P-Effizienz aufwies, obwohl sie den geringsten internen Bedarf von 0,14 % P in der Trockensubstanz besaß. Dagegen benötigten die effizienteren Pflanzenarten Weidelgras, Weizen oder Raps etwa 0,30 % P in der Trockensubstanz; ihr externer Bedarf (P-Konzentration der Bodenlösung) war aber um den Faktor 5 geringer. Für 80 % des Höchstertrages benötigte Zwiebel eine P-Konzentration in der Bodenlösung von 6,9 µmol/l, dagegen die effizienteren Pflanzenarten nur 1,4 µmol/l. Auch Cassman et al. (9) (Abb. 2) kamen zu dem Schluß, daß die unterschiedliche K-Effizienz der Baumwollsorten in dem K-Aneignungsvermögen begründet war.

In diesem Beitrag werde ich auf das Nährstoffaneignungsvermögen eingehen. Dabei werde ich versuchen, es zu definieren und die Faktoren und Vorgänge aufzuzeigen, von denen es abhängt.

Aber die Nährstoffaufnahme ist nicht eine Funktion von einzelnen Faktoren, sondern das Ergebnis der Wechselwirkung der Pflanze mit dem Boden. Die an diesem Zusammenwirken beteiligten Prozesse werde ich versuchen mit einem mathematischen Modell zu simulieren. In ihm werden Boden- und Pflanzenfaktoren über die Prozesse des Transports im Boden und Aufnahme in die Pflanze funktional miteinander verknüpft.

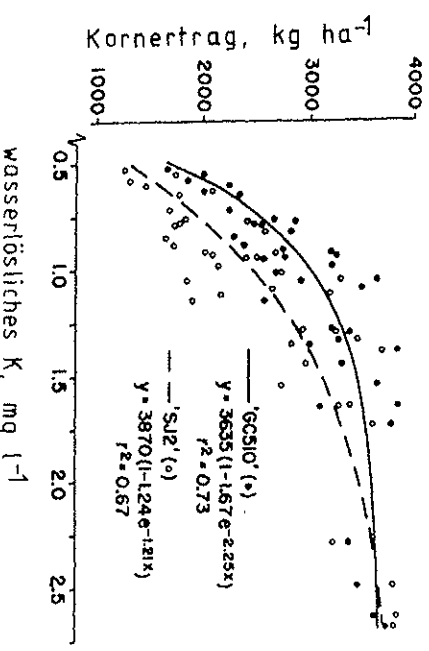


Abb. 2. Der Korntrag von zwei Baumwollsorten in Beziehung zum wasserlöslichen K im Boden in der Schicht von 0 bis 40 cm. *Quelle:* (9)

### 1 Nährstoffaneignungsvermögen: Definition und Verknüpfung mit dem Wachstum

Das Nährstoffaneignungsvermögen stellt die Fähigkeit der Pflanze dar, Nährstoffe aus dem Boden aufzunehmen. Wegen relativ geringer Nährstoffmengen in der Wurzel und der Schwierigkeit, sie zu messen, werden oft nur die Gehalte des Sprosses berücksichtigt.

Um das Nährstoffaneignungsvermögen zu quantifizieren, kann die Gesamtaufnahme (U) einer Pflanze oder eines Pflanzenbestandes herangezogen werden. Dies erscheint jedoch nicht sehr sinnvoll, weil einzelne Wachstumsabschnitte mit unterschiedlichem Aneignungsvermögen nicht herausgestellt werden. Dies wird in Abbildung 3 sehr deutlich.

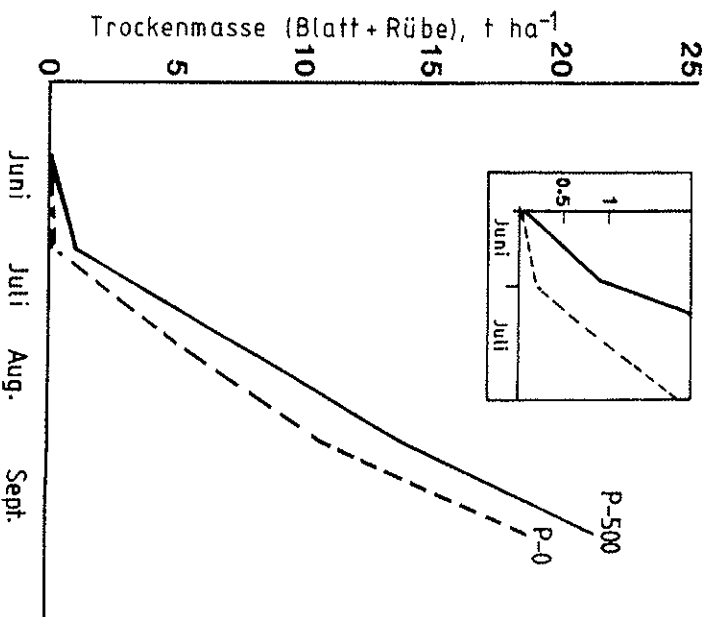


Abb. 3. Die Sprossenentwicklung von Zuckerrübe auf einem P-armen Boden. P-0 bzw. P-500 entspricht einer Düngung von 0 bzw. 500 kg P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>/ha. *Quelle:* (31)

Sie zeigt, daß der geringere Endertag von Zuckerrübe auf der mit P ungedüngten Fläche nur auf das geringere Wachstum in der Jugendphase zurückzuführen war. Eine Ursachenforschung sollte sich daher differenzieren mit den unterschiedlichen Entwicklungsphasen beschäftigen, und so erscheint statt der Gesamtaufnahme die Aufnahmerate (dU/dt) pro Pflanze oder Pflanzenbestand als geeignete Größe. Sie ergibt sich aus der Wurzellänge (RL, cm) und dem Netto-Influx (I<sub>n</sub>, mol cm<sup>-1</sup> s<sup>-1</sup>),

$$[F 1] \quad \frac{dU}{dt} = RL \cdot I_n$$

Die Verbindung des Aneignungsvermögens zur Nährstoffeffizienz resultiert aus der Verknüpfung zum Wachstum, wie nachstehend dargestellt.

Der Gesamtgehalt U ist das Produkt aus Pflanzengewicht (W in g) und Konzentration (X in mol g<sup>-1</sup>)

$$[F 2] \quad U = W \cdot X$$

dann ist

$$[F 3] \quad \frac{dU}{dt} = \frac{d(W \cdot X)}{dt} = X \frac{dW}{dt} + W \frac{dX}{dt}$$

Die Nährstoff-Aufnahmerate ergibt sich nach [F 3] aus Konzentration (X) mal der Sproßwachstumsrate ( $dW/dt$ ) plus der Konzentrationsänderung mit der Zeit ( $dX/dt$ ) mal dem Gewicht. Nimmt man zur Vereinfachung an, daß die Konzentration über die Zeit konstant ist, d. h.  $dX/dt = 0$ , ergibt sich aus [F 1] und [F 3]

$$[F 4] \quad X = I_n \frac{RL}{dW/dt}$$

und

$$[F 5] \quad I_n = X \frac{dW/dt}{RL}$$

Die Versorgung des Sprosses mit Nährstoffen, ausgedrückt durch die Konzentration X, hängt vom Wurzel/Sproßzuwachs-Verhältnis ( $RL/(dW/dt)$ ) und vom Influx ( $I_n$ ) ab. [F 5] besagt, daß die Anforderung des Sprosses an die Einzelwurzel, ausgedrückt durch den Influx, sich aus der für das Wachstum notwendigen Sproßkonzentration (X) und der Sproßwachstumsrate in Relation zur Gesamtwurzellänge ergibt.

Dieser Term, ( $dW/dt$ )/RL, wird auch als Anspruch des Sprosses an die Wurzel (Shoot demand) bezeichnet.

Wir haben in früheren Beiträgen (14) den Nährstoffgehalt des Sprosses (X) als Maß für das Nährstoffangebotsvermögen verwendet. Dies geschah, um Pflanzenarten zu vergleichen, die unter gleichen Bedingungen bei begrenztem Nährstoffangebot wachsen. Die Begründung für diese Betrachtungsweise ist, daß eine Pflanze mit einem hohen Nährstoffgehalt ein Wurzelsystem besitzt, das den Sproß gut versorgt und somit ein hohes Anreizungsvermögen hat. [F 3] und [F 4] zeigen, daß dabei jedoch die Wachstumsrate mit einbezogen wird. Der hier präsentierte Ansatz [F 1, F 3, F 4 und F 5] ermöglicht dagegen eine klare Abgrenzung einzelner Merkmale der Nährstoffeffizienz, wovon das Nährstoffangebotsvermögen ein Teil ist.

Das Nährstoffangebotsvermögen hängt von morphologischen und physiologischen Eigenschaften des Wurzelsystems ab. Hierauf werde ich im Nachstehenden eingehen.

## 2 Morphologische Eigenschaften

Die morphologischen Eigenschaften des Wurzelsystems beziehen sich auf die Größe des Wurzelsystems und dessen Verteilung im Bodenprofil sowie auf den Wurzelradius und Wurzelhaabesatz. Diese Eigenschaften wirken auf das Aneignungsvermögen, wie in [F 1] definiert, nicht nur über die Wurzellänge, sondern auch über den Influx.

### 2.1 Größe des Wurzelsystems

Die Größe des Wurzelsystems kann durch das Gewicht, die Länge oder die Oberfläche der Wurzeln ausgedrückt werden. Ein Beispiel hierfür ist in Tabelle 1 für Winterweizen und in Tabelle 2 für Zuckerrübe wiedergegeben. Die dort aufgeführten Zahlen können nur eine Größenordnung angeben, denn wie Literaturübersichten von SCHMID (36) und DE WILLI-GEN und VAN NOORDWIJK (17) zeigen, variieren die Wurzellängen für Zuckerrübe von 3 bis 70 km/m<sup>2</sup> oder für Weizen von 3 bis 38 km/m<sup>2</sup>.

Tabelle 1. Das Wurzelsystem von Winterweizen zum Zeitpunkt der Blüte (Klein Hilde, 1986)

Tiefe	Wurzel			-flächenindex <sup>(1)</sup>		-trockenmasse
	-radius	-längen-dichte	-länge	ohne Wz-haare	mit Wz-haaren <sup>(2)</sup>	
cm	mm	cm/cm <sup>3</sup>	km/m <sup>2</sup>	---m <sup>2</sup> /m <sup>2</sup> ---	---m <sup>2</sup> /m <sup>2</sup> ---	dt/ha
0-10	0,15	8,6	8,6	8,4	12,9	15
10-30	0,17	6,9	13,7	14,1	21,6	27
30-50	0,14	1,9	3,9	3,4	5,2	4
Summe			26,2	25,9	39,7	46

<sup>(1)</sup> Wurzelflächenindex ist die Oberfläche der Wurzel (ohne oder mit Wurzelhaaren) pro Einheit Bodenoberfläche  
<sup>(2)</sup> die Oberfläche der Wurzelhaare beträgt 0,53 cm<sup>2</sup> pro cm<sup>2</sup> Wurzeloberfläche

Quelle: (11)

Tabelle 2. Das Wurzelsystem von Zuckerrübe Ende Juli (Dinklar, 1987, P-1000)

Tiefe	Wurzel			-flächenindex <sup>(1)</sup>		-trockenmasse
	-radius	-längen-dichte	-länge	ohne Wz-haare	mit Wz-haaren <sup>(2)</sup>	
cm	mm	cm/cm <sup>3</sup>	km/m <sup>2</sup>	---m <sup>2</sup> /m <sup>2</sup> ---	---m <sup>2</sup> /m <sup>2</sup> ---	dt/ha
0-10	0,16	3,3	3,3	3,2	4,2	5
10-30	0,18	1,9	3,7	4,1	5,4	8
30-50	0,20	0,6	1,2	1,4	1,8	3
Summe			8,2	8,7	11,4	16

<sup>(1)</sup> Wurzelflächenindex ist die Oberfläche der Wurzel (ohne oder mit Wurzelhaaren) pro Einheit Bodenoberfläche  
<sup>(2)</sup> die Oberfläche der Wurzelhaare beträgt 0,31 cm<sup>2</sup> pro cm<sup>2</sup> Wurzeloberfläche

Quelle: (11)

Ein Teil der Variation ist in der Meßmethode begründet, ob z. B. Bohrkern- oder Proflwandmethode. Die Hauptursache liegt neben der Pflanzenart in den Standort- und Umweltbedingungen. So fanden KÜCKE und SCHMID (26), daß die Wurzellänge von Zuckerrüben auf Sandstandorten zwischen 40 und 70 km/m<sup>2</sup> dagegen auf Ton- und Lehmböden bei 20 km/m<sup>2</sup> lag. Wassergehalt und Lagerungsdichte des Bodens sowie Nährstoffversorgung der Pflanze beeinflussen maßgeblich die Größe des Wurzelsystems.

Die gezeigten Zahlen sind immer bezogen auf das gesamte Wurzelsystem. Ob jedoch alle Wurzeln an der Nährstoffaufnahme beteiligt sind, ist nicht bekannt, weil einerseits der Wurzelumsatz und damit das Alter der Wurzeln nicht bekannt ist. Andererseits gibt es keine ausreichenden Informationen darüber, wie lange ein Wurzelabschnitt aufnahmaktiv verbleibt.

Der Stellenwert der Größe des Wurzelsystems für die Ernährung der Pflanze wird jedoch erst deutlich, wenn sie in Beziehung zum Wachstum und damit zum täglichen Nährstoffbedarf gesetzt wird. Dies geht aus [F 4] und [F 5] hervor.

Abbildung 4 zeigt, daß sowohl bei Winterweizen als auch bei Zuckerrübe das Wurzelsystem frühzeitiger als der Sproß entwickelt wird. Dies bedeutet, daß anfänglich mehr

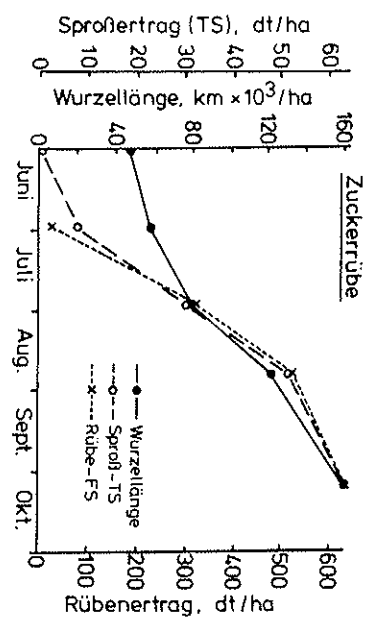
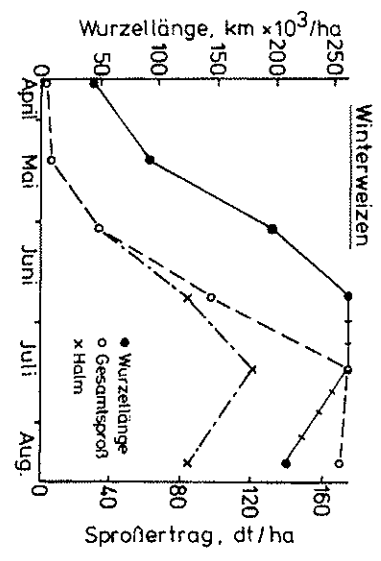


Abb. 4. Wurzel- und Sproßentwicklung von Winterweizen und Zuckerrübe auf einem tiefgründigen Kößboden. (+++) Wurzellänge, die von Messungen des Vorjahres extrapoliert wurde. Quelle: (10)

Wurzeln für die Ernährung des Sproßzuwachses zur Verfügung stehen als in späteren Stadien. Um diesen Sachverhalt zu kennzeichnen, ist oft das Wurzel/Sproß-Verhältnis verwendet worden. Es fällt von anfänglich hohen Werten stetig ab und kennzeichnet die Assimilerverteilung zwischen Sproß und Wurzel.

Für die Charakterisierung der Nährstoffversorgung des Sprosses muß die Frage jedoch anders lauten und zwar: „Wie viele Wurzeln besitzt eine Pflanze, um den neugebildeten Sproß, den Sproßzuwachs zu ernähren?“. Die Frage kann auch umgekehrt formuliert wer-

Tabelle 3. Wurzel/Sproßzuwachs-Verhältnis bzw. Anspruch des Sprosses an die Wurzel von Zuckerrübe und Winterweizen im Verlaufe der Vegetationsperiode

Zeitraum	Wurzellänge		Zuwachsrate, W/r	RL/(W/r)	
	10 <sup>3</sup> km ha <sup>-1</sup>	kg ha <sup>-1</sup> d <sup>-1</sup>		(g/d)/m	(W/r)/RL (mg/d)/m
01.06.-29.06.	50	44		1139	0,88
29.06.-27.07.	66	252		263	3,80
27.07.-24.08.	100	252		396	2,52
24.08.-05.10.	140	175		798	1,25
Winterweizen					
17.04.-12.05.	67	15		4473	0,22
12.05.-02.06.	143	136		1051	0,95
02.06.-23.06.	228	300		760	1,32
23.06.-14.07.	262	371		706	1,42
14.07.-12.08.	236	≈0		≈0	

den: „Welchen Anspruch stellt das Sproßwachstum an die Einzelwurzel?“. Diese Betrachtungsweise leitet sich aus [F 4] bzw. [F 5] ab, und wird in Tabelle 3 für Winterweizen und Zuckerrübe veranschaulicht.

Die Ergebnisse in Tabelle 3 zeigen, daß Zuckerrübe im Juni weniger Wurzeln als in den darauffolgenden Monaten hat. Da aber das Sproßwachstum nur gering ist, stehen viele Wurzeln für die Ernährung des Neuzuwachses zur Verfügung, d. h. das Wurzel/Sproßzuwachs-Verhältnis ist hoch. Oder anders ausgedrückt, der Anspruch des Sprosses an die Einzelwurzel ist gering. Im Juli kehren sich die Verhältnisse um, die Wurzellänge erhöht sich nicht im gleichen Maße wie die Sproß-Wachstumrate und damit stehen wesentlich weniger Wurzeln für die Ernährung des neu zugewachsenen Sprosses zur Verfügung. Mit anderen Worten, der Anspruch an die Wurzel ist hoch, er steigt von 0,88 (mg/d)/m im Juni auf 3,80 (mg/d)/m im Juli an.

Eine wesentliche Erkenntnis aus diesen Ergebnissen ist, daß der P-Mangel der Zuckerrübe im Juni (P-0; Abb. 3) nicht auf ein kleines Wurzelsystem zurückzuführen ist. Die Ursache muß daher in der geringeren Fähigkeit der Einzelwurzel zur Aneignung von P liegen. Winterweizen zeigt, wie auch Zuckerrübe, ein hohes Wurzel/Sproßzuwachs-Verhältnis zu Beginn der Vegetationsperiode, das dann abfällt. Anders ausgedrückt, der Anspruch an die Wurzel ist gering im Frühjahr und steigt später stark an. Römer et al. (34) fanden, daß bei Sommerweizen der höchste Anspruch an die Wurzel bereits zur Bestockung erfolgte. Dies ist vermutlich auf ein geringeres Wurzelsystem des Sommerweizens im Frühjahr im Gegensatz zu Winterweizen zurückzuführen.

Das Wurzel/Sproßzuwachs-Verhältnis ist für Weizen in den einzelnen Entwicklungsstadien immer höher als für Zuckerrübe (Tab. 3). Dies ist wahrscheinlich verallgemeinerbar, wenn diese Pflanzenarten auf ähnlichen Standorten wachsen. Wegen der oben angesprochenen Schwankungsbreite der Größe der Wurzelsysteme kann man jedoch nicht davon ausgehen, daß Weizen immer ein höheres Wurzel/Sproßzuwachs-Verhältnis als Zuckerrübe hat.

Umrechnungen der Ergebnisse von MENGER und BARBER (30) ergeben, daß Mais schon nach dem Auflaufen den höchsten Anspruch von ca. 20 (mg/d)/m, an die Wurzel stellt, und dann abfällt auf 6 bis 2 (mg/d)/m. Dieser hohe Anspruch an die Wurzel resultiert aus einer relativ geringen Wurzellänge und einem raschen Wachstum des Sprosses im Frühjahr. Zusammenfassend kann festgestellt werden, daß die Größe des Wurzelsystems stark in absoluten Zahlen relativ zum Sproßwachstum ausgedrückt werden sollte. Zwischen Pflanzenarten, aber auch während der Ontogenese einer Pflanze, ergeben sich große Unterschiede im Wurzel/Sproßzuwachs-Verhältnis. Dabei bedeutet ein hohes Wurzel/Sproßzuwachs-Verhältnis einen geringen Anspruch an die Einzelwurzel und damit sind Voraussetzungen für eine hohe Nährstoffeffizienz gegeben.

2.2 Tiefenverteilung der Wurzeln im Boden

Neben der Gesamtwurzellänge ist auch die Verteilung der Wurzeln im Bodenprofil von Bedeutung für das Nährstoffaeneignungsvermögen und für den Nährstoffhaushalt. Je nach Beweglichkeit oder Konzentration in der Bodenlösung ist die Verteilung eines Nährstoffs im Boden unterschiedlich. Wenig bewegliche Nährstoffe, wie z. B. P und K, reichern sich durch Pflanzenreste oder Düngungen im Oberboden an. Nicht sorbierte Nährstoffe, wie NO<sub>3</sub>-N oder Nähr Elemente mit hoher Konzentration in der Bodenlösung, wie z. B. Ca oder Mg, können auch im Unterboden in höheren Mengen vorkommen.

Die Verteilung der Wurzeln im Boden zeigt meist viele oben und wenige unten, wie für mehrere Pflanzenarten in Abbildung 5 gezeigt wird. Die hohe Wurzellängendichte im Oberboden ist günstig für die optimale Aufnahme der dort angereicherten, wenig beweglichen Nährstoffe. Dagegen reichen wenige Wurzeln im Unterboden aus, um dort das bewegliche NO<sub>3</sub> zu entnehmen. Dieser Sachverhalt wird in Abbildung 6 gezeigt. So reichte z. B. eine Wurzellängendichte von nur 0,13 cm/cm<sup>3</sup> aus, um in der Schicht von 120 bis

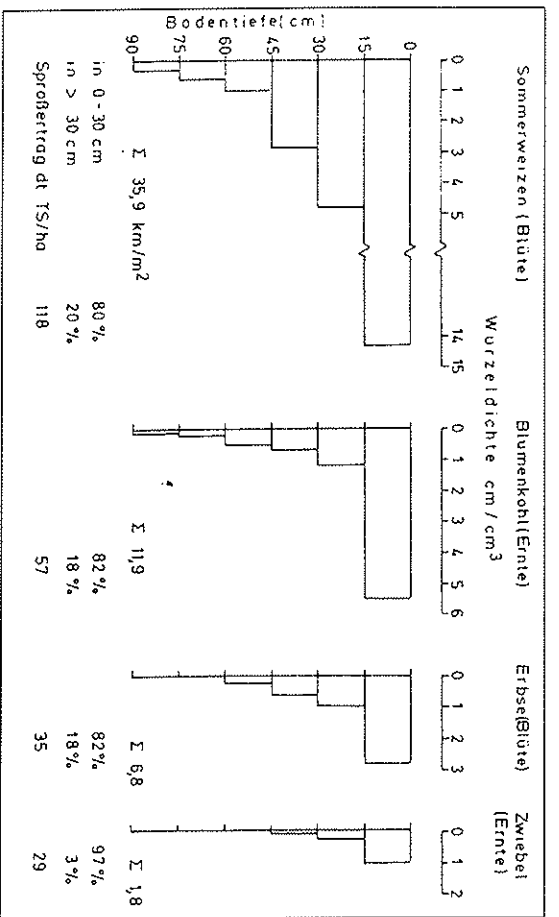


Abb. 5. Wurzelverteilung verschiedener Pflanzenarten im Bodenprofil. *Quelle:* (27)

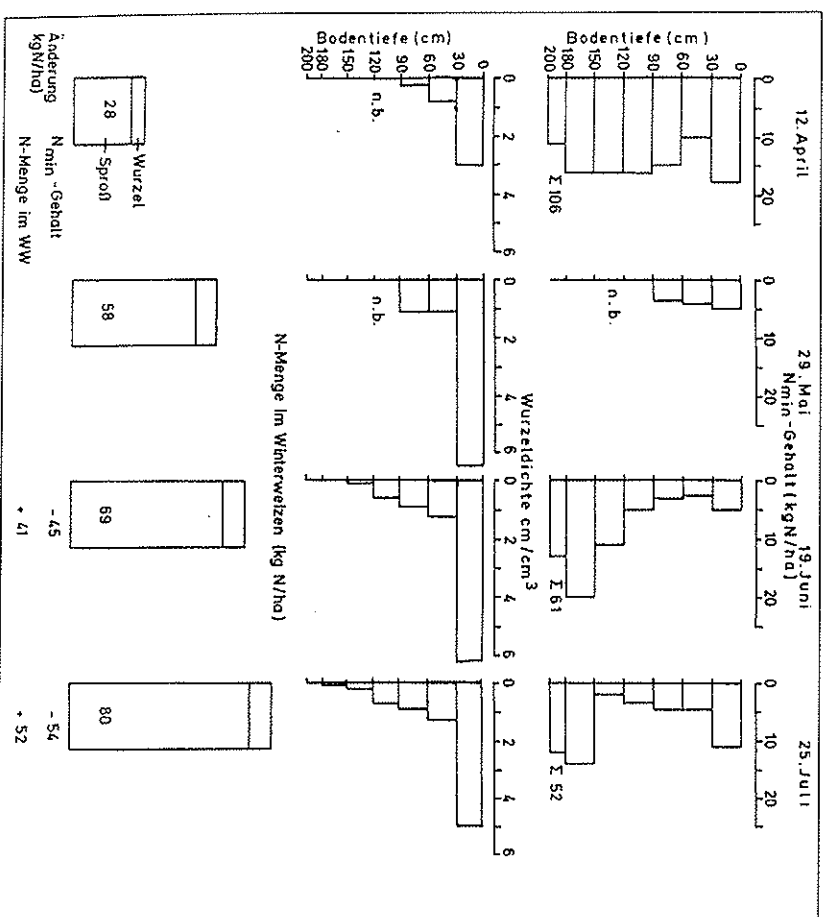


Abb. 6.  $N_{min}$ -Gehalte, Wurzelverteilung und N-Menge im Winterweizen zwischen dem 12. April und 25. Juli ohne N-Düngung. *Quelle:* (27)

150 cm Tiefe, das waren nur 1,5 % der gesamten Wurzellänge, den  $NO_3$ -Gehalt innerhalb eines Monats stark (um 10 kg N/ha) zu erniedrigen. Berechnungen zeigten weiterhin, daß bei Bedarf die Entnahme auch noch höher hätte sein können.

Aus dem Vorangegangenen wird deutlich, daß die Durchwurzelungstiefe für das Anreicherungsvorgang von  $NO_3$ -N von großer Bedeutung ist. Da geringere Wurzellängendichten schon das gesamte  $NO_3$  des durchwurzelten Bodens aufnehmen können, ist die Durchwurzelungstiefe von größerer Bedeutung als die gesamte Wurzellänge. Bei einem nur wenig beweglichen Nährstoff, wie P trägt nur ein schmaler Mantel um die Wurzel zu deren Versorgung bei. Daher ist hier die Gesamtwurzellänge, insbesondere die im Oberboden bedeutsam, denn das ausgeschöpfte Bodenvolumen ist proportional zur Wurzellänge.

Die Durchwurzelungstiefe ist artenspezifisch (Abb. 5) und (35), und bestimmt die Bodenschicht, aus der  $NO_3$ -Vorräte von der Pflanze genutzt werden können. Dieses Wissen ist Grundlage für die Anwendung der  $N_{min}$ -Methode bei der N-Düngempfehlung. So fanden SCHENK et al. (35), daß sowohl Spinat als auch Kohlrabi im wesentlichen in der Schicht 0-15 cm Tiefe wurzelten und auch hieraus 80 % des  $NO_3$ -N entnahmen. Aus der Schicht 15-30 cm nutzten die Pflanzen nur 50 % des vorhandenen Nitrats und darunter war die N-Aufnahme vernachlässigbar klein. Dagegen nutzen andere Pflanzenarten (wie Getreide und Zuckerrübe) nahezu das gesamte Nitrat bis 1 m Tiefe und sogar darunter, wie aus Abbildung 6 für Weizen ersichtlich ist.

Es gibt auch Sortenunterschiede in der Durchwurzelungsintensität des Unterbodens, wie WIESLER (37) für Mais zeigt. Diese Unterschiede sind aber gering im Vergleich zu denen zwischen den Arten.

Die Tiefenverteilung der Wurzeln im Boden wird auch durch Standort- und Umweltfaktoren beeinflusst, wie z. B. Temperatur, Bodenwasser- und N-Versorgung. Eine hohe Temperatur im Frühjahr führte bei Mais zu einem stärkeren Wurzelwachstum im Unterboden (25). Eine Austrocknung des Oberbodens durch Ausbleiben von Regen oder Bewässerung führte zu einem verstärkten Wurzelwachstum im Unterboden von Weizen (3) oder Baumwolle (24).

Eine Unterversorgung, insbesondere mit N oder P, führt meist zu einem stärkeren Rückgang des Sproß- als des Wurzelwachstums. Damit steigt das Wurzel/Sproß-Verhältnis an. Trotz eines insgesamt kleineren Wurzelsystems bei N-Mangel fand KUHLMANN (27), daß Weizen den Unterboden etwas stärker durchwurzelte als ausreichend versorgte Pflanzen.

### 2.3 Wurzelradius und Wurzeloberfläche

Wurzelradius und -oberfläche werden im gleichen Kapitel behandelt, weil bei gleicher Wurzellänge die aufnehmende Oberfläche proportional zum Radius ist, andererseits der Radius des Aufnahmeorgans, ob Wurzel, Wurzelhaar oder z. B. Mykorrhizahyphen, das Bodenvolumen beeinflusst, das eine Einheit Oberfläche mit Nährstoffen versorgt. Dieser Aspekt ist für Nährstoffe geringer Beweglichkeit im Boden von besonderer Bedeutung.

In Abbildung 7 wird der zuvor genannte Zusammenhang veranschaulicht. Man erkennt, daß pro Einheit Wurzelhaaroberfläche (Radius,  $r_0$ ,  $5 \cdot 10^{-4}$  cm) innerhalb eines gegebenen Abstandes,  $\Delta r$ , ein

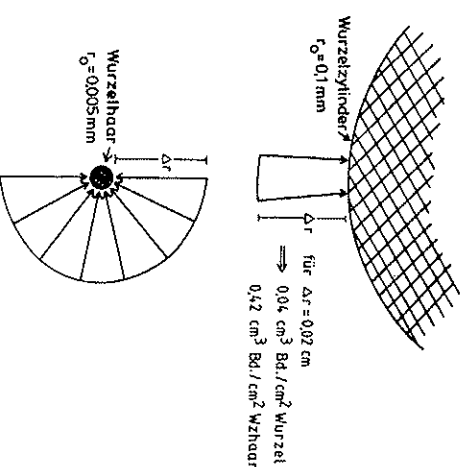


Abb. 7. Geometrische Bedingungen für die Diffusion zur Wurzel bzw. zum Wurzelhaar (schematisch). *Quelle:* (10)

mehrfaches an Boden zur Verfügung steht als der Oberfläche der Wurzel mit  $r_0 = 0,01$  cm. Gleichung 6, mit der das Volumen pro Einheit Oberfläche,  $V_s$  in  $\text{cm}^3 \text{cm}^{-2}$ , berechnet werden kann,

$$[F 6] \quad V_s = \Delta r + \Delta r^2/2r_0$$

zeigt, daß  $V_s$  proportional zum Kehrwert von  $r_0$  ist. Infolge dieses höheren verfügbaren Bodenvolumens bei geringerem  $r_0$  sinkt die Konzentration an der Wurzeloberfläche nicht so stark ab und die Ausdehnung der Verarmungszone ist geringer, wie Modellrechnungen (Abschn. 2.4) am Beispiel des K zeigen (Abb. 8). Daraus resultiert pro Flächeneinheit ein höherer Influx,  $I_0$  (Abb. 9a). Eine wesentliche Schlussfolgerung ist, daß bei niedrigen Nährstoffkonzentrationen in der Bodenlösung die Oberfläche einer dünnen Wurzel, aber insbesondere eines Wurzelhaars dazu geeignet ist, Nährstoffe effizient zu nutzen.

### 2.4 Wurzelhaare

Wurzelhaare sind Ausstülpungen von Epidermiszellen der Wurzel. Ihre Länge und Anzahl ist abhängig von der Pflanzenart und auch sehr stark von den Umweltbedingungen. Wur-

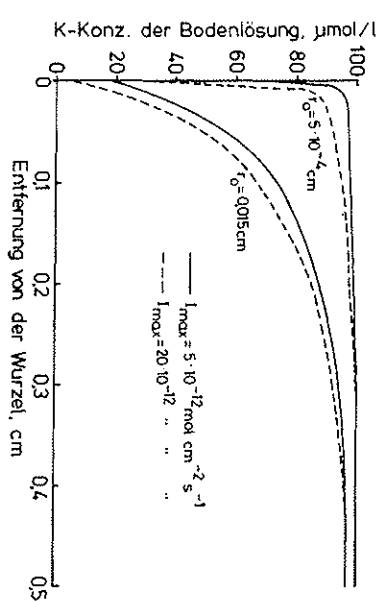


Abb. 8 Einfluß des Wurzelradius,  $r_0$ , auf die K-Verarmungsprofile nach 10 Tagen. Aufnahmehauer bei 2 unterschiedlichen  $I_{max}$ -Werten.  $C_0 = 100 \mu\text{mol K/l}$ .  $K_m = 20 \mu\text{mol/l}$ . Quelle: (10)

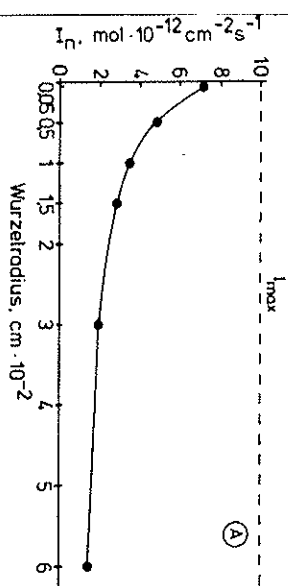


Abb. 9a Einfluß des Wurzelradius auf den K-Influx,  $I_0$ , pro  $\text{cm}^2$  Wurzeloberfläche bzw. pro cm Wurzellänge.  $C_0 = 100 \mu\text{mol K/l}$ .  $K_m = 20 \mu\text{mol/l}$ . Quelle: (10)

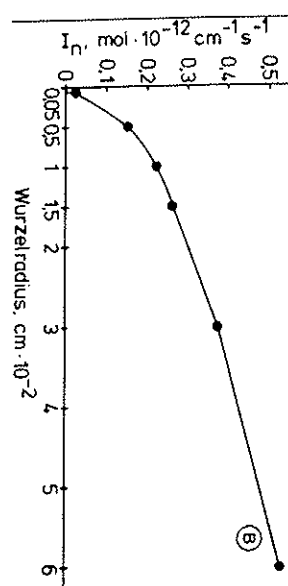


Abb. 9b Vergleich des gemessenen und durch Simulation errechneten P-Influsses,  $I_0$  von Zwiebel und Spinat. Quelle: (10)

zeln, die in wassergesättigter Luft wachsen, bilden viele und lange Wurzelhaare aus, im Boden sind es dagegen weniger und kürzere.

Bei sieben Pflanzenarten fanden FÖHSE et al. (21), daß Zwiebel nahezu unbearbar war und bei den restlichen Pflanzenarten variierte die mittlere Länge der Wurzelhaare von 0,17 bis 0,62 mm und die Anzahl pro mm Wurzel von 44 bis 71.

Ihre Bedeutung für das Nährstoffanreizungsvermögen, für die Nährstoffaufnahme aus dem Boden will ich im Nachstehenden bewerten.

Der Zusammenhang zwischen Wurzelhaarbesatz und Nährstoffaufnahme ist nicht immer eindeutig. Eine höhere P-Versorgung fand BAYVIS (4) bei Pflanzenarten und CARADUS (8) bei Weißkleearten, die dagegen keine Beziehung zwischen Wurzelhaarbesatz und P-Aufnahmerate pro Einheit Wurzellänge fest, wenn er Weizengentypen oder auch Lein und Raps verglich, die sich in ihrem Wurzelhaarbesatz deutlich unterscheiden.

Daß aber Wurzelhaare wesentlich an der Nährstoffaufnahme aus dem Boden beteiligt sein können, geht eindeutig aus der Konzentrationsabsenkung von P in der Rhizosphäre hervor. Mit Hilfe der Autoradiographie wurde dies wiederholt gemessen (6; 22). Abbildung 10 zeigt ein solches Ergebnis. Die Beteiligung der Wurzelhaare an der P-Entleerung des Bodens und somit an der P-Aufnahme in die Pflanze wird daran deutlich, daß das Konzentrationsprofil in der Nähe der Wurzel abflacht. Bei alleiniger P-Aufnahme an der Wurzeloberfläche müßte sich nämlich der Konzentrationsgradient bis hin zur Wurzel fortsetzen. Der flache Teil des Verarmungsprofils stimmt auch mit der jeweiligen mittleren Länge der Wurzelhaare überein. Dieser Sachverhalt läßt den Schluß zu, daß die Wurzelhaare wesentlich an der P-Aufnahme beteiligt sind.

Welchen quantitativen Beitrag die Wurzelhaare zur Nährstoffanreicherung leisten, ist nicht direkt vom Wurzelhaarbesatz (Anzahl und Länge) abzuleiten, wie aus den anfänglich

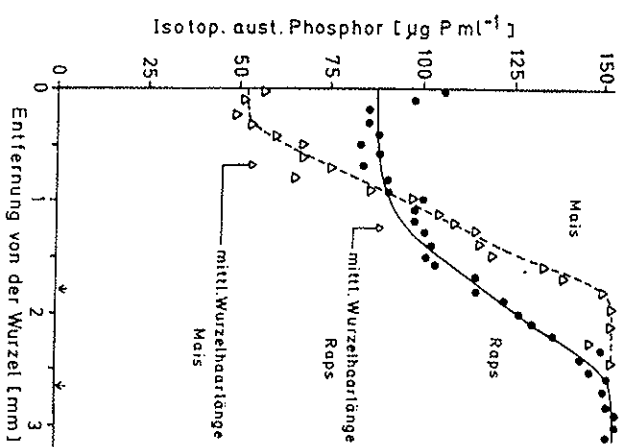


Abb. 10. Konzentration des isotopisch austauschbaren Bodenphosphats in der Umgebung von 5 Tage alten Mais- und Rapswurzeln. Quelle: (22)

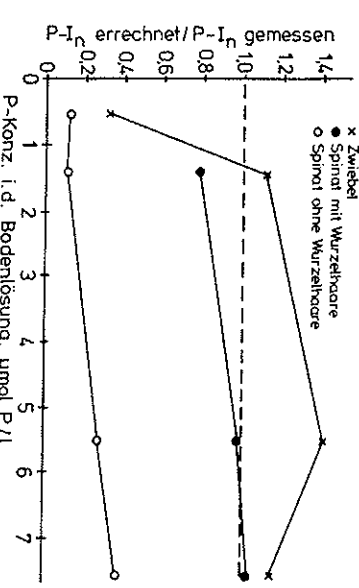


Abb. 11. Vergleich des gemessenen und durch Simulation errechneten P-Influsses,  $I_0$  von Zwiebel und Spinat. Quelle: (10)

zitierten Arbeiten ersichtlich ist. Förstle et al. (21) verwendeten dafür Modellrechnungen zur P-Aufnahme, in denen Wurzeln ohne oder mit Wurzelhaaren angenommen wurden. Zwiebel, die keine Wurzelhaare besitzt, wurde auch so verrechnet (Abb. 11). Bei Spinat, der die meisten und längsten Wurzelhaare besaß, führte die Berechnung ohne Wurzelhaare nur zu 10 bis 40 % des tatsächlichen P-Inflix. Der Beitrag der Wurzelhaare betrug demnach bei Spinat bei niedrigen P-Konzentrationen der Bodenlösung 90 % und bei hoher Konzentration immerhin noch 60 % der gesamten P-Aufnahme.

Bei den restlichen Pflanzenarten (Weidelgras, Weizen, Raps, Tomate und Buschbohne) hatten die Wurzelhaare eine geringere, jedoch nicht zu unterschätzende Bedeutung.

Die Oberfläche der Wurzelhaare war bei Spinat doppelt so hoch und bei den restlichen Pflanzenarten ähnlich groß wie die des Wurzelzylinders (21; Tab. 1 u. 2). Der jedoch überproportionale Beitrag zur P-Ernährung ist neben der Erhöhung der aufnehmenden Oberfläche auf die größere Ausdehnung der Verarmungszone (Abb. 10) und auf den geringen Radius (Abb. 7, 8 u. 9) zurückzuführen.

Wurzelhaare sind nur von Bedeutung für Nährstoffe geringer Beweglichkeit im Boden, deren Verarmungszone um die Wurzel kleiner als die Länge der Wurzelhaare ist. Dies trifft, wie gesehen, für P zu und könnte auch für K aus den Zwischenschichten der Tonminerale von Bedeutung sein.

### 3 Physiologische Eigenschaften

Die physiologischen Eigenschaften der Wurzel beeinflussen deren Fähigkeit, Nährstoffe aus dem sie umgebenden Boden zu entziehen und damit den Influx.

Die Aufnahmekinetik, d. h. die Beziehung zwischen Konzentration in der Bodenlösung an der Wurzeloberfläche und dem Influx ( $\text{mol cm}^{-1} \text{s}^{-1}$  oder  $\text{mol cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), beschreibt die Wurzel als rein aufnehmendes Organ. Sie bestimmt, wie stark die Konzentration an der Wurzeloberfläche erniedrigt werden kann und somit die Steilheit der Gradienten zwischen dem Boden und der Wurzel.

Die Wurzel ist weiterhin in der Lage, durch Veränderungen des chemischen Milieus die Konzentration der Bodenlösung zu verändern. Dies geschieht durch Abgabe von lösenden Stoffen oder durch Veränderungen des Redoxpotentials in der Rhizosphäre.

Unter den physiologischen Eigenschaften ist auch zu nennen die Dauer, für die ein Wurzelabschnitt oder die Wurzelhaare aufnahmefähig sind, sowie die Fähigkeit der Pflanze, Symbiosen einzugehen.

#### 3.1 Aufnahmekinetik

Seit langem ist bekannt, daß die Aufnahmeisotherme vieler Nährstoffe, d. h. die Beziehung zwischen dem Influx und deren Konzentration in der Lösung, die Form einer Sättigungskurve aufweist, wie in Abbildung 12 für P dargestellt. Schon 1952 verwendeten EIRSTEN und HAGEN (19), in Anlehnung an die Enzymkinetik, die Michaelis-Menten-Gleichung, um diesen Kurvenverlauf zu beschreiben. Pflanzenwurzeln sind jedoch nicht in der Lage, die Nährstoffkonzentration in der Außenlösung bis auf Null abzusenken, sondern es verbleibt immer eine Restkonzentration, die nicht unterschritten wird. Sie wird oft als  $C_{\text{min}}$  bezeichnet und ist in aller Regel sehr niedrig im Vergleich zum  $K_m$ -Wert oder zur Konzentration in der Bodenlösung.

Die Minimalkonzentration ( $C_{\text{min}}$ ) stellt sich an dem Punkt ein, an dem Efflux, der vermutlich immer abfließt, und Influx gleich hoch sind, d. h. der Netto-Influx,  $I_n$ , ist gleich Null. Um diesem Sachverhalt gerecht zu werden, führten CLAASSEN und BARBER (12) einen Efflux-Term und NIELSEN (32) eine um  $C_{\text{min}}$  korrigierte Konzentration, wie in Abbildung 12, in die Michaelis-Menten-Gleichung ein. Während der Efflux meist ein durch Extrapolation ermittelter Wert ist, wird  $C_{\text{min}}$  gemessen. Daher wird die Formulierung der Michaelis-Menten-Gleichung nach NIELSEN (32), wie in Abbildung 12 geschrieben, bevorzugt.

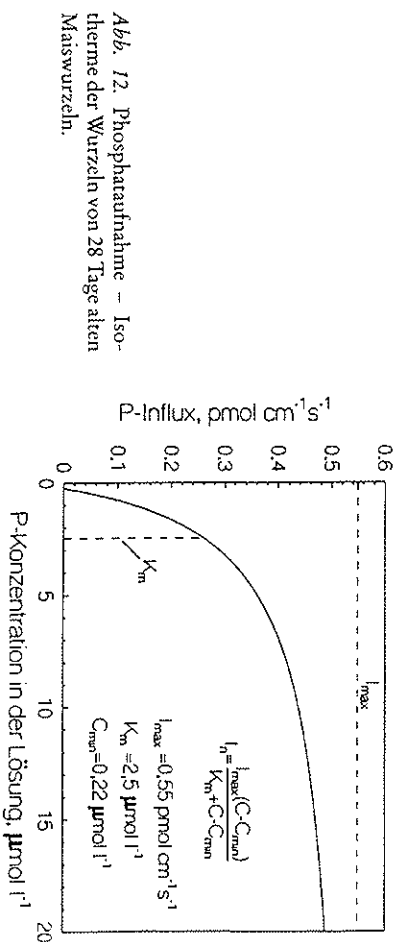


Abb. 12. Phosphataufnahme - Isotheme der Wurzel von 28 Tage alten Maiswurzeln.

Der Verlauf der Aufnahmeisotherme wird durch die Parameter  $C_{\text{min}}$ ,  $I_{\text{max}}$  und  $K_m$  charakterisiert.  $C_{\text{min}}$  wurde bereits besprochen.  $I_{\text{max}}$  ist der Influx, der bei unendlich hoher Konzentration erreicht wird. Es ist ein extrapolierter Wert. Die Michaelis-Konstante,  $K_m$ , ist, bei der nach NIELSEN (32) gewählten Formulierung, die Differenz zwischen der Konzentration bei der  $I_n = 1/2 I_{\text{max}}$  und  $C_{\text{min}}$ .

Der anfängliche steile Anstieg der Aufnahmeisotherme befähigt die Pflanze, bereits bei niedriger Konzentration einen hohen Influx zu realisieren, und das spätere Abflachen der Kurve verhindert eine überhöhte Nährstoffaufnahme bei hoher Konzentration. Letzteres ist nicht immer gegeben, insbesondere bei einigen Spurennährstoffen, wie z. B. Mn und B, oder bei  $\text{NH}_4\text{-N}$ , die bei hohem Angebot in der Bodenlösung auch in toxischen Mengen absorbiert werden.

Bei der Analyse der Michaelis-Menten-Gleichung (Abb. 12) erkennt man, daß eine Veränderung von  $I_{\text{max}}$  den Netto-Influx,  $I_n$ , im gesamten Konzentrationsbereich gleichsinnig beeinflusst. Dagegen wirkt sich eine Veränderung des  $K_m$ -Wertes nur im niedrigen Konzentrationsbereich auf  $I_n$  aus. Eine Erhöhung von  $I_{\text{max}}$  und/oder Erniedrigung von  $K_m$  erhöhen den Influx im niedrigen Konzentrationsbereich und damit das Nährstoffangebotsvermögen bei niedrigem Nährstoffangebot des Bodens.

Die Aufnahmeparameter  $I_{\text{max}}$ ,  $K_m$  und  $C_{\text{min}}$  sind für eine Pflanzenart keine unveränderlichen Größen. Im Gegenteil, die Pflanze variiert die zuvor genannten Parameter, so daß Bedarf und Angebot, innerhalb gewisser Grenzen, übereinstimmen. Bei niedriger P-Konzentration der Nährlösung (unterhalb 1  $\mu\text{mol/l}$ ) reagierte Sojabohne und Mais mit einem stark erhöhtem  $I_{\text{max}}$ -Wert (23). Der für optimales Wachstum benötigte Influx (in  $10^{-14}$   $\text{mol cm}^{-1} \text{s}^{-1}$ ) betrug 6 für Sojabohne und 10 für Mais, dagegen war der  $I_{\text{max}}$ -Wert bei niedriger P-Konzentration der Nährlösung auf 18 bzw. 37 angestiegen. Die Aufnahmekapazität der Wurzel war damit um den Faktor drei bis vier höher als der Bedarf. Der  $K_m$ - sowie  $C_{\text{min}}$ -Wert blieb nahezu unverändert. Eine ähnliche Reaktion zeigen Pflanzen, wenn nur ein Teil des Wurzelsystems mit Nährstoffen versorgt wird und dadurch ein niedriges Nährstoffangebot simuliert wird. So fanden CLAKSSON und GREGSON (16), daß der P-Influx von Kartoffelwurzeln um den Faktor 3 bis 4 von 320 auf 1100  $\mu\text{mol g}^{-1} \text{Ts d}^{-1}$  anstieg, wenn nur ein Teil des Wurzelsystems mit P versorgt wurde. Ähnliches fanden CLAASSEN und BARBER (13) für K bei Mais, wobei ein geringes K-Angebot zusätzlich zu einem tendenziell geringeren  $K_m$ -Wert führte. In beiden Fällen war der Anstieg der Aufnahmekapazität mit einer geringeren Nährstoffkonzentration im Sproß verbunden. Ein Zusammenhang zwischen der Konzentration in der Wurzel und dem  $I_{\text{max}}$ -Wert bestand dagegen nicht. Dies läßt vermuten, daß der Ursprung des Signals für eine erhöhte Aufnahmekapazität im Sproß liegt.

Ein erhöhter  $I_{\text{max}}$ -Wert oder erniedrigter  $K_m$ -Wert steigert die Aufnahmekapazität der Wurzel, insbesondere im niedrigen Konzentrationsbereich. Dies kommt für Pflanzen, die

im Boden wachsen, besonders zum Tragen, wenn der Radius des Aufnahmeorgans (der Wurzel, aber insbesondere der Wurzelhaars) klein ist, da die Absenkung an der Oberfläche geringer ist (Abb. 8) und eine höhere Aufnahmeeffizienz sich dann noch auswirken kann.

FOLISE et al. (21) untersuchten den Influx mehrerer Pflanzenarten, die auf einem P-armen, carbonathaltigen Lössunterboden wuchsen. Der P-Influx, in  $10^{-14}$  mol  $\text{cm}^{-1} \text{s}^{-1}$ , betrug für Weizen 0,91 und für Raps 3,20. Die morphologischen Eigenschaften der Wurzeln (Wurzelsradius und Wurzelhaarbesatz) waren sehr ähnlich. Mit Hilfe von Modellrechnungen konnte der höhere Influx von Raps durch dessen höheren  $I_{\text{max}}$ -Wert erklärt werden, dies jedoch nur, wenn die Wurzelhaare mit ihrem geringen Radius in die Berechnung einbezogen wurden.

Die Aufnahmeparameter variieren auch im Laufe der Ontogenese (11; Abb. 13). Für Zuckerrübe war dies im wesentlichen der Fall bei dem  $K_{\text{m}}$ -Wert, der von  $410 \mu\text{mol/l}$  im

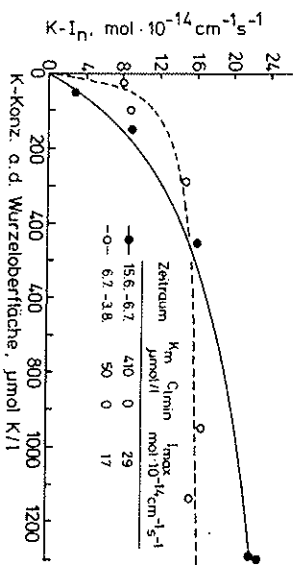


Abb. 13. Kalium-Aufnahmesothermen von Zuckerrübe im Feld im Juni und im Juli. Quelle: (10)

Juni auf  $50 \mu\text{mol/l}$  absank. Die geringere K-Effizienz der Zuckerrübe gegenüber Winterweizen ( $K_{\text{m}}$ -Wert =  $27 \mu\text{mol/l}$ ) führte CLAASSEN (11) auf den hohen  $K_{\text{m}}$ -Wert im Juni zurück.

### 3.2 Lebens- und Aufnahmedauer von Wurzeln oder Wurzelhaaren

Die Lebens- und Aufnahmedauer von Wurzeln ist eine physiologisch relevante Eigenschaft. In Verbindung mit dieser Eigenschaft ergibt sich andererseits die Frage, wie lange ist ein Boden in der Lage, einen für die Wurzel ausreichend hohen Nährstofflux aufrecht zu erhalten.

MAASCHNER und RICHTER (28) untersuchten die Kationen-Aufnahme durch einzelne Wurzelabschnitte von 9 Tage alten Maispflanzen. Die Wurzeln waren 25 bis 30 cm lang und die untersuchten 3 cm langen Abschnitte umfaßten den Bereich der Wurzelspitze bis maximal 18 cm von ihr entfernt. Die Ca-Aufnahme war am höchsten an der Wurzelspitze, sank dann auf ca. die Hälfte ab, dagegen blieb die K-Aufnahme mit zunehmender Entfernung und somit zunehmendem Alter, nahezu unverändert. In diesen Untersuchungen waren die Wurzeln wahrscheinlich nicht älter als 4 bis 6 Tage. DREW et al. (18) fanden, daß die K-Aufnahmeerleistung eines 1 cm-Abschnittes einer Zweibelnwurzel im Boden bis zum 16. Tag, nachdem das Experiment abgebrochen wurde, gleich hoch war. Bei P dehnte sich die Verarmungszone im Boden um die Primärwurzel von Mais bis zum 20. Tag weiter aus (5), dagegen waren es nur 5 bis 6 Tage, in der Arbeit von HENDRICKS et al. (22). Dieser Unterschied könnte in der Versuchstechnik begründet sein. Bei BECK et al. (5) wuchs die Wurzel frei im Boden, also unter zylindrischen Bedingungen für den Nährstofftransport, während im anderen Falle die Wurzel entlang einer Glasplatte wuchs. Hierdurch wurden die Wurzel-

haare sehr stark konzentriert, was zu einer raschen Entleerung des wurzelnahen Bodens führte. Nachdem die Wurzelhaare absterben, kommt auch die P-Aufnahme zum Erliegen. Die Ergebnisse von BECK et al. (5) deuten darauf hin, daß Wurzelhaare nur 2 bis 3 Tage lebensfähig und aktiv sind, da danach die Zellstruktur, nach elektronenmikroskopischen Auswertungen, nicht mehr intakt war. Damit übereinstimmend ist das Ergebnis von MCELGUIN und HARRISON (29). Sie fanden, daß Wurzelhaare nach 40 Stunden bei  $26^\circ\text{C}$  bzw. 55 Stunden bei  $15^\circ\text{C}$  nicht mehr in der Lage waren, im Gegensatz zu lebenden Zellen, „Neutrot“, 1%, pH 6,9“ aufzunehmen und im Inneren zu akkumulieren.

Zusammenfassend deutet sich an, daß der Wurzelzylinder eine relativ lange Lebensdauer besitzt und die Nährstoffaufnahme-fähigkeit wahrscheinlich bis zu 3 Wochen erhalten bleibt. Dagegen scheinen die Wurzelhaare relativ kurzlebig, von nur 2 bis 3 Tagen, zu sein. Ein Nachweis zur Dauer der Nährstoffaufnahmeaktivität ist dem Autor nicht bekannt.

Eine Wurzel kann über einen längeren Zeitraum aufnahmefähig sein. Die Frage, die sich hierzu anschließt ist, wie verhält sich der Nährstofftransport aus dem Boden zur Wurzel in diesem Zeitraum.

Die Arbeit von DREW et al. (18) zeigte, daß der K-Entzug aus dem Boden durch einen 1 cm Wurzelabschnitt mit zunehmender Zeit nahezu linear ansteigt, d. h. daß die Rate über den 16-tägigen Zeitraum nahezu konstant war. Modellrechnungen, wie sie von CLAASSEN (10) durchgeführt wurden, ermöglichen ein besseres Verständnis dieser Beobachtungen (Abb. 14).

Es wurden Modellrechnungen für drei deutlich unterschiedliche Bedingungen durchgeführt, zum einen für Wurzeln mit hoher Aufnahmekapazität,  $I_{\text{max}}$  bei großem und geringem Abstand voneinander, zum anderen für Wurzeln mit niedriger Aufnahmekapazität und geringem Abstand.

Der obere Teil von Abbildung 14 zeigt die Konzentrationsprofile nach unterschiedlich langer Aufnahmedauer. Daraus geht hervor, daß bei hoher Aufnahmekapazität,  $I_{\text{max}} = 20$ .

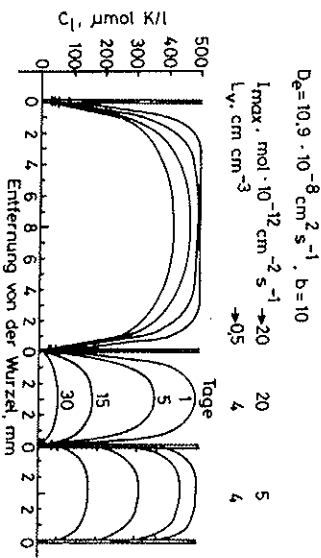
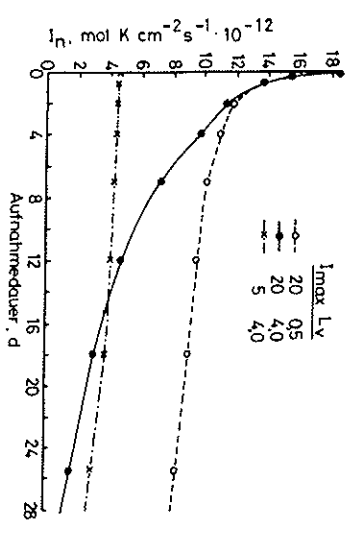


Abb. 14. Ablauf der K-Entleerung des wurzelnahen Bodens und zeitlicher Verlauf des K-Influsses bei unterschiedlicher Wurzellängendichte,  $I_{\text{max}}$  und Aufnahmekapazität,  $I_{\text{max}}$  der Wurzel.  $D_e = 10.9 \cdot 10^{-8} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ ,  $b = 10$ . Quelle: (10)





$10^{-12}$  mol K  $\text{cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ , die Konzentration an der Wurzeloberfläche schon nach einem Tag auf einen niedrigen Wert absinkt. Mit zunehmender Aufnahmedauer erfolgt die K-Entleerung des Bodens durch die Ausdehnung der Verarmungszone, die Konzentration an der Wurzeloberfläche wird dagegen nur noch geringfügig weiter abgesenkt. Die Ausdehnung der Verarmungszone führt bei hoher Wurzellängendichte,  $L_v = 4$ , zur Überschneidung der Einzugsbereiche benachbarter Wurzeln, d. h. es kommt zur Wurzelkonkurrenz. Die Konzentration zwischen den Wurzeln sinkt demzufolge schon nach fünf Tagen Aufnahmedauer deutlich ab und damit auch die Konzentrationsdifferenz,  $\Delta C_i$ , zwischen Boden und Wurzel. Nach 30 Tagen Aufnahmedauer ist der Boden praktisch entleert. Dagegen bleibt bei großen Abstand der Wurzeln voneinander, die Konzentrationsdifferenz zwischen Boden und Wurzel annähernd gleich hoch, da in der Mitte zwischen den Wurzeln die Konzentration auch nach 30 Tagen kaum erniedrigt wird.

Im rechten Teil von Abbildung 14 ist zu erkennen, daß bei geringer Aufnahmekapazität der Wurzel,  $I_{\text{max}} = 5 \cdot 10^{-12}$  mol  $\text{cm}^{-2} \text{s}^{-1}$ , auch die Konzentrationsabsenkung an ihrer Oberfläche geringer ist. Die Ausdehnung der Verarmungszone ist jedoch die gleiche, denn nach fünf Tagen Aufnahmedauer findet auch hier eine Überlappung der Einzugsbereiche statt. Wegen des niedrigen  $I_{\text{max}}$  Wertes ist auch die Aufnahme geringer, und demzufolge sinkt die Konzentration im gesamten Bodenvolumen langsamer ab.

Im unteren Teil von Abbildung 14 ist der zeitliche Verlauf des Influx für die oben beschriebenen Bedingungen dargestellt. Man erkennt, daß bei hohem  $I_{\text{max}}$  Wert der Influx,  $I_n$ , innerhalb der ersten zwei Tage rasch von 18 auf  $12 \cdot 10^{-12}$  mol  $\text{cm}^{-2} \text{s}^{-1}$  zurückgeht. Danach bleibt der Influx annähernd konstant, wenn der halbe Abstand zwischen den Wurzeln,  $r_1$ , groß ist. Er sinkt kontinuierlich weiter ab, wenn  $r_1$  klein ist. Das rasche Absinken des Influx in den ersten Tagen hängt mit der Konzentrationsabsenkung an der Wurzeloberfläche in diesem Zeitraum zusammen. Danach ist die Flußrate im wesentlichen von der Konzentrationsdifferenz,  $\Delta C_i$ , zwischen Wurzel und Boden abhängig. Sie ist annähernd konstant, solange keine Wurzelkonkurrenz eintritt.

Bei höherer Wurzellängendichte tritt schon nach ca. vier Tagen Wurzelkonkurrenz ein, dadurch wird  $\Delta C_i$  kleiner und somit auch der Influx. Bei hoher Wurzellängendichte und kleinem  $I_{\text{max}}$  Wert ist der Influx von Anfang an niedriger, aber relativ konstant über den gesamten Zeitraum. Dies ist darauf zurückzuführen, daß die Konzentrationsdifferenz zwischen Boden und Wurzel annähernd konstant bleibt, da die Absenkung der Konzentration im Boden mit einer Absenkung an der Wurzel einhergeht.

Aus den Modellrechnungen, und in Übereinstimmung mit Meßergebnissen, kann gefolgert werden, daß, mit Ausnahme starker Wurzelkonkurrenz, die zu einer raschen Ausschöpfung des Bodens führt, ein Boden über die Dauer der Aufnahmekapazität einer Wurzel einen relativ konstanten Nährstofffluß zur Wurzel aufrecht erhalten kann.

### 3.3 Wurzelabscheidungen und Symbiosen

Die Wurzel habe ich bis hier als ein nur nährstoffaufnehmendes Organ behandelt. Sie ist aber zusätzlich in der Lage, durch Ausscheidung diverser Stoffe die Löslichkeit von Nährstoffen zu beeinflussen, und damit deren Zugänglichkeit für die Pflanze. Auf diesen sehr wesentlichen Aspekt des Nährstoffaufnahmevermögens werde ich nicht eingehen, da er im folgenden Kapitel von RÖMHELD gesondert behandelt wird.

Die Fähigkeit von Pflanzen, Symbiosen mit anderen Organismen einzugehen, wie z. B. mit Rhizobien zur  $N_2$ -Bindung oder den Mykorrhizapilzen, die insbesondere die P-Ver-sorgung von Pflanzen verbessern, ist ein weiterer Aspekt des Nährstoffaufnahmevermögens.

## 4 Das Zusammenwirken von Boden und Pflanze

Bisher sind bodenrelevante Prozesse und Faktoren, unabhängig von der Pflanze und Pflanzeigenschaften, unabhängig vom Boden behandelt worden. Die Aufnahme von Nährstoffen aus dem Boden resultiert jedoch aus dem Zusammenwirken beider Teilbereiche. Anliegen dieses Abschnittes ist es, dieses Zusammenwirken darzustellen.

Bei der Nährstoffaufnahme ist der Prozeß des Nährstofftransportes aus dem Boden zur Wurzeloberfläche durch Massenfluß und Diffusion verknüpft mit dem Prozeß des Übertrittes der Nährstoffe aus der Bodenlösung in die Wurzel. Letzterer Vorgang wird mit den Gesetzmäßigkeiten der Michaelis-Menten-Kinetik beschrieben.

### 4.1 Simulationsmodelle

Die Verknüpfung der eingangs beschriebenen Prozesse kann mathematisch simuliert werden und ist in Abbildung 15 schematisch dargestellt.

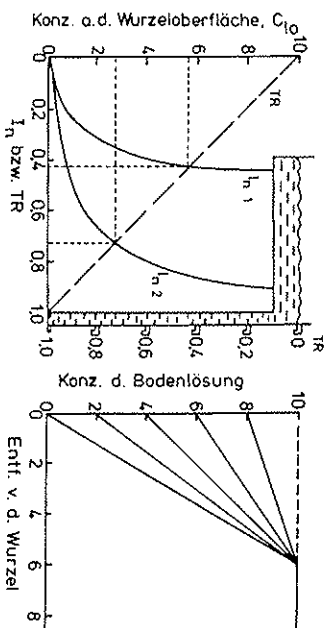


Abb. 15. Schematische Darstellung der Wechselwirkung zwischen der Transportfähigkeit des Bodens, TR, und der Aufnahmekinetik der Wurzel  $I_n = I_{\text{max}} \cdot C / (K_m + C)$ ,  $K_m = 1$ ,  $I_{\text{max}} = 0,5$ ,  $I_{\text{max}} = 1$ , Quelle: (10)

Im rechten Teil von Abbildung 15 sind Konzentrationsprofile schematisch dargestellt. Je stärker die Konzentration an der Wurzel erniedrigt wird, um so steiler ist der Konzentrationsgradient. Entsprechend nimmt der Fluß zur Wurzel zu. Dieser Fluß ist annähernd proportional zur Konzentrationsdifferenz zwischen der Wurzel und dem wurzelfernen Boden. Analog dazu ist in Abbildung 15 links ein Beispiel aus der Hydrostatik angeführt. Daraus geht hervor, daß der Wasserfluß von der Höhendifferenz abhängt, die zwischen der Wasseroberfläche und dem jeweiligen Zapfhahn besteht. Diese Transportrate, TR, ist Null an der Wasseroberfläche und nimmt proportional zur Höhendifferenz zu bis zu einem Maximalwert von 1. Analog dazu ist auch die Transportrate im Boden proportional zur Konzentrationsdifferenz zwischen dem Boden und der Wurzeloberfläche. Bei Konstanz der Konzentration im wurzelfernen Bereich, d. h. ohne Wurzelkonkurrenz, besteht eine lineare Beziehung zwischen der Konzentration an der Wurzel und der Transportrate. Diese Beziehung ist im linken Teil der Abbildung gezeigt. Um der Skala auf der rechten Seite zu entsprechen, ist die Konzentration an der Wurzeloberfläche als Ordinaten- und die abhängige Variable, TR, als Abszissenbeschriftung gewählt worden.

Der Influx,  $I_n$ , der von der Konzentration an der Wurzel abhängt und der Michaelis-Menten-Kinetik folgt, ist in die gleiche Abbildung eingezeichnet. Es sind zwei Aufnahmeisothermen mit unterschiedlichem  $I_{\text{max}}$  dargestellt. Die verwendeten Zahlenwerte sind willkürlich.

Diese Abbildung macht die gegenläufige Tendenz von TR und  $I_n$  in Abhängigkeit von der Konzentration an der Wurzel,  $C_0$ , deutlich. Mit zunehmendem  $C_0$  steigt  $I_n$  an und TR sinkt. Da für den Massenerhalt jedoch beide Flüsse gleich hoch sein müssen, stellt sich das Gleichgewicht bei der Konzentration ein, bei der  $I_n = TR$ , d. h. an dem Punkt, an dem sich die Kurven kreuzen. So ergibt sich für die Wurzel mit dem hohen  $I_{\text{max}}$  Wert (Aufnahme-

isotherme  $I_1$ , 2) ein Influx von 0,72 bei einem  $C_{10}$ -Wert von 2,7. Bei der Wurzel mit einem geringeren  $I_{max}$ -Wert stellt sich dagegen das Gleichgewicht bei einem Influx von 0,43 ein und die Konzentration an der Wurzeloberfläche wird nur bis auf 5,6 reduziert.

Abbildung 15 zeigt die Bedeutung der Aufnahmeparameter für den Influx. Eine Erhöhung von  $I_{max}$  führte auch zu einer Erhöhung des Influx. Man kann aber auch erkennen, daß eine weitere Erhöhung nur noch einen geringen Einfluß auf den Influx haben würde, da die maximale Transportrate aus dem Boden zur Wurzel nahezu ausgeschöpft ist. Ein ähnlicher Zusammenhang wurde bereits in Abbildung 8 gezeigt.

Die Transportrate im Boden ist abhängig von Konzentrationsgradienten und den jeweiligen Diffusionsbedingungen (Beitrag JUNCK), wobei der Bodenwassergehalt besonders hervorzuheben ist. Dies heißt, daß bei gleichen Konzentrationsgradienten die Transportrate unterschiedlich hoch sein kann.

Das in Abbildung 15 schematisch dargestellte Zusammenwirken von Boden und Pflanze kann exakter durch Integration von Differentialgleichungen simuliert werden (15; 33). Diese Simulationsmodelle basieren auf dem Transport von Nährstoffen zur Wurzel durch Massenfluß und Diffusion und dem Übertritt in die Wurzel entsprechend der Michaels-Menten-Kinetik. Die Wurzel ist also ein rein aufnehmendes Organ ohne jegliche chemische Mobilisierung von Nährstoffen. Trotz des vereinfachten Ansatzes sind die Modelle wiederholt validiert worden (2; 15). In anderen Fällen lagen Modell- und Meßergebnisse jedoch weit auseinander (10).

4.2 Anwendung der Modelle

Simulationsmodelle sind nützliche Forschungsinstrumente. Durch systematische Variation von Boden- und Pflanzenparametern kann eine Empfindlichkeitsanalyse zu ihrer Bedeutung durchgeführt werden. Die Abweichung berechneter von gemessenen Werten gibt einen Hinweis auf die Bedeutung chemischer Nährstoffmobilisierung oder anderer Prozesse, die im Modellansatz nicht enthalten sind. Voraussetzung hierfür ist, daß die im Modell verwendeten Parameter korrekt ermittelt wurden, was bei einigen Größen nicht immer gewährleistet ist.

In den vorangegangenen Abschnitten habe ich bereits auf Modellrechnungen zurückgegriffen, um die Bedeutung und Wirkungsweise des Wurzelradius (Abb. 8 u. 9), der Wurzelhaare (Abb. 11) und der Aufnahmedauer eines Wurzelabschnitts (Abb. 14) herauszustellen. Nachstehend werde ich weitere Boden- und Pflanzenparameter bearbeiten. Die Ergebnisse wurden aus CLAASSEN (10) entnommen.

**Pufferung und Bodenlösungs-Konzentration:** Abbildung 16 zeigt die berechnete K-Aufnahme für einen 1 cm langen Wurzelabschnitt. Bei niedriger Wurzellängendichte wirkt sich eine Änderung der Pufferung nur geringfügig, die Konzentration der Bodenlösung dage-

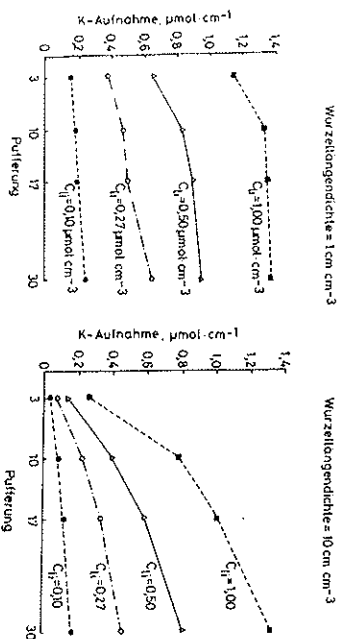


Abb. 16. Einfluß der Pufferung (b) und der Ausgangskonzentration der Bodenlösung ( $C_0$ ) auf die K-Aufnahme pro cm Wurzel bei niedriger und hoher Wurzellängendichte. Aufnahmedauer = 10 Tage. Quelle: (10)

gen stark auf die K-Aufnahme aus. Bei hoher Wurzellängendichte sind beide Faktoren ähnlich effektiv in ihrer Wirkung auf die K-Aufnahme. Die Ursache hierfür sollen die in Abbildung 17 dargestellten Konzentrationsprofile um die Wurzel verdeutlichen. Die senkrechten Striche stellen jeweils die Position einer Wurzel dar. Man kann erkennen, daß bei geringer Wurzellängendichte die Konzentrationsprofile benachbarter Wurzeln sich nicht oder kaum berühren und damit ist der Konzentrationsgradient in der Bodenlösung, d. h. die treibende Kraft für den Diffusionsfluß, ähnlich hoch bei hoher und niedriger Pufferung. Der Fluß zur Wurzel, die Aufnahme, wird daher nur geringfügig von der Pufferung beeinflusst (Abb. 16).

Bei hoher Wurzellängendichte (unterer Teil von Abb. 17) überschneiden sich die Verarmungsprofile benachbarter Wurzeln, was zu einer K-Verarmung im gesamten Bodenvolumen führt. Die Absenkung der K-Konzentration ist bei geringer Pufferung stärker als bei hoher, wodurch der Konzentrationsgradient zur Wurzel geringer wird und der Fluß zur Wurzel abnimmt. Ist die Wurzellängendichte hoch genug, so daß es zu starker Wurzelkonkurrenz kommt, wird das gesamte Bodenvolumen an verfügbaren Nährstoffen entleert. Für die Aufnahme ist dann maßgeblich die gesamte Menge an verfügbaren Nährstoffen im durchwurzelten Boden, in Abbildung 17 als  $\Delta C$  bezeichnet. Bei gleicher Ausgangskonzentration der Bodenlösung bedeutet eine höhere Pufferung einen höheren Gehalt an verfügbaren Nährstoffen und demzufolge bei hoher Wurzellängendichte, d. h. Wurzelkonkurrenz, eine höhere Aufnahme (rechter Teil von Abb. 16).

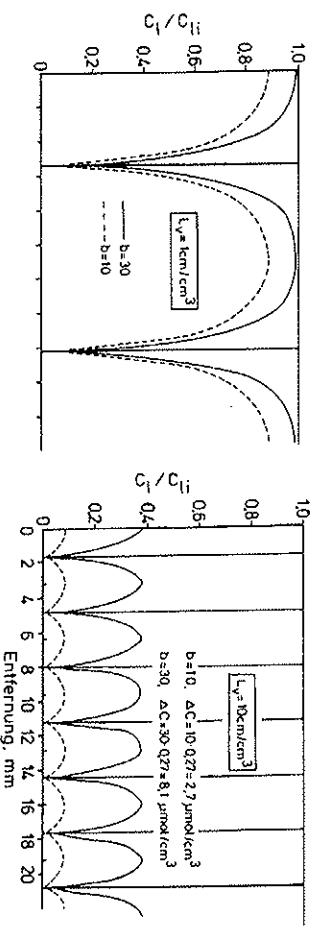


Abb. 17. Einfluß der Pufferung (b) bei gleicher Ausgangskonzentration der Bodenlösung ( $C_0 = 0,27 \mu\text{mol K cm}^{-3}$ ) auf die K-Verarmungsprofile bei niedriger und hoher Wurzellängendichte ( $I_1$ ) nach zehn Tagen Aufnahmedauer. Die senkrechten Linien markieren die Position der Wurzeln,  $\Delta C =$  „verfügbares K“. Quelle: (10)

tration der Bodenlösung bedeutet eine höhere Pufferung einen höheren Gehalt an verfügbaren Nährstoffen und demzufolge bei hoher Wurzellängendichte, d. h. Wurzelkonkurrenz, eine höhere Aufnahme (rechter Teil von Abb. 16). Es bleibt festzuhalten, daß die Pufferung auf den Nährstofftransport nur einen geringen Einfluß hat. Besteht keine Konkurrenz zwischen benachbarten Wurzeln, ist die Höhe der Bodenlösungskonzentration maßgeblich für die Höhe des Nährstoffflusses zur Wurzel verantwortlich. Unter diesen Bedingungen ist z. B. die Wirkung einer Düngung davon abhängig, wie stark durch sie die Konzentration der Bodenlösung angehoben wird. Hier spielt die Pufferung eine Rolle, d. h. je höher die Pufferung, um so geringer wird der Anstieg der Bodenlösungskonzentration sein und somit die Wirkung der Düngung.

Besteht dagegen starke Wurzelkonkurrenz, ist die Menge an verfügbaren Nährstoffe verantwortlich für die Höhe der Aufnahme.

Ob Wurzelkonkurrenz besteht, hängt von der Wurzellängendichte, d. h. dem Abstand zwischen den Wurzeln, und von der Beweglichkeit des Nährstoffs im Boden ab. Ein Maß für die Beweglichkeit ist der effektive Diffusionskoeffizient ( $D_e$ ), der wiederum proportional zum Kehrwert der Pufferung (b) ist ( $D_e = D_0 \ominus f/b$ , s. Beitrag JUNCK). Für Nitrat, als nicht sorbierendes Ion, ergibt sich ein Pufferungswert b, gleich dem volumetrischen Wassergehalt des Bodens ( $\theta$ ) in der Größenordnung von 0,1 bis 0,4. Die Pufferungswerte für K lie-

gen zwischen 3 und 100 und für den „nicht austauschbaren“ Teil noch darüber. Für P variiert  $b$  zwischen 100 und ca. 2000.

Nitrat hat einen niedrigen Pufferungswert, dadurch eine hohe Beweglichkeit und es kommt bereits bei niedrigen Wurzellängendichten zu Wurzelkonkurrenz. Daher findet man, daß  $\text{NO}_3\text{-N}$  auch im Unterboden, trotz weniger Wurzeln, ausgeschöpft werden kann. Bei P kommt es dagegen kaum zu Wurzelkonkurrenz, auch bei hohen Wurzellängendichten. Für diesen Nährstoff ist die Konzentration der Bodenlösung maßgeblich für den Fluß zur Wurzel. Kalium nimmt eine Zwischenposition ein.

**Wurzelwachstum:** Aus dem Vorangegangenen läßt sich bereits ableiten, daß bei geringer Beweglichkeit (geringen  $D_e$ ), wie z. B. P, eine starke Durchwurzelung des Bodens vorzuziehen ist, um die vorhandenen Nährstoffe zu nutzen. Dies trifft für  $\text{NO}_3$  dagegen nicht zu; hier reichen wenige Wurzeln pro Bodenvolumen aus, um den Vorrat zu nutzen. Es ist hierfür vorzuziehen mit jeweils wenigen Wurzeln dafür aber ein großes Bodenvolumen zu erschließen, insbesondere die tieferen Schichten des Bodens.

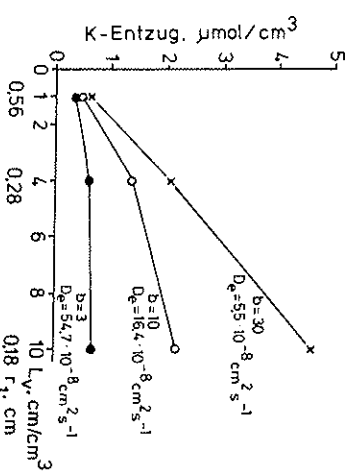


Abb. 18. Einfluß der Wurzellängendichte ( $L_v$ ) bzw. des mittleren halben Abstandes zwischen den Wurzeln ( $l_v$ ) auf den K-Entzug pro  $\text{cm}^3$  Boden nach 10 Tagen Aufnahmedauer bei unterschiedlicher Beweglichkeit des K im Boden. Die Beweglichkeit wird durch den effektiven Diffusionskoeffizienten ( $D_e$ ) gekennzeichnet. Ausgangskonzentration der Bodenlösung:  $C_0 = 270 \mu\text{mol K/l}$ . Quelle: (10)

Abbildung 18 zeigt diesen Zusammenhang für K, dessen Beweglichkeit variiert wurde. Man kann erkennen, daß bei niedriger Pufferung ( $b = 3$ ,  $D_e = 54.7 \cdot 10^{-8} \text{ cm}^2 \text{ s}^{-1}$ ) eine Steigerung der Wurzellängendichte oberhalb 4  $\text{cm cm}^{-3}$  zu keinem Mehrertrag führte, für die Pflanze also unnötig wäre. Dagegen steigt bei hoher Pufferung der K-Entzug auch bis zur höchsten angegebenen Wurzellängendichte weiter an.

Aus dem Vorangegangenen kann man folgern, daß die in der Natur meist vorkommende Wurzelverteilung im Bodenprofil, d. h. hohe Wurzellängendichte im Oberboden und weniger Wurzeln im Unterboden, „sinnvoll“ erscheint. Viele Wurzeln im Oberboden sind notwendig, um das dort angereicherte wenig bewegliche P oder K effizient zu nutzen. Dagegen reichen wenige Wurzeln im Unterboden aus, um das auch dort oft in höheren Mengen vorkommende bewegliche  $\text{NO}_3$  zu nutzen.

**Chemische Nährstoffmobilisierung:** Die Mechanismen der chemischen Mobilisierung werden von ROMNEYD im folgenden Kapitel abgehandelt. Die Modellrechnung kann dabei einen Hinweis auf deren quantitative Bedeutung für die Ernährung der Pflanze geben. Dies soll am Beispiel der P-Aufnahme von Zuckerrübe in einem Feldversuch, deren Wachstumskurve bereits in Abbildung 3 gezeigt wurde, veranschaulicht werden.

In Abbildung 19 ist der gemessene und vom Modell errechnete P-Entzug von Zuckerrübe dargestellt. Dieses erfolgte für die Monate Juni, Juli und August auf Parzellen mit unterschiedlicher Düngung.

Im Juni, dem Monat, der als kritisch für die P-Versorgung von Zuckerrübe gefunden wurde (Abb. 3), steigt der P-Entzug durch Düngung von 0,5 auf 5  $\text{kg P/ha}$  an. Die Modellrechnung beschreibt den gleichen Kurvenverlauf mit einer gewissen Unterbewertung, ins-

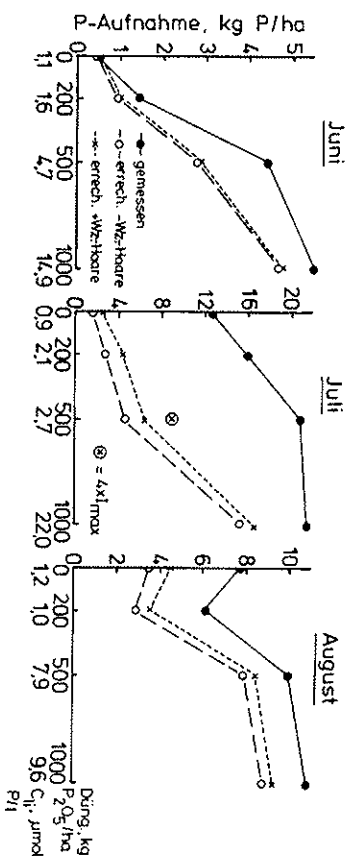


Abb. 19. Vergleich zwischen gemessener und mit einem Simulationsmodell errechneter P-Aufnahme von Zuckerrübe in einem Feld-Düngungsversuch. Die Modellrechnung, basierend auf Massenfluß und Diffusion sowie Michaelis-Menten-Kinetik ohne chemische Mobilisierung, unterschätzt die P-Aufnahme stark im Juli. Quelle: (10)

besondere bei der P-500-Variante. Die Rechnungen mit oder ohne Wurzelhaare führen zu dem gleichen Ergebnis.

Im Juli, dem Monat des höchsten täglichen Bedarfs, steigt der P-Entzug durch Düngung von 13 auf 21  $\text{kg P/ha}$  an. Die Modellrechnung gibt hier weder die P-Menge noch den Verlauf der Kurve richtig an. Auf der ungedüngten Parzelle errechnet das Modell weniger als 3  $\text{kg P/ha}$  gegenüber einer tatsächlichen P-Aufnahme von 13  $\text{kg P/ha}$ . Auch bei der P-500-Variante, die den Höchstertrag erbrachte, errechnet das Modell nur 30 % des Entzuges.

Im August liegen die errechneten und gemessenen P-Entzüge wieder näher beieinander, wobei die errechneten Werte stets unterhalb der gemessenen liegen.

Die deutliche Diskrepanz zwischen gemessenen und gerechneten im Juli wurde nicht verringert dadurch, daß Parameter, deren Ermittlung unsicher war, verändert wurden, wie z. B.  $I_{\text{max}}$ . Es ist daher wahrscheinlich, daß die höhere gemessene als errechnete P-Aufnahme auf Prozesse oder Faktoren zurückzuführen ist, die im Modellsatz nicht enthalten sind. Zuckerrübe, als Chenopodiaceae, geht keine Symbiose mit Mykorrhizapflanzen ein. Es ist daher vermutlich eine chemische Mobilisierung von P, die die Zuckerrübe im Juli in die Lage versetzt hat, auch auf der P-0 Variante soviel P aufzunehmen, daß sie optimal wachsen konnte (Abb. 3). Über diesen Mechanismus, dessen Natur z. Zt. nicht bekannt ist, wurden auf der ungedüngten Parzelle 75 % des aufgenommenen P mobilisiert. Die chemische Mobilisierung war auch im Höchstertragsbereich (P-500) noch wirksam.

## 6 Zusammenfassung und Ausblick

Bei gleichem, insbesondere knappem Nährstoffangebot des Bodens kann das Wachstum von Pflanzen sehr verschieden sein, sie unterscheiden sich in ihrer Nährstoffeffizienz. Diese hängt vom internen Bedarf oder der Verwertungseffizienz, der Wachstumsrate und dem Aneignungsvermögen ab. Dabei ist das Aneignungsvermögen meist ausschlaggebend für die Höhe der Nährstoffeffizienz.

Das Nährstoffaneignungsvermögen wird von der Größe und der Tiefenverteilung des Wurzelsystems und von der Aufnahmelistung der Einzelwurzel (dem Influx, z. B.  $\text{mol cm}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) bestimmt. Der Influx hängt von morphologischen Eigenschaften der Wurzel, wie deren Radius und Wurzelhaartyp, und von physiologischen Eigenschaften, der Aufnahmekinetik, der Aufnahmedauer sowie nährstofflösenden Wurzelabscheidungen ab.

In einem weiteren Abschnitt wird das Zusammenwirken der Pflanze mit dem Boden bei der Nährstoffaufnahme untersucht. Um das komplexe Beziehungsgefüge zu beschreiben,

wurden mathematische Simulationsmodelle verwendet. Durch systematische Variation von zuvor bereits beschriebenen Boden- und Pflanzeigenschaften konnte deren Bedeutung herausgestellt werden. Dabei wurde deutlich, daß der Nährstofftransport aus dem Boden zur Wurzel und die Wechselwirkung mit morphologischen Eigenschaften der Wurzel und der Aufnahmekinetik gut nachvollzogen werden können. Nährstoffmobilisierende Wurzelabscheidungen stellen sich als sehr bedeutsam heraus. Deren Zusammensetzung und Wirkungsweise ist aber noch unzureichend bekannt und bedarf daher verstärkter Forschungstätigkeit.

### Literatur

1. AIT, D.; LAUBUSCH, H., 1984: Langjähriger Feldversuch zur P-, K- und Mg-Düngung von Gemüsekulturen. *Gartenbauwissenschaft* 49, (5/6), 270-279.
2. BARBER, S. A., 1984: Soil Nutrient Bioavailability. John Wiley & Son, Inc. New York.
3. BARACKJODIG, P. B.; KUHLMANN, H.; WEIR, A. H., 1989: The Effects of Prolonged Drought and Nitrogen Fertilizer on Root and Shoot Growth and Water Uptake by Winter Wheat. *J. Agronomy & Crop Science*, 163, 352-360.
4. BAVIUS, G. I. S., 1972: Minimum levels of available phosphorus for non-mycorrhizal plants. *Plant and Soil* 36, 233-234.
5. BECK, E.; FUSSENER, A.; KRAUS, M., 1989: The maize root system *in situ*. Evaluation of structure and capability of utilization of phytate and inorganic soil phosphates. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* 152, 159-167.
6. BIAV, K. K. S.; NYE, P. H., 1974: Diffusion of phosphate to plant roots in soil. II. Uptake along the roots at different times and the effect of different levels of phosphorus. *Plant and Soil*, 41, 365-382.
7. BOLE, J. B., 1973: Influence of root hairs in supplying soil phosphorus to wheat. *Can. J. Soil. Sci.* 53, 169-175.
8. CARADUS, J. R., 1981: Effect of root hair length on white clover growth of a range of soil phosphorus levels. *N. Z. J. Agric. Res.* 24, 353-358.
9. CASSMAN, K. G.; KERBY, T. A.; ROBERTS, B. A.; BRYANT, D. C.; BROUWER, S., 1989: Differential Response of Two Cotton Cultivars to Fertilizer and Soil Potassium. *J. Agr. 81*, 870-876.
10. CLAASSEN, N., 1989: Nährstoffaufnahme höherer Pflanzen aus dem Boden als Ergebnis von Verfügbarkeit und Aneignungsvermögen. Severin Verlag, Göttingen.
11. -, 1989: Ursachen für die unterschiedliche K-Effizienz von Weizen und Zuckerrübe im Feld. *Mitteil. Dtsch. Bodenkundl. Gesellsch.* 59/II, 685-686.
12. -, BARBER, S. A., 1974: A method for characterizing the relation between nutrient concentration and flux into roots of intact plants. *Plant Physiol.* 54, S. 564-568.
13. -, 1977: Potassium influx characteristics of corn roots and interaction with N, P, Ca and Mg influx. *Agron. J.* 69, 860-864.
14. CLAASSEN, N.; JUNGK, A., 1984: Bedeutung von Kaliumaufnahme, Wurzelwachstum und Wurzelhaaren für das Kaliumanreignungsvermögen verschiedener Pflanzenarten. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* 147, 276-289.
15. -, SYKING, K. M., 1986: Verification of a mathematical model by simulating potassium uptake from soil. *Plant and Soil*, 95, 209-220.
16. CLARKSON, D. T.; GREGSON, C., 1991: The Phosphate Transport System and Its Regulation in Roots. *ICRISAT*, S. 49-62.
17. DE WILTIKEN, P.; VAN NOORDWIJK, M., 1987: Roots, plant production and nutrient use efficiency. PhD Thesis Agricultural University Wageningen, The Netherlands.
18. DREW, M. C.; NYE, P. H.; VAIDYANATHAN, L. V., 1969: The supply of nutrient ions by diffusion to plant roots in soil. I. Absorption of potassium by cylindrical roots of onion and leek. *Plant and Soil*, 30, 252-270.
19. EPSTEIN, E.; HAGEN, C. E., 1952: A kinetic study of the absorption of alkali cations by barley roots. *Plant Physiol.* 27, 457-474.
20. FOHSE, D.; CLAASSEN, N.; JUNGK, A., 1988: Phosphorus efficiency of plants. I. External and internal P requirement and P uptake efficiency of different plant species. *Plant and Soil* 110, 101-109.
21. -, 1991: Phosphorus efficiency of plants. II. Significance of root radius, root hairs and cation-anion balance for phosphorus influx in seven plant species. *Plant and Soil*, 132, 261-272.
22. HENDRIKS, L.; CLAASSEN, N.; JUNGK, A., 1981: Phosphatverarmung des wurzelnahen Bodens und Phosphataufnahme von Mais und Kaps. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* 144, 486-499.
23. JUNGK, A.; ASHER, C. J.; EDWARDS, D. G.; MEYER, D., 1990: Influence of phosphate status on phosphate uptake kinetics of maize (*Zea mays*) and soybean (*Glycine max*).
24. KLEPPER, B., 1990: Root growth and water uptake. In *Irrigation of Agricultural crops*. STEWART, B. A.; NIELSEN, D. R., co-Editors. Agronomy Monograph Nr. 30, ASA-CSSA-SSSA, Madison, USA.
25. KUCHENBUCH, R. O.; BARBER, S. A., 1988: Significance of temperature and precipitation for maize root distribution in the field. *Plant and Soil*, 106, 9-14.
26. KÜCKE, M.; SCHMID, H., 1989: Wurzelwachstum von Zuckerrübe auf Sand-, Lehm- und Tonstandort. *VDLUFA-Schriftenreihe* 28, Kongreßband 1988, 313-326.
27. KUHLMANN, H., 1988: Ursachen und Ausmaß der N-, P-, K- und Mg-Ernährung der Pflanzen aus dem Unterboden. Habilitationsschrift Universität Hannover.
28. MARSCHEK, H.; RICHTER, CH., 1973: Akkumulation und Translokation von K<sup>+</sup>, Na<sup>+</sup> und Ca<sup>2+</sup> bei Angebot zu einzelnen Wurzelzonen von Maiskeimpflanzen. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* 135, 1-15.
29. MC ELGUNN, J. D.; HARRISON, C. M., 1969: Formation, elongation and longevity of barley root hairs. *Agr. J.* 61, 79-81.
30. MENDEL, D. B.; BARBER, S. A., 1974: Development and distribution of the corn root system under field conditions. *Agr. J.* 66, 341-344.
31. MEYER, D.; CLAASSEN, N.; JUNGK, A., 1990: Phosphorus acquisition of field grown sugar beet and its evaluation with a simulation model. *Proceedings of the European Society of Agronomy*, Paris 5th-7th Dec. 1990.
32. NIELSEN, N. E., 1972: A transport kinetic concept of ion uptake from soil by plants. II. The concept and some theoretic considerations. *Plant and Soil*, 37, 561-576.
33. NYE, P. H.; MARIOTT, F. H. C., 1969: A theoretical study of the distribution of substances around roots resulting from simultaneous diffusion and mass flow. *Plant and Soil* 30, 459-472.
34. RÖMER, W.; GRÄNSEE, A.; KLOSE, R., 1991: Untersuchungen zum P-Bedarf der Getreidepflanzen und dessen Deckung durch platzierte P-Düngung. *Kali-Briefe, Bünchehof* 20, 9, 715-726.
35. SCHENK, M.; HEINS, B.; STEINGROBE, B., 1991: The significance of root development of spinach and kohlrabi for N fertilization. *Plant and Soil* 135, 197-203.
36. SCHMID, H., 1991: Wurzelentwicklung von Zuckerrübe in verschiedenen texturierten Böden und die Methodik ihrer Erfassung. *Dipl. arb.*, Universität Göttingen.
37. WISLER, F., 1991: Sortentypische Unterschiede im Wurzelwachstum und in der Nutzung des Nitrangelabotes des Bodens bei Mais. *Diss.* 1991, Universität Hohenheim.

*Anschrift des Autors:* Prof. Dr. NORBERT CLAASSEN, Institut für Pflanzenernährung der TU München, Hohenbacherstr., 85350 Freising-Weihenstephan, Deutschland