

Phosphatverarmung des wurzelnahen Bodens und Phosphataufnahme von Mais und Raps

L. Hendriks, N. Claassen und A. Jungk

Institut für Pflanzenernährung der Universität Hannover, Herrenhäuser Str. 2,
D-3000 Hannover 21

Eingegangen: 6.6.1981

Angenommen: 27.7.1981

Zusammenfassung – Summary

Mais- und Rapspflanzen wurden in Flachgefäßen mit einem ^{33}P -markierten Sandboden angezogen und die Veränderung der Phosphatkonzentration in Wurzelnähe aus der Filmschwärzung von Autoradiogrammen bestimmt. Die Konzentration des isotopisch austauschbaren Phosphats im Boden sinkt an der Wurzeloberfläche in zwei Tagen bei Raps um 42%, bei Mais um 50–65% ab. Die Verarmungszone ist zunächst sehr schmal. Sie dehnt sich in radialer Richtung bis zum 6. Tag bei Mais auf etwa 2 mm, bei Raps auf 2,6 mm von der Oberfläche des Wurzelzylinders aus. Der Boden wird bis zur mittleren Länge der Wurzelhaare – 0,7 mm bei Mais und 1,3 mm bei Raps – gleichmäßig an Phosphat verarmt. Daraus wird der Schluß gezogen, daß Wurzelhaare große Bedeutung für die Ausnutzung des Bodenphosphats haben. Diese Folgerung wird auch dadurch gestützt, daß Raps im Boden größere P-Aufnahmeraten pro cm Wurzel als Mais aufweist.

Aus der Verteilung des isotopisch austauschbaren Phosphats wurde mit Hilfe der Phosphatdesorptionskurve festgestellt, daß die Phosphatkonzentration der Bodenlösung im Wurzelhaarbereich von 0,8 auf 0,03 mg P/l, d. h. auf 4% des Ausgangswertes, absinkt.

Aus der Zunahme der Phosphatverarmungszone mit der Zeit wurde die Phosphataufnahme einzelner Maiswurzelabschnitte für verschiedene Zeitintervalle errechnet. Danach erfolgt die P-Aufnahme 3–5 Tage lang in annähernd maximaler Rate, obwohl die P-Konzentration der Bodenlösung an der Oberfläche des Wurzelzylinders schon nach 2 Tagen weit abgesunken war. Die Phosphataufnahmerate pro cm Wurzellänge geht erst zurück, nachdem der Boden des gesamten Wurzelhaarzylinders ausgeschöpft ist.

Phosphate depletion at the soil – root interface and the phosphate uptake of maize and rape

Maize and rape plants were grown in flat containers in a ^{33}P -labelled sandy soil and the distribution of soil phosphate near roots was determined by using densitometric scans of autoradiographs. The concentration of isotopically exchangeable phosphate at the root surface decreased within a few days by 42 per cent with rape and by 50–65 per cent with maize. Initially the width of the depletion zone is very small. Within six days the depletion zone extended to the final distance from the surface of the root cylinders of about 2 mm for maize and 2.6 mm for rape. The soil within the range of the mean length of root hairs (0.7 mm for maize and 1.3 mm for rape) is almost equally depleted. This indicates that root hairs are very important for P-uptake from soil. This is further supported by higher P-uptake rates per cm root length of rape than of maize.

The P-concentration of the soil solution was estimated by means of the phosphate desorption curve. Within the root hair cylinder the P-concentration of the soil solution decreased from 0.8 to 0.03 mg P/l.

Changes of the P-depletion profile with time were used to calculate P-uptake rates for roots of different age. The results indicate that for the first 3–5 days P-uptake rates remained near maximum, even though the P-concentration of the soil solution at the root surface had strongly decreased within two days. Phosphate uptake rates per cm root length did not decrease unless the whole root hair cylinder had been depleted.

Einleitung

Die Verfügbarkeit des Phosphats im Boden hängt nicht nur von seiner Löslichkeit, sondern auch von der räumlichen Zugänglichkeit für die Wurzeln ab. Diese Auffassung haben schon *Spencer* und *Stewart* (1934) entwickelt. Wegen ihrer Bindung an feste Substanz sind Phosphationen im Boden wenig mobil, so daß bei normaler Wurzelichte nicht der gesamte durchwurzelte Boden zur P-Versorgung der Pflanze beiträgt, sondern nur derjenige Teil, der die Wurzeln in einem dünnen Mantel umgibt. Dies wird von *Barber* (1962) und *Nye* (1966) mit den niedrigen Diffusionskoeffizienten des Phosphats im Boden theoretisch begründet. Autoradiographische Untersuchungen von *Lewis* und *Quirk* (1967) sowie mit verfeinerter Methodik von *Bhat* und *Nye* (1967) bestätigen die Vorstellung experimentell. Der Grad der Phosphatverarmung des wurzelnahen Bodens und die räumliche Ausdehnung der Verarmungszone spiegeln demnach bei gegebener Wurzelichte die Verfügbarkeit des Bodenphosphats wider.

Um mehr zahlenmäßige Informationen über diesen Aspekt der Verfügbarkeit des Bodenphosphats zu erlangen, untersuchen wir in dieser Arbeit an einem Sandboden

- in welchem Maße die Phosphatkonzentration im wurzelnahen Boden erniedrigt wird,
- welche räumliche Ausdehnung die Verarmungszone hat und
- wie die Phosphataufnahme der Wurzel hiermit korrespondiert.

Material und Methoden

Boden und Pflanzen

Die Versuche wurden mit einem humosen Sandboden (85 % Sand, 8,5 % Schluff, 6,5 % Ton) von pH 5,8 aus Osterwald bei Hannover durchgeführt. Er wurde vor Versuchsbeginn für die meisten Versuche mit 100 mg P/kg Boden in Form von Na_2HPO_4 gedüngt. Die P-Wasser-Methode nach *van der Paauw* (1971) ergab danach einen Gehalt von 42 mg P/kg Boden, ein Wert, der reichliche P-Versorgung anzeigt. Der Phosphatdiffusionskoeffizient, mit der Methode von *Vaidyanathan* und *Nye* (1970) gemessen, beträgt unter diesen Bedingungen $3,1 \cdot 10^{-9} \text{ cm}^2 \text{ sec}^{-1}$.

Als Versuchspflanzen dienten Mais cv. ‚Kapiro‘ und Raps. Die Samen wurden auf Filterpapier mit Leitungswasser vorgekeimt und in die Versuchsgefäße eingesetzt, nachdem die Keimwurzel 1 cm Länge erreicht hatte. Die Länge der Wurzelhaare wurde an solchen Wurzeln gemessen, die an der mit Folie bedeckten Seitenfläche der Gefäße, die bei *Claassen* et al. (1981) beschrieben sind, sichtbar waren. Hierzu wurden mit einem Mikroskop Photos hergestellt, die das Objekt 10-fach vergrößert abbilden. Die mittlere Wurzelhaarlänge ist diejenige Entfernung von der Oberfläche des Wurzelzylinders, die von 50 % der Wurzelhaare erreicht wird.

Bestimmung des isotopisch austauschbaren Phosphats im wurzelnahen Boden

Um die Verteilung der Phosphatkonzentration des Bodens in der Umgebung lebender Wurzeln zu erfassen, wurde eine von *Claassen, Hendriks und Jungk* (1981) näher beschriebene autoradiographische Methode angewendet, deren Prinzip auf *Walker und Barber* (1961) zurückgeht. Hierbei wurde der Boden mit ^{33}P -markiertem Phosphat homogen vermischt und Pflanzen in Flachgefäßen in diesem Boden herangezogen. Nach der vorgesehenen Wuchsdauer wurde ein Röntgenfilm „Structurix D7“ auf dem Boden exponiert und die Filmschwärzung densitometrisch an solchen Stellen gemessen, an denen eine Wurzel die Bodenoberfläche berührt.

Um die Filmschwärzung mit der P-Konzentration des Bodens in Beziehung zu bringen, wurde bei gleicher Behandlung des Bodens der Gehalt des isotopisch austauschbaren Phosphats nach der Arbeitsweise von *Drew und Nye* (1970) ermittelt. Dabei wurden zur Erfassung der spezifischen Aktivität 5 g des markierten Bodens mit 10 ml 0,005 M CaCl_2 -Lösung geschüttelt, zentrifugiert und im Überstand die P-Konzentration photometrisch nach *Murphey und Riley* (1962) bestimmt. Die Messung der ^{33}P -Aktivitätskonzentration erfolgte radiometrisch.

Bestimmung der P-Konzentration der Bodenlösung in Wurzelnähe

Da die P-Konzentration der Bodenlösung in Wurzelnähe nicht direkt meßbar ist, haben wir die Phosphatdesorptionskurve zu Hilfe genommen. Sie beschreibt den Zusammenhang zwischen der P-Konzentration der festen Phase und der P-Konzentration der Gleichgewichtslösung des Bodens. Wir verfahren wie folgt: Der mit radioaktivem Phosphat vermischte Boden wurde mit 0,005 M CaCl_2 -Lösung in unterschiedlichem Verhältnis von 1:2 bis 1:2000 versetzt und 48 h bei wiederholtem Umschütteln belassen. Nach Filtration wurde die P-Konzentration der Lösung radiometrisch gemessen und daraus die jeweils desorbierte P-Menge errechnet. Die hierzu notwendige spezifische Aktivität ($\text{Impulse min}^{-1}/\mu\text{g}^{31}\text{P}$) wurde bei dem Verhältnis von 1 Teil Boden zu 5 Teilen Lösung erfaßt.

Durch Abzug der in Lösung gegangenen P-Mengen vom isotopisch austauschbaren P ergeben sich die Gehalte an isotopisch austauschbarem Phosphat der festen Phase nach Desorption. Diese Werte in Beziehung zur P-Konzentration der Gleichgewichtslösung gesetzt, ergeben die in Abb. 1 dargestellte Desorptionskurve. Aus der autoradiographisch ermittelten Verteilung an isotopisch austauschbarem P in der Wurzelumgebung wird mittels dieser Kurve die zugehörige P-Konzentration der Bodenlösung abgegriffen.

Phosphataufnahmerate der Wurzeln

Um die Rate festzustellen, mit der die Wurzeln P aus dem Boden aufnehmen, wurde aus den zu verschiedener Zeit erhaltenen Verarmungsprofilen unter Berücksichtigung der Zylinderform der Wurzel die P-Menge errechnet, die ein Wurzelabschnitt bis zum Zeitpunkt der Messung aus dem Boden entzogen hatte. Die Differenz dieser Mengen zu zwei Zeitpunkten, geteilt durch das Zeitintervall, ergibt die Aufnahmerate für diese Zeitspanne.

Um auch unabhängig vom Boden festzustellen, wie die P-Aufnahme der Wurzeln mit der P-Konzentration der umgebenden Lösung in Beziehung steht, wurden Maispflanzen in Nährlösung herangezogen und ihre P-Aufnahmerate mit der Methode von *Claassen und Barber* (1974) ermittelt. Hierzu wurde die P-Konzentration der Lösung in Intervallen von 20 Minuten photometrisch nach *Murphey und Riley* (1962) gemessen. Am Ende des Aufnahmeversuchs wurden die Pflanzen geerntet und die Wurzellänge nach *Newman* (1966) bestimmt. Aus der pro Zeiteinheit entzogenen P-Menge und der Wurzellänge ergab sich die Aufnahmerate.

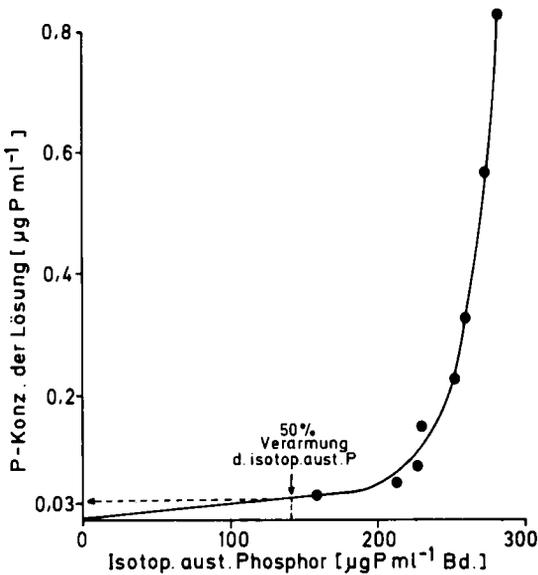


Abbildung 1: Beziehung zwischen der Phosphatkonzentration der Gleichgewichtslösung (0,005 M CaCl₂ nach 48 h) und dem isotopisch austauschbaren Phosphat eines Sandbodens (Phosphatdesorptionskurve)

Figure 1: Relation between the phosphate concentration of the equilibrium solution (0,005 M CaCl₂ after 48 h) and isotopically exchangeable phosphate of a sandy soil (phosphate desorption curve)

Ergebnisse

In Abb. 2 ist das Autoradiogramm einer Maiswurzel 5 Tage nach der Keimung wiedergegeben. Die Wurzel, die einen Durchmesser von 1 mm hat, hebt sich infolge ihrer Phosphat-Akkumulation dunkel von der Umgebung ab. Die aufgehellte Zone beiderseits davon stellt den Bereich des Bodens dar, aus dem die Pflanze Phosphat entzogen hat; seine Phosphat-Konzentration ist folglich erniedrigt. Daran schließt sich seitlich der Teil des Bodens an, der vom Phosphat-Entzug der Pflanze unberührt blieb. Auch nach 5-tägiger Aufnahmedauer ist die Phosphat-Verarmungszone sehr schmal.

Zur zahlenmäßigen Bestimmung der Phosphatverteilung in Wurzelnähe wurde der durch die beiden parallelen Striche in Abb. 2 begrenzte Teil der rechten Wurzel ausgewählt. Die Wurzel war in diesem Abschnitt z. Z. der Messung 3 Tage alt und wies keine Seitenwurzeln auf. In Abb. 3 sind sowohl die Verteilung des isotopisch austauschbaren Phosphats als auch die Phosphat-Konzentration der Bodenlösung in der Umgebung dieses Wurzelabschnitts dargestellt. Bis zu einer Entfernung von 0,5 mm ist die Konzentration des isotopisch austauschbaren P in 3 Tagen auf etwa 50% der Ausgangskonzentration abgesunken. Jenseits davon steigt sie steil auf den Wert des unverarmten Bodens an. Die maximale Ausdehnung des Phosphat-Einzugsbereiches beträgt zu diesem Zeitpunkt etwa 1,4 mm.

Entsprechend der Krümmung der Desorptionskurve (Abb. 1) nimmt die Phosphat-Konzentration der Bodenlösung (Abb. 3) prozentual viel stärker ab als der Phos-

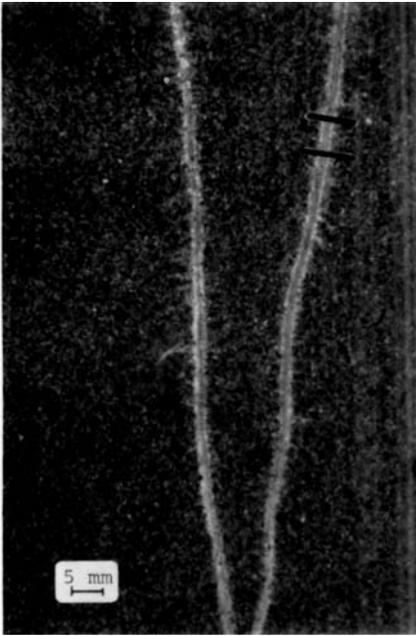


Abbildung 2: ^{33}P -Autoradiogramm von Maiswurzeln 5 Tage nach der Keimung
Figure 2: ^{33}P -autoradiograph of maize roots 5 days after germination

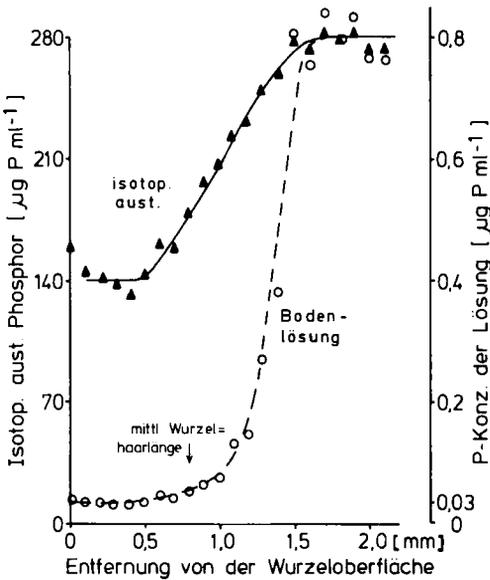


Abbildung 3: Konzentration des isotopisch austauschbaren Phosphats und Phosphatkonzentration der Bodenlösung in der Umgebung eines 3 Tage alten Maiswurzelschnitts
Figure 3: Concentration of isotopically exchangeable phosphate and phosphate concentration of the soil solution in the vicinity of a maize root 3 days old

phat-Anteil der festen Phase des Bodens. Die Phosphat-Konzentration der Lösung geht an der Oberfläche des Wurzelzylinders auf 4 % des Ausgangswertes zurück, während das isotopisch austauschbare Phosphat noch die Hälfte des ursprünglichen Gehaltes aufweist.

Die Form des Verarmungsprofils, insbesondere die niedrigen Gradienten im Bereich unter 0,5 mm Entfernung von der Oberfläche des Wurzelzylinders, lassen vermuten, daß die Ausdehnung der Verarmungszone durch Wurzelhaare beeinflusst wird. Zur Überprüfung dieser Annahme wurde die Verteilung des isotopisch austauschbaren Phosphats vergleichend an Raps und Mais gemessen, zwei Pflanzenarten, deren Wurzelhaare unterschiedlich lang sind (Tab. 1). Der Boden enthielt, im Gegensatz zum vorherigen Experiment, keine Phosphatdüngung. Wie Abb. 4 erkennen läßt, ist bei Raps, der die längeren Wurzelhaare aufweist, eine breitere Verarmungszone als bei Mais entstanden. Das Volumen an Boden, das zur Phosphat-Versorgung eines Wurzelabschnittes beiträgt, hängt maßgebend von der Länge der Wurzelhaare ab. Es umfaßt bei Raps 212, bei Mais dagegen nur 80 mm³ Boden pro cm Wurzel. Die maximale Ausdehnung des Verarmungsprofils geht bei beiden Pflanzenarten nur um 0,4 bzw. 0,5 mm über die längsten Wurzelhaare hinaus (Tab. 1).

Die Ausgangskonzentration des isotopisch austauschbaren Phosphats wird in diesem Versuch durch Mais um 65 %, durch Raps dagegen nur um 42 % abgesenkt. Der Unterschied steht in Beziehung zur Dichte des Wurzelhaarbesatzes, der bei Mais deutlich größer als bei Raps ist. Zahlen können jedoch nicht angegeben werden.

Die den Wurzeln zugängliche Menge an Phosphat wurde aus den Konzentrationsveränderungen und der Größe der Verarmungszone errechnet (Hendriks, 1980, S. 82). Danach hat Mais 6, Raps dagegen 10 µg Phosphat pro cm Wurzel aufgenommen. Der Einzugsbereich hat demnach vorrangige Bedeutung und so ist der Rapswurzel, trotz geringerer Absenkung der Phosphat-Konzentration, eine größere Phosphatmenge als der Maiswurzel zugänglich.

Tabelle 1: Länge der Wurzelhaare und Ausdehnung der Phosphatverarmungszone von 5 Tage alten Mais- und Rapswurzeln (Sandboden ohne Phosphatdüngung)

Table 1: Length of root hairs and width of phosphate depletion zones of maize and rape roots (sandy soil without phosphate application)

	Wurzelhaarlänge mm		Ausdehnung der Verarmungszone mm		
	mittlere	größte	gesamt	über mittlere Wz-Haarlge	über größte Wz-Haarlge
Mais	0,7	1,1	1,6	0,9	0,5
Raps	1,3	2,2	2,6	1,3	0,4

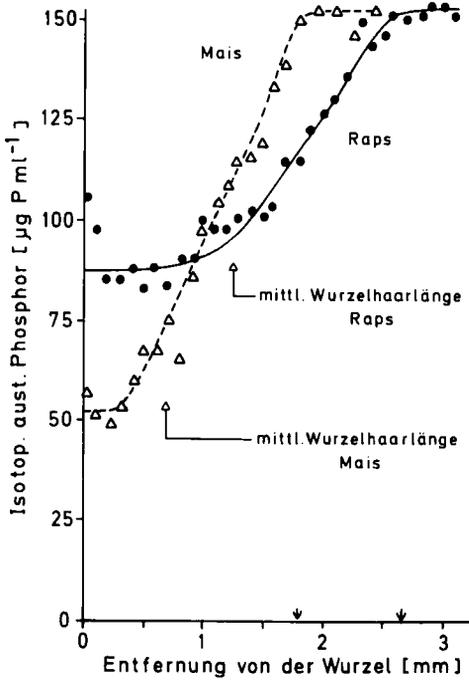


Abbildung 4: Konzentration des isotopisch austauschbaren Bodenphosphats in der Umgebung von 5 Tage alten Mais- und Rapswurzeln

Figure 4: Concentration of isotopically exchangeable soil phosphate in the vicinity of maize and rape roots 5 days old

Um festzustellen, wie die Phosphatverarmung des Bodens mit der Zeit fortschreitet, wurde die Verteilung des isotopisch austauschbaren Phosphats zu verschiedenen Zeitpunkten gemessen. Das Ergebnis von zwei verschiedenen Maiswurzeln ist in Abb. 5 dargestellt. Der Gehalt des Bodens an isotopisch austauschbarem Phosphat hat an der Oberfläche des Wurzelzylinders schon am ersten Meßtermin den Minimalwert erreicht, der sich danach an dieser Stelle nicht mehr wesentlich ändert. Mit fortschreitender Zeit dehnt sich jedoch die P-Verarmung in radialer Richtung aus. Dabei fällt auf, daß die Zone der maximalen Phosphatverarmung am letzten Meßtermin mit der mittleren Länge der Wurzelhaare gut übereinstimmt. Nach außen schließt sich ein Bereich mit steilen, für alle Kurven sehr ähnlichen Gradienten an. Die Zone des Bodens, die zur Phosphatversorgung der Maiswurzel beiträgt, ist nach Abb. 5 nicht größer als 2 mm. Dies ist beachtenswert, weil dieser phosphatreiche Sandboden einen relativ hohen Diffusionskoeffizienten und daher eine relativ hohe Diffusionsreichweite hat.

Um die Bedeutung abzuschätzen, die die Absenkung der Phosphatkonzentration des Bodens für die Phosphatversorgung der Pflanze hat, wurden aus den Verarmungsprofilen der Abb. 5 die vom Boden abgegebenen Phosphatmengen und die zugehörigen P-Aufnahmeraten berechnet (Tab. 2). Die dem Wurzelabschnitt zugängliche Phosphatmenge steigt bis zum 6. Tage steil, danach nur noch geringfügig an. Die P-Aufnahmeraten der beiden Wurzeln sind am jeweils ersten Meßtermin ähnlich groß. Bis zum 2. Meßtermin, also bis zu einem Alter des Wurzelabschnitts von 3 bzw. 6 Tagen, ist noch

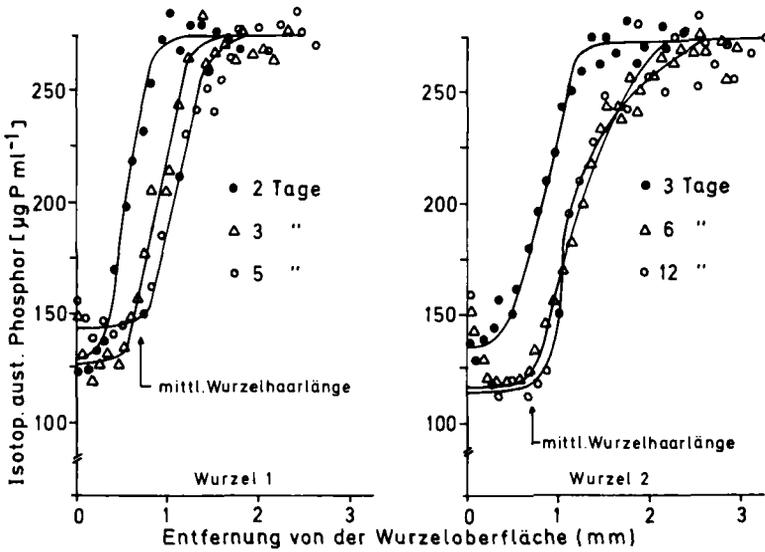


Abbildung 5: Konzentration des isotopisch austauschbaren Bodenphosphats in der Umgebung von 2 Maiswurzeln bei unterschiedlichem Alter der Wurzelabschnitte

Figure 5: Concentration of isotopically exchangeable soil phosphate in the vicinity of 2 maize roots at different age of the root segments

Tabelle 2: Phosphatmenge, die der Boden pro cm Wurzel abgegeben hat, und daraus errechnete Phosphataufnahmerate von Maiswurzeln in Beziehung zum Alter des Wurzelabschnitts

a) pro cm Wurzel b) pro g Wurzelfrischgewicht

Table 2: Amount of phosphate per cm root depleted from the soil and calculated phosphate uptake rate of maize roots in relation to the age of the root segment

a) per cm root b) per gram root fresh weight

Alter des Wurzelabschnitts Tage	vom Boden abgegebene Phosphatmenge $\mu\text{g P cm}^{-1}$ Wurzel	Phosphataufnahmerate der Wurzel	
		$\frac{\text{g P} \cdot 10^{-12}}{\text{cm sec}}$	$\frac{\text{g P} \cdot 10^{-9}}{\text{gFG sec}}$
	Wurzel 1	a	b
2	4,4	25,2	3,2
3	8,5	48,0	6,1
5	10,6	12,0	1,5
	Wurzel 2		
3	7,4	28,5	3,6
6	16,1	33,6	4,3
12	17,0	1,7	0,2

kein Rückgang, sondern eher eine Vergrößerung gegenüber dem ersten Termin zu beobachten. Dies erscheint bemerkenswert, weil die P-Konzentration der Bodenlösung (Abb. 3) schon am ersten Termin auf den sehr niedrigen Wert von 0,03 mg P/Liter abgesunken war. Erst nachdem die Verarmungszone die mittlere Wurzelhaarlänge deutlich überschritten hat, sinkt die Aufnahme ab.

Diese an Wurzeln im Boden erhaltenen Phosphat-Aufnahmeraten wurden mit entsprechenden Werten aus Nährlösungen verglichen, in denen die Phosphatkonzentration direkt kontrollierbar ist. Man sieht (Abb. 6), daß die Sättigungskonzentration bei etwa 1 mg P/l liegt. Die maximale Aufnahme beträgt $4,3 \times 10^{-12}$ g P $\text{cm}^{-1} \text{sec}^{-1}$. Bei der Phosphatkonzentration von 0,03 mg P/l, die in der wurzelnahen Bodenlösung vorliegt, ist aus Abb. 6 etwa $0,5 \times 10^{-12}$ g P $\text{cm}^{-1} \text{sec}^{-1}$ abzulesen, d.h. in Nährlösung geht die Aufnahme bei dieser Konzentration auf ein Zehntel der maximalen Aufnahme zurück.

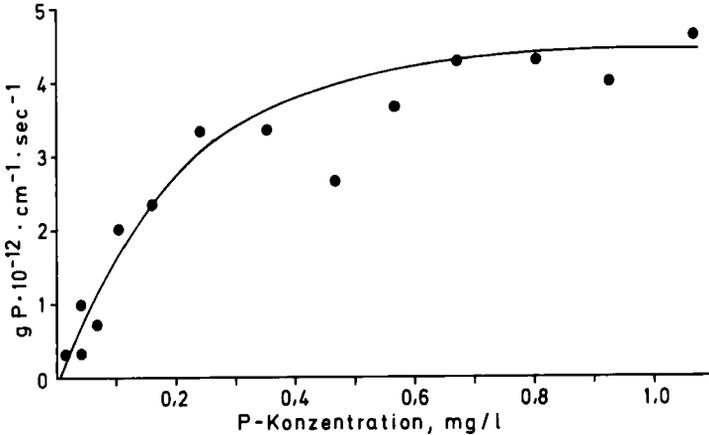


Abbildung 6: Phosphataufnahmerate von Maiswurzeln in Abhängigkeit von der Phosphatkonzentration einer Nährlösung

Figure 6: Phosphate uptake rate of maize roots in relation to the phosphate concentration of a nutrient solution.

Die Beziehung zwischen Phosphatkonzentration und P-Aufnahmerate der Wurzel weicht demnach in Nährlösung deutlich von der im Boden ab. Es ist anzunehmen, daß auch hierbei die Wurzelhaare von Bedeutung sind. Ein Hinweis darauf ergibt sich aus einem Versuch, in dem die Phosphat-Aufnahmerate von 9–12 Tage alten Mais- und Rapspflanzen vergleichsweise im Boden und in Nährlösung aus der Zunahme der Phosphatmenge in den Pflanzen ermittelt wurde (Tab. 3). Danach hat Raps im Boden eine höhere Phosphataufnahmerate als Mais. In Nährlösung, in der die Wurzeln keine Haare aufwiesen, besteht diese Überlegenheit nicht. Rapswurzeln haben demnach nicht generell eine höhere Phosphat-Aufnahmefähigkeit als Maiswurzeln.

Tabelle 3: Phosphataufnahmerate von Mais- und Rapswurzeln im Boden und in Nährlösung (Pflanzenalter 9–12 Tage)**Table 3:** Phosphate uptake rate of maize and rape roots in soil and in nutrient solution (plant age 9–12 days)

	Aufnahmerate g P · 10 ⁻¹² cm ⁻¹ sec ⁻¹	
	Mais	Raps
Boden	1,3	2,8
Nährlösung (I _{max})	6,6	4,7

Diskussion

Die Ergebnisse zeigen, daß Maiswurzeln den Phosphatgehalt des Bodens in ihrer unmittelbaren Umgebung erheblich verarmen, entferntere Zonen bleiben dagegen unbeeinflusst. Dies stimmt mit den Ergebnissen von *Bhat* und *Nye* (1973) überein. Mais hat die Phosphatkonzentration des gedüngten Bodens um 140 µg/ml erniedrigt (Abb. 3). Nimmt man an, daß die gesamte Ackerkrume um diesen Betrag verarmt wird, so ergibt sich bei 3 Mio. Liter Boden/ha eine Phosphatmenge entsprechend 962 kg P₂O₅/ha, die der Mais innerhalb von 3 Tagen aus diesem Boden entziehen könnte. Für den ungedüngten Boden ergibt die Rechnung mit den Daten der Abb. 4 etwa 700 kg P₂O₅/ha für Mais und 460 kg für Raps. Der „wurzellösliche“ Phosphatvorrat dieses Bodens übersteigt demnach den Bedarf dieser Pflanzenarten um ein Vielfaches. Schon hieraus erkennt man, daß nur ein kleiner Teil des Bodens in diesem Maße zur Phosphatversorgung der Pflanze beiträgt. Zugleich wird deutlich, daß die Phosphatversorgung der Pflanzen nur im geringen Maße von der Löslichkeit, zum großen Teil dagegen von der räumlichen Zugänglichkeit des Phosphats abhängt. Die räumliche Zugänglichkeit in diesem Sinne wird durch (a) die Wurzelichte und (b) den Phosphateinzugsbereich um die Einzelwurzel, d. h. von der Form des Verarmungsprofils, bestimmt.

Die Wurzelichte ist nicht Gegenstand dieser Untersuchung. Die Form des Verarmungsprofils stimmt in den Grundzügen mit den Ergebnissen von *Bhat* und *Nye* (1973) überein. Dies betrifft vor allem die Form des Verarmungsprofils. Wenn nur der Wurzelzylinder Phosphat aufnahm, müßte die Kurve ihren niedrigsten Punkt an dessen Oberfläche haben und von dort mit regelmäßig abnehmendem Gradienten ansteigen. Die Kurve verläuft jedoch in dem von den Wurzelhaaren durchzogenen Boden sehr flach und steigt erst jenseits davon steil an. Daraus ist zu schließen, daß Wurzelhaare das Verarmungsprofil maßgebend beeinflussen. Dies ergibt sich auch aus der Diffusionsstrecke d_s , die mit der Formel

$$d_s = 2 \sqrt{D_e \cdot t}$$

(*Jost*, 1952) zu errechnen ist. Darin stellt t die Zeit und D_e den effektiven Diffusionskoeffizienten dar, der für den hier verwendeten Boden nach Phosphatdüngung $3,1 \cdot 10^{-9} \text{ cm}^2$

sec^{-1} beträgt. Tab. 4 zeigt, daß die Verarmungszonen viel größer als die ohne Berücksichtigung von Wurzelhaaren errechneten Diffusionsstrecken sind, d. h. die Verarmungszonen sind durch Diffusion zur Oberfläche des Wurzelzylinders nicht erklärbar. An Zwiebeln, die keine Wurzelhaare bilden, stimmt die gemessene Verarmungszone dagegen nach *Bhat* und *Nye* (1974) mit den berechneten Diffusionsstrecken überein.

Tabelle 4: Gemessene und errechnete Ausdehnung der Phosphat-Verarmungszone von Maiswurzeln (Sandboden nach Phosphatdüngung)

Table 4: Measured and calculated width of the phosphate depletion zone of maize roots (sandy soil after phosphate application)

Alter des Wurzelabschnitts Tage	Ausdehnung der Verarmungszone mm	
	gemessen	errechnet*)
2	1,1	0,46
3	1,5	0,57
5	1,9	0,73

*) Wurzelhaare nicht berücksichtigt
root hairs not considered

Wurzelhaare sind demnach als Organe aufzufassen, die in dem von ihnen durchzogenen Boden die Entfernung zwischen Pflanzenoberfläche und Bodenphosphat verkürzen. Sie vergrößern auf diese Weise den Phosphat-Einzugsbereich, so daß ein größeres Bodenvolumen als bei unbehaarten Wurzeln zur Phosphatversorgung beiträgt. Diese Folgerung wird durch den Vergleich von Mais und Raps gestützt:

Raps hat die längeren Wurzelhaare (Tab. 1), den größeren P-Einzugsbereich (Abb. 4) und höhere Phosphat-Aufnahmeraten im Boden (Tab. 3).

Lewis und *Quirk* (1967) kamen durch Versuche mit Weizen, allerdings ohne densitometrische Ausmessung der Autoradiogramme, zu der Auffassung, daß die Ausdehnung der Phosphatverarmungszone kaum über die Wurzelhaare hinausreicht. In unserem Falle, und wie auch *Bhat* und *Nye* (1973) beobachtet haben, trägt auch der Boden jenseits der *mittleren* Wurzelhaarlänge wesentlich zur Phosphatversorgung bei. So ist aus Abb. 5 zu errechnen, daß ein 3 Tage alter Maiswurzelabschnitt circa 60 % des Phosphats aus dem Wurzelhaarzylinder entnimmt, wenn man zu seiner Berechnung die mittlere Wurzelhaarlänge von 0,7 mm zugrunde legt. Nach 6 Tagen geht dieser Anteil auf 40 % zurück. Phosphattransport aus dem Boden jenseits der mittleren Wurzelhaarlänge gewinnt demnach mit zunehmender Zeit an Bedeutung und erreicht einen erheblichen Anteil an der gesamten Phosphatversorgung. Sicherlich sind auch hierbei Wurzelhaare beteiligt, weil ein Teil davon erheblich über die mittlere Wurzelhaarlänge hinaus geht, wie

Tab. 1 zeigt. Die Verarmungsprofile sind demnach mindestens teilweise als Abbild der Wurzelhaardichte aufzufassen.

Die Zeitfolge der P-Verarmung ist dadurch gekennzeichnet, daß die P-Konzentration an der Oberfläche des Wurzelzylinders schon in 2 Tagen auf den Minimalwert absinkt. Danach dehnt sich die Verarmungszone in radialer Richtung aus. Die P-Versorgung wird demnach im Anschluß an die erste Phase nicht durch weitere Erniedrigung der P-Konzentration, sondern durch P-Transport aus dem fernerem Boden bewirkt. Hierbei ist neben der Diffusion aus dem Boden jenseits der Wurzelhaare auch an die Zeitfolge des Wachstums der Wurzelhaare zu denken. Nach *Ekdahl* (1953) wachsen Wurzelhaare zwar mit $90 \mu\text{h}$ relativ rasch, so daß sie nach etwa einem Tag ausgewachsen sein müßten. *Bhat* und *Nye* (1973) haben jedoch bei Messungen an Rapswurzeln gefunden, daß die Länge der Wurzelhaare über mehrere Tage zunimmt und die P-Aufnahme damit in Beziehung steht. Zur Klärung scheinen weitere Untersuchungen notwendig zu sein.

Bei der Ausschöpfung des Bodens im Wurzelhaarzylinder ist zu bedenken, daß die Wurzelhaardichte in radialer Richtung abnimmt. Zum einen sind die Wurzelhaare ungleich lang und zum Teil gekrümmt, so daß nicht alle die Peripherie erreichen. Zum anderen nimmt der mittlere Abstand der Wurzelhaare voneinander allein wegen der Strahlenform mit der Entfernung von der Wurzeloberfläche zu. Einer Einheit Wurzelhaar steht folglich an der Peripherie ein größeres Bodenvolumen als an der Rhizodermis zur Verfügung. Die P-Verarmungszone wird daher auch bei gleicher P-Aufnahmerate im peripheren Teil des Wurzelhaarzylinders langsamer fortschreiten als im zentralen Teil.

In dieser Überlegung ist eine Erklärung für die Unterschiede der P-Aufnahmeraten zu sehen, die zwischen Boden und Nährlösung beobachtet wurden. Wenn sich die Wurzeln im Boden ebenso wie in der Nährlösung verhalten und die P-Aufnahme nicht durch die Wurzelhaare erfolgen würde, dann müßte die P-Aufnahmerate im Boden schon nach dem ersten Meßtermin (2 Tage) wegen der geringen P-Konzentration der Bodenlösung an der Rhizodermis (Abb. 3) drastisch sinken. Dies ist aber, wie Tab. 2 zeigt, keineswegs der Fall. Als Grund für die über längere Zeit hohen Aufnahmeraten ist anzunehmen, daß sich die peripheren Teile der Wurzelhaare in noch P-reichem Boden befinden. Erst nachdem der Wurzelhaarzylinder nach 3 (Wurzel 1) bzw. 6 Tagen (Wurzel 2 in Abb. 5) ausgeschöpft ist, sinkt die P-Aufnahmerate ab. Neben der Erschöpfung des Bodens ist allerdings auch mit der Möglichkeit zu rechnen, daß die Wurzeln ihre Aufnahmefähigkeit mit der Zeit verlieren (*Bar-Yosef*, 1971, *Henry and Deacon*, 1981). Dies ist nicht untersucht worden.

Da Maispflanzen eine zirkulierende Nährlösung bis auf $0,006 \text{ mg P/l}$ entleeren (*Jungk* und *Barber*, 1975) ist anzunehmen, daß auch bei $0,03 \text{ mg P/l}$ Bodenlösung (Abb. 3) noch eine gewisse Diffusion zur Wurzel- bzw. Wurzelhaaroberfläche ist demnach auch im Boden des verarmten Wurzelhaarzylinders anzunehmen. Das Auflösungsvermögen der Autoradiogramme reicht jedoch nicht aus, um ein so kleinräumiges Muster sichtbar zu machen.

Weil die Wurzeln bei den Versuchen im Boden und in Nährlösung unterschiedlich alt waren, sind die absoluten Höhen der P-Aufnahmeraten nicht direkt vergleichbar. In der Nährlösung handelt es sich um 3 Wochen alte Pflanzen, deren Wurzeln im Mittel dünner

sind, als die hier im Boden untersuchten Primärwurzeln. Besser vergleichbar erscheinen die Aufnahmeraten, wenn man sie auf das Frischgewicht statt auf die Länge der Wurzeln bezieht (Tab. 2 und Abb. 6). Dabei ist zu beachten, daß 1 g FG etwa 1000 cm Wurzellänge entspricht. Diese Werte zeigen, daß die im Boden gemessenen Aufnahmeraten an den ersten Meßterminen etwa mit der maximalen Aufnahmerate in Nährlösung übereinstimmt.

Wir danken Prof. *H. Glubrecht*, Institut für Biophysik der Universität Hannover, und Prof. *W. Kühn*, Abteilung für Ökologische Physik der GSF, München, für ihre Unterstützung bei der Arbeit mit Radionukliden. Der DFG danken wir für finanzielle Förderung.

Literatur

- Barber, S. A.* (1962): A diffusion and mass flow concept of soil nutrient availability. *Soil Sci.* **93**, 39–49.
- Bar-Yosef, B.* (1971): Fluxes of P and Ca into intact corn roots and their dependence on solution concentration and root age. *Plant and Soil* **35**, 589–600.
- Bhat, K. K. S. and Nye, P. H.* (1973): Diffusion of phosphate to plant roots in soil. I. Quantitative autoradiography of the depletion zone. *Plant and Soil* **38**, 161–175.
- Bhat, K. K. S. and Nye, P. H.* (1974): Diffusion of phosphate to plant roots in soil. III. Depletion around onion roots without root hairs. *Plant and Soil* **41**, 383–394.
- Claassen, N. and Barber, S. A.* (1974): A method for characterizing the relation between nutrient concentration and flux into roots of intact plants. *Plant Physiol.* **54**, 564–568.
- Claassen, N., Hendriks, L. und Jungk, A.* (1981): Erfassung der Mineralstoffverteilung im wurzelnahen Boden durch Autoradiographie. *Z. Pflanzenernaehr. Bodenkunde* **144**, 306–316.
- Drew, M. C. and Nye, H. P.* (1970): The supply of nutrient ions by diffusion to plant roots in soil. III. Uptake of phosphate by roots of onion, leek and rye-grass. *Plant and Soil* **33**, 545–563.
- Ekdahl, I.* (1953): Studies on the growth and the osmotic conditions of root hairs. *Symbolae Botanicae Upsaliensis* **11**, 4–85.
- Hendriks, L.* (1980): Veränderung der Phosphatkonzentration des Bodens in der Umgebung lebender Pflanzenwurzeln. Diss. Universität Hannover.
- Henry, C. M. and Deacon, J. W.* (1981): Natural (non-pathogenic) death of the cortex of wheat and barley seminal roots, as evidenced by nuclear staining with acridine orange. *Plant and Soil* **60**, 255–274.
- Jost, W.* (1952): Diffusion in solids, liquids, gases. Academic Press, New York.
- Jungk, A. and Barber, S. A.* (1975): Plant age and the phosphorus uptake characteristics of trimmed and untrimmed corn root systems. *Plant and Soil* **42**, 227–239.
- Lewis, D. S. and Quirk, J. P.* (1967): Phosphate diffusion in soil and uptake by plants. III. ³¹P-movement and uptake by plants as indicated by ³²P-autoradiography. *Plant and Soil* **27**, 445–453.
- Murphy, J. and Riley, J. P.* (1962): A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Anal. Chim. Acta* **27**, 31–36.
- Newman, E. J.* (1966): A method of estimating the total root length in a sample. *J. Appl. Ecol.* **3**, 139–145.
- Nye, P. H.* (1966): The effect of nutrient intensity and buffering power of a soil, and the absorbing power, size and root hairs of a root, on nutrient absorption by diffusion. *Plant and Soil* **25**, 81–105.

Paauw, F. van der, (1971): An effective water extraction method for the determination of plant available soil phosphorus. *Plant and Soil* **34**, 467-481.

Spencer, V. E. and Stewart, R. (1934): Phosphate studies. I. Soil penetration of some organic and inorganic phosphates. *Soil Sci.* **38**, 65-73.

Vaidyanathan, L. V. and Nye, P. H. (1970): The

measurement and mechanism of ion diffusion in soils. VI. The effect of concentration and moisture content on the counter diffusion of soil phosphate against chloride ion. *J. Soil Sci.* **21**, 15-27.

Walker, J. M. and Barber, S. A. (1961): Ion uptake by living plant roots. *Science* **133**, 881-882.

[P4072B]