

# Der Einfluß von P-Ernährung und pH auf die Phosphataseaktivität von Zuckerrübenwurzeln

Lutz Beißner und Wilhelm Römer\*

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

Angenommen: 22. Juli 1998

## Zusammenfassung – Summary

Das Ziel war, den Einfluß der P-Ernährung auf die Aktivität saurer Phosphatasen ( $P_{ase}$ ) intakter Zuckerrübenwurzeln sowie deren pH-Optimum zu bestimmen. Dazu wurden die Pflanzen in Nährlösung bei 1 bzw. 100  $\mu\text{M}$  P in der Klimakammer angezogen und die  $P_{ase}$ -Aktivität nach 12, 18, 24, 30, 36 und 42 Tagen an Einzelpflanzen bestimmt. Die Substratkonzentration betrug 14 mM para-Nitrophenylphosphat (NPP) in Puffersystemen von pH 4, 5, 6 und 7,2. Die Hydrolysezeit war 10 Minuten. Der Einfluß der P-Ernährung auf die  $P_{ase}$ -Aktivität war zu allen Testzeiten und bei den pH-Werten 5, 6 und 7,2 signifikant. Bei P-Mangel war sie um den Faktor 4 bis 20 erhöht. Das pH-Optimum lag zu allen Zeiten bei 6. Bei pH 5 und 7,2 wurden zwischen dem 12. und 36. Tag im Mittel jeweils 63 bzw. 64% der bei pH 6 gemessenen Werte ermittelt. In der P-Mangelvariante ( $1 \mu\text{mol P L}^{-1}$ ) betrug die absolute Hydrolyserate von NPP bei pH 6 im Mittel von 5 Testterminen (12. bis 36. Tag)  $144 \text{ nmol min}^{-1} \text{ m}^{-1}$  Wurzellänge, die der ausreichend mit P versorgten Pflanzen nur 10% davon. Zuckerrübenwurzeln mit P-Mangel haben ein hohes  $P_{ase}$ -Potential und sind in der Lage, bis in den neutralen Bereich organisch gebundenen P, wenn er zur Wurzel gelangt, zu hydrolysieren und damit aufnehmbar zu machen.

## The influence of phosphorus nutrition and pH on phosphatase activity of sugar beet roots

For the determination of acid phosphatase activity ( $P_{ase}$ ) of sugar beet roots (cultivar: Reka), plants were cultivated in nutrient solution with 1 or 100  $\mu\text{M}$  P in a growth chamber for 12, 18, 24, 30, 36 and 42 days. The phosphatase activity of intact roots was measured in buffer solutions with pH 4 to 7.2 and 14 mM p-Nitrophenylphosphate (NPP) after 10 min of incubation at 20°C.

The influence of P nutrition on  $P_{ase}$  activity was significant at all intervals. At P deficiency the activity was increased by a factor of 4 to 20. During the experimental period the pH optimum was 6. At pH 5 and 7.2 the  $P_{ase}$  activity reached only 63 and 64% respectively of the optimum value. At P deficiency ( $1 \mu\text{mol P L}^{-1}$ ) the absolute rate of NPP-hydrolysis at pH 6 was  $144 \text{ nmol min}^{-1} \text{ m}^{-1}$  root length (day 12 to 36). The plants which received optimum P supply showed only 10% of this value.

Sugar beet roots with P deficiency have a high potential of  $P_{ase}$  activity from the acid to the neutral pH-range. Therefore, under this condition they may effectively use dissolved organic phosphorus compounds.

**Key words:** P-uptake / phosphatase / pH / genotypic differences / sugar beet

## Einleitung

Neben den Kenngrößen der Nährstoffverfügbarkeit wie Nährstoffkonzentration in der Bodenlösung, Pufferung, effektiver Diffusionskoeffizient u.a. bestimmt das Nährstoffaneignungsvermögen der Pflanzen mit über die tatsächliche Nährstoffaufnahme (Jungk und Claassen, 1989). Letzteres wird im wesentlichen von den Kinetikparametern  $V_{max}$  und  $K_m$  und morphologischen Größen (Wurzel-Sproß-Verhältnis, Wurzelhaarbesatz u.a.) bestimmt. Bei hohem P-Angebot im Boden zeigen Zuckerrüben (Claassen, 1990), aber auch andere Kulturpflanzen wie Soja (Silberbush und Barber, 1984), eine gute Übereinstimmung zwischen der mittels oben genannter Parameter errechneten P-Aufnahme und der tatsächlich gemessenen. Bei niedrigem P-Angebot nahmen die Pflanzen mehr P auf als errechnet. Mobilisierungsprozesse für P in der Rhizosphäre gehen in diese Modelle nicht ein. Ihnen kommt aber offenbar unter diesen Bedingungen beträcht-

liche Bedeutung zu (Gerke et al., 1994; Beißner, 1997). Neben der P-Mobilisierung durch organische Säure kommt die Nutzung organischer P-Verbindungen in Frage. Der Spaltung dieser Substanzen durch wurzeleigene und/oder mikrobielle Phosphatasen in Wurzelnahe kommt damit Bedeutung für das P-Aneignungsvermögen zu (Bartlett und Lewis, 1973; Boero und Thien, 1978; Furlani et al., 1984; Kandeler, 1990). Die in der Literatur gemachten Angaben über die Nutzbarkeit organischer P-Verbindungen durch die Pflanze sind aber widersprüchlich. In einem Experiment mit vom Boden separierter Bodenlösung konnten Pierre und Parker (1927) keine Veränderung der Konzentration an  $P_{org}$  durch die Einwirkung von Pflanzenwurzeln feststellen, womit die Schlußfolgerung nahe liegt, daß die Aktivität von Wurzelphosphatasen nicht ausreichte, um  $P_{org}$  in meßbaren Mengen zu hydrolysieren. Auch die Befunde von Findenegg und Nelemans (1993), nach denen die Zugabe von Phytase zu einem Boden die Pflanzenverfügbarkeit von P verbesserte, ließen sich so interpretieren. Demgegenüber zeigten Wild und Oke (1966), daß Pflanzen aus der Bodenlösung isolierte organische P-Verbindungen durchaus nutzen konnten. Von

\* Correspondence: Prof. Dr. W. Römer; E-mail: uaac@gwdg.de

Seeling und Jungk (1996) wird ebenfalls berichtet, daß Gerste die  $P_{org}$ -Fraktion in  $CaCl_2$ -Bodenextrakten nutzte.

Da nun einerseits P-Aufnahmestudien und Modellrechnungen zur P-Aufnahme von der Zuckerrübe vorlagen (Claassen, 1990), aber andererseits Angaben zur Aktivität saurer Phosphatasen von intakten Zuckerrübenwurzeln fehlten, sollte ihr Potential systematisch mittels Hydrolyse von p-Nitrophenylphosphat (NPP) geprüft werden, und zwar in Abhängigkeit von der P-Ernährung über einen Zeitraum von 6 Wochen. Dabei sollte gleichzeitig die Abhängigkeit vom pH getestet werden, um das pH-Optimum zu finden. In vorausgegangenen Untersuchungen (Beißner, 1997) war die optimale Substratkonzentration von  $14 \text{ mmol L}^{-1}$  ermittelt worden, so daß diese hier genutzt werden konnte.

## Material und Methoden

### Anzucht der Pflanzen

Die Anzucht der Pflanzen (Sorte Reka) erfolgte in Nährlösungen (Jungk und Barber, 1974). P ( $NaH_2PO_4$ ) wurde 1 bzw. 100  $\mu\text{molar}$  angewendet. Je 3-Liter-Gefäß wuchsen 6 Pflanzen. Der Nährlösungswechsel erfolgte täglich. Die Bedingungen in der Klimakammer waren folgende: Tag/Nacht-Rhythmus = 16/8 h, 20/15°C, 70% rel. Feuchte, 250  $\mu\text{E m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  photosynthetisch aktive Strahlung.

### Bestimmung der Wurzellänge

In Modelle zur Nährstoffaufnahme geht die Wurzellänge ein. Deshalb sollte die Phosphataseaktivität je Einheit Wurzel bestimmt werden und nicht je Einzelpflanze. Zur Bestimmung der Wurzellänge kam die Schnittpunktmethode nach Newman (1966) zur Anwendung.

### Bestimmung der Phosphataseaktivität ( $P_{ase}$ -Aktivität)

Die  $P_{ase}$ -Bestimmung erfolgte in Anlehnung an McLachlan (1980). Die Pflanzen werden mit ihren Wurzeln in Erlenmeyerkolben mit dem Substrat (14 mM NPP in einer Pufferlösung) überführt. Die Temperatur beträgt 37°C. Die Hydrolyse dauert 10 Minuten. Das dann entnommene Aliquot wird mit NaOH alkalisiert. Das gebildete gelb gefärbte Nitrophenol wird bei 405 nm gemessen und mittels Eichkurve quantifiziert (Einzelheiten vgl. Beißner, 1997). Die Bestimmung der Wurzelphosphataseaktivität erfolgte im Pflanzenalter von 12, 18, 24, 30, 36 und 42 Tagen. Es wurden Puffersysteme mit 4 verschiedenen pH-Werten benutzt: 0,1 M Na-Citrat-Puffer (pH 4, 5 und 6); 0,05 M TRIS-Puffer (pH 7,2). Am ersten Probenahmeterrmin (12. Tag) erfolgte zusätzlich eine Bestimmung der Aktivität freier, von der Wurzel in die Substrat-Puffer-Lösung abgegebener saurer Phosphatasen (pH 5). Die Hydrolyseraten der von der Wurzel exsudierten Phosphatasen wurden ebenfalls auf die Einheit Wurzellänge bezogen und mit der gemessenen Gesamtaktivität pro m Wurzellänge verglichen. Zur Ermittlung der Aktivität freier  $P_{ase}$  wurde zunächst die Gesamtaktivität bestimmt. Nach 10minütiger Hydrolyse wurde jedoch zusätzlich ein Lösungsaliquot von 5 ml entnommen und in einen Erlenmeyerkolben mit Substrat-Puffer-Lösung pipettiert. Nach einer erneuten Reaktionszeit von 10 min wurde wiederum ein Aliquot von 1 ml entnommen und zum Abstoppen der Hydrolyse mit 5 ml 0,1 M NaOH versetzt. Die im letzten Schritt ermittelte NPP-Hydrolyse wird als Maß für die Aktivität freier, von der Wurzel exsudierter saurer Phosphatasen betrachtet.

### Bestimmung der P-Konzentration im Pflanzenmaterial

Das bei 105°C getrocknete und gemahlene Pflanzenmaterial (100 mg) wurde mit einem Säuregemisch (5 ml) konzentrierter Salpeter-, Perchlor- und Schwefelsäure (Vol. 7:2:1) aufgeschlossen und der P-Gehalt nach Scheffer und Pajenkamp (1952) bestimmt.

## Ergebnisse

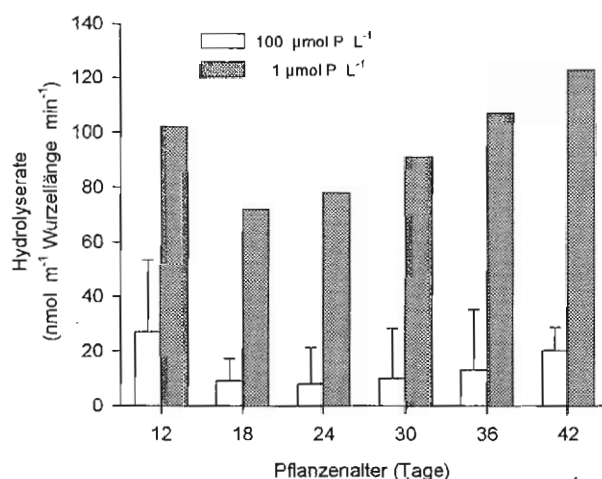
Bevor die Werte der  $P_{ase}$ -Aktivität besprochen werden, sollen die P-Gehalte der Sprosse der unterschiedlich mit P ernährten Pflanzen gezeigt werden, um den P-Status der Pflanzen zu charakterisieren. Aus Tab. 1 geht hervor, daß die Pflanzen bei niedrigem P-Angebot nach den Werten von Bergmann (1993) nicht ausreichend mit P versorgt sind. Abb. 1 zeigt den Einfluß der differenzierten P-Ernährung auf die Aktivität der Wurzelphosphatasen. Die dargestellten Hydrolyseraten wurden bei einem pH-Wert von 5 bestimmt.

Es ist zu erkennen, daß die Aktivität je Einheit Wurzellänge bei P-Mangel ( $1 \mu\text{mol P L}^{-1}$ ) in jeder Phase der Pflanzenentwicklung deutlich höher lag als bei ausreichend versorgten Pflanzen. Die gemessene Aktivität beider P-Stufen war bei den 12 Tage alten Pflanzen

**Tabelle 1:** P-Gehalte der Sproßtrockenmasse (% P) bei Anzucht der Zuckerrüben in Nährlösung bis zu 42 Tagen (Mittelwerte aus 8 Wiederholungen).

**Table 1:** P content of sugar beet shoot dm (% P); cultivation of plants in nutrient culture until 42 days; (average of 8 replicates).

$\mu\text{mol P L}^{-1}$	Alter in Tagen (age in days)					
	12	18	24	30	36	42
100	0,67	0,59	0,51	0,32	0,29	0,23
1	0,21	0,16	0,12	0,10	0,09	0,06



**Abbildung 1:** NPP-Hydrolyserate (in  $\text{nmol m}^{-1}$  Wurzellänge  $\text{min}^{-1}$  bei pH 5) von Zuckerrübenwurzeln zweier P-Stufen im Zeitraum von 12 bis 42 Tagen nach dem Auflaufen ( $LSD_{0,05}$ ,  $n = 8$ ).

**Figure 1:** Rate of NPP hydrolysis ( $\text{nmol m}^{-1}$  root length  $\text{min}^{-1}$ ) of sugar beet roots at two P levels on 12 to 42 days old plants, pH = 5.0 (bars =  $LSD_{0,05}$ ,  $n = 8$ ).

**Tabelle 2:** NPP-Hydrolyserate je Wurzellängeneinheit nmol NPP m<sup>-1</sup> min<sup>-1</sup> bei zwei P-Stufen in der Nährlösung zwischen dem 12. und 36. Tag der Anzucht.

**Table 2:** Intensity of NPP hydrolysis per unit root length nmol NPP m<sup>-1</sup> min<sup>-1</sup> at two P levels in the nutrient solution between day 12 and 36 of cultivation.

	12. Tag μmol P L <sup>-1</sup>			18. Tag μmol P L <sup>-1</sup>			24. Tag μmol P L <sup>-1</sup>		
	100	1	LSD <sub>0,05</sub>	100	1	LSD <sub>0,05</sub>	100	1	LSD <sub>0,05</sub>
pH 4	21	26	n.s.**	—	—	—	—	—	—
pH 5	27(1)*	102(4)*	26	9	72	8	8	78	13
pH 6	24	109	10	7	128	28	15	141	24
pH 7,2	11	74	19	1	75	17	6	111	29
LSD <sub>0,05</sub>	4	32	—	3	32	—	2	38	—
	30. Tag			36. Tag			Mittelwerte		
pH 4	—	—	—	—	—	—	—	—	—
pH 5	10	91	18	13	107	22	13 <sub>(9%)</sub>	90	(63%)
pH 6	10	208	40	15	134	14	14 <sub>(10%)</sub>	144	(100%)
pH 7,2	4	102	28	9	97	26	6 <sub>(4%)</sub>	92	(64%)
LSD <sub>0,05</sub>	4	50	—	5	35	—	—	—	—

\* Aktivität der freigesetzten Phosphatase in % der Gesamtaktivität / Activity of the released phosphatase in % of total activity

\*\* n.s. nicht signifikant / not significant

vergleichsweise hoch, fiel zum 18. Tag um ca. 30% ab, um dann wieder anzusteigen und in der P-Mangelvariante den am 12. Tag gemessenen Wert zu übersteigen.

Die zu den entsprechenden Terminen bei pH-Werten von 4, 6 und 7,2 bestimmten P<sub>ase</sub>-Aktivitäten sind in Tab. 2 dargestellt. Es wird deutlich, daß die Aktivitäten an der Wurzeloberfläche der bei einer P-Konzentration von 1 μmol P angezogenen Pflanzen bei fast allen pH-Werten und in jeder Phase der Entwicklung deutlich höher ausfielen als bei den hoch mit P versorgten Vergleichspflanzen. Als Ausnahme erwiesen sich lediglich die pH-4-Varianten, zwischen denen kein signifikanter Unterschied auftrat. Die Aktivitätsentwicklung dieser Varianten wurde nicht weiter verfolgt. Weiter ist zu bemerken, daß die oft höchsten Hydrolyseraten bei einem pH von 6 gemessen wurden. Die Aktivität der als schwach saure Phosphatase (pH 6) bezeichneten Enzyme wies die ausgeprägteste Differenzierung in Abhängigkeit vom P-Angebot auf. Die Aktivität neutraler Phosphatasen (pH 7,2) bewegte sich insbesondere bei niedrigem P-Angebot auf quantitativ gleichem Niveau wie die Aktivität saurer Phosphatasen (pH 5). Bei pH-5 wurde auch bei 12 Tage alten Pflanzen die Aktivität der von den Wurzeln freigesetzten Phosphatasen gemessen. Sie betrug, wie Tab. 2 zeigt, unabhängig von der P-Ernährung nur 4% der Gesamtaktivität.

Um den Zusammenhang zwischen dem P-Status der Zuckerrübenpflanze und der Wurzelphosphataseaktivität aufzuzeigen, wurden die zu den 6 Terminen gemessenen Aktivitäten stark saurer (pH 4), saurer (pH 5), schwach saurer (pH 6) und neutraler (pH 7,2) Phosphatasen mit den jeweiligen P-Konzentrationen im Sproß korreliert. Die Berechnung von Korrelationskoeffizienten (r) erfolgte zunächst für alle Meßwerte eines Probenahmetermens und nach Tab. 3 auch einzeln für jede pH-Stufe. Die

Beziehungen waren in jeder Phase der Entwicklung negativ und statistisch hoch signifikant. Es ergaben sich jedoch z.T. erhebliche Unterschiede zwischen den pH-Stufen. So konnte am 12. Tag zwischen der Aktivität stark saurer Phosphatasen (pH 4) und dem P-Status des Sprosses keine signifikante Beziehung (r = -0,45) ermittelt werden, während die Aktivität schwach saurer Phosphatasen (pH 6) sehr eng und statistisch hoch signifikant (r = -0,98 \*\*\*) mit dem P-Gehalt des Sprosses korreliert war. Die bei einem pH-Wert von 6 gemessenen Aktivitäten schwach saurer Phosphatasen erreichten nicht nur die höchsten Aktivitätswerte, sondern wiesen auch, wie der über alle Probenahmetermine gemittelte r-Wert von -0,95 zeigt, die engste Beziehung zum P-Status der Sprosse auf.

## Diskussion

Die zwei wichtigsten Befunde sind erstens, daß die P<sub>ase</sub>-Aktivität der intakten Wurzeloberfläche der Zuckerrübenpflanzen signifikant vom P-Ernährungszustand der Pflanzen abhängig ist und zweitens, daß das pH-Optimum bei der Zuckerrübe etwa bei 6 liegt. Vergleicht man diese Resultate mit denen anderer Autoren, so zeigt sich folgendes: Eine durch P-Mangel bedingte Zunahme der Wurzelphosphataseaktivität, wie bei Zuckerrübe, konnte auch bei Ackerbohne, Buchweizen, Klee, Mais, Roggen, Tomate und Weizen festgestellt werden (McLachlan, 1980; Boutin et al., 1981; Silberbush et al., 1981; McLachlan und De Marco, 1982; Dracup et al., 1984; Helal und Sauerbeck 1987; Garcia und Ascencio 1992). Die Reaktion verschiedener Sorten einer Pflanzenart auf P-Mangel fällt jedoch unterschiedlich aus. So zeigte Seeling (1993) bei Sommergerste, daß zwar 9 von 19 Sorten bei

Tabelle 3: Korrelationskoeffizient  $r$  für die Beziehung zwischen der P-Konzentration im Sproß von Zuckerrübe in verschiedenen Stadien der Jugendentwicklung und der Aktivität der Wurzelphosphatasen bei pH-Werten von 4 bis 7,2;  $n = 16, 64$  bzw. 48.

Table 3: Correlation coefficient  $r$  of the relation between P concentration of sugar beet shoots of different growth stages (days) and their root phosphatase activity at pH 4 to 7.2;  $n = 16, 64$  or 48 respectively.

	12. Tag	18. Tag	24. Tag	30. Tag	36. Tag	42. Tag	Ø
pH 4	-0,45	-	-	-	-	-	-0,45
pH 5	-0,85***	-0,98***	-0,89***	-0,93***	-0,93***	-0,99***	-0,93
pH 6	-0,98***	-0,92***	-0,94***	-0,94***	-0,98***	-	-0,95
pH 7,2	-0,88***	-0,93***	-0,90***	-0,89***	-0,88***	-	-0,90
alle $P_{asc}$	-0,72***	-0,86***	-0,86***	-0,80***	-0,91***	-0,99***	-0,86

\*  $p = 0,05$

\*\*  $p = 0,01$

\*\*\*  $p = 0,001$

P-Mangel eine erhöhte Wurzelphosphataseaktivität aufzuweisen hatten, 3 Sorten aber nicht auf P-Mangel reagierten und 7 Sorten die höchsten Aktivitäten bei hohem P-Angebot zeigten. Nach Helal und Sauerbeck (1987) traten bei Mais- und Ackerbohnenorten Aktivitätsunterschiede von über 100% auf. Somit ergibt sich, daß die Aktivität wurzelgebundener Phosphatasen nicht nur vom P-Status der Pflanze abhängig ist, sondern ebenfalls vom Genotyp. Über genotypische Unterschiede bei Zuckerrübe ist bisher nichts bekannt. Die gefundenen Resultate gelten vorerst nur für die Sorte Reka.

Die Beurteilung der absoluten Höhe der  $P_{asc}$ -Aktivitätswerte ist nicht ganz einfach, denn beim Vergleich der eigenen Resultate mit denen der Literatur erweist sich die Wahl der Bezugsbasis für die gemessene Aktivität als problematisch. Da viele Autoren mit der Wurzelfrischmasse operieren, wurden die eigenen Resultate umgerechnet. Als größeres Problem erwies sich die von anderen Autoren gewählte Substratkonzentration und Reaktionszeit bei der Aktivitätsbestimmung. Die Hydrolyserate für Zuckerrübe von 6 bis 7  $\mu\text{mol g}^{-1}$  Wurzel-FM  $\text{min}^{-1}$  lag bei vergleichbaren Bedingungen deutlich über den Werten anderer Pflanzen. Bei Gerste wurden 3, bei Tomate 2,5 bis 3 und bei Klee (Zellwände) 5  $\mu\text{mol g}^{-1}$   $\text{min}^{-1}$  gemessen

(Seeling, 1993; Boutin et al., 1981; Dracup et al., 1984). Dagegen fand Helal (1990) bei Ackerbohnen Werte, die über zwei Zehnerpotenzen kleiner waren. Die Ursache dafür liegt sicher in der zehnfach geringeren Substratkonzentration und langen Hydrolysezeit von 1 bis 2 Stunden. Das prinzipiell gleiche Problem trifft für die Untersuchungen von Ridge und Rovira (1971) an Weizen und von Silberbush et al. (1981) an Wurzelspitzen von *Aegilops peregrina* zu. Die ermittelten Aktivitäten von umgerechnet 0,5 bis 1,5  $\mu\text{mol g}^{-1}$   $\text{min}^{-1}$  erscheinen ebenfalls recht niedrig, zumal qualitative Untersuchungen mittels Agartechnik (Trolldenier, 1992) belegen, daß gerade im Bereich der Wurzelspitzen die höchsten Phosphataseaktivitäten zu beobachten sind. Eigene, hier nicht dargestellte Untersuchungen an Zuckerrübenwurzeln mit der gleichen Agartechnik bestätigen dies. Insgesamt ergibt sich, daß die absoluten  $P_{asc}$ -Aktivitätswerte je Einheit Frischmasse bei Zuckerrübe höher zu sein scheinen als bei anderen Pflanzen. Die Höhe des Sorteneffektes bleibt dabei offen. Die gemessenen Aktivitätswerte sind Mittelwerte der Gesamtwurzel. Wurzelspitzen besitzen höhere Werte.

Vergleicht man das pH-Optimum der sauren Phosphatasen von Zuckerrüben mit dem anderer Pflanzenarten, so zeigt sich folgendes: Für alle in Tab. 4 vorgestellten

Tabelle 4: pH-Optimum der Wurzel- $P_{asc}$ -Aktivität verschiedener Pflanzenarten.

Table 4: pH optimum of root phosphatase activity of different plant species.

Pflanzenart	pH-Optimum	Bemerkungen	Autor
Roggen	5,0-6,0	intakte Wurzel	McLachlan (1980)
Weizen	5,0-6,0	intakte Wurzel	McLachlan (1980)
Weizen	4,5	intakte Wurzel	Ridge u. Rovira (1971)
Klee	5,0-6,0	intakte Wurzel	McLachlan (1980)
Klee	5,0-6,0	Zellwand d. Wurzel	Dracup et al. (1984)
Sojabohne	5,0	homogenisiertes Wurzelmaterial	Juma u. Tabatabai (1988)
<i>Aegilops peregrina</i>	4,5-6,0	Wurzelspitzen	Silberbush et al. (1981)
Buchweizen	4,5-5,0	intakte Wurzel	McLachlan (1980)
Ackerbohne	4,5-5,0	intakte Wurzel	Helal (1990)
Mais	4,0	homogenisiertes Wurzelmaterial	Juma u. Tabatabai (1988)
<i>Eriophorum vaginatum</i>	3,5-4,0	Wurzelspitzen	Kroehler u. Linkins (1988)

Pflanzenarten läßt sich ablesen, daß das pH-Optimum der Wurzelphosphatasen im sauren Bereich liegt. Das Spektrum reicht dabei von stark sauer (pH 3,5) bis schwach sauer (pH 6) und erscheint zumindest art-, wenn nicht gar sortenspezifisch (siehe Weizen). In den Untersuchungen von *McLachlan* (1980) konnte außerdem gezeigt werden, daß die NPP-Hydrolyse durch Wurzelphosphatasen von Roggen, Weizen, Klee und Buchweizen weit über den jeweils als optimal diagnostizierten pH-Wert hinausgingen. So wurde NPP von allen Pflanzenarten über einen pH-Bereich von 3 bis 9 in nennenswerten Mengen hydrolysiert.

Die eigenen Resultate zur Zuckerrübe zeigen ein ähnliches Bild. So ließ sich bei pH 6 ein klares Optimum erkennen. Es liegt deutlich über dem anderer Pflanzen. Jedoch waren auch bei pH 4, 5 und 7,2 noch relativ hohe Aktivitäten zu messen. Dieses läßt, sofern organische P-Verbindungen mit der Wurzeloberfläche in Kontakt kommen, eine effiziente Nutzung der organischen P-Verbindungen durch die Zuckerrübe über einen relativ weiten pH-Bereich möglich erscheinen. Das Optimum von pH 6 ist jedoch für die Zuckerrübe von besonderem Vorteil, da sie auch auf Standorten mit eher schwach saurer bis neutraler Reaktion angebaut wird.

Dabei muß allerdings offen bleiben, ob die Hydrolysewerte für NPP auch auf andere P-Ester, wie sie im Boden vorkommen, übertragbar sind. Nach *Kraus* (1989) hatten aus Maiswurzeln isolierte Phosphatasen zu verschiedenen P-Verbindungen unterschiedliche Affinitäten, d.h. mit NPP kann zwar ein bestimmtes Potential von Wurzelphosphatasen zur Spaltung von Esterbindungen ermittelt werden, aber auf eine andere P-Verbindung sind die Resultate nicht direkt übertragbar. Die gleiche Aussage gilt für den relativen Anteil der Phosphataseaktivität, der durch nicht wurzelgebundene, freie Enzyme verursacht wurde. Es waren nur ca. 4%, also nur ein Bruchteil der Gesamtaktivität. Sollte das für im Boden gewachsene Wurzeln ebenso gelten, so kann man davon ausgehen, daß im wesentlichen nur die P-Ester gespalten werden, die bis an die Wurzeloberfläche transportiert werden, denn der Anteil von Phosphat, der durch Interzeption erschlossen werden kann, gilt als extrem klein (*Bergmann*, 1993). Für organische P-Verbindungen dürfte ähnliches gelten. Der P-Mobilisierung durch freigesetzte Wurzelphosphatasen kommt offenbar nur eine sehr geringe Bedeutung zu. Das hat z.B. Konsequenzen für die Nutzbarkeit von Phytat. Da die Adsorption von Phytat im Boden viel stärker als die von Orthophosphat ist und damit dessen Mobilität in der Bodenlösung stark eingeschränkt wird (*Beißner* und *Römer*, 1996), nützt der Pflanzenwurzel eine hohe Phosphataseaktivität bzw. Phytaseaktivität wenig, um den Phytat-P nutzen zu können. Allerdings erhöht sich der Einzugsbereich einer im Boden gewachsenen Wurzel um die Länge der Wurzelhaare, die bei niedrigem P-Angebot oft erhöht ist (*Claassen*, 1990). Das trifft sicher für

organische P-Verbindungen wie für Orthophosphationen zu und erleichtert die Nutzung von z.B.  $\text{CaCl}_2$ -löslichen organischen P-Verbindungen, die aus Bodenextrakten von Gersten- und Weizenwurzeln gut nutzbar waren (*Seeling* und *Jungk*, 1996; *Georges*, 1998). Damit wird insgesamt gesehen wahrscheinlich, daß bei P-Mangel die effektiv höhere P-Aufnahme von Wurzeln gegenüber der errechneten zumindest z.T. aus der Nutzung von organischem Phosphor resultieren kann. Wie groß dieser Effekt im Vergleich zu P-Mobilisierung durch organische Säuren ist (*Gerke*, 1995; *Beißner*, 1997), bleibt offen.

## Danksagung

Wir danken der DFG (Graduiertenkolleg Landwirtschaft und Umwelt) für finanzielle Unterstützung

## Literatur

- Bartlett, E. M., Lewis, D. H.* (1973): Surface phosphatase activity of mycorrhizal roots of beech. *Soil Biol. Biochem.* 5, 249–257.
- Beißner, L., Römer, W.* (1996): Improving the availability of phytate-phosphorus to sugar beet by phytase application to soil. IX<sup>th</sup> Intern. Coll. for the Optimization of Plant Nutrition, Prague, 327–332.
- Beißner, L.* (1997): Mobilisierung von Phosphor aus organischen und anorganischen P-Verbindungen. Cuvillier Verlag, Göttingen.
- Bergmann, W.* (1993): Ernährungsstörungen bei Kulturpflanzen. Gustav Fischer Verlag Jena, Stuttgart.
- Boero, G., Thien, S.* (1978): Phosphatase activity and phosphorus availability in the rhizosphere of corn roots. In: *The soil-root interface*. Hrsg. Harley, J. L. und Russell, R. S., 231–242. Academic Press London.
- Boutin, J. P., Provot, M., Roux, I.* (1981): Effect of cycloheximide and renewal of phosphorus supply on surface acid phosphatase activity of phosphorus deficient tomato root. *Physiol. Plant* 51, 353–360.
- Claassen, N.* (1990): Nährstoffaufnahme höherer Pflanzen aus dem Boden – Ergebnis von Verfügbarkeit und Aneignungsvermögen. Severin Verlag Göttingen.
- Dracup, M. N. H., Barrett-Lennard, E. G., Greenway, H., Robson, A. D.* (1984): Effect of phosphorus deficiency on phosphatase activity of cell walls from roots of subterranean clover. *J. Exp. Bot.* 35, 466–480.
- Findenegg, G. R., Nelemans, J. A.* (1993): The effect of phytase on the availability of P from myo-inositol hexaphosphate (phytate) for maize roots. *Plant and Soil* 154, 189–196.
- Furlani, A. M. C., Clark, R. B., Maranville, J. W., Ross, W. M.* (1984): Root phosphatase activity of sorghum genotypes grown with organic and inorganic sources of phosphorus. *J. Plant Nutr.* 7, 1583–1595.
- Garcia, M., Ascencio, J.* (1992): Root morphology and acid phosphatase activity in tomato plants during development of and recovery from phosphorus stress. *J. Plant Nutr.* 15, 2491–2503.
- Gerke, J.* (1995): Chemische Prozesse der Nährstoffmobilisierung in der Rhizosphäre und ihre Bedeutung für den Übergang vom Boden in die Pflanze. Cuvillier Verlag, Göttingen.
- Gerke, J., Römer, W., Jungk, A.* (1994): The excretion of citric and malic acid by proteoid roots of *Lupinus albus* L.; effects on soil solution concentrations of phosphate, iron, and aluminum in the proteoid rhizosphere in samples of an Oxisol and a Luvisol. *Z. Pflanzenemähr. Bodenkd.* 157, 289–294.

- Georges, M. A. (1998): Nutzung organischer Phosphorverbindungen durch vier Sommerweizen genotypen. Master of Science, Göttingen.
- Helal, M. H. (1990): Varietal differences in root phosphatase activity as related to the utilization of organic phosphates. *Plant and Soil* 123, 161–163.
- Helal, M. H., Sauerbeck, D. (1987): Phosphatase-Aktivität von Pflanzenwurzeln und Böden in Abhängigkeit von der P-Versorgung. VDLUFA-Schriftenreihe 23, Kongreßband 1987, 195–201.
- Juma, N. G., Tabatabai, M. A. (1988): Comparison of kinetic and thermodynamic parameters of phosphormonoesterases of soils and of corn and soybean roots. *Soil Biol. Biochem.* 20, 533–539.
- Jungk, A., Barber, S. A. (1974): Phosphate uptake of corn roots as related to the proportion of the roots exposed to phosphate. *Agronomy Journal* 66, 554–557.
- Jungk, A., Claassen, N. (1989): Availability in soil and acquisition by plants as the basis for phosphorus and potassium supply to plants. *Z. Pflanzenernähr. Bodenkd.* 152, 151–157.
- Kandeler, E. (1990): Characterization of free and adsorbed phosphatases in soils. *Biol. Fertil. Soils* 9, 199–202.
- Kraus, M. (1989): Nutzung organischen Phosphats (Phytat) und Aufnahme organischen Phosphats durch die Wurzel von Mais. Dissertation, Universität Bayreuth.
- Kroehler, C. J., Linkins, A. E. (1988): The root surface phosphatases of *Eriophorum vaginatum* – Effects of temperature, pH, substrate concentration and inorganic phosphorus. *Plant and Soil* 105, 3–10.
- McLachlan, K. D. (1980): Acid phosphatase activity of intact roots and phosphorus nutrition in plants. I. Assay conditions and phosphatase activity. *Aust. J. Agric. Res.* 31, 429–440.
- McLachlan, K. D., De Marco, D. G. (1982): Acid phosphatase activity of intact roots and phosphorus nutrition in plants. III. Its relation to phosphorus garnering by wheat and a comparison with leaf activity as a measure of phosphorus status. *Aust. J. Agric. Res.* 33, 1–11.
- Newman, E. J. (1966): A method of estimating the total length of root in a sample. *J. Appl. Ecol.* 3, 139–145.
- Pierre, W. H., Parker, F. W. (1927): Soil phosphorus studies. II. The concentration of organic and inorganic phosphorus in the soil solution and soil extracts and the availability of the organic phosphorus to plants. *Soil Sci.* 24, 119–128.
- Ridge, E. H., Rovira, A. D. (1971): Phosphatase activity of intact young wheat roots under sterile and non-sterile conditions. *New Phytol.* 70, 1017–1026.
- Scheffer, F., Pajenkamp, H. (1952): Phosphatbestimmung in Pflanzenaschen nach der Molybdän-Vanadin-Methode. *Z. Pflanzenernähr. Düngung Bodenkd.* 56, 2–8.
- Seeling, B. (1993): 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 alkaline phosphatases. *Plant and Soil* 178, 179–184.
- Silberbush, M., Shomer-Ilan, A., Waisel, Y. (1981): Root surface phosphatase activity in ecotypes of *Aegilops peregrina*. *Physiol. Plant.* 53, 501–504.
- Silberbush, M., Barber, S. A. (1984): Phosphorus and potassium uptake of fieldgrown soybean cultivars predicted by a simulation model. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 48, 592–596.
- Trolldenier, G. (1992): Techniques for observing phosphorus mobilization in the rhizosphere. *Biol. Fertil. Soils* 14, 121–125.
- Wild, A., Oke, O. L. (1966): Organic phosphate compounds in calcium chloride extracts of soils: identification and availability to plants. *J. Soil Sci.* 17, 356–371.

[P5371P]