

Phosphataufnahme und -verwertung von drei Inzuchtlinien des Welschen Weidelgrases (*Lolium multiflorum* Lam.) und ihren Hybriden

Wilhelm Römer und Jörg Fahning

Institut für Agrikulturchemie, Georg-August-Universität, Von-Siebold-Str. 6, D-37075 Göttingen

Für Frau Doz. Susanne Trobisch, Dresden, zum 70. Geburtstag

Angenommen: 6. Oktober 1997

Zusammenfassung - Summary

Drei Weidelgras-Inzuchtlinien (A, B, C) und ihre Hybriden (AB, AC, BC) wurden auf ihre Sproßtrockenmassebildung, P-Aufnahme (mg P je Gefäß), P-Verwertung (mg Sproßtrockenmasse je mg P im Sproß) sowie ihren P-Influx durch Kultivierung für maximal 92 Tage in einem Lößlehm-Boden (Gefäßversuch) geprüft. Für die Bestimmung der Phosphataseaktivität wurden die Pflanzen der Linien A und C in Nährlösungen (1, 10, 100 $\mu\text{mol P} \cdot \text{L}^{-1}$) angezogen und die Hydrolyserate von Nitrophenylphosphat (NPP) gemessen.

Verglichen mit dem Mittelwert der Inzuchtlinien produzierten die Hybriden bei hohem P-Angebot 8%, bei niedrigem P-Angebot 12% mehr Sproßmasse. Die Hybride BC bildete jeweils 14 bzw. 25% mehr, zeigte also den größten Heterosiseffekt. Die Biomassebildung korrespondierte mit dem P-Entzug, deshalb gab es bei der P-Verwertung keine Unterschiede zwischen Hybriden und Inzuchtlinien. Der erhöhte P-Entzug der Hybriden korrespondierte mit größerer Wurzellänge. Das bedeutet, daß die Effizienz der P-Aufnahmerate je Wurzeleinheit (Influx) durch die Hybridisierung nahezu unbeeinflusst war. Daraus kann der Schluß gezogen werden, daß der Heterosiseffekt mit einer erhöhten P-Aufnahme verbunden ist, die durch ein vergrößertes Wurzelsystem verursacht wird. Die Phosphataseaktivität (P_{ase}) der Wurzeln steigt mit sinkenden P-Gehalten der Sprosse deutlich an, wobei die Absolutwerte bei Linie A fast doppelt so hoch wie bei C waren. Beide Linien reagierten mit einer signifikanten Erhöhung der P_{ase} , wenn das P-Angebot 3 Tage lang von 100 auf 1 $\mu\text{mol P} \cdot \text{L}^{-1}$ abgesenkt wurde.

Uptake and utilization of phosphorus by three inbred lines of *Lolium multiflorum* L. and their hybrids

Three *Lolium multiflorum* inbred lines A, B and C and their hybrids (AB, AC, BC) were tested for their shoot dry matter (DM) production, P uptake (mg P pot^{-1}), P utilization ($\text{mg DM} \cdot \text{mg P}^{-1}$) and P influx (P uptake rate per cm root length) by growing in plastic pots for a maximum period of 92 days at two P levels in a loess loam soil. The acid phosphatase activity of roots of inbreds A and C grown in nutrient solutions with 1, 10 and 100 $\mu\text{mol P} \cdot \text{L}^{-1}$ was also determined using the hydrolysis of Nitrophenyl phosphate (NPP).

Compared to the average of the inbreds DM production of the hybrids was 8% higher at high and 12% higher at low P level. With an increase of 14% and 25% DM respectively hybrid BC had the highest heterosis effect. The biomass production corresponded with the P uptake. Therefore, the P utilization efficiency of the hybrids was nearly the same as that of the inbreds. The increase in P uptake of the hybrids was related to the increase of root length. This means that the P uptake efficiency, i.e. the influx per unit of root remained unchanged between the inbreds and their hybrids. It can thus be concluded that the heterosis effect corresponds to an increase of P uptake caused by an increase of the size of the root system.

The activity of the root phosphatases increased with declining P status of shoots and being absolutely higher in inbred A than C. Both inbreds responded within 3 days to a decreased P supply (from 100 to 1 $\mu\text{mol P} \cdot \text{L}^{-1}$).

Einleitung

Es gibt mehrere Gründe, warum neue Kulturpflanzenarten mit einer effizienteren Nutzung von Nährstoffen, insbesondere Phosphor, gezüchtet bzw. angebaut werden sollten. So sind große Gebiete in den Entwicklungsländern mit P unterversorgt (Vlek und Koch, 1992) bzw. ihre Böden haben eine ungünstige P-Dynamik (Soltan et al., 1993). Für einige Wirtschaftsräume in der EU ist vor allem aus ökologischen Gründen (Eutrophierung der Gewässer) eine Senkung des P-Düngereinsatzes nötig (Werner et al., 1991; Tunney et al., 1997), so daß bei ihrer Verwirklichung die Boden-P-Gehalte in Zukunft sinken werden. Auch Betriebe des Biologischen Landbaus sind an solchen Genotypen interessiert, da sie oft bei niedrigeren P-Gehalten in den Böden Pflanzenbau betreiben als konventionell wirtschaftende Betriebe (Diez et al., 1991).

Nach Sattelmacher et al. (1994) geht es bei der Nährstoffeffizienz sowohl um die Effizienz der Verwertung, also

z.B. die gebildete Trockenmasse (Gesamtsproß oder Ernteprodukt) je Einheit in die Pflanze aufgenommenen Nährstoff, als auch die Nährstoffaufnahme in die Pflanzen, genauer um das Wurzel-Sproß-Verhältnis und die Aufnahmerate je Wurzeleinheit (P-Influx) nach Jungk (1990).

Daß es in Bezug auf Phosphor bei Gerste, Mais und Ackerbohne eine beträchtliche Variabilität in diesen Kenngrößen gibt und auf züchterischem Wege Verbesserungen möglich sind, ist unlängst gezeigt worden (Römer et al., 1995; Stelling et al., 1996). Dieser Beitrag verfolgt das Ziel, zu klären, ob ein möglicher Mehrertrag von Hybriden mit einer höheren P-Verwertungseffizienz und/oder einer höheren P-Aufnahme verbunden ist. Trifft letzteres zu, ist zu fragen, ob dafür ein größeres Wurzelsystem oder vielleicht eine höhere P-Aufnahmerate je Wurzeleinheit (Influx) verantwortlich ist.

Ferner sollte geprüft werden, ob die wurzelgebundene Phosphataseaktivität, die die Pflanzen zur Nutzung des im

Boden vorhandenen organisch gebundenen Phosphors befähigt, bei Grasgenotypen Unterschiede aufweist bzw. wie sie vom P-Ernährungszustand abhängig ist.

Material und Methoden

Als Versuchspflanzen dienten 3 Wochen alte in Torfsubstrat angezogene Jungpflanzen der Inzuchtlinien 604 (= A), 17 (= B) und 745 (= C) des Welschen Weidelgrases (*Lolium multiflorum* Lam.) sowie deren Hybriden AB, AC und BC des Instituts für Pflanzenbau und Pflanzenzüchtung der Universität Göttingen. Linie 17 und 604 sind ingezüchtete Hybriden aus *Lolium perenne* x *Lolium multiflorum*. 745 ist aus einer Rückkreuzung *Lolium multiflorum* x *Lolium hybridum* entstanden. Die Hybriden AB, AC und BC sind auf Basis von elektrophoretisch getrennten Isoenzymen identifiziert worden (Bertling, 1993).

Die Jungpflanzen, die auf gleich große Sproß- und Wurzellängen zurückgeschnitten waren, sind in 40 cm tiefen Plastikgefäßen (2 Pflanzen je Gefäß, 5 Wiederholungen) in einem Gemisch aus 2,3 kg P-armem Lößlehmunterboden (Parabraunerde bei Göttingen, pH (CaCl₂): 7,7; 0,82 mg P₂O₅/100 g CAL-P) und 2,3 kg Quarzsand in der Drahthalle des Gewächshauses angezogen worden. In das Substrat waren eingemischt 1 g K (Sulfat), 0,2 g Mg (Sulfat), 0,5 g N (Ca-Nitrat) und entweder 500 mg P (= +P-Variante) oder 50 mg P (= -P-Variante) als NaH₂PO₄ · 2 H₂O. Gegossen wurde auf 70% der max. WK. Die Pflanzen wurden nach unterschiedlich langen Zeiten geerntet und Trockenmasse (TM)-Erträge von Sprossen und Wurzeln, deren P-Gehalte (Kironson und Mellon, 1944) und P-Entzüge, sowie die Wurzellängen nach Newman (1996) bestimmt. Damit konnte das Wachstumsverhalten der Genotypen und deren P-Aufnahmerate je Wurzeleinheit (P-Influx) nach Williams (1948) für die Zeiten zwischen den Ernteterminen verfolgt bzw. berechnet werden.

Die Nährlösungsversuche fanden in der Klimakammer bei 12/12 Stunden Licht/Dunkelheit, 20°C und 80% rel. Luftfeuchtigkeit statt. Die Strahlung betrug 1470 µE · m⁻² s⁻¹. Die Nährlösung (6,3 mg N, 5,8 mg K, 8 mg Ca, 3,6 mg Mg, 5,6 mg S je Liter und Mikronährstoffe) nach Schropp (zit. Schilling, 1990) wurde belüftet und alle 3 Tage gewechselt. Die P Konzentration war von 1 bis 100 µmol L⁻¹ variiert. Die Jungpflanzen (siehe oben) wuchsen 8 Tage (Tab. 5) bzw. länger (Tab. 6) in den Nährlösungen (Plastikgefäße á 8 L) und wurden dann mit ihren Wurzelsystemen einzeln in Erlenmeyerkolben überführt. Dort wurde ihnen in Anlehnung an McLachlan (1980) und Beissner und Römer (1994) p-Nitrophenylphosphat (NPP; 7,8 mmol) in einer Essigsäure-Acetat-Pufferlösung von pH 5,0 für 30 min angeboten. Das freigesetzte Nitrophenol wurde nach Zugabe von 0,1 m NaOH spektralphotometrisch (405 nm) bestimmt. Von den Wurzeln wurde die Frischmasse bzw. die Länge (Newman, 1966) ermittelt. Damit konnte die Hydrolyserate von NPP (= Phosphataseaktivität) auf die Wurzellänge oder auch auf die Frischmasse bezogen werden.

Ergebnisse

Abb. 1 gibt die Sproßtrockenmassen nach 92 Tagen Anzucht wieder. Es sind die Summen von 3 Schnitten. Bei hohem P-Niveau lag der TM-Ertrag im Mittel der Inzuchtlinien bei 13,4 g/Gefäß, bei niedrigem P-Niveau bei nur 10,6 g, also um 21% niedriger. Das heißt, die P-Zufuhr war im Experiment tatsächlich ertragsbegrenzend. Welches Verhalten zeigen die Hybriden im Vergleich zu den Inzuchtlinien? Bei hohem P-Niveau hatten sie, bezogen auf das Mittel der Inzuchtlinien, 2,9 bis 14%, bei niedrigem P-Niveau 2,0 bis 25% Mehrertrag. Die Hybride BC zeigt einen deutlichen Heterosiseffekt. Bei beiden

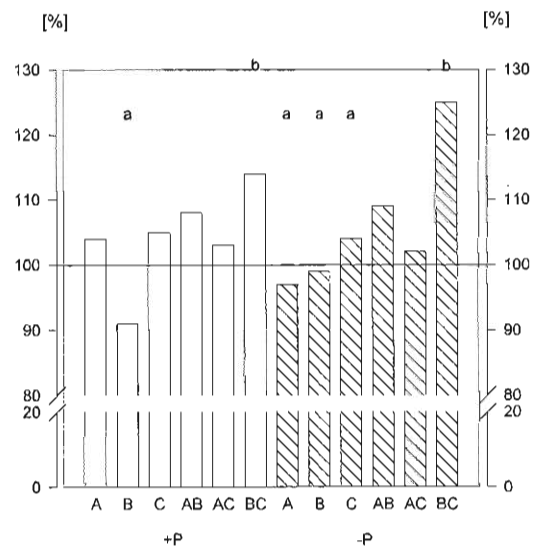


Abbildung 1: Relative Sproßtrockenmasseerträge der 3 Inzuchtlinien A, B, C und ihrer Hybriden AB, AC und BC bei hohem P-Angebot (+P) und niedrigem P-Angebot (-P) nach 92 Tagen Anzucht. Mittelwert der Inzuchtlinien bei +P = 13,4 g/Gefäß, bei -P = 10,6 g/Gefäß jeweils 100%; a und b zeigen signifikante Differenzen zwischen den betreffenden Versuchsgliedern an.

Figure 1: Relative shoot DM of three inbred lines A, B, C and their hybrids AB, AC and BC at high P level (+P) and low P level (-P), 92 days after planting. The 100% values are the averages of inbred lines (+P = 13,4 g per pot, -P = 10,6 g per pot respectively); a and b show significant differences at $p = 0.05$.

P-Niveaus war ihr Mehrertrag signifikant. Aus Tab. 1 geht hervor, daß der höhere TM-Ertrag der Hybriden mit einer höheren P-Aufnahme verknüpft war.

Die Hybriden hatten im Mittel bei +P 9%, bei -P 11% mehr P aufgenommen, die Hybride BC jedoch 16% bzw. 23%. Damit zeigte die Hybride in Bezug auf die P-Aufnahme die höchsten Werte bei beiden P-Niveaus.

Die P-Verwertungseffizienz (Tab. 2) war erwartungsgemäß bei den -P-Varianten deutlich höher als bei hoher P-Zufuhr. Aber es zeigt sich auch, daß die Hybriden sowohl bei +P als auch -P nahezu die gleiche innere P-Verwertung besitzen wie die Eltern. Deshalb wurde auf eine Varianzanalyse verzichtet. Der Wert der Hybride BC liegt zwar über dem seiner Eltern, aber noch unter den Werten der Inzuchtlinie A.

In einem weiteren Experiment wurde geprüft, ob der höhere P-Entzug nach 92 Tagen durch ein größeres Wurzelsystem oder durch eine höhere P-Aufnahmerate je Einheit Wurzellänge (Influx) zwischen 40. und 92. Tag erreicht wurde.

Aus Tab. 3 geht hervor, daß die Hybriden stets ein ausgehnteres Wurzelsystem (zur Ernte am 92. Tag) aufwiesen als die Linien. Die Hybride BC lag bei -P 34% über dem Inzuchtlinienmittel. Der P-Influx (Tab. 4) konnte nur bei den P-Mangelvarianten einiger Genotypen errechnet werden, da nur von diesen Genotypen Pflanzen zur Ernte am 40. Tag zur Verfügung standen.

Tabelle 1: P-Entzüge (Sprosse und Wurzeln) der Inzuchtlinien und Hybriden nach 92 Tagen bei variiertem P-Angebot in mg/Gefäß; a und b betreffen Signifikanzen bei $p = 0,05$.

Table 1: P removal of shoots and roots (mg per pot) of inbred lines and hybrids at different P supply after 92 days of cultivation; differences between a and b are significant at $p = 0.05$.

	+ P	Relativ	- P	Relativ
A	56,5		19,1	
B	54,9		20,9	
C	63,2		22,8	
Mittelwert	58,2	100 a	20,9	100 a
AB	63,7	109	22,1	106
AC	58,6	101	21,4	102
BC	67,5	116 b	25,7	123 b
Mittelwert	63,3	109	23,1	111

Tabelle 2: P-Verwertungseffizienz (mg TM Sproß · mg P im Sproß⁻¹) für die in 92 Tagen gebildete Sproßmasse.

Table 2: P utilization efficiency (mg shoot DM · mg shoot P⁻¹) after 92 days of cultivation.

	A	B	C	Mittelw. (rel.)	AB	AC	BC	Mittelw. (rel.)
+ P	278	245	254	100	257	267	257	100
- P	640	572	583	100	620	602	630	103

Tabelle 3: Wurzellängen (Mittelwerte) der Inzuchtlinien und Hybriden nach 92 Tagen (m je Einzelpflanze).

Table 3: Root length (average values; m per single plant) of inbred lines and hybrids after 92 days of cultivation.

	Mittelwert Inzuchtlinien		Mittelwert Hybriden		Hybride BC	
+ P	366	(100)	450	(123)	443	(121)
- P	445	(100)a	556	(125)	595	(134)b

b signifikant verschieden von a

Tabelle 4: P-Influx in 10^{-15} mol cm⁻¹ s⁻¹ für die Zeitspanne zwischen 40. und 92. Tag (n.b. = nicht bestimmt).

Table 4: P influx (10^{-15} mol P · cm root⁻¹ s⁻¹) between day 40 and 92 (n.b. = not determined).

	A	B	C	AB	AC	BC
+ P	13,7	n.b.	11,8	13,1	n.b.	n.b.
- P	3,2	4,7	3,5	3,1	n.b.	3,4

Bei hohem P-Niveau war der P-Influx 3 bis 4 mal so hoch, wie bei niedrigem P-Niveau. Zwischen den Inzuchtlinien und den Hybriden traten dagegen keine Unterschiede auf. Damit wird klar: Der höhere P-Entzug der Hybriden, insbesondere der Hybride BC, resultierte aus der größeren Wurzellänge, nicht aus einer erhöhten P-Aufnahmerate pro Einheit Wurzel.

Für die Verfügbarkeit des organisch gebundenen Phosphors im Boden hat die Aktivität der Phosphatasen Bedeutung (Seeling, 1992; Seeling und Jungk, 1996). Daher ist außerdem untersucht worden, ob die Aktivität der sauren Phosphatasen genotypische Unterschiede aufweist und

wie sie vom P-Ernährungszustand der Pflanzen abhängt. Die Ergebnisse (Tab. 5) zeigen, daß die P-Gehalte in der Sproßtrockenmasse der zwei Inzuchtlinien A und C mit zunehmender P-Versorgung in sehr ähnlichem Maße ansteigen.

Die Aktivität der sauren Phosphatasen an den Wurzeloberflächen sinkt mit steigendem P-Angebot ab, verhält sich aber prinzipiell in den beiden Linien gleich. Die Absolutwerte der Inzuchtlinie C sind jedoch bei den zwei niedrigen P-Stufen nur ca. halb so hoch wie die der Linie A, die ja auch eine höhere P-Verwertung hatte (Tab. 2).

Geprüft wurde außerdem, wie rasch die Pflanzen auf eine P-Verarmung im Nährmedium reagieren. Sie wurden zunächst für 8 Tage bei hohem P-Angebot von 100 $\mu\text{mol L}^{-1}$ kultiviert und ihre P_{ase} -Aktivität gemessen. Danach wurde nur noch 1 $\mu\text{mol P L}^{-1}$ angeboten. Tab. 6 zeigt, daß die P_{ase} -Aktivität der beiden Inzuchtlinien in 3 Tagen um 28% und in 6 Tagen um 42% anstieg. Die physiologische Anpassung geschieht demnach in wenigen Tagen.

Diskussion

Bei Mais ist die Erzeugung von Hybriden mittels männlich steriler Genotypen im Streifenanbau gängige Praxis. Bei Gräsern ist dies schwieriger und man geht u. a. den

Tabelle 5: Einfluß der P-Ernährung auf den P-Gehalt der Sproßmasse (P-Ernährungszustand) und die Phosphataseaktivität je m Wurzellänge bei 8tägiger Anzucht in Nährlösung, Inzuchtlinie A und C.

Table 5: Influence of P nutrition (solution culture, duration: 8 days) on P concentration of shoot DM and activity of acid phosphatase per m root length of two inbred lines A and C.

	Nährlösung $\mu\text{mol P}$	% P in der Sproß-TM	P_{ase} -Aktivität $\text{nmol NPP m}^{-1} \text{ s}^{-1}$	
A	100	0,55	3,8	(100)
	10	0,43	5,1	(132)
	1	0,17	10,2	(268)
	GD _{0,05}	0,15	1,5	(40)
C	100	0,53	2,4	(100)
	10	0,33	2,3	(97)
	1	0,18	5,2	(215)
	GD _{0,05}	0,14	0,7	(29)

Tabelle 6: Phosphataseaktivität von Weidelgraswurzeln (Oberfläche) der Inzuchtlinien A und C in Abhängigkeit vom P-Angebot (P_{ase} : nmol NPP · g Frischgewicht⁻¹ s⁻¹).

Table 6: Influence of P nutrition (solution culture, 100 $\mu\text{mol P}$ for 8 days, than 1 $\mu\text{mol P}$ for the duration of 3, 6 and 9 days) on acid phosphatase activity of roots (nmol NPP · g fresh weight⁻¹ s⁻¹).

	Nährlösung $\mu\text{mol P}$	Linie A	Linie C	Mittelwerte aus A und C	
8 Tage	100	8,4	7,9	8,1	(100)a
danach					
3 Tage	1	10,0	10,8	10,4	(128)b
6 Tage	1	11,4	11,5	11,5	(142)b
9 Tage	1	11,6	11,6	11,6	(143)b

a und b siehe Abb. 1

Weg der Erzeugung von sogenannten Chance-Hybriden (Burton, 1948). Dabei läßt man Fremdbefruchter gemeinsam abblühen und erhält einen gewissen Anteil an Zufallsparungen mit Hybridcharakter. Aus daraus etablierten Grasbeständen erwartet man u. a. aus Gründen der konkurrenzfähigeren Pflanzen über 50% Hybridpflanzen. Bertling (1993) erreichte mit den aus solchen Paarungen entstandenen Chance-Hybriden bei Weidelgras 4 bis 8% Mehrertrag in Feldversuchen, bei Posselt (1989) waren es 5 bis 11%. Die hier beschriebenen Versuche wurden mit identifizierten Hybriden (elektrophoretische Trennung und Identifizierung von Enzymproteinen) durchgeführt, was die höheren Mehrerträge der Gefäßversuche z. B. bei Hybride BC von 14 bzw. 25% erklärt. Die Ertragssteigerungen lagen damit in Höhe der von Kobabe (1982) beschriebenen Resultate von Weidelgrashybriden.

Somit wird leicht verständlich, daß die Fähigkeit der Hybriden, ihr Wurzelsystem in Vergleich zu den Eltern zu vergrößern, insbesondere bei niedrigem P-Angebot, von Vorteil ist. Tatsächlich ist die höhere P-Aufnahme auf die größere Wurzellänge zurückzuführen, denn die P-Influxwerte der Eltern und Hybriden waren sehr ähnlich. Auch Claassen (1990) beschreibt für Weidelgras, aber auch Weizen, eine Steigerung der P-Aufnahme bei niedrigem P-Angebot durch Vergrößerung der Wurzel, während Spinat und Raps ihre P-Aufnahmerate je Wurzeleinheit steigerten. Damit wird deutlich, daß die vermehrte Biomassebildung u. a. ein Ergebnis erhöhter Phosphoraufnahme ist und nicht einer Steigerung der inneren Verwertung des aufgenommenen P. Diese lag zwar bei den -P-Varianten im Mittel 3% über dem Inzuchtlinienmittel, damit aber im Bereich der Streuung. Der Heterosiseffekt bei Weidelgrashybriden ist also mit einer erhöhten Phosphataufnahme infolge einer vergrößerten Wurzellänge verbunden.

Der Nutzung von organisch gebundenem Phosphor im Boden kommt dann wachsende Bedeutung zu, wenn wenig P in mineralischer Form gedüngt wird, ein Umstand, der bei Grasland auch heute nicht ungewöhnlich ist. Somit stellt sich die Frage, ob unter diesen Bedingungen die Aktivität der sauren Phosphatasen der Wurzeloberflächen Bedeutung für die Nutzung dieses Phosphors hat. Seeling (1992) sieht die Aktivität der Phosphatasen nicht als begrenzend für die P-Aufnahme aus gelösten organischen P-Verbindungen an. Bringt man aber beispielsweise Phytase in mit Phytat gedüngten Boden ein, so steigt die P-Aufnahme der Pflanzen gegenüber Varianten ohne Phytase (Beissner und Römer, 1996). Die exogen applizierte Phytase spaltete also organische P-Verbindungen, die von den Phosphatasen der Wurzeln nicht erreicht wurden. Offenbar wäre es sinnvoll, wenn die Wurzeln Phosphatasen in die Rhizosphäre abgeben könnten. Diese könnten dort einen P-Mobilisierungseffekt auslösen. In der vorliegenden Arbeit wurde nur die Aktivität der Phosphatasen von 2 Inzuchtlinien summarisch geprüft und nicht zwischen wurzelgebundener und freigesetzter Phosphatase

unterschieden. Es zeigte sich, daß beide Linien auf ein verringertes P-Angebot mit einer Erhöhung ihrer Phosphatase-Aktivität reagierten, und zwar innerhalb von 3 Tagen. Linie A zeigte bei niedrigem P-Angebot (10 bis 1 $\mu\text{mol P}\cdot\text{L}^{-1}$) eine doppelt so hohe Phosphatase-Aktivität wie Linie C. Erste Prüfungen (hier nicht vorgestellt) der Nutzbarkeit von Phytat-P ergaben, daß Linie A, die deutlich höhere P_{ase} -Aktivitäten erreichte, auch mehr P aus Phytat aufnehmen konnte. Wenn sich dies für eine Vielzahl von Pflanzenarten bestätigte, könnte die Aktivität der sauren Phosphatasen als ein Selektionskriterium für die P-Aufnahmeeffizienz von Pflanzen in Betracht gezogen werden.

Danksagung

Für die Bereitstellung der Grasjungpflanzen sei Gerd Kobabe und Uta Bertling sowie für die kritische Durchsicht des Textes Albrecht Jungk und Heiko Becker herzlich gedankt.

Literatur

- Beissner, L., Römer, W. (1994): Phosphataseaktivität der Zuckerrübenwurzel und Nutzung von Phytat-P. VDLUFA-Schriftenreihe 38, Kongreßband, 733–736.
- Beissner, L., Römer, W. (1996): Improving the availability of phytate-P to sugar beet by phytase application to soil. IX Intern. Coll. for Optimization of Plant Nutrition. Prag 8–15 Sept. Abstracts, page 60.
- Bertling U. (1993): Intraspezifische Konkurrenz in Chance-Hybriden beim Welschen Weidelgras (*Lolium multiflorum* Lam.). Dissertation Universität Göttingen.
- Burton, G. W. (1948): The performance of various mixtures of hybrid and parent inbred pearl millet, *Pennisetum glaucum* L. J. Am. Soc. Agron. 40, 908–915.
- Claassen, N. (1990): Nährstoffaufnahme höherer Pflanzen aus dem Boden – Ergebnis von Verfügbarkeit und Aneignungsvermögen. Severin Verlag Göttingen.
- Diez, T., Beck, T., Borchert, H., Capriel, P., Krauss, M., Bauchhenss, J. (1991): Vergleichende Bodenuntersuchungen von konventionell und alternativ bewirtschafteten Betriebsschlägen. 2. Mitteilung. Bayer. Landw. Jahrbuch 68, 409–443.
- Jungk, A. (1990): Grundlagen für die rationelle Nutzung der Pflanzennährstoffe des Bodens, in Haug, G. et al.: Pflanzenproduktion im Wandel. VCH-Verlagsgesellschaft, Weinheim, 191–226.
- Kitson, R. E., Mellon, M. G. (1944): Colorimetric determination of phosphorus as molybdovanado phosphoric acid. Industr. Engineering Chem. Anal. Ed. 16, 379–383.
- Kobabe, G. (1982): Untersuchungen an Experimentalhybriden bei Welschem Weidelgras (*Lolium multiflorum* Lam.). Z. Pflanzenzüchtung 88, 265–277.
- McLachlan, K. D. (1980): Acid phosphatase activity of intact roots and phosphorus nutrition in plants. Aust. J. Agric. Res. 31, 429–440.
- Newman, E. J. (1966): A method of estimating the total length of root in a sample. J. Appl. Ecol. 3, 133–145.
- Posselt, U. K. (1989): Hybridzüchtung bei *Lolium perenne*. Vorträge Pflanzenzüchtung 5, 87–100.
- Römer, W., Schenk, H., Daetz, F., Schmidt, L., Römer, A. (1995): Genotypische Unterschiede des Phosphatentzuges und der Phosphatverwertung bei *Zea mays* L. und *Hordeum distichon* L. Kühn-Archiv Halle/Saale 89/2, 164–177.

- Sattelmacher, B., Horst, W., Becker, H. (1994): Factors that contribute to genetic variation for nutrient efficiency of crop plants. Z. Pflanzenernähr. Bodenkd. 157, 215–224.
- Schilling, G. (1990): Pflanzenernährung und Düngung. Teil I – Pflanzenernährung. Deutscher Landwirtschaftsverlag Berlin.
- Seeling, B. (1992): Beitrag des organisch gebundenen Bodenphosphors zur P-Versorgung der Pflanze. Prozesse und Faktoren der Nutzung. Dissertation Universität Göttingen.
- Seeling, B., Jungk, A. (1996): Utilization of organic phosphorus in calcium chloride extracts of soil by barley plants and hydrolysis by acid and alkaline phosphatases. Plant and Soil 178, 179–188.
- Soltan, S., Römer, W., Adgo, E., Gerke, J., Schilling, G. (1993): Phosphate sorption by Egyptian, Ethiopian and German soils and P uptake by rye (*Secale cereale* L.) seedlings. Z. Pflanzenernähr. Bodenkd. 156, 501–506.
- Stelling, D., Wang, S. H., Römer, W. (1996): Efficiency in the use of phosphorus, nitrogen and potassium in topless faba beans (*Vicia faba* L.) – variability and inheritance. Plant Breeding 115, 361–366.
- Tunney, H., Carton, O. T., Brookes, P. C., Johnston, A. E., (Eds.), (1977): Phosphorus Loss from Soil to Water. CAB INTERNATIONAL, 467 pages.
- Vlek, P. L. G., Koch, H. (1992): The soil resource base and food production in the developing world: special focus on Africa. Göttinger Beiträge zur Land- und Forstwirtschaft in den Tropen und Subtropen 71, 139–160.
- Werner, W., Olf, H. W., Auerswald, K., Isermann, K. (1991): Stickstoff- und Phosphoreintrag in Oberflächengewässer über „diffuse Quellen“, in Hamm, A.: Studie über Wirkungen und Qualitätsziele von Nährstoffen in Fließgewässern. Academia Verlag, Sankt Augustin, 665–764.
- Williams, R. F. (1948): The effect of phosphorus supply on the rates of intake of phosphorus and upon certain aspects of phosphorus metabolism in gramineous plants. Austr. J. Sci. Res. 1, 333–361.

[P5278B]